



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS



BIBLIOTECA
INSTITUTO DE ECOLOGÍA
UNAM

*EFFECTO DE LA VARIACION EN EL TAMAÑO DE
LAS SEMILLAS SOBRE EL DESEMPEÑO DE
PLANTULAS DE ESPECIES TROPICALES*

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:
B I O L O G O
P R E S E N T A :
SONIA ALEJANDRA CAREAGA OLVERA

MEXICO, D. F.

1989

A MIS PADRES
CARLOS CAREAGA Y AIDE OLVERA
CON CARIÑO Y GRATITUD

INDICE

AGRADECIMIENTOS	1
1. INTRODUCCION	3
2. ANTECEDENTES	6
VARIACION EN EL TAMAÑO DE LAS SEMILLAS	6
CAUSAS DE LA VARIACION EN EL TAMAÑO DE LAS SEMILLAS.	9
CONSECUENCIAS DE LA VARIACION EN EL TAMAÑO ORIGINAL DE LAS SEMILLAS.....	11
3. OBJETIVOS E HIPOTESIS	13
4. MATERIAL Y METODO	14
SITIO DE ESTUDIO	14
LAS ESPECIES	18
COLECTA DE MATERIAL	20
EXPERIMENTOS DE DEFOLIACION	24
BIOMASA DE LAS PLANTULAS	25
ANALISIS ESTADISTICO	28
5. RESULTADOS	29
VARIACION EN EL TAMAÑO DE LAS SEMILLAS	29
POTENCIAL GERMINATIVO DE LAS ESPECIES	35
DESEMPEÑO DE LAS PLANTULAS EN FUNCION DEL TAMAÑO DE LAS SEMILLAS DE ORIGEN	37
<u>Couepia polyandra</u>	37
<u>Crataeva tapia</u>	49
<u>Diospyros digyna</u>	61
<u>Dussia mexicana</u>	73
<u>Omphalea oleifera</u>	83

	<u>Pseudolmedia oxyphyllaria</u>	94
	<u>Rheedia edulis</u>	102
	<u>Brosimum alicastrum</u>	113
6.	DISCUSION	122
7.	REFERENCIAS	132
8.	APENDICES	140

AGRADECIMIENTOS

Quiero expresar mi agradecimiento al Dr. Rodolfo Dirzo, Director de esta tesis, por la ayuda brindada durante el desarrollo de la investigación.

Agradezco también a los miembros del jurado: Dr. Rodolfo Dirzo, Dra. Patricia Moreno, Dr. Carlos Vázquez Yanes, Biol. César Domínguez y Biól. Juan Núñez Farfán, por la cuidadosa revisión y valiosas sugerencias al primer manuscrito de la tesis.

A Luis Eguiarte quien revisó este trabajo e hizo valiosos comentarios.

Agradezco al personal de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" por las facilidades brindadas durante el período de realización de este estudio. A Guillermo Ibarra y Santiago Sinaca por su ayuda en el trabajo de campo.

A Miguel Sinta por toda su ayuda en el campo durante todo el tiempo que duró el estudio. Gracias.

Mis compañeros de Lab. de Interacción Planta-Animal, del Centro de Ecología, UNAM, que colaboraron generosamente en este trabajo. Especialmente quiero agradecer a Graciela García y Alvaro Miranda por toda la ayuda que me brindaron.

A Gabriela Jiménez quién realizó la mayor parte de las figuras que se encuentran en esta tesis.

Enrique Solís del Lab. de Análisis Químicos le agradezco su ayuda en los análisis de nitrógeno.

A Juan Núñez quiero expresarle mi más profundo agradecimiento por toda la paciencia, apoyo y cariño que me brindó durante todo el tiempo, su ayuda en el campo, sugerencias en los análisis hicieron posible terminar este trabajo.

A Eduardo Morales por sus comentarios que me fueron de gran utilidad. Asimismo, a Norma Mondragón, Gaby Jiménez, Graciela García, Marlene de la Cruz, Nidia Pérez, Valeria Souza, Carlos Cordero, Luis Equiarte, Miguel Sinta, Zenón Cano, quienes me apoyaron y brindaron su amistad.

A mis hermanos Martín, Carlos B. y Aidé G. por toda la paciencia y apoyo que me dieron en los momentos más difíciles. Por todo Gracias.

Quiero agradecer también a la Quim. Teresita Flores de Labardini por su apoyo y facilidades que me brindó para poder finalizar este trabajo.

Agradezco a CONACYT la beca-tesis que me otorgó para realizar este trabajo.

INTRODUCCION

En condiciones naturales las plantas producen cantidades muy variables de semillas, tanto en el tiempo como en el espacio. En contraste, se ha argumentado que el peso de las semillas, tiende a ser muy constante (Harper *et al.*, 1970; 1977). La idea de que las plantas de una especie o población presentan un tamaño constante en sus semillas se debe, entre otras cosas, a que el tamaño casi siempre se describe por su promedio; no obstante, el promedio es una medida de tendencia central y por lo tanto esconde la existencia de una gran variación entre las semillas de un mismo individuo y entre individuos de una misma población (Harper, 1977).

Hoy en día existe evidencia contundente de que las semillas presentan variación natural en su tamaño (peso). Esta variación puede deberse, entre otras causas, a la influencia del ambiente (Harper, 1977). Sin embargo, la plasticidad de las plantas para producir semillas que varían en número y en peso podría tener una explicación ecológica y evolutiva (Harper, 1977) si la variación está genéticamente determinada.

El patrón de variación en el peso de las semillas, en especies arbóreas se puede asociar a diversos factores (Harper *et al.*, 1970), aún más, dentro de una especie, por ejemplo, se ha observado diferencia en la talla de las semillas tanto dentro de un mismo árbol como entre las semillas de distintos individuos (Howe y Richter, 1982). Asimismo, algunos árboles tropicales (p. ej. *Faramea occidentalis*) muestran variación detectable en el tamaño de las semillas en función de la edad de la planta, dentro del periodo de vida reproductiva (R. Dirzo, com. pers.), que podría sugerir ajustes en la asignación a la reproducción.

La variación en el tamaño de las semillas dentro de un in-

dividuo o especie, comúnmente tiene una distribución normal (o bimodal, en el caso de un dimorfismo); un ejemplo de esto es la variación del peso de las semillas de Rheedia edulis (Guttiferae) en Los Tuxtlas, Ver. que, con una distribución normal, presenta un ámbito de pesos que va desde 0.5 a 8.0 g, es decir una variación por un factor de 16, para una muestra de 490 semillas viables (Dirzo y Dominguez, 1986).

Dado este escenario de gran variabilidad natural en el peso de las semillas, cabe preguntarse, si dicha variación tiene consecuencias ecológicas subsecuentes, explicables ya sea a nivel proximal, o a nivel evolutivo (cf. Dirzo, 1984). Por ejemplo, en Viola surinamensis (Howe y Richter, 1982) se ha detectado una variación en el peso de las semillas que va de 1.34 a 4.04 g, esto es, una variación por un factor de 3, en una muestra de 10 semillas de 46 árboles muestreados en Panamá. Asociado a esto, se encontró evidencia de que el desarrollo de la plántula depende del peso inicial de la semilla (véase también Harper, 1977). En V. surinamensis se detectó una influencia significativa del peso inicial de la semilla, sobre varios componentes del desempeño de las plántulas que emergen de ellas (Howe y Richter, 1982). Estos autores, explicaron de manera ingeniosa la variación en el tamaño de la semilla de Viola. Los dispersores de esta especie prefieren los frutos con semillas pequeñas, ya que en estos frutos la relación pulpa/semilla es mayor. Esto ocasiona que sólo las semillas pequeñas sean dispersadas lejos del árbol madre (aproximadamente 1/3 de la cosecha). Estas semillas pequeñas producen, a su vez, plántulas pequeñas, las cuales no enfrentan una competencia intraespecífica intensa. En contraste, las semillas grandes tienden a caer cerca del árbol madre y en alta densidad, pero su gran tamaño les confiere una gran habilidad competitiva. Howe y Richter (op. cit.) argumentan que el polimorfismo se mantiene, ya que en años con abundancia de dispersores, las semillas pequeñas tienen ventajas

sobre las grandes, pero cuando la dispersión es deficiente, son las semillas grandes las favorecidas.

Siguiendo esta línea de razonamiento, se puede proponer que una vez establecida la plántula se enfrenta a un tamiz ambiental tanto físico (p. ej., sombra, sequía) como biótico (p. ej., herbivorismo, competencia). La supervivencia y desempeño de las plántulas, podría estar fuertemente influenciada por el tamaño de la semilla de la cual provienen. Hay evidencia de que plántulas que provienen de semillas grandes tienen más reservas nutritivas (Harper, 1977) que les permiten, en teoría, afrontar mejor un ambiente hostil.

En las selvas húmedas las plántulas recién establecidas tienen que lidiar con diferentes factores ambientales que afectan negativamente su supervivencia y desempeño. Un componente biótico importante que afrontan las plántulas establecidas, es el ataque por herbívoros consumidores de follaje (Dirzo, 1984, 1987; Becker, 1983; de la Cruz y Dirzo, 1987).

ANTECEDENTES

Variación en el tamaño de las semillas

Diversos estudios han sugerido la importancia de la variabilidad en el tamaño de las semillas en términos ecológicos y evolutivos (Harper et al., 1970; Venable, 1984; Foster, 1986). Los tipos de estudios que se pueden realizar para documentar dicha importancia serían: comparaciones entre especies que viven en un mismo hábitat (Grime, 1979); estudios comparativos entre especies cercanas (Marshall, 1986) y estudios comparativos dentro de una misma especie (Howe y Richter, 1982). Hay muy pocos estudios de comparación a nivel intraespecífico y la mayoría de los estudios disponibles son de comparaciones entre especies.

Existe evidencia de que el tamaño de las semillas varía entre y dentro de las especies, así como entre distintos hábitats y hábitats (Baker, 1972). La variación a estos niveles es tan grande, que puede haber especies con semillas tan grandes como las de los cocos y tan pequeñas como las de las orquídeas (Harper et al., 1970; Harper, 1977). Para las selvas húmedas, se ha reportado que la mayoría de las especies que se establecen en la sombra tienen semillas grandes y una corta longevidad, mientras que las especies pioneras tienen semillas más pequeñas y latencia (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1984; Foster, 1986). Ng (1978, en Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1984) hipotetizó que la germinación rápida de la mayoría de las especies tropicales es una adaptación para escapar a depredadores de semillas. Foster (1985) comparó los pesos de 36 especies arbóreas con diferentes requerimientos de luz para su establecimiento en bosques tropicales maduros, y encontró que las especies que se

establecían en el dosel cerrado o en claros muy pequeños tienen semillas más grandes, que aquellas especies que requieren de claros grandes para su establecimiento. También (ver Foster, 1986) ella discute que factores físicos (como la temperatura, luz y humedad) y bióticos (depredación, competencia, patógenos y disponibilidad de micorrizas) pueden afectar el tamaño de las semillas en el sotobosque de la selva o en los claros. Por ejemplo, en los claros la regeneración por especies de semillas grandes puede estar limitado por el alto estrés de deshidratación en estos hábitats.

Salisbury (1942, en Baker 1972), encontró que las especies cuyas plantas se establecen en la sombra tienen semillas más grandes que aquellas cuya germinación ocurre en la luz total. Además, él relacionó las semillas grandes con una mayor provisión de reservas nutritivas para la plántula, habilitando a ésta a establecer su sistema de hojas rápidamente.

Con relación a las comparaciones con especies cercanas, por ejemplo, Marshall (1986) realizó estudios con tres especies de *Sesbania* y encontró que la especie con semillas grandes (*S. vesicaria*) produjo plántulas grandes presumiblemente con un mejor desempeño, aunque inesperadamente estas plántulas no tuvieron una mayor producción de semillas. En cambio, *S. macrocarpa* con semillas pequeñas asignó mayor proporción de su biomasa total a la reproducción y la especie perenne (*S. drumondii*) no se reprodujo y su asignación de biomasa fue a raíz y tallo. Esto podría indicar conflictos en las plantas entre el número y tamaño de las semilla, dependiendo de su historia de vida.

A nivel intraespecífico, algunos estudios documentan la existencia de variación considerable y, en una fracción de ellos, se han observado consecuencias importantes de tal variación. Por ejemplo, se ha demostrado que las plántulas de semillas pequeñas

y semillas grandes nacidas de la misma inflorescencia de Atriplex patula muestran diferencias sorprendentes en las tasas de crecimiento de los tallos y las raíces bajo condiciones comparables (Baker, 1972). Asimismo, las plantas derivadas de semillas más pequeñas son notablemente más pequeñas que aquellas que provienen de semillas grandes, aún después de dos meses de crecimiento; aunque estas diferencias ya no se observan en el tiempo de floración entre ambos grupos. Es posible que en condiciones naturales las diferencias sean importantes.

En semillas de Hyptis suaveolens se registró una variación de 4.5 veces (peso mayor entre peso menor) en el peso de las semillas (Wulff, 1973). Además de que la mayor germinación fue para las semillas de mayor tamaño.

Janzen (1977b), encontró, para 10 árboles de Cassia grandis, una variación de 3.5 veces en el peso fresco de las semillas. Para Ateleia herbert-smithii se encontró una variación de 1.9 veces en los pesos de las semillas de 18 individuos (Janzen, 1978), y en un individuo de Mucuna andreana se encontró una variación de hasta 3.6 veces en el peso de las semillas (Janzen 1977a).

En una muestra de 656 semillas de Lupinus texensis se observó una variación de 5.6 veces entre el peso de la semilla mayor entre el de la semilla menor (Schaal, 1980).

Howe y Richter (1982) encontraron que el 78.4% de la varianza en el peso individual de las semillas de Virola surinamensis ocurre entre árboles y sólo el 21.6% dentro de árboles, lo cual podría dar un indicio de diferencias genéticas entre individuos en el peso de las semillas. La semilla más grande, fue 3 veces más pesada que la más pequeña.

Para las semillas de Rhaphanus raphanistrum se encontró una

variación en su peso de hasta seis veces dentro de un solo fruto (Stanton, 1984).

En Lomatium gravi, Thompson (1984) observó que el tamaño de las semillas con endospermo varía 15.8 veces entre plantas, y dentro de plantas individuales los pesos de las semillas varían de 2.6 a 8.1 veces. Nuevamente, la mayor variación podría ser de origen genético.

Zimmerman (1987) encontró en semillas de Polemonium foliosissimum una variación en los pesos de las mismas hasta de 24 veces, tanto dentro de plantas (82% de la varianza total) como entre plantas (18% de la variación total en pesos). El coeficiente de variación para 20 plantas de Polemonium fue 30%.

Las evidencias anteriores apuntan a una amplia variabilidad en el peso de las semillas dentro de cada especie. Esta variabilidad puede estar dada por diferencias en los pesos entre individuos o bien dentro de una misma planta. Las consecuencias de esto, sin embargo, han sido poco exploradas.

Causas de la variación en el tamaño de las semillas

La variación en el peso de las semillas puede deberse a factores genéticos o ambientales. De los primeros no se tiene una evidencia clara. Venable (1984) hizo una revisión para investigar si la variación en el peso de las semillas tiene bases genéticas. El resultado de este estudio no es concluyente y al parecer la variación en el peso de las semillas dentro de las especies no siempre es genética. En general puede decirse que el peso de las semillas tiene un componente genético y un com-

ponente ambiental. Entre los factores ambientales que afectan el peso de las semillas está básicamente el clima y los recursos de las plantas, los cuales pueden verse reducidos por diversos factores bióticos tales como el ataque por herbívoros. Un ejemplo de esto es el trabajo realizado por Bentley et al. (1980) con Rumex obtusifolius, donde se encontró que la defoliación de las plantas por el crisomélido Gastrophysa viridula reduce el peso promedio de las semillas en comparación con las no defoliadas.

Algunos trabajos han documentado que una de las principales causas de la variación en el tamaño de las semillas es el ambiente. Por ejemplo, Baker (1972) ha demostrado que existe una correlación entre el peso de las semillas y las condiciones ambientales. Su estudio demuestra que la disponibilidad de humedad para la planta madre es un factor importante que determina el tamaño de semillas.

Otro trabajo que sugiere que la variación en el tamaño de las semillas se debe en ocasiones a factores ambientales es el realizado por López-Mata (1987). En este trabajo, se evidencia un efecto de la latitud en donde se encuentran los árboles de Brosimum alicastrum en el peso promedio de las semillas producidas, así como una correlación positiva entre el tamaño de las semillas y la biomasa de las plántulas. El concluye que la variación en el tamaño de las semillas de B. alicastrum responde a factores climáticos.

Consecuencias de la variación en el tamaño de las semillas

La variación en el peso de las semillas ha sido objeto de estudio a lo largo de mucho tiempo (Salisbury, 1942; Harper et al., 1970; Harper, 1977). Teóricamente, el peso de las semillas es una característica sujeta a selección natural, que influye en la historia de vida de las plantas, debido a que el éxito de la dispersión, germinación y probabilidad de supervivencia pueden estar afectadas por el peso de la semilla o su tamaño (Thompson, 1984).

Factores como la tolerancia a la sombra, el escape a depredadores, la germinación y la posibilidad de encontrar un sitio seguro para el establecimiento pueden ejercer una presión sobre el tamaño y número de semillas.

El tamaño de la semilla puede jugar un papel importante en relación a la dispersión y depredación de semillas. Es muy probable que los depredadores y dispersores tengan preferencia por un tamaño particular de semilla (Howe y Richter, 1982; Dirzo y Domínguez, 1986). Si un depredador consume las semillas grandes y los dispersores las semillas pequeñas y ambos (depredadores y dispersores) toman el tamaño preferido, entonces la sombra de semillas, vía dispersión, no se reducirá. En cambio si los depredadores prefieren el mismo tamaño que los dispersores, entonces la sombra de semillas se reducirá. Esto probablemente puede tener consecuencias a nivel poblacional. Esta situación puede ejemplificarse con el estudio de Howe y Richter (1982; ver también Dirzo y Domínguez, 1986). El hecho de que en este estudio las semillas pequeñas, menos vigorosas y con menor habilidad competitiva sean dispersadas, mientras que las semillas grandes, vigorosas y con mayor habilidad competitiva, sean las depredadas, provocará una disminución en la densidad poblacional

de la especie y nulificará las supuestas ventajas de la dispersión (Howe y Richter, 1982; Dirzo y Domínguez, 1986).

Antes de germinar las semillas enfrentan riesgos que afectan el destino futuro del individuo. Si las semillas son dañadas por herbívoros es probable que mueran (Janzen, 1976), se retrase la germinación (McWilliams *et al.*, 1968; Andrade, 1989) o produzcan plántulas poco vigorosas (Andrade, 1989). Por ejemplo, en plántulas de *Mucuna andreana*, las cuales provienen de semillas que fueron dañadas artificialmente (reducción en el peso inicial de las semillas en 1, 5 y 10 %), se encontró una reducción en el crecimiento y la supervivencia a medida que el daño a las semillas fue mayor (Janzen, 1976).

Es claro que el tamaño de las semillas juega un papel importante en el crecimiento de las plantas (Stanton, 1984). Sin embargo, algunos autores afirman que el peso de las semillas podría afectar el crecimiento inicial de la planta pero no la producción final de semillas (Black 1959, Gross y Soule 1981). Aunque, por otra parte, el período inicial podría ser crítico para la plántula (Baker 1972), es posible también que el efecto del tamaño de las semillas en el éxito reproductivo sea lo más importante desde el punto de vista evolutivo (Marshall, 1986).

Los trabajos en los cuales se exploran las consecuencias de la variación en el peso de las semillas, sugieren que la supuesta desventaja de las plántulas que provienen de semillas pequeñas en comparación con aquellas que provienen de semillas grandes, sólo se expresa en condiciones de limitación de reservas, ya sea por limitación en la disponibilidad de luz, exposición a los depredadores que reducen su área fotosintética o bien en condiciones de competencia (Janzen, 1976; Howell, 1981).

OBJETIVOS E HIPOTESIS

Específicamente los objetivos de este estudio son:

1. Detectar la existencia de variabilidad intraespecífica natural en el tamaño (peso) de las semillas de un grupo representativo de especies arbóreas de una selva húmeda de México.
2. Evaluar experimentalmente, para cada especie, si la defoliación (i.e. herbivorismo simulado) aplicada como una variable de estrés constante hace más evidente (o acelera) los efectos de la variación en el tamaño original de la semilla, sobre la supervivencia y desempeño (crecimiento, producción de hojas, área foliar y biomasa) de las plántulas que ellas originan.

En el presente estudio se intenta evaluar la hipótesis de que la variación natural en el peso inicial de las semillas, de una especie dada, afecta el desempeño de las plántulas y que los efectos pueden ser exagerados bajo un régimen de estrés constante definido, en este caso, el ataque por herbívoros. Aunque esta pregunta es de interés potencial para diversos sistemas naturales (p. ej. bosques templados, bosques tropicales) y agronómicos (p. ej. una plantación forestal), en el presente estudio se evalúa la hipótesis específicamente para el caso de una selva húmeda.

El enfoque tomado en esta investigación es experimental debido a i) la complejidad de la interfase plántula-herbívoro(s) en condiciones naturales y ii) a la existencia de cierto nivel de conocimiento básico de la historia natural del sistema, que permite la manipulación experimental del mismo.

MATERIAL Y METODO

Sitio de estudio

La presente investigación se realizó en la Estación de Biología Tropical de "Los Tuxtlas", Veracruz, del Instituto de Biología de la UNAM, la cual comprende un área de 640 ha (Dirzo y García, en prensa).

La Estación se encuentra ubicada en la Vertiente del Golfo de México, en el estado de Veracruz, dentro de la Sierra de "Los Tuxtlas" (Lot-Helgueras, 1976), con una altitud que varía de los 150 (en el extremo Este) a los 650 msnm (en el extremo Oeste) (R. Dirzo, com. pers.) (Fig. 1).

Geográficamente la Estación se sitúa entre los $95^{\circ} 04'$ y $95^{\circ} 09'$ de longitud Oeste y entre los $18^{\circ} 34'$ y $18^{\circ} 36'$ de latitud Norte.

El clima de la región de Los Tuxtlas abarca varios subtipos del tipo "A" de Koppen (García, 1973). En general el clima de la Estación es cálido-húmedo (Af (m)) con una temperatura media anual de 24.3°C y una precipitación promedio anual de 4725.2 mm (Ibarra y Sinaca, 1987) (Fig. 2).

El tipo de vegetación predominante es el de Selva Alta Perennifolia (Miranda y Hernández-X., 1963). Pueden distinguirse tres estratos altitudinales: un estrato superior (de 25 a 30 m) con especies como Nectandra ambigens (Lauraceae), Cordia megalantha (Boraginaceae), Brosimum alicastrum (Moraceae),

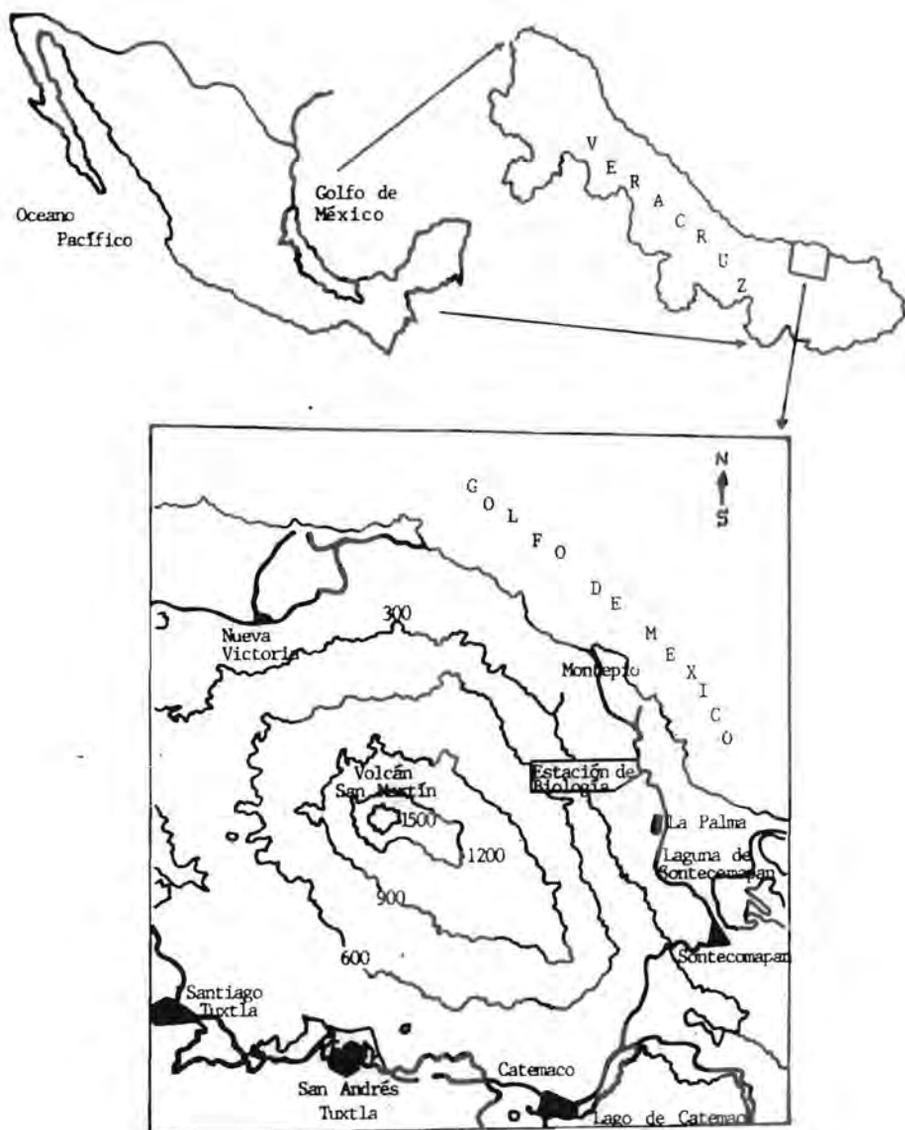


Figura 1.- Localización de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" en el estado de Veracruz. (Tomado de Dirzo y García en prensa)

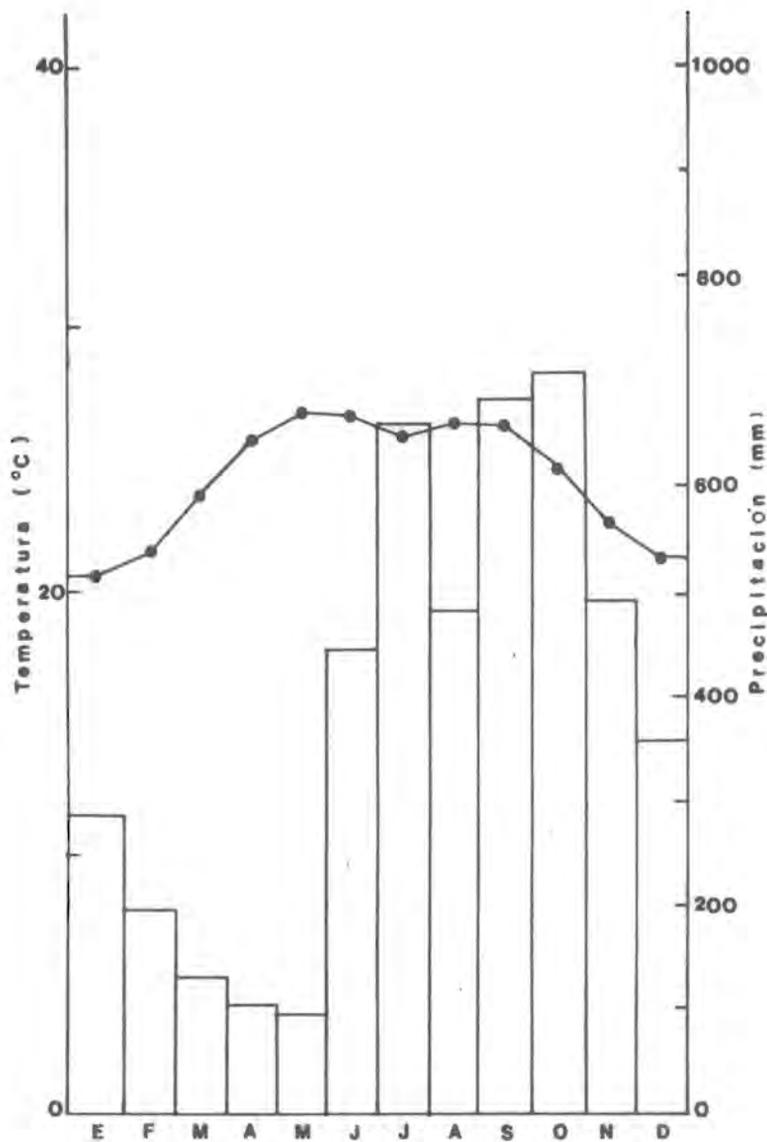


Figura 2.- Climograma de la estación climatológica de Coyame, localizada a 30 km al sur de la Estación "Los Tuxtles". Temperatura promedio (●). (Tomado de Ibarra y Sinaca, 1987).

Cuadro 1. Descripción de las especies estudiadas. Datos tomados de Ibarra, 1986.

	a)			b)			c)	d)				
	Tamaño (mm)	Semilla Forma	Tipo de ger- minación	Plántula	Descripción y morfología foliar	Adulto		Altura (cm)	D.A.P. (cm)	Floración	Fructificación	Dispersión **
				* Altura inicial X (cm)	* No. hojas inicial X (cm)	* A. foliar inicial X (cm)						
<i>Brosimum alicastrum</i> (Moraceae)	9-13 x 16-20	esférica	Epigea	24.83	2.14	34.52	Hojas simples peciolo ancho supracanalado. Lámina ovoida, yemas axilares.	20-25	50-90	enero-abril	abril-mayo	manífero
<i>Couepia polyandra</i> (Chrysobalanaceae)	23-25 x 13-16	elipsoide	Hipógea	12.96	3.24	51.85	Hojas simples alternas, peciolo ancho, supra- canalado. Lámina ovoida, envés pubescente.	15-20	40-80	mayo-junio	julio-agosto	
<i>Craibea tapia</i> (Capparidaceae)	9-15 x 7-10	reniforme	Hipógea	8.12	2.42	39.55	Hojas compuestas en espiral, trifoliadas, peciolo pinnado, folíolos obovados.	12-20	20-50	abril-mayo	agosto-sep.	manífero
<i>Diospyros elbii</i> (Ebenaceae)	13-25 x 12-14	angulosa	Hipógea	9.17	2.35	46.64	Hojas simples alternas, peciolo glabro. Lámina elíptica	20-25	50-70	mayo-junio	sep.-nov.	manífero
<i>Dussia mexicana</i> (Leguminosae)	27-40 x 12-16	elipsoide	Epigea	17.5	no det.	no det.	Hojas compuestas en espiral imparipinnadas; peciolo supracanalado. Folíolos ovoides, oblongos	25-35	90-150	marzo-mayo	mayo-julio	
<i>Euphorbia oleifera</i> (Euphorbiaceae)	22-28 x 23-27	subglobosa	Durian	18.45	5.65	142.28	Hojas simples en espiral. Peciolo con dos glándulas localizadas en su apice. Lámina ovoida cordada con base truncada, ápice redondeado.	15-25	30-60	sept.-abril	agosto-marzo	
<i>Pseudomelia oxyphyllaria</i> (Moraceae)	11-13 x 10-12	esférica	Hipógea	7.99	5.98	22.18	Hojas simples alternas; peciolo supracanalado. Lámina elipsoide ovoida con base obtusa.	20-25	30-60	febrero-abril	abril-mayo	aves
<i>Rhedia edulis</i> (Guttiferae)	30-45 x 16-21	elipsoide	Hipógea	11.12	3.16	32.44	Hojas simples opuestas. Estudios amarillentos al des- prenderlo del tallo. Lámina elíptica con base aguda.	6-8	15-25	marzo-abril	agosto-sep.	manífero

* Datos tomados en este estudio. Los datos para *Brosimum alicastrum* son del segundo registro.

** Datos tomados de Foster et al, 1985

Dussia mexicana (Leguminosae), Poulsenia armata (Moraceae) y Omphalea oleifera (Euphorbiaceae) entre otras; un estrato medio (10-20 m) representado por Pseudolmedia oxyphyllaria (Moraceae), Faramea occidentalis (Rubiaceae), Quararibea funebris, (Bombaceae), Stemmadenia donnell-smithii (Apocynaceae); y un estrato bajo, en el que dominan Astrocaryum mexicanum, Chamaedorea tepejilote (Palmae), Psychotria spp. (Rubiaceae), Trichilia moscata (Meliaceae) y Croton nitens (Euphorbiaceae). (Piñero et al., 1977).

El piso de la selva se encuentra cubierto por un denso estrato herbáceo dominado por varias especies de Araceae, junto con las plántulas de las especies arbóreas dominantes (R. Dirzo y C. Horvitz, en preparación).

Las especies de estudio

Para este estudio se seleccionaron ocho especies arbóreas dada su abundancia. Las ocho especies presentan, además, gran variabilidad en el peso de las semillas y una alta capacidad de germinación. Algunos detalles morfológicos y de la historia natural de estas especies se presentan resumidos en el Cuadro 1.

Las especies estudiadas fueron Brosimum alicastrum Sw. (Moraceae), Couepia polyandra Kunth (Chrysobalanaceae), Crataeva tapia (Capparaceae), Diospyros digyna Jacq. (Ebenaceae), Dussia mexicana Standley (Leguminosae), Omphalea oleifera Hemsl. (Euphorbiaceae), Pseudolmedia oxyphyllaria J. D. Smith (Moraceae) y Rheedia edulis Seeman (Guttiferae). Estas especies se seleccionaron debido a que son componentes estructurales importantes en la selva de Los Tuxtlas (Cuadro 2).

Cuadro 2. Las especies de estudio, fechas de colecta, número de individuos colectados y el porcentaje de semillas viables para cada una de ellas.

Especie	Fecha de colecta	# de ind. colectados	n	% de semillas viables *
<u>Brosimum alicastrum</u> (Moraceae)	21-mayo-86	6	874	95.4
<u>Couepia polyandra</u> (Chrysobalanaceae)	3-sep-86	6	655	96.9
<u>Crataeva tapia</u> (Capparaceae)	4-sep-86	5	810	89.6
<u>Diospyros digyna</u> (Ebenaceae)	15-dic-86	5	662	100
<u>Dussia mexicana</u> (Leguminosae)	17-junio-86	6	700	100
<u>Omphalea oleifera</u> (Euphorbiaceae)	3-febrero-87	7	733	**
<u>Pseudolmedia oxyphyllaria</u> (Moraceae)	20-abril-86	3	499	100
<u>Rheedia edulis</u> (Guttiferae)	3-agosto-86	5	700	100

* Determinado como el número promedio de semillas llenas y vivas en pruebas de flotación.

** No determinado en esta muestra, pero cercano al 100 % en otras muestras analizadas por Dirzo R. (com. pers.).

Con base en la clasificación de las historias de vida de las especies de la selva (Martínez-Ramos, 1985), tendríamos 6 especies nómadas, es decir, especies que se establecen y crecen bajo el dosel cerrado de la selva, pero que requieren de los claros para su reproducción; y 2 especies tolerantes (Diospyros digyna y Rheedia edulis) que son especies que se establecen en el sotobosque sin alcanzar nunca el dosel superior de la selva (ver también Núñez-Farfán, 1985).

En lo subsecuente, en este trabajo las especies serán referidas solamente por su nombre genérico.

En el Apéndice A, se enlistan las especies con las que se realizó el presente trabajo incluyendo una breve descripción de frutos y semillas (tomada de Ibarra, 1985).

Colecta de material

Para cada una de las especies estudiadas se colectaron semillas de diferentes individuos (3-7). Las colectas se realizaron dentro de la selva en las épocas de fructificación de cada especie (las fechas de colecta, número de individuos muestreados y porcentaje de semillas viables, se muestran en el Cuadro 2). Los frutos fueron llevados al laboratorio y de éstos se extrajeron y limpiaron las semillas. Una vez que las semillas estaban limpias se probó su viabilidad usando el método de flotación. En este método se considera que las semillas que flotan están "vanas" y por lo tanto inviables. Estas semillas fueron eliminadas del experimento. En contraste, las semillas que no flotan se consideraron viables. Al analizar una muestra de las semillas que no flotaron, se encontró que consistentemente

estaban llenas y aparentemente sanas. Las semillas viables se secaron a temperatura ambiente, para posteriormente pesarlas. También fueron eliminadas las semillas que estaban dañadas por depredadores.

Trabajo de laboratorio e invernadero

Cada semilla fue pesada individualmente en una balanza analítica. Después de haber pesado todas las semillas, para cada especie dada, se obtuvo el ámbito de los pesos de las semillas de la muestra, así como varias medidas de dispersión de la muestra. A partir de estos datos se determinó la amplitud del intervalo de clase y el número de intervalos; y se obtuvo la distribución de frecuencias de los pesos.

Para cada especie las semillas fueron agrupadas en clases de peso y después sembradas en cajas de plástico (23 x 17 x 9 cm) con suelo de la selva. El número de semillas por caja varió según el tamaño de las semillas de cada especie. Cada caja fue etiquetada de acuerdo al peso de las semillas que contenía. Las fechas de siembra y germinación se presentan en el Cuadro 3.

Condiciones experimentales

La germinación de semillas y el crecimiento de las plántulas, se llevó a cabo en una exclusión de la Estación de Biología de "Los Tuxtles". De esta manera se garantizó que las condiciones del experimento fueran homogéneas y exentas del

Cuadro 3. Fechas en las que se sembraron las semillas de cada especie estudiada, fechas de germinación, y el tiempo en días en que tardaron en germinar.

Especie	Fecha de siembra	Fecha de * germinación	Tiempo (días)
<u>Brosimum</u>	31-V-86	20-VI-86	31
<u>Couepia</u>	9-IX-86	4-XII-86	86
<u>Crataeva</u>	10-IX-86	10-XII-86	91
<u>Diospyros</u>	16-XII-86	2-IV-87	107
<u>Dussia</u>	18-VI-86	26-VI-86	38
<u>Omphalea</u>	5-II-87	2-IV-87	56
<u>Pseudolmedia</u>	20-IV-86	12-XII-86	236
<u>Rheedia</u>	5-VIII-86	2-IV-87	240

Esta fecha corresponde también al tiempo en que se transplantaron las plántulas de cada especie a bolsas individuales para el experimento de defoliación.

ataque por herbívoros. La exclusión de la Estación se encuentra totalmente fuera de la selva y la intensidad de la luz de la misma sobrepasa a la luz recibida en el sotobosque.

Las dimensiones de la exclusión son 9,85 m de largo x 5,80 m de ancho, con una altura máxima de 3,70 m y una mínima de 2,17 m; está construido con armazón de hierro y tela de malla de mosquitero transparente, de manera que permite el paso de luz, circulación de aire, y evita la entrada de insectos.

Las plántulas del experimento se colocaron en mesas de tela de alambre (tipo ciclón) de 2,15 x 1,20 x 90 m.

Tratamiento de defoliación

Una vez que las semillas de cada especie germinaron, se seleccionaron entre 20 y 25 plántulas por categoría de peso de la semilla original. Estas plántulas fueron transplantadas a bolsas de plástico (una plántula por bolsa) con 3000 cm³ de suelo, aproximadamente. Cada bolsa fue etiquetada individualmente con un número, para saber qué categoría de peso de semilla la había originado.

Para el transplante de plántulas de las cajas de germinación a las bolsas de crecimiento, se llevó a cabo el siguiente procedimiento: en una cubeta con suficiente agua, se metía una de las charolas con las plántulas y se dejaban por un intervalo de 2 a 3 minutos hasta que el suelo se saturaba y se aflojaba lo suficiente para que la plántula saliera sin dañarse y con todas sus raíces intactas.

Cada plántula se defolió periódicamente al 100%. En aquellas especies en las que el herbívoro natural deja intacta la nervadura central como es el caso de Brosimum alicastrum, Couepia polyandra, Diospyros digna, Omphalea oleifera, Pseudolmedia oxyphyllaria y Rheedea edulis (R. Dirzo com. pers.), la defoliación consistió en la remoción de la lámina foliar dejando la nervadura central. En las especies restantes la hoja se removió completamente.

Periódicamente, se hacía un registro de la altura, el número de hojas por plántula y la longitud de las hojas. La longitud de las hojas sirvió a su vez, para determinar el área foliar por medio de un análisis de regresión. Dicha regresión se obtuvo de medir la longitud y el área foliar de una muestra de 50 a 100 hojas colectadas al azar para cada una de las especies. En todos los casos la correlación fue altamente significativa y la proporción de la varianza explicada nunca fue menor a 91 % (Cuadro 4). Las fechas de registro y defoliación de cada una de las especies se encuentran en el Cuadro 5.

Esta metodología se siguió para cada una de las especies con las que se trabajó durante todo el periodo de este trabajo.

Biomasa de las plántulas

Otra forma de medir el desempeño de las plántulas es mediante la biomasa de éstas, por lo que en el último registro del experimento, las plántulas supervivientes de cada especie fueron extraídas de las bolsas de plástico de la misma manera como se hicieron los transplantes. Cada una de las plántulas fue puesta en una bolsa de papel etiquetada y se metieron a secar en

Cuadro 4. Proporción de la variación del área foliar explicada por la longitud foliar para las ocho especies estudiadas. En todos los casos la variación explicada resulta de un modelo de regresión lineal. $\text{Area folia} = a + \text{longitud} (b)$.

Especie	Varianza explicada (%)
<u>Brosimum</u>	94.35
<u>Couepia</u>	96.21
<u>Crataeva</u>	92.12
<u>Diospyros</u>	91.23
<u>Dussia</u>	95.35
<u>Omphalea</u>	96.40
<u>Pseudolmedia</u>	92.74
<u>Rheedia</u>	92.93

Cuadro 5. Fechas de defoliación y registro del crecimiento y sobrevivencia de las defoliaciones de las plántulas de cada especie estudiada.

Especie	1a. def.	2a. def.	3a. def.	4a. def.	5a. def.	6a. def.	7a. def.	8a. def.
<i>Brosimum</i>	20-junio-86	27-julio-86	17-ago-86	14-nov-86	5-feb-87	23-marzo-87	11-mayo-87	10-junio-87
<i>Couepia</i>	12-dic-86	17-marzo-87	11-mayo-87	12-junio-87	10-julio-87	13-oct-87	13-nov-87	11-dic-87
<i>Crataeva</i>	11-dic-86	5-feb-87	18-marzo-87	11-mayo-87	10-junio-87	10-julio-87	12-oct-87	13-nov-87
⁴² <i>Diospyros</i>	3-abril-87	12-mayo-87	11-junio-87	10-julio-87	12-oct-87	13-nov-87	11-dic-87	14-enero-88
<i>Dussia</i>	26-julio-86	30-sep-86	14-nov-86	4-feb-87	23-marzo-87	25-mayo-87	10-junio-87	11-julio-87
<i>Omphalea</i>	3-abril-87	11-mayo-87	11-junio-87	10-julio-87	15-oct-87	14-dic-87	11-dic-87	16-enero-88
<i>Pseudolmedia</i>	13-dic-86	16-abril-87	12-mayo-87	10-junio-87	11-julio-87	15-oct-87	13-nov-87	11-dic-87
<i>Rheedia</i>	3-abril-87	12-mayo-87	10-junio-87	9-julio-87	13-oct-87	13-nov-87	11-dic-87	14-enero-88

una estufa a una temperatura de 60 °C por un periodo de 48 horas. Posteriormente se obtuvo el peso individual de las plántulas en una balanza analítica.

Análisis Estadístico

Las diferencias en supervivencia de las plántulas producidas por semillas de diferente tamaño se compararon mediante análisis de contingencia (prueba de G (Zar, 1974) probando así la hipótesis nula de que no existen diferencias en el porcentaje de sobrevivientes entre categorías de peso). La longevidad de las plántulas (medida como el número promedio de días que vivieron las plántulas de cada categoría de peso de semilla) se comparó con un análisis de varianza (ANDEVA), nuevamente probando la hipótesis nula de que no existen diferencias entre el número de días promedio para plantas de diferentes categorías de semilla.

Para comparar las diferencias iniciales en tres variables de crecimiento (altura, número de hojas y área foliar) se aplicaron ANDEVAS, siendo la variable independiente la categoría de peso de la semilla y la variable de respuesta cada uno de los parámetros de crecimiento medidos en las plantas. Las comparaciones de las variables de crecimiento al final del estudio se llevaron a cabo simultáneamente, con análisis de varianza multivariados (ANDEVA-M) y cuando éstos fueron significativos se aplicaron ANDEVAS univariados. Para definir qué grupos (medias) presentaban diferencias significativas, después de aplicar los ANDEVAS, se siguió la prueba de la mínima diferencia significativa (LSD) (Zar, 1974) en todos los casos al nivel de significancia de 0.05. La biomasa final de las plántulas se comparó con ANDEVAS. La proporción de la biomasa raíz-tallo también se comparó con ANDEVAS pero sometiendo los datos a la transformación arcoseno.

RESULTADOS

Variación en el tamaño de las semillas

La variación natural en el peso de las semillas fue, en todos los casos, de gran magnitud (Cuadro 6). En promedio para todas las especies, el cociente valor máximo/valor mínimo fue mayor de 6.9. El caso más notable fue el de Dussia donde las semillas de menor tamaño difirieron de las más grandes por un factor de 12.6. Asimismo, este índice en Rheedia fue de 10.1. La mínima diferencia se detectó en Omphalea. No obstante, las semillas en esta especie difirieron por un factor de 2.2.

En el Cuadro 7 y Figura 3 se presentan más detalles de la distribución de frecuencias de pesos de las semillas de las especies estudiadas. Es evidente que todas las especies tuvieron una marcada tendencia hacia la distribución normal (Fig. 3). La única excepción evidente fue Couepia en la que se observan dos clases modales, probablemente debido a que, para esta especie, la muestra incluye dos sitios de colecta. Para todas las especies la tendencia a la normalidad se evaluó por medio de la prueba de bondad de ajuste de Kolmogorov-Smirnov y los resultados se muestran en el Cuadro 7.

Con base en este análisis y con los histogramas generados, se definieron las clases de tamaño de las semillas para cada una de las especies (Fig. 3 y Cuadro 7). Los detalles correspondientes a cada una de las especies se resumen en seguida.

Brosimum alicastrum. La distribución del peso de las semillas colectadas para Brosimum sigue una distribución normal ($P=0.292332$, i.e. probabilidad de que la distribución no sea normal). Con base en el ámbito de valores y el número de semillas analizadas, se obtuvo una distribución con 15 clases; éstas fueron a su vez agrupadas en cinco categorías (I-V) a partir de las cuales se obtuvieron las plántulas para el tratamiento experimental.

Couepia polyandra. Las semillas colectadas para Couepia no se distribuyen conforme a una curva normal ($P=0.0015517$). En el histograma de frecuencias pueden observarse dos picos, uno que se encuentra dentro de los pesos de semillas pequeñas y el otro en el de las semillas grandes. El número de clases obtenido de la distribución fue de 15, las cuales se agruparon en cinco categorías de tamaño de semilla.

Crataeva tapia. En esta especie los tamaños (el peso) de las semillas se ajustan a una curva normal ($P=0.230919$). La distribución de frecuencias obtenida para esta especie fue de 15 clases las cuales se agruparon en cuatro categorías de tamaño de semilla (cada categoría con 25 plántulas excepto la categoría IV que sólo fue de 13 plántulas).

Diospyros digyna. Para esta especie la distribución de frecuencias de los tamaños de semilla se ajusta a una curva normal ($P=0.524779$). Los intervalos de clase obtenidos para esta distribución fueron de 12, los cuales se dividieron en cinco categorías de tamaño de semilla.

Dussia mexicana. El peso de las semillas de esta especie varía mucho y su distribución se aproxima a una curva normal ($P=0.999906$). De la distribución de frecuencias se obtuvieron 15 clases, que fueron asignadas a cinco categorías.

Omphalea oleifera. El histograma de los pesos de las semillas de Omphalea muestra una distribución normal ($P=0.34041$). Se obtuvo una distribución de frecuencias con 15 clases, las cuales fueron agrupadas en cinco categorías de tamaño de semilla.

Pseudolmedia oxyphyllaria. Los pesos de las semillas colectadas para esta especie se ajustan a una distribución normal ($P=0.999978$). Con base en el número de semillas analizadas, se obtuvo una distribución con 13 clases; éstas fueron a su vez agruparon en cuatro categorías de peso.

Rheedia edulis. Los pesos de las semillas de esta especie se distribuyen en forma de una curva normal ($P=0.999752$). A partir de la distribución de 15 clases se obtuvieron cinco categorías de tamaño de semilla.

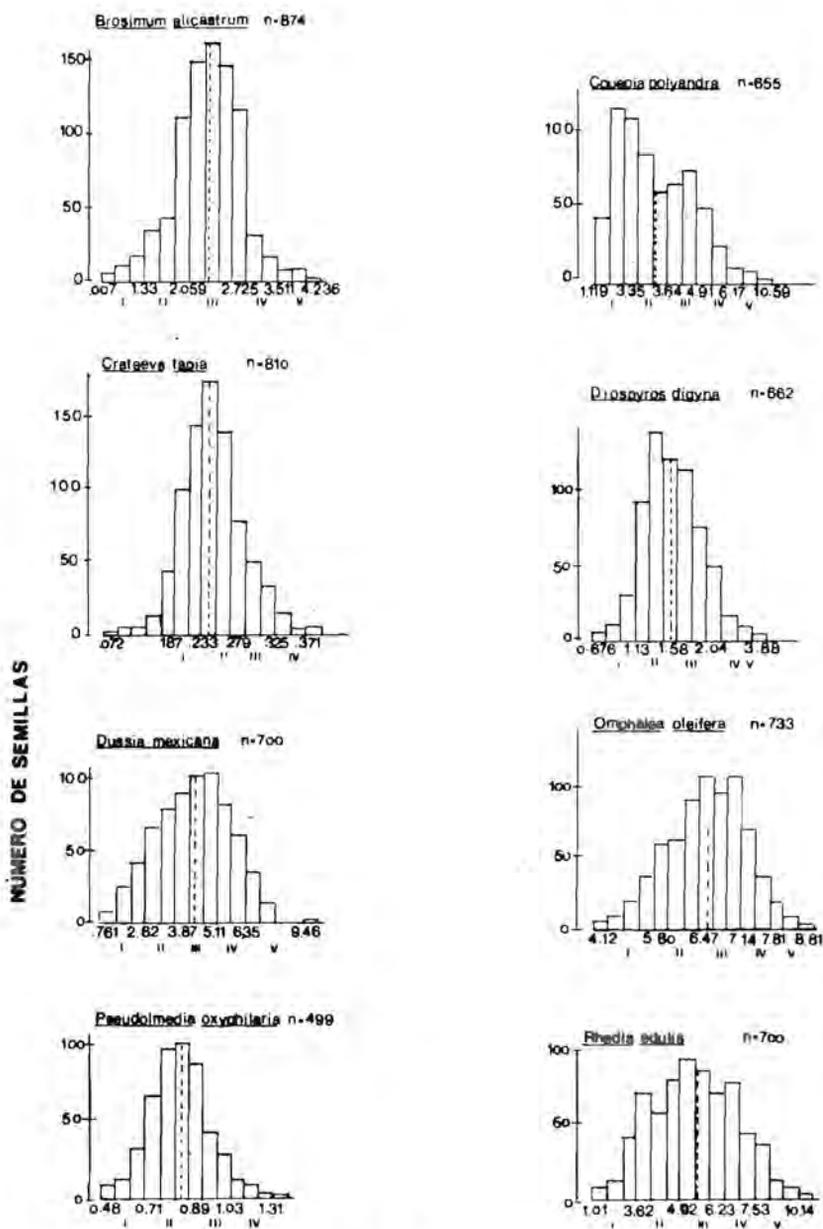
Cuadro 6. Peso promedio de las semillas de las especies estudiadas, así como algunos parámetros de variación, y el tamaño de la muestra. El cociente V_{\max}/V_{\min} indica el número de veces que varía el peso entre semillas.

Especie	N	Peso ($\bar{X} \pm D.E.$)		C.V. (%)	Ambito de peso		$\frac{V_{\max}}{V_{\min}}$
<u>Brosimum</u>	874	2.381	0.560	23.52	0.607	4.167	6.9
<u>Couepia</u>	655	3.721	1.580	42.46	1.119	10.013	9.0
<u>Crataeva</u>	810	0.248	0.050	20.16	0.072	0.413	5.7
<u>Diospyros</u>	662	1.941	0.437	22.51	0.679	3.883	5.7
<u>Dussia</u>	700	4.743	1.580	33.31	0.761	9.565	12.6
<u>Omphalea</u>	733	6.705	0.889	13.26	4.128	8.922	2.2
<u>Pseudolmedia</u>	499	0.857	0.134	15.54	0.484	1.339	2.8
<u>Rheedia</u>	700	5.514	1.821	33.03	1.015	10.294	10.1

C.V. = coeficiente de variación

Cuadro 7. Prueba de normalidad para la distribución de pesos de las semillas de las especies estudiadas. Se anexan el número de clases y su división en diferentes categorías de peso.

Especie	Normalidad		No. de clases	No. de categorías definidas
	D	P		
<u>Brosimum</u>	0.057335	0.292335	15	5
<u>Couepia</u>	0.127870	0.001551	15	5
<u>Crataeva</u>	0.063205	0.230919	15	4
<u>Diospyros</u>	0.054616	0.524779	12	5
<u>Dussia</u>	0.044669	0.999906	15	5
<u>Omphalea</u>	0.060029	0.34041	15	5
<u>Pseudolmedia</u>	0.049427	0.999978	13	4
<u>Rheedia</u>	0.046987	0.999752	15	5



CLASES DE LOS PESOS DE LAS SEMILLAS (gr.)

Figura 3.- Distribución de frecuencias de los pesos de las semillas de las especies estudiadas: Brosimum alicastrum, Couepia polyandra, Crataeva tapia, Diospyros digyna, Dussia mexicana, Omphalea oleifera, Pseudolmedia oxyphyllaria y Rhedia edulis colectadas en la selva de "Los Tuxtlas". Las líneas punteadas corresponde al promedio del peso.

Potencial germinativo de las especies

En el Cuadro 8 se muestran los porcentajes de germinación como función del tamaño de las semillas, para las siete especies analizadas. Para todas las especies, con excepción de Crataeva, las diferencias en el porcentaje de germinación entre categorías fueron significativas (pruebas de chi-cuadrada). Se observó en todas las especies, una tendencia a obtener mayor germinación para las semillas de mayor tamaño. En tres de las especies, Crataeva, Omphalea, y Rheedia, se observó un incremento monótonico en la germinación. Para estas tres especies hay una diferencia de +10, +34 y +29 % respectivamente entre las categorías I y V. En otras tres especies (Brosimum, Diospyros y Dussia), el incremento en la germinación fue mayor hasta cierta categoría de tamaño y disminuyó ligeramente en la categoría más alta. Sólo en Pseudolmedia se observó un comportamiento errático ya que las categorías menor y mayor tuvieron una germinación similar.

Cuadro 8. Porcentajes de germinación por categoría de peso (I-V) de las semillas de las especies estudiadas. Los pesos correspondientes a cada categoría siguen un orden creciente I < II < III < IV < V.

Espece	I	II	III	IV	V	$\frac{2}{X}$
<u>Brosimum</u>	50.0 %	73.54 %	81.91 %	86.82 %	73.68 %	30.72 ***
<u>Crataeva</u>	17.36 %	24.68 %	25.0 %	27.66 %		5.7
<u>Diospyros</u>	16.53 %	32.37 %	37.19 %	22.61 %	23.91 %	17.0 **
<u>Dussia</u>	20.31 %	20.28 %	34.03 %	42.70 %	34.55 %	23.7 ***
<u>Omphalea</u>	20.31 %	22.88 %	39.90 %	48.04 %	54.55 %	36.51 **
<u>Pseudolmedia</u>	38.37 %	23.27 %	31.58 %	36.17 %		8.74 *
<u>Rheedia</u>	24.43 %	39.13 %	43.09 %	52.0 %	53.06 %	28.3 ***

*, P < 0.05; **, P < 0.01; ***, P < 0.001.

Desempeño de las plántulas en función del tamaño de las semillas de origen

Couepia polyandra

Supervivencia

Las curvas de supervivencia para las plántulas de Couepia muestran un patrón similar al tipo I de Deevey (Fig. 4), es decir una alta supervivencia por un tiempo muy prolongado (500 días). Puede verse que la mortalidad es indistinguible entre las plántulas de las diferentes categorías de peso.

El ANDEVA aplicado a la longevidad de las plántulas demostró que no hay diferencias significativas entre las cinco categorías de plántulas ($F=1.055$, $P=0.382$). De igual manera, al comparar el número de plántulas sobrevivientes al final del experimento, por medio de un análisis de contingencia (Cuadro 9), se encontró que el número de supervivientes no difiere entre los diferentes tamaños de semillas ($G= 2.237$ $P > 0.05$).

Crecimiento

Los ANDEVAS para cada una de las variables de crecimiento (altura, número de hojas y área foliar) con respecto a las categorías de tamaño de las semillas se presentan en el Apéndice B.

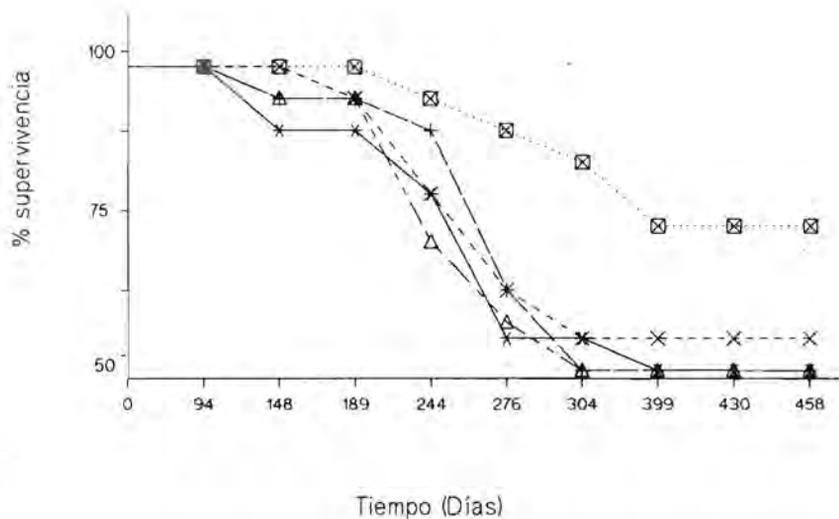


Figura 4.- Curvas de supervivencia de *Couepia polyandra* por categoría de peso de las semillas. Las categorías son: (—), I; (---), II; (-·-·-), III; (.....), IV; y (- - - -), V.

Cuadro 9. Análisis de contingencia para comparar el número de supervivientes al final del experimento en función de las cinco categorías de tamaño de semilla. Los números entre paréntesis corresponden a los valores esperados.

	I	II	III	IV	V	
supervivientes	16 (17.1)	16 (17.1)	17 (17.1)	20 (17.1)	15 (15.7)	84
muertas	9 (7.9)	9 (7.9)	8 (7.9)	5 (7.9)	8 (7.3)	39
	25	25	25	25	23	123

El ANDEVA para la altura inicial detectó la existencia de diferencias altamente significativas ($P=0.00001$). Los resultados de las comparaciones se muestran en el Cuadro 10a, pudiendo observarse que hay un efecto muy marcado del tamaño original de la semilla. En general, se observó que conforme las semillas son más grandes, las alturas iniciales de las plántulas que emergen de ellas son mayores aunque, no hay diferencias entre las plántulas que emergen de las categorías IV y V. Estas alcanzaron una altura ligeramente mayor que el doble de las plántulas de la categoría I.

Con respecto al número de hojas iniciales se detectó que también existen diferencias significativas entre las plántulas de diferentes categorías de tamaño ($P=0.00001$). La comparación mostró (Cuadro 10b) que la categoría I es la que más contrasta con las otras; entre las categorías II - V prácticamente no se encontraron diferencias.

En el área foliar inicial, al igual que en la altura y el número de hojas, se observó un efecto significativo ($P=0.00001$) del tamaño inicial de la semilla (Cuadro 10c). Las tres primeras categorías difirieron entre sí, mientras que la IV y V no difirieron entre ellas, pero fueron significativamente mayores que las otras tres primeras. El área foliar lograda por las plantas de la categoría I fue un poco menos de un tercio de las plantas de las categorías IV y V. De manera similar, el área foliar de las plantas de la categoría II resultó ser un poco mayor del doble de la alcanzada por las de la categoría I. Claramente de las tres variables, el área foliar inicial fue la más afectada por el tamaño de la semilla y el número de hojas fue la que resultó menos afectada.

Estos resultados indican que los valores iniciales para estas tres variables están determinados en gran medida, por el

Cuadro 10. Comparaciones del efecto de la categoría de semillas sobre tres variables. Los asteriscos indican las diferencias significativas ($P < 0.05$) entre categorías.

Categoría	N	Altura (cm)	No. Hojas	Area foliar (cm ²)
I	25	7.4240 *	2.6000 *	19.4885 *
II	25	10.8920 *	3.1600 *	40.3512 *
III	25	13.5720 *	3.2000 *	53.9352 *
IV	25	16.0760 *	3.4400 **	71.1819 *
V	25	16.4870 *	3.8696 *	75.8460 *

tamaño inicial de las semillas.

El ANDEVA-M para la altura, el número de hojas y el área foliar con respecto al efecto del tamaño de la semilla (categorías) y el tiempo (número de registros) mostró que las diferencias son altamente significativas para ambos factores ($F=116.657$, $P=0.0001$ para las categorías y $F=85.926$, $P=0.0001$ para el tiempo). Los ANDEVA univariados indicaron que el tamaño de la semilla y el tiempo tuvieron un efecto significativo sobre todas las variables analizadas (Cuadro 11).

En la Figura 5 se muestra el comportamiento temporal de las tres variables y la comparación estadística correspondiente, para las diferentes categorías de semillas. La altura promedio mensual de las plántulas (Fig. 5a) va incrementándose de la categoría menor de peso de semillas a la mayor, siendo el promedio más alto el de la categoría V. Las diferencias observadas al principio del experimento, se hacen mucho más evidentes hacia el final del mismo. Los contrastes para esta variable indicaron la existencia de diferencias significativas entre todas las categorías.

En el número de hojas promedio y en el área foliar promedio se observan fluctuaciones temporales marcadas (ver Fig. 5b y 5c). Para el número de hojas se observa una tendencia a que los valores más altos correspondan a la categoría V; los valores menores corresponden a la categoría más pequeña (I). Estos comportamientos extremos son significativamente diferentes de los que mostraron las categorías intermedias (II-IV), las cuales constituyen un grupo estadísticamente homogéneo. En cuanto al área foliar, el análisis estadístico revela un desempeño (significativamente) mejor, a medida que aumenta el tamaño de las semillas de origen.

Cuadro 11. Análisis de varianza univariados para la altura, número de hojas y área foliar en función de la categoría de peso y el tiempo para Couepia polyandra.

Categoría de tamaño:

Variable	F (gl= 4, 886)	P
Altura	470.62	0.0001
No. de hojas	12.881	0.0001
Area foliar	69.342	0.0001

Tiempo:

Variable	F (gl= 8, 886)	P
Altura	59.078	0.0001
No. de hojas	156.744	0.0001
Area foliar	167.171	0.0001

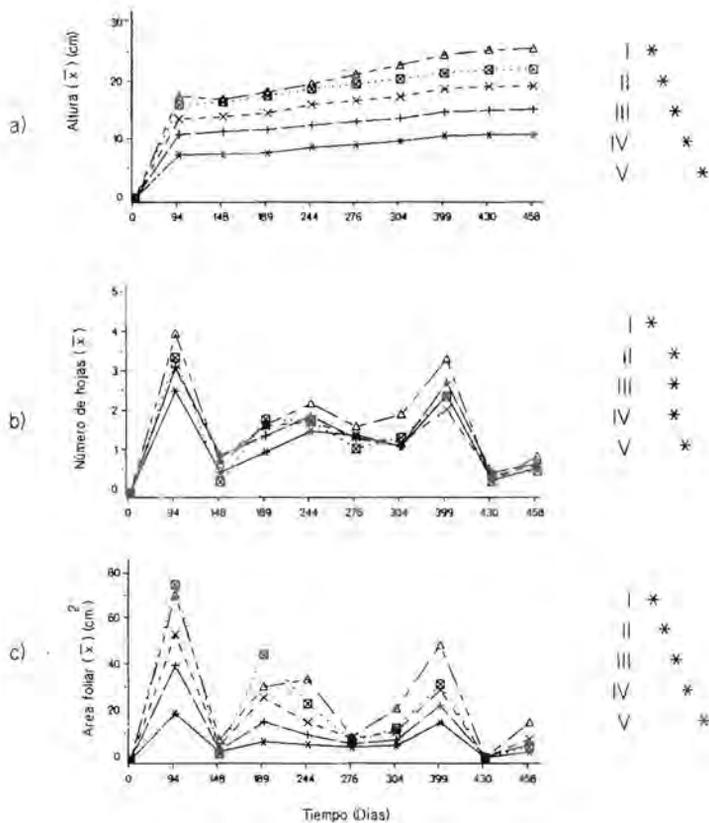


Figura 5.- Curso temporal de tres variables de crecimiento de plántulas de *Couepia polyandra*, provenientes de semillas de diferente tamaño. a) Altura promedio, b) Número promedio de hojas por planta, c) Área foliar promedio por planta. Se muestran también, para cada variable, los resultados de las comparaciones estadísticas entre categorías de tamaño de la semilla de origen. Las categorías de tamaño son: (—), I; (— — —), II; (- - - -), III; (- · - ·), IV; y (- - - -), V.

Como una medida más del desempeño de las plántulas se evaluó la proporción de la biomasa de la raíz respecto a la biomasa aérea, así como la biomasa total. Se encontró que todas las categorías de tamaño produjeron plántulas cuya biomasa de raíz fue cercana a la mitad del peso total. El ANDEVA mostró que existen diferencias significativas ($P=0.0175$) entre las categorías de peso de las semillas (Cuadro 12a). Las comparaciones entre categorías (Cuadro 12b) para dicha proporción, muestran que las categorías I, II, III y V no difieren entre sí, mientras que la IV difiere con todas las demás categorías.

La Figura 6 muestra que las proporciones obtenidas para la biomasa aérea y la biomasa de la raíz, no siguen ningún patrón definido. La biomasa de la raíz es comparativamente mayor en las categorías I y V, las cuales pertenecen a la menor y mayor categoría de peso de semilla respectivamente. Lo más evidente (y estadísticamente más significativo) es el menor valor observado en la categoría IV.

El ANDEVA correspondiente a la biomasa total detectó diferencias altamente significativas (Cuadro 13, Fig. 6). De las comparaciones entre categorías de semillas resultó que la biomasa de la categoría I fue significativamente menor que todas las otras; el mayor peso se presentó en las categorías IV y V y las categorías II y III tuvieron una biomasa intermedia.

Cuadro 12. Análisis de varianza de la proporción de la biomasa raíz/tallo para las plántulas de diferentes tamaño de semilla de *Couepia polyandra* (a) y comparaciones múltiples para las plántulas de diferentes categorías (b).

(a)

Fuente de variación	Suma de Cuadrados	g.l.	Cuadrado medio	F	P
Entre grupos	0.0446293	4	0.0111573	3.19	0.0175
Dentro de grupos	0.2763080	79	0.0034976		
Total	0.3209372	83			

(b)

Categoría	N	Promedio	Comparaciones
I	16	0.4565	*
II	16	0.4310	*
III	17	0.4556	**
IV	20	0.4690	*
V	15	0.4076	*

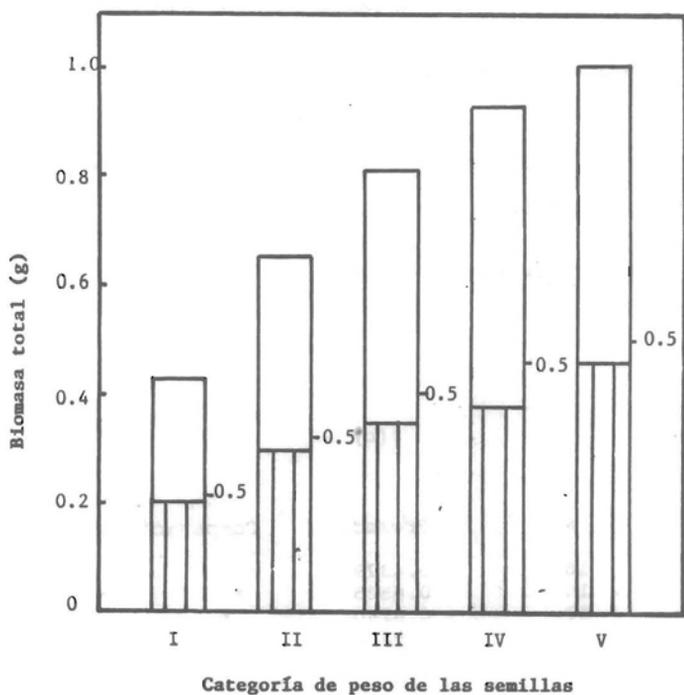


Figura 6.- Biomasa total promedio (peso seco) en gramos de las plántulas de *Couepia polyandra* provenientes de semillas de diferente peso. Para cada categoría (barra) se indica la proporción relativa de peso correspondiente a la raíz (▨) y tallo (□). Se indica en cada barra el punto que corresponde al 50% del peso seco (0.5).

Cuadro 13. Análisis de varianza de la biomasa total para las plántulas provenientes de diferentes categorías de tamaño de semilla de Couepia polyandra (a); y comparaciones múltiples para las plántulas de diferentes categorías (b).

(a)

Fuente de variación	Suma de Cuadrados	g.l.	Cuadrado medio	F	P
Entre grupos	3.5083701	4	0.8770925	39.224	0.00001
Dentro de grupos	1.7665079	79	0.223609		
Total	5.2748780	83			

(b)

Categoría	N	Promedio	Comparaciones
I	16	0.4379	*
II	16	0.6525	*
III	17	0.8180	*
IV	20	0.9362	*
V	15	1.0199	*

Crataeva tapia

Supervivencia

Las curvas de supervivencia de las plántulas de Crataeva son del tipo I de Devey para todas las categorías. Puede observarse (Fig. 7) que las categorías con mayor número de sobrevivientes fueron la I y IV, las cuales pertenecen a las categorías de menor y mayor tamaño de semillas respectivamente. Esta especie es la única que tuvo un comportamiento diferente al esperado ya que la categoría I (semillas más pequeñas) tuvo una supervivencia igual o mayor a la de plántulas originadas de semillas grandes. Esto no ocurrió con las demás especies estudiadas, en donde las plántulas de las categorías menores fueron las primeras que murieron. Una posible explicación de este comportamiento (inesperado) es que las semillas de la categoría I, utilizadas en esta especie, corresponden en realidad a la categoría de peso modal, que se ubica por arriba de los tamaños menores (ver Fig. 3).

La longevidad de las plántulas de distintas categorías de peso de las semillas de Crataeva no difiere significativamente entre sí ($F=1.395$, $P=0.250$).

El análisis de contingencia para el número de sobrevivientes al final del experimento, no mostró diferencias significativas entre los tratamientos del peso de la semilla (Cuadro 14; $G=5.949$, $P > 0.05$).

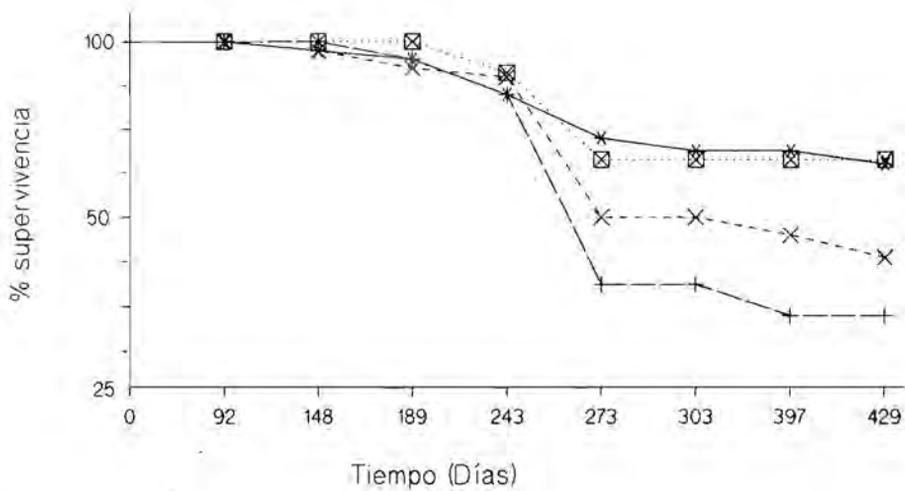


Figura 7.- Curvas de supervivencia de *Crataeva tapia* Por categoría de peso de las semillas. Las categorías son: (—), I; (---), II; (.....), III; (-·-·-·-), IV.

Cuadro 14. Análisis de contingencia para comparar el número de supervivientes al final del experimento en función de las cuatro categorías de tamaño de semilla. Los números entre paréntesis corresponden a los valores esperados.

	I	II	III	IV	
supervivientes	13 (9.7)	6 (9.7)	8 (9.7)	7 (5)	34
muertas	12 (15.3)	19 (15.3)	17 (15.3)	6 (8)	54
	25	25	25	13	88

Crecimiento

En los ANDEVA para la altura, el número de hojas y el área foliar iniciales, se encontraron diferencias que fueron marginalmente significativas entre las plántulas originadas de distintos tamaños de semilla (ver Apéndice C). Los valores promedio de estas variables se muestran en el Cuadro 15 y puede observarse que para las tres variables los valores mayores corresponden a las plantas de la categoría IV, mientras que los de las categorías I-III son prácticamente los mismos.

Los resultados del ANDEVA-M para las variables de crecimiento (altura, número de hojas y área foliar) con respecto a las categorías de peso de las semillas y a través del tiempo, mostraron efectos altamente significativos para ambos casos ($F=6.080$, $P=0.0001$ para la categoría de peso y $F=22.569$, $P=0.0001$ para el tiempo). Al analizar cada una de las variables de crecimiento por separado (ANDEVA univariado), se encontraron diferencias significativas entre las medias de las categorías de peso para cada todas las variables (Cuadro 16).

La Figura 8a muestra el curso temporal de las alturas promedio de las plántulas para cada categoría, así como el resultado de la comparación estadística. Es evidente una tendencia a lograr una mayor altura conforme aumenta el tamaño de las semillas de origen, excepto para las plántulas de la categoría III. Estas, mostraron una altura, a lo largo del tiempo, que no difiere significativamente de la categoría menor. Al final del experimento, la altura mayor correspondió a la categoría mayor (IV).

El número de hojas así como el área foliar producida por las plántulas de cada categoría mostraron fluctuaciones mar-

Cuadro 15. Comparaciones del efecto de la categoría de semilla sobre tres variables. Los asteriscos indican las diferencias significativas ($P < 0.05$) entre categorías.

Categoría	N	Altura (cm)	No. Hojas	Area foliar (cm)
I	25	7.8040 *	2.2400 *	31.4395 *
II	25	9.1200 *	2.9200 *	45.9391 **
III	25	7.7560 *	2.2800 *	32.0833 *
IV	13	7.4923 *	2.0769 *	57.1953 *

Cuadro 16. Análisis de varianza univariado para la altura, número de hojas y área foliar en función de la categoría de peso y el tiempo para las plántulas de Crataeva tapia.

Categoría de tamaño:

Variable	F (gl= 3, 461)	P
Altura	12.898	0.0001
No. de hojas	5.271	0.001
Area foliar	5.033	0.002

Tiempo:

Variable	F (gl= 7, 461)	P
Altura	2.751	0.008
No. de hojas	21.236	0.0001
Area foliar	39.142	0.0001

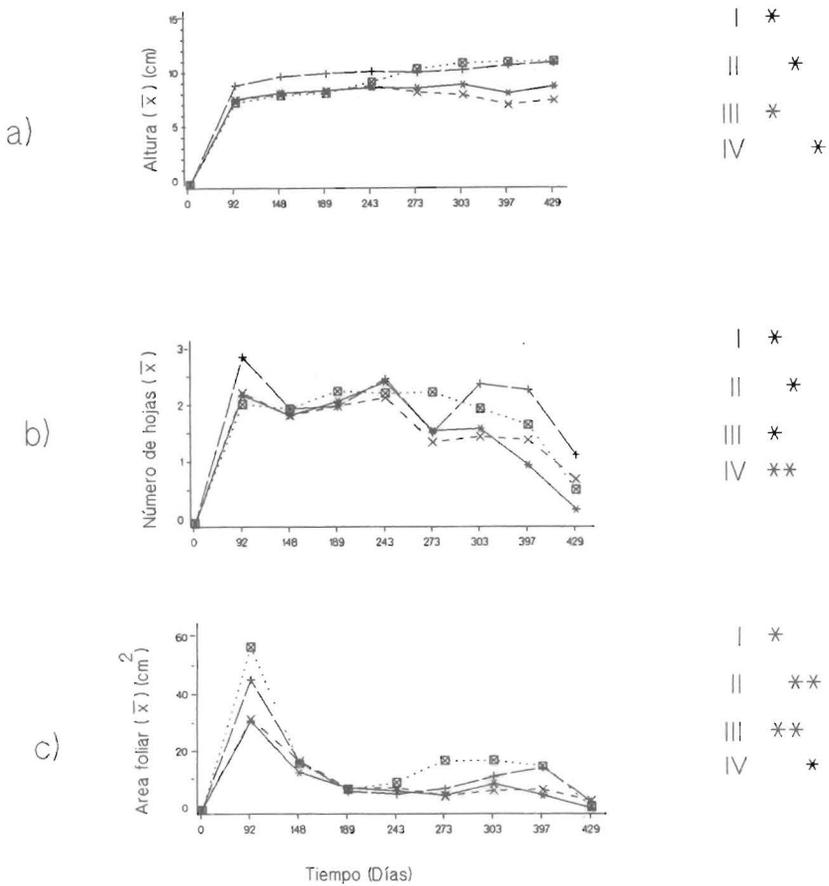


Figura 8.- Curso temporal de las tres variables de crecimiento de plántulas de *Crataeva tapia*, provenientes de semillas de diferentes tamaños. a) Altura promedio, b) Número promedio de hojas por planta. Se muestran también, para cada variable, los resultados de las comparaciones estadísticas entre categorías de tamaño de las semillas de origen. Las categorías de tamaño son: (—), I; (— —), II; (- - - -), III; (.....), IV; y (- - -), V.

cadras entre registros (Fig. 8b y 8c respectivamente). Para ambas variables, las plántulas provenientes de la categoría de semillas más pequeñas (I), se encuentran generalmente por debajo de las demás. Sin embargo, es notable que dentro de las fluctuaciones observadas, la categoría II muestra un comportamiento estadísticamente similar al de la categoría de las semillas más grandes.

El ANDEVA para la biomasa raíz/tallo no mostró diferencias significativas entre las categorías de distintos tamaños de semilla (Cuadro 17). En la representación gráfica de la proporción tallo/raíz (Fig. 9) lo más notable, es el hecho de que la proporción raíz/tallo es, en general, cercana a 0.5. El ANDEVA para la biomasa total no detectó la existencia de diferencias (Cuadro 18, Fig. 9).

Cuadro 17. Análisis de varianza de la proporción de la biomasa raíz/tallo para las plántulas de diferentes tamaño de semilla de Crataeva tapia (a) y comparaciones (prueba de rangos múltiples) de los promedios para plántulas de diferentes categorías (b).

(a)

Fuente de variación	Suma de Cuadrados	g.l.	Cuadrados medios	F	P
Entre grupos	0.378589	3	0.0126196	2.563	0.0774
Dentro de grupos	0.1230792	25	0.0049232		
Total	0.1609381	28			

(b)

Categoría	N	Promedio	Comparaciones
I	11	0.4854	*
II	5	0.4925	**
III	6	0.5702	*
IV	7	0.5466	**

Cuadro 18. Análisis de varianza de la biomasa total de las plántulas de diferentes tamaño de semilla de *Crataeva tapia* (a) y comparaciones (prueba de rangos múltiples) de los promedios para las plántulas de diferentes categorías (b).

(a)

Fuente de variación	Suma de Cuadrados	g.l.	Cuadrados medios	F	P
Entre grupos	0.2851812	3	0.0950604	2.316	0.1001
Dentro de grupos	1.0259721	25	0.0410389		
Total	1.3111533	28			

(b)

Categoría	N	Promedio	Comparaciones
I	11	0.3028	*
II	5	0.3054	**
III	6	0.3682	*
IV	7	0.5442	*

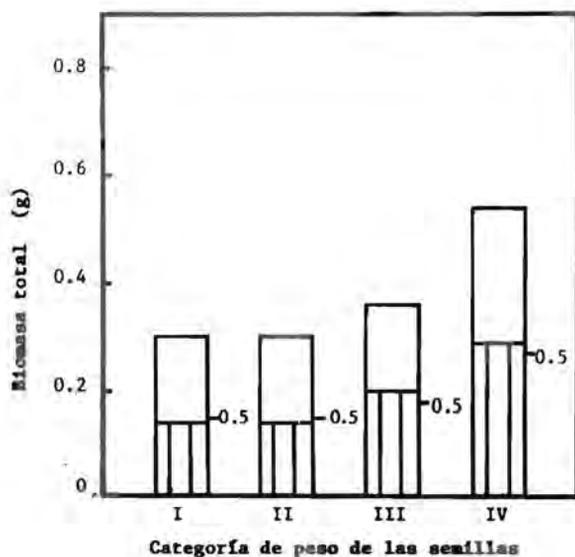


Figura 9.- Biomasa total promedio (peso seco) en gramos de las plántulas de *Crataeva tapia* provenientes de semillas de diferente peso. Para cada categoría (barra) se indica la proporción relativa de peso correspondiente a la raíz  y tallo . Se indica en cada barra el punto que corresponde al 50% del peso seco (0.5).

Diospyros dignyna

Supervivencia

La supervivencia de las plántulas de esta especie mostró un patrón del tipo I de Deevey. La categoría que se vió más afectada en su supervivencia fue la categoría I (semillas más pequeñas), seguida por la II y las categorías III, IV y V mostraron una supervivencia similar y se encuentran encima de las categorías menores (Fig. 10).

La longevidad fue significativamente diferente entre las categorías de tamaño de semilla ($P=0.0001$; Cuadro 19a) de las plántulas de Diospyros. Al hacer las comparaciones entre las categorías, puede observarse (Cuadro 19b) que la única categoría que difiere significativamente de las demás es la categoría I, la cual tuvo menor longevidad.

En el análisis de contingencia para el número de supervivientes al final del experimento (Cuadro 20), se obtuvieron resultados similares a los obtenidos con la longevidad ($G=17.364$, $P < 0.005$). Según estos resultados se puede concluir que la supervivencia final se ve afectada por el tamaño de la semillas. Una inspección detallada del cuadro de contingencia indica que el efecto más notable (i.e., el que más contribuye a la significancia estadística del análisis) fue el de un exceso de mortalidad en las plántulas de la categoría menor; los valores de supervivencia para las otras categorías son relativamente cercanos a los valores esperados.

Cuadro 19. Análisis de varianza de la longevidad de las plántulas de Diospyros digyna originadas de diferentes categorías de tamaño de semilla (a). Comparaciones (prueba de rangos múltiples) de los promedios para las diferentes categorías (b).

(a)

Fuente de variación	Suma de Cuadrados	g.l.	Cuadrado medio	F	P
Entre grupos	50680.69	4	12670.172	6.833	0.0001
Dentro de grupos	172446.3	93	1854.261		
Total	223126.9	97			

(b)

Categoría	N	Promedio	Comparaciones
I	18	333.5	*
II	20	379.9	*
III	20	394.0	*
IV	20	394.0	*
V	20	394.0	*

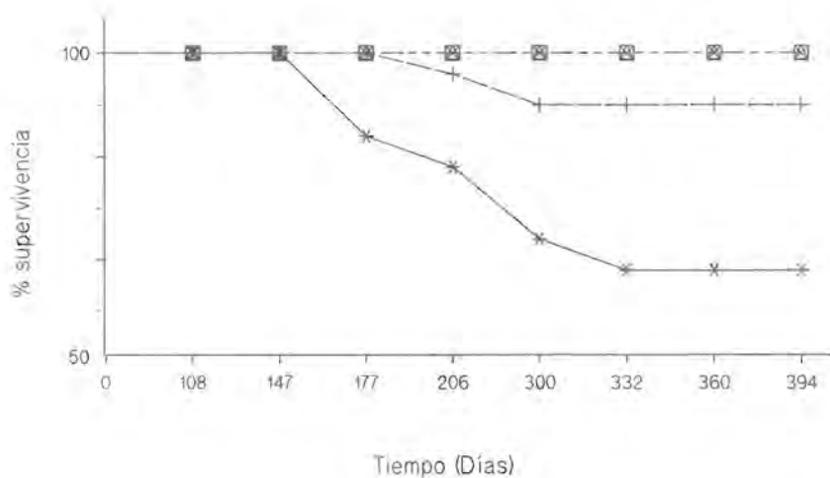


Figura 10.- Curvas de supervivencia de *Diospyros digyna* por categoría de peso de las semillas. Las categorías son: (—), I; (---), II; (-·-·-·-), III; (·····), IV; y (- - - -), V.

Cuadro 20. Análisis de contingencia para comparar el número de supervivientes al final del experimento en función de las cinco categorías de tamaño de semilla. Los números entre paréntesis corresponden a los valores esperados.

	I	II	III	IV	V	
supervivientes	11 (16.3)	18 (18.2)	20 (18.2)	20 (18.2)	20 (18.2)	89
muertas	7 (1.7)	2 (1.8)	0 (1.8)	0 (1.8)	0 (1.8)	9
	18	20	20	20	20	98

Crecimiento

Los ANDEVAS de los valores iniciales de la altura, número de hojas y área foliar, mostraron diferencias altamente significativas entre las categorías de peso ($P=0.00001$ en todos los casos) (Apéndice D). En las comparaciones múltiples para la altura inicial (Cuadro 21a), puede notarse que la categoría I difiere significativamente de las demás; las categorías II, III y IV no difieren entre sí. La categoría V alcanzó el mayor valor, aunque éste no difiere significativamente del correspondiente a la III.

En el número de hojas iniciales, se observa (Cuadro 21b) que sólo la categoría I difirió de las otras categorías.

En el área foliar inicial las comparaciones muestran (Cuadro 21c) que la categoría I difiere de las demás. De nuevo, la categoría de mayor valor fue la V, aunque no difirió significativamente de la III. Para esta especie, también, el efecto más marcado de las semillas sobre estas tres variables al principio del estudio fue sobre el área foliar.

El ANDEVA-M para las variables de crecimiento (altura, número de hojas y área foliar) con respecto al categoría de peso de las semillas y el tiempo, mostró diferencias altamente significativas ($F=22.571$, $P=0.0001$ para el peso y $F=152.948$, $P=0.0001$ para el tiempo). Además, se realizó un ANDEVA para cada una de las variables (Cuadro 22) y resultó que la altura y el área foliar difieren significativamente entre plántulas. Sin embargo, para el número de hojas no hubo diferencias significativas con respecto al tamaño de la semilla ($P=0.106$).

Respecto a la variación temporal de la altura en plántulas provenientes de diferentes categorías de peso de la semilla (Fig.

Cuadro 21. Comparación del efecto de la categoría de semilla sobre tres variables. Los asteriscos indican las diferencias significativas ($P < 0.05$) entre categorías.

Categoría	N	Altura (cm)	No. Hojas	Area foliar (cm ²)
I	18	7.3333 *	1.6667 *	29.4095 *
II	20	8.8950 *	2.6000 *	45.4012 *
III	20	9.7150 **	2.4000 *	51.4109 **
IV	20	9.4000 *	2.4000 *	48.3677 **
V	20	10.3050 *	2.6000 *	56.8976 *

Cuadro 22. Análisis de varianza univariado para la altura, número de hojas y área foliar en función de la categoría de peso y el tiempo para las plántulas de Diospyros digyna.

Categoría de tamaño:

Variable	F (gl= 4, 729)	P
Altura	71.148	0.0001
No. de hojas	1.917	0.106
Area foliar	9.268	0.0001

Tiempo:

Variable	F (gl= 7, 729)	P
Altura	75.638	0.0001
No. de hojas	180.649	0.0001
Area foliar	251.492	0.0001

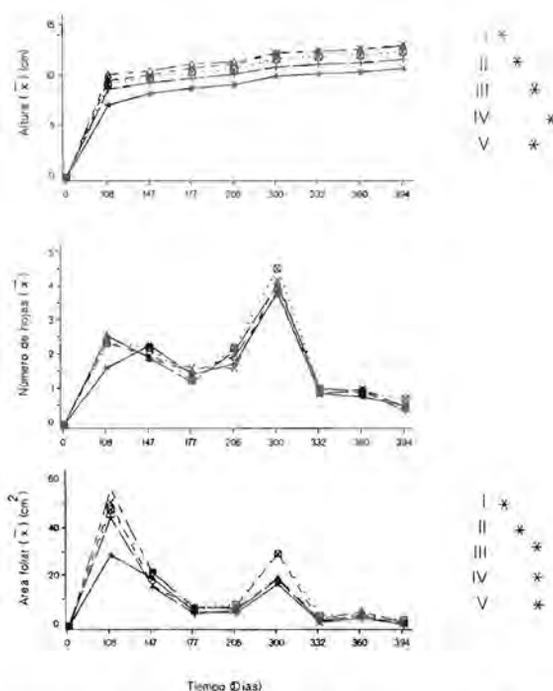


Figura 11.- Curso temporal de tres variables de crecimiento de plántulas de *Diospyros digyna*, provenientes de semillas de diferentes tamaños. a) Altura promedio, b) Número promedio de hojas por planta, c) Área foliar promedio por planta. Se muestra, también, para cada variable, los resultados de las comparaciones estadísticas entre categorías de tamaño de semillas de origen. Las categorías de tamaño son: I (—), II (---), III (····), IV (- · - ·), V (— · —).

11a) puede notarse que las alturas son mayores conforme aumenta el tamaño de las semillas de origen, con la excepción de las plántulas provenientes de la categoría mayor (V). Esta, inesperadamente, mostró un comportamiento intermedio y estadísticamente indistinguible del de la categoría III. En cuanto a la producción promedio mensual del número de hojas (Fig. 11b) se observa un comportamiento con fluctuaciones temporales el cual es notablemente similar en las diferentes categorías. El área foliar (Fig. 11c), también muestra fluctuaciones temporales y la única tendencia estadísticamente detectables es que el mejor desempeño, en global, corresponde a las tres categorías mayores.

En cuanto al análisis realizado para la proporción de la biomasa de la raíz con respecto a la biomasa aérea, no se obtuvieron diferencias significativas entre las categorías de peso (Cuadro 23). La fig. 12 muestra la proporción raíz/tallo y puede notarse que la mayor biomasa asignada es para la biomasa aérea. La biomasa total final mostró diferencias significativas entre categorías de semilla (Cuadro 24, Fig. 12). De las comparaciones se derivan dos grupos estadísticamente distintos: el de las dos primeras categorías y el de las categorías III-V.

Cuadro 23. Análisis de varianza de la proporción de la biomasa raíz/tallo para las plántulas de diferentes tamaños de semilla de Diospyros digyna.

Fuente de variación	Suma de Cuadrados	g.l.	Cuadrado medio	F	P
Entre grupos	0.0145722	4	0.0036431	1.069	0.3769
Dentro de grupos	0.2827364	83	0.0034065		
Total	0.2973086	87			

Cuadro 24. Análisis de varianza de la biomansa total para las plántulas de diferentes tamaño de semilla de *Diospyros digyna* (a), y comparaciones múltiples para las plántulas de diferentes categorías (b).

(a)

Fuente de variación	Suma de Cuadrados	g.l.	Cuadrado medio	F	P
Entre grupos	0.3346145	4	0.0836536	7.397	0.00001
Dentro de grupos	0.9386362	83	0.0113089		
Total	0.2973086	87			

(b)

Categoría	N	Promedio	Comparaciones
I	11	0.4939	*
II	18	0.5106	*
III	19	0.6033	*
IV	19	0.6416	*
V	21	0.6459	*

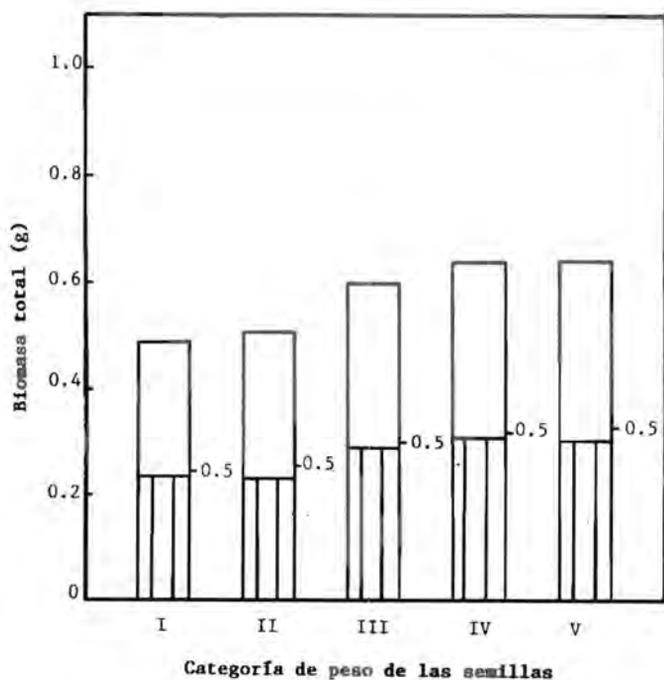


Figura 12.- Biomasa total promedio (peso seco) en gramos de las plántulas de *Diospyros digyna* provenientes de semillas de diferente peso. Para cada categoría (barra) se indica la proporción relativa de peso correspondiente a la raíz  y tallo . Se indica en cada barra el punto que corresponde al 50% del peso seco (0.5).



BIBLIOTECA
INSTITUTO DE ECOLOGIA
UNAM

Dussia mexicana

Supervivencia

Dussia muestra curvas de supervivencia cercanas al tipo II de Deevey. Es notable la variación en los patrones de mortalidad entre plántulas provenientes de semillas de diferentes clases de tamaño. La mayor supervivencia ocurre en las plántulas que provienen de las semillas más pesadas (Fig. 13).

La longevidad de las plántulas difiere significativamente ($F=10.081$, $P=0.0001$) entre los tratamientos de peso de semillas. Las comparaciones múltiples entre las categorías de peso se muestran en el Cuadro 25. Las plántulas que provienen de semillas de peso similar tienden a comportarse muy parecido, en cambio las plántulas que se originaron de semillas con pesos muy contrastantes se comportan de forma distinta (cf. Cuadro 25).

Al comparar la supervivencia final de las plántulas de Dussia por medio de un análisis de contingencia, se obtuvieron diferencias significativas entre las supervivencias de las plántulas provenientes de distintos tamaños de semillas ($G=18.772$, $P < 0.005$). En el Cuadro 26 puede notarse que los valores de mortalidad observados en las categorías menores están por encima de los valores esperados.

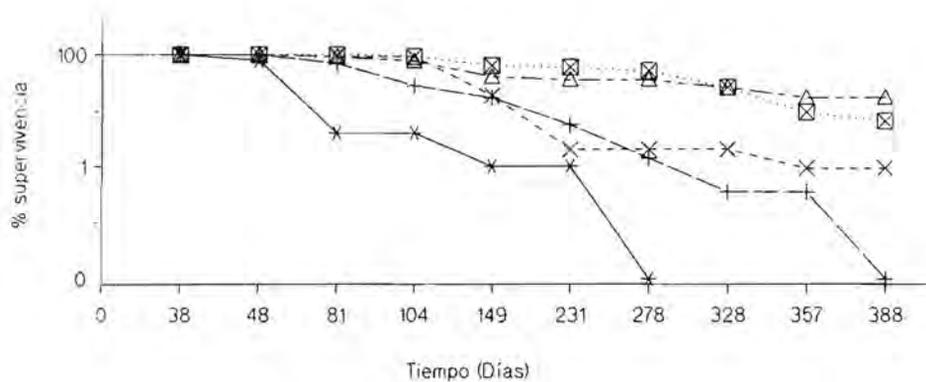


Figura 13.- Curvas de supervivencia de *Dussia mexicana* por categoría de peso de semillas. Las categorías son: (—), I; (- - -), II; (· · · · ·), III; (- · - · -), IV; y (- - - -), V.

Cuadro 25. Comparaciones múltiples de la altura promedio (a), número de hojas (b) y área foliar (c) en plántulas provenientes de semillas de diferentes tamaños de *Dussia mexicana*. Los valores anotados en la matriz son los niveles de significancia de las comparaciones correspondientes.

(a)

	1	2	3	4	5
1		0.0001	0.0001	0.0001	0.0001
2			0.282	0.0001	0.013
3				0.0001	0.128
4					0.0001
5					

(b)

	1	2	3	4	5
1		0.014	0.24	0.039	0.037
2			0.022	0.395	0.416
3				0.074	0.066
4					0.958
5					

(c)

	1	2	3	4	5
1		0.285	0.193	0.025	0.003
2			0.706	0.038	0.001
3				0.057	0.0001
4					0.066
5					

Cuadro 26. Análisis de contingencia para comparar el número de supervivientes al final del experimento en función de las cinco categorías de tamaño de semilla. Los números entre paréntesis corresponden a los valores esperados.

	I	II	III	IV	V	
supervivientes	0 (1.8)	0 (3)	2 (3.7)	5 (3.6)	9 (3.9)	16
muertas	10 (8.2)	17 (14)	19 (17.3)	15 (16.4)	13 (18.1)	74
	10	17	21	20	22	90

Crecimiento

Debido a que no se tienen los datos de número de hojas y área foliar inicial, no fue posible realizar los análisis respectivos.

El ANDEVA para la altura inicial mostró que existen diferencias altamente significativas ($P=0.00001$) (Apéndice E). De las comparaciones obtenidas para esta variable (Cuadro 27) puede observarse que la categoría I difiere significativamente de las demás; el valor alcanzado por la primera categoría, es menor de la mitad de cualquiera de las otras. El valor mayor, sorprendentemente corresponde a la categoría IV, mientras las categorías II, III y V constituyen un grupo estadísticamente homogéneo. En suma, hay un efecto inicial del tamaño de las semillas aunque éste no es monotónico.

Los resultados del ANDEVA-M señalan que el peso de las semillas y el tiempo tuvieron un efecto significativo sobre las variables de crecimiento ($F=11.429$, $P=0.0001$ para la categoría de peso y $F=12.682$, $P=0.0001$ para el tiempo). Los ANDEVA univariados para cada una de las variables muestran que el efecto es significativo en los tres casos (Cuadro 28).

En la Fig. 14a, se observan las alturas promedio a lo largo del tiempo para las diferentes categorías. Lo más notable es que la categoría más pequeña tiene los valores de altura promedio más bajos, seguidos por la categoría II. El mejor desempeño correspondió, inesperadamente, a la categoría IV, mientras que la categoría mayor mostró un comportamiento intermedio (estadísticamente similar al de la categoría III). Para el número de hojas y el área foliar por plántula (Fig. 14b y 14c), se observan fluctuaciones marcadas a lo largo del tiempo. Dentro de

Cuadro 27. Comparaciones del efecto de la categoría de semilla sobre la altura. Los asteriscos indican las diferencias significativas ($P < 0.05$) entre categorías.

Categoría	N	Altura (cm)
I	10	8.7800 *
II	17	17.1941 *
III	21	18.4286 **
IV	20	20.6150 *
V	22	18.3773 **

Cuadro 28. Análisis de varianza univariados para la altura, número de hojas y área foliar en función de la categoría de peso y el tiempo para las plántulas de Dussia mexicana.

Categoría de tamaño:

Variable	F (gl= 4, 401)	P
Altura	25.806	0.0001
No. de hojas	2.606	0.0001
Area foliar	5.567	0.0001

Tiempo:

Variable	F (gl= 9, 401)	P
Altura	9.501	0.0001
No. de hojas	28.048	0.0001
Area foliar	9.863	0.0001

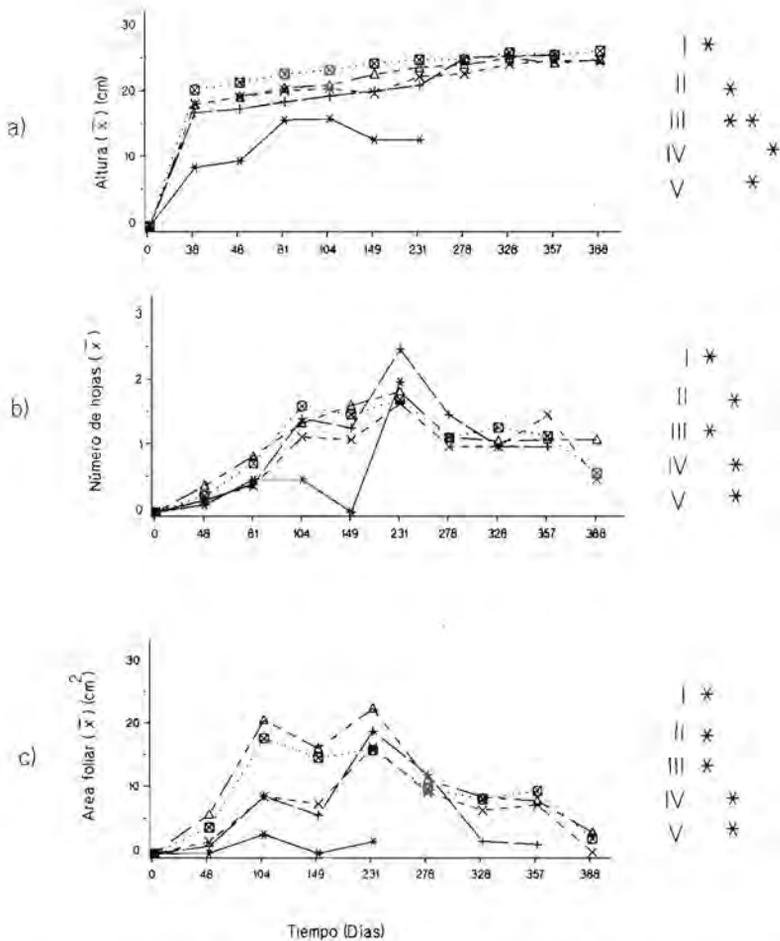


Figura 14.- Curso temporal de tres variables de crecimiento de plántulas de *Dussia mexicana*, provenientes de semillas de diferentes tamaños. a) Altura promedio, b) Número promedio de hojas por planta, c) Área foliar promedio por planta. Se muestran también, para cada variable, los resultados de las comparaciones estadísticas entre categorías de tamaño de la semilla de origen. Las categorías de tamaño son: I (—), II (---), III (- - -), IV (---), V (---).

estas irregularidades, lo único destacable es la tendencia a que las plántulas de las categorías menores tengan el menor desempeño y, en el caso del área foliar, a que las plántulas provenientes de las semillas más grandes, muestren el mejor desempeño.

Para esta especie no se obtuvo la biomasa final de las plántulas debido a la alta mortalidad que se tuvo a lo largo del experimento.

Omphalea oleifera

Supervivencia

Las curvas de supervivencia por categoría de peso (Fig. 15) no muestran diferencias significativas y permanecen constantes a lo largo del experimento, con una disminución mínima al final (tipo I de Devey). Como se esperaría, el ANDEVA para la longevidad de las plántulas comprueba que no existen diferencias significativas ($F=2.385$, $P= 0.382$) entre las plántulas que provienen de diferentes tamaños de semilla. Simultáneamente, la prueba de G (Cuadro 29) para el número final de sobrevivientes, no mostró diferencias significativas ($G=2.483$, $P > 0.05$). En resumen, la supervivencia de las plántulas de Omphalea no se ve afectada por el tamaño inicial de las semillas de las que provienen.

Crecimiento

En cuanto a la altura inicial, el análisis de varianza muestra diferencias altamente significativas ($P=0.00001$) entre las plántulas originadas por distintos tamaños de semilla (Apéndice F). En las comparaciones múltiples correspondientes, puede notarse (Cuadro 30a) que la categoría I es la que logró la menor altura, seguida de la II, aunque éstas difieren significativamente entre sí. De las tres categorías mayores, la que logró la mayor altura corresponde, inesperadamente, a la categoría IV.

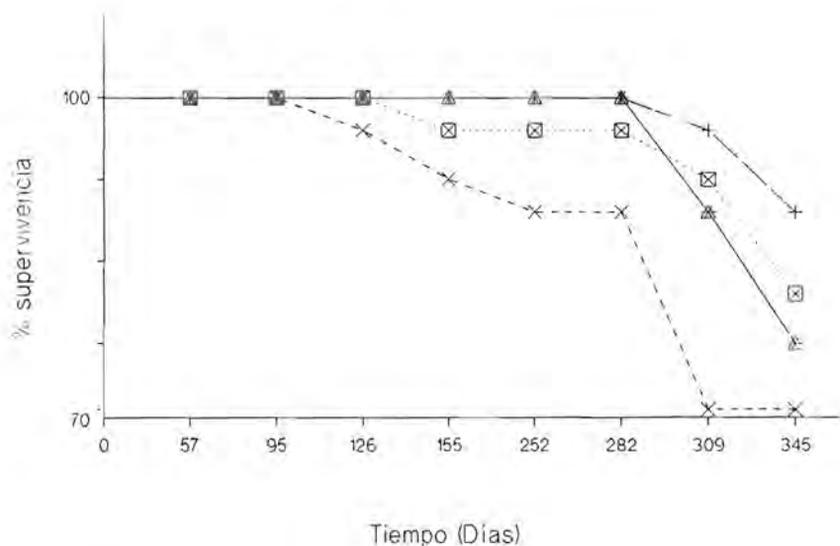


Figura 15.- Curvas de supervivencia de *Omphalea oleifera* por categoría de peso de las semillas. Las categorías son: (—), I; (---), II; (-·-·-·-), III; (·-·-·-·-), IV; y (- - - -), V.

Cuadro 29. Análisis de contingencia para comparar el número de supervivientes al final del experimento en función de las cinco categorías de tamaño de semillas. Los números entre paréntesis corresponden a los valores esperados.

	I	II	III	IV	V	
supervivientes	14 (14.6)	17 (14.6)	13 (14.6)	15 (14.6)	14 (14.6)	73
muertas	6 (5.4)	3 (5.4)	7 (5.4)	5 (5.4)	6 (5.4)	27
	20	20	20	20	20	100

Para el número de hojas iniciales el ANDEVA obtenido fue significativo ($P=0.0023$). En las comparaciones para esta variable (Cuadro 30b), se observa que las categorías I - III forman un grupo estadísticamente homogéneo y muy cercano a la categoría V. De nuevo, el valor mayor correspondió a la categoría IV.

Al igual que para la altura y el número de hojas, el ANDEVA para el área foliar inicial resultó altamente significativo ($P=0.00001$) (Apéndice F). En las comparaciones entre las categorías de peso (Cuadro 30c), se nota que los valores menores corresponden a la categoría I, seguida de la II; éstos son substancialmente menores que los correspondientes a las categorías III-V. Al igual que para las otras dos variables, el valor mayor correspondió a la categoría IV.

Es de hacer notar que para esta especie, también, el efecto más marcado del tamaño de las semillas correspondió al área foliar inicial; los valores extremos de esta variable difirieron por un factor de casi 9.

Por medio de un ANDEVA-M se analizó el comportamiento de las variables (altura, número de hojas y área foliar) con respecto a los diferentes tamaños de semilla y el tiempo. El resultado de este análisis fue que existen diferencias significativas para ambos factores ($F=28.924$, $P=0.0001$ para la categoría de peso y $F=195.884$, $P=0.0001$ para el tiempo). El Cuadro 31 muestra los ANDEVAS univariados encontrándose que sólo la altura resulto significativa.

Los incrementos en altura de las plántulas de Omphalea a través del tiempo (Fig. 16a), aumentan con el tamaño de la semilla. Las comparaciones estadísticas correspondientes muestran la existencia de tres grupos: uno, que logró la menor altura (categorías I y II), otro de comportamiento intermedio (categoría

Cuadro 30. Comparaciones del efecto de la categoría de semilla sobre tres variables. Los asteriscos indican las diferencias significativas ($P < 0.5$) entre categorías.

Categoría	N	Altura (cm)	No. hojas	Área foliar (cm ²)
I	20	13.4250 *	4.9500 *	34.5454 *
II	20	15.9700 *	5.3500 **	62.3455 *
III	20	20.5250 **	5.6500 **	209.3408 *
IV	20	22.2650 *	6.5000 *	275.5601 *
V	20	20.1350 *	5.8000 **	129.6280 *

Cuadro 11. Análisis de varianza univariados para la altura, número de hojas y área foliar en función de la categoría de peso y el tiempo para las plántulas de Omphalea oleifera.

Categoría de tamaño:

Variable	F (gl = 7, 732)	P
Altura	97.168	0.0001
No. de hojas	1.071	0.370
Area foliar	2.230	0.064

Tiempo:

Variable	F (gl = 7, 732)	P
Altura	207.419	0.0001
No. de hojas	236.531	0.0001
Area foliar	191.114	0.0001

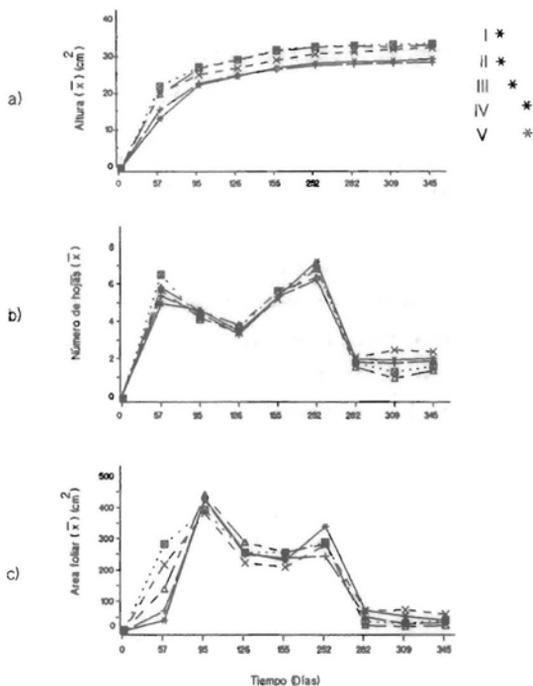


Figura 16.- Curso temporal de tres variables de crecimiento de plántulas de *Omphalea oleifera*, provenientes de semillas de diferentes tamaños. a) Altura promedio, b) Número promedio de hojas por planta, c) Área foliar promedio por planta. Se muestran también, para cada variable, los resultados de las comparaciones estadísticas entre categorías de tamaño de semillas de origen. Las categorías de tamaño son: (—), I; (— —), II; (- - -), III; (· · · ·), IV; y (- · - ·). V.

III), y un tercero con los mayores valores (categorías IV y V).

La producción mensual de hojas y el área foliar a través del tiempo (Fig. 16b y 16c), no fueron estadísticamente diferentes entre categorías. Para esta especie, en resumen, el único efecto detectable sobre el crecimiento, fue en el caso de la altura.

El ANDEVA para la proporción raíz/tallo no mostró diferencias significativas (Cuadro 32) entre las categorías de tamaño de semilla. La Fig. 17 muestra que la mayor proporción de biomasa está asignada a la parte aérea en todas las categorías de peso, y sólo se observaron pequeñas diferencias en la asignación para la biomasa de la raíz. La biomasa total en cambio, resultó significativamente diferente entre tratamientos (Cuadro 33, Fig. 17), observándose que sólo la categoría II difirió significativamente de las demás.

Cuadro 32. Análisis de varianza de la proporción de la biomasa raíz/ tallo para las plántulas de diferentes tamaño de semilla de Omphalea oleifera (a) y comparaciones (prueba de rangos múltiples) para las diferentes categorías (b).

(a)

Fuente de variación	Suma de Cuadrados	g.l.	Cuadrado medio	F	P
Entre grupos	0.0244522	4	0.0061130	2.21	0.077
Dentro de grupos	0.1880763	68	0.0027658		
Total	0.2125285	72			

(b)

Categoría	N	Promedio	Comparaciones
I	14	0.6541	**
II	17	0.6316	*
III	13	0.6712	*
IV	15	0.6840	*
V	14	0.6606	**

Cuadro 33. Análisis de varianza de la biomasa total para las plántulas de diferentes tamaño de semilla de Omphalea oleifera (a) y comparaciones múltiples para las plantulas de diferentes categorías (b).

(a)

Fuente de variación	Suma de Cuadrados	g.l.	Cuadrados medios	F	P
Entre grupos	13.862968	4	3.4657420	5.643	0.0006
Dentro de grupos	41.760968	68	0.6141319		
Total	55.623936	72			

(b)

Categoría	N	Promedio	Comparaciones
I	17	2.6623	*
II	14	3.2001	*
III	13	3.5528	*
IV	15	3.7343	*
V	14	3.7948	*

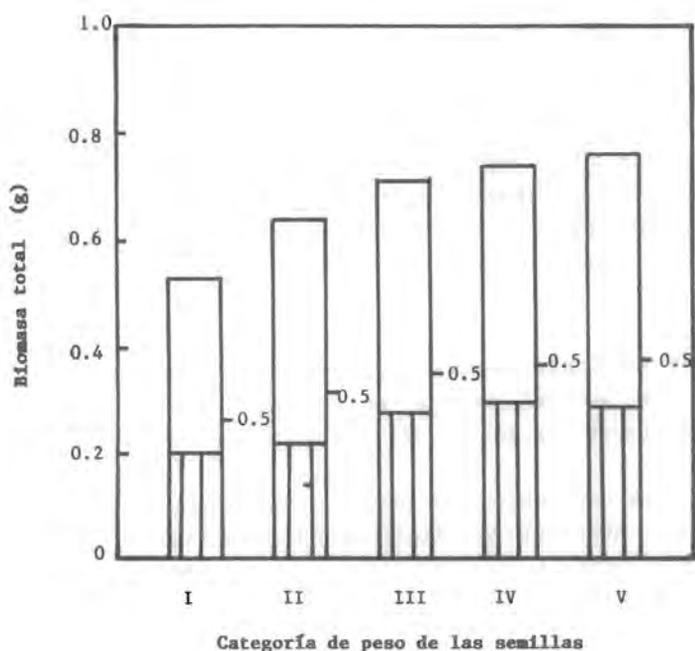


Figura 17.- Biomasa total promedio (peso seco) en gramos de las plántulas de *Omphalea oleifera* provenientes de semillas de diferente peso. Para cada categoría (barra) se indica la proporción relativa de peso correspondiente a la raíz  y tallo . Se indica en cada barra el punto que corresponde al 50% del peso seco (0.5).

Pseudolmedia oxyphyllaria

Supervivencia

En Pseudolmedia se observa que todas las plántulas provenientes de diferentes tamaños de semilla muestran una supervivencia similar. La tasa de mortalidad es similar entre las categorías (tipo II de Deevey), a excepción de la categoría de mayor peso (Fig. 18). A un mes de haber defoliado por primera vez las plántulas, se registró casi un 50% de mortalidad, observándose que la mayor supervivencia fue la de las plántulas provenientes de las semillas más grandes. A pesar de esto, el ANDEVA de la longevidad de las plántulas de las diferentes categorías resultó sólo marginalmente significativo ($F=2.464$, $P=0.068$).

El análisis de contingencia del número final de supervivientes en función del tamaño de la semilla, no mostró diferencias significativas ($G=3.7232$, $P > 0.05$) (Cuadro 34).

En suma, aunque hay tendencias perceptibles en las curvas de supervivencia, los análisis estadísticos no detectan un efecto significativo del tamaño de las semillas.

Crecimiento

El ANDEVA para la altura inicial de las plántulas de Pseudolmedia resultó ser estadísticamente significativo ($P=0.0156$).

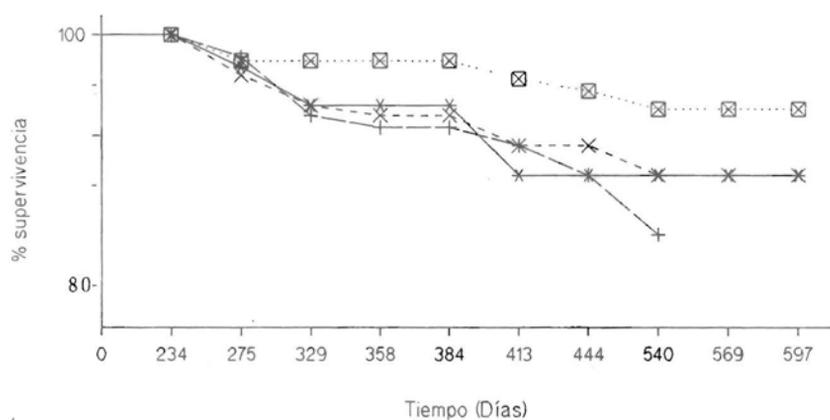


Figura 18.- Curvas de supervivencia de *Pseudolmedia oxyphyllaria* por categoría de peso de las semillas. Las categorías son (—), I; (- - -), II; (- - - - -), III; (.....), IV.

Cuadro 34. Análisis de contingencia para comparar el número de supervivientes al final del experimento en función de las cinco categorías de tamaño de semilla. Los números entre paréntesis corresponden a los valores esperados.

	I	II	III	IV	
supervivientes	1 (1.2)	0 (1.2)	1 (1.2)	2 (0.5)	4
muertas	24 (23.8)	25 (23.8)	24 (23.8)	9 (10.5)	82
	25	25	25	11	86

(Apéndice G). Las comparaciones múltiples para esta variable (Cuadro 35a) mostraron que sólo la categoría IV difiere de la I y de la III.

Con respecto al número de hojas iniciales, el ANDEVA no mostró diferencias significativas entre las categorías de peso ($P=0.0974$). El Cuadro 35b muestra los resultados de las comparaciones para esta variable.

El área foliar inicial resultó diferente entre las plántulas originadas de diferentes tamaños de semilla ($P= 0.0028$) (Apéndice G). Al hacer las comparaciones, se observa que la categoría I es la única que difiere significativamente de las demás categorías (Cuadro 35).

El tamaño de las semillas tuvo un efecto sobre la altura y área foliar de las plántulas de *Pseudolmedia*, pero el número de hojas no se vió afectado. En contraste con las otras especies, aunque hubo diferencias significativas para el caso de la altura y el área foliar, las diferencias adjudicables al tamaño de las semillas no fueron tan marcadas.

La altura, el número de hojas y el área foliar se analizaron por medio de un ANDEVA-M, el cual fue altamente significativo para las categorías y el tiempo ($F=8.618$, $P= 0.0001$ categoría de peso, $F=19.208$, $P=0.001$ tiempo). Subsecuentemente, se realizó un ANDEVA univariado para cada una de las variables de crecimiento, y se obtuvieron diferencias significativas para la altura y el área foliar pero no para el número de hojas (Cuadro 36).

En la Figura 19a puede notarse que la altura promedio a través del tiempo difiere entre las categorías de peso, siendo estadísticamente mayor en la categoría de semillas más grandes; las plántulas de las categorías I-III, forman un grupo

Cuadro 35. Comparaciones del efecto de la categoría de semilla sobre tres variables. Los asteriscos indican las diferencias significativas ($P < 0.05$) entre categorías.

Categoría	N	Altura (cm)	No. Hojas	Area foliar (cm ²)
I	20	6.9440 *	5.6800 **	16.5499 *
II	20	8.3600 **	6.7600 * *	22.2840 *
III	20	7.9080 **	5.6400 **	25.4175 *
IV	20	9.7364 *	5.6364 *	27.4005 *

Cuadro 36. Análisis de varianza univariado para la altura, número de hojas y área foliar en función de la categoría de peso y el tiempo para las plántulas de Pseudolmedia oxyphyllaria.

Categoría de tamaño:

Variable	F (gl= 3, 139)	P
Altura	20.898	0.0001
No. de Hojas	2.110	0.102
Area foliar	10.299	0.0001

Tiempo:

Variable	F (gl= 3, 139)	P
Altura	17.744	0.0001
No. de Hojas	28.772	0.0001
Area foliar	18.038	0.0001

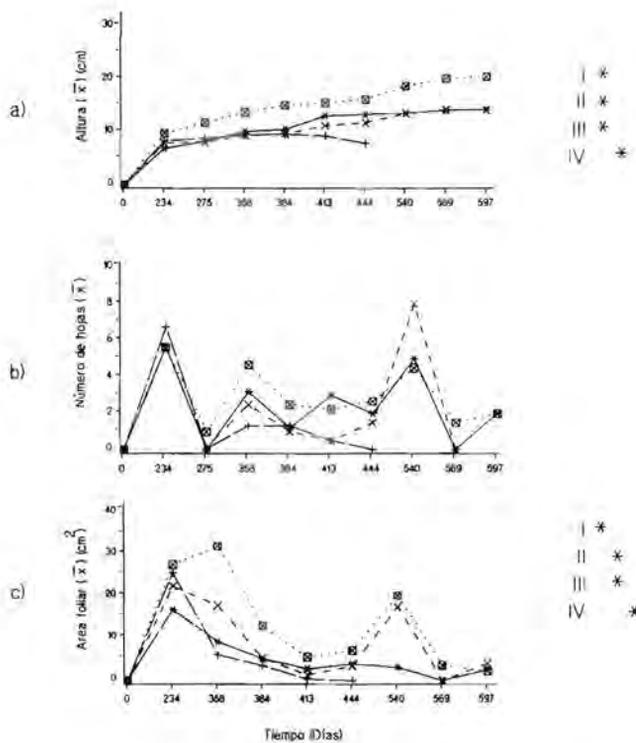


Figura 19.- Curso temporal de tres variables de crecimiento de plántulas de *Pseudolmedia oxyphyllaria*, provenientes de semillas de diferentes tamaños. a) Altura promedio, b) Número promedio de hojas por planta, c) Área foliar promedio por planta. Se muestran también, para cada variable, los resultados de las comparaciones estadísticas entre categorías de tamaño de la semilla de origen. Las categorías de tamaño son: (—), I; (— — —), II; (.....), III; (.....), IV.

estadísticamente homogéneo. La Figura 19b muestra la existencia de un comportamiento muy irregular del número de hojas por planta a través del tiempo.

Respecto al área foliar a través del tiempo (Fig. 19c), el desempeño mejor y el más pobre, correspondió respectivamente, a las categorías IV y I; las categorías II y III mostraron un comportamiento intermedio y estadísticamente similar.

No se obtuvo la biomasa de las plántulas de Pseudolmedia debido a que éstas murieron durante el transcurso del experimento.

Rheedia edulis

Supervivencia

Los resultados de la supervivencia en el tiempo de las plántulas de Rheedia, provenientes de diferentes tamaños de semilla, se muestran en la Figura 20. Las curvas de supervivencia son del tipo I de Deevey, y no existen diferencias apreciables entre las categorías.

El tamaño de las semillas no tuvo efecto sobre la longevidad de las plántulas ($F=1.248$, $P= 0.296$). Lo mismo ocurrió con en el análisis de contingencia (Cuadro 37) para el número final de las plántulas ($G=7.1213$, y $P > 0.05$).

Crecimiento

La altura promedio de las plántulas al inicio del experimento mostró diferencias altamente significativas entre categorías ($P=0.00001$) (Apéndice H). Los valores mínimo y máximo correspondieron respectivamente, a las categorías I y V. Las categorías II, III y V resultaron estadísticamente indistinguibles (Cuadro 38a). En contraste, el número de hojas no mostró diferencias significativas al inicio del experimento ($P=0.1782$) (Apéndice H), lo que indica que esta variable no se ve afectada por el tamaño de semilla. El Cuadro 38b muestra los promedios de las comparaciones.

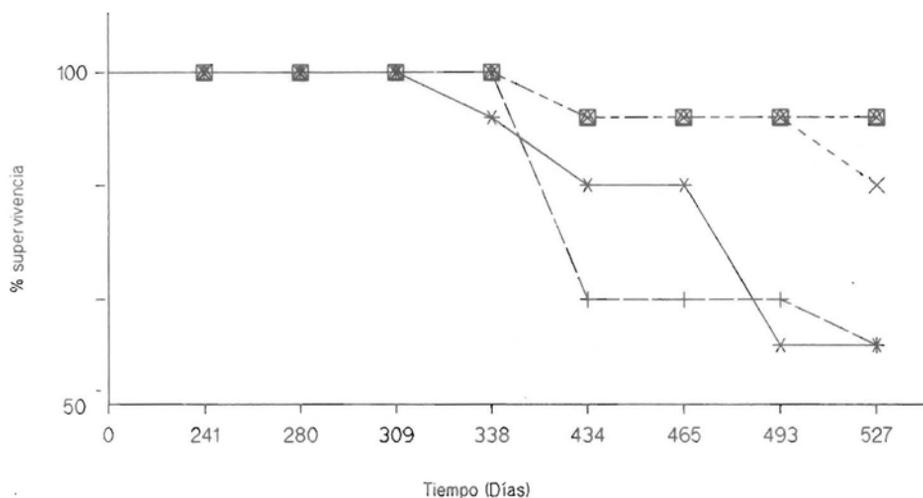


Figura 20.- Curvas de supervivencia de *Rheedia edulis* por categoría de peso de las semillas. Las categorías son: (—), I; (---), II; (-----), III; (.....), IV; y (----), V.

Cuadro 37. Análisis de contingencia para comparar el número de supervivientes al final del experimento en función de las cinco categorías de tamaño de semilla. Los números entre paréntesis corresponden a los valores esperados.

	I	II	III	IV	V	
supervivientes	15 (17.2)	15 (17.2)	18 (17.2)	19 (17.2)	19 (17.2)	86
muertas	5 (2.8)	5 (2.8)	2 (2.8)	1 (2.8)	1 (2.8)	14
	20	20	20	20	20	100

El área foliar inicial, al igual que la altura, registró diferencias altamente significativas entre las plántulas de las diferentes categorías ($P=0.00001$) (Apéndice H). Al realizar las comparaciones entre categorías de tamaño (Cuadro 38c), se encontró que los valores mínimo y máximo corresponden a las categorías II y IV respectivamente, aunque en este caso la categoría IV no difiere significativamente de las categorías II y III.

Aunque hubo diferencias significativas, en esta especie el efecto del tamaño de las semillas no fue tan marcado como en las otras especies.

El ANDEVA-M para las variables de crecimiento (altura, número de hojas y área foliar) con respecto a la categoría de peso y el tiempo, resultó significativo ($F=59.831$, $P=0.0001$, categoría; $F=73.466$, $P=0.0001$ tiempo), al igual que los ANDEVAS para cada una de las variables (Cuadro 39).

La variación temporal de la altura (Fig. 21a) muestra que hasta la mitad del experimento, el menor desempeño correspondió a las plántulas de la categoría I, mientras que en las otras categorías el patrón no es tan claro. Sin embargo, en global, el desempeño es mejor conforme aumenta el tamaño de las semillas de origen. Al final del experimento la altura de las plantas de la categoría V fue aproximadamente el doble que el de las plántulas de la categoría menor.

El número de hojas promedio (Fig. 21b), fluctúa a lo largo del experimento y el análisis estadístico revela que el mejor desempeño corresponde a las plántulas de las categorías III-V, en comparación al de las categorías I y II. En el caso del área foliar por planta a lo largo del tiempo (Fig. 21c), se observa que aunque existen marcadas fluctuaciones, hay dos grupos

Cuadro 38. Comparaciones del efecto de la categoría de semilla sobre tres variables. Los asteriscos indican las diferencias significativas ($P < 0.05$) entre categorías.

Categoría	N	Altura (cm)	No. Hojas	Area foliar (cm ²)
I	20	8.8850 *	2.70 *	18.6824 *
II	20	11.0850 *	3.00 **	33.7347 **
III	20	11.4050 *	3.20 *	34.3699 **
IV	20	12.8550 *	3.25 **	42.0143 *
V	20	11.3900 *	3.65 **	33.4089 *

Cuadro 39. Análisis de varianza univariados para la altura, número de hojas y área foliar en función de la categoría de peso y el tiempo para las plántulas de Rheedia edulis.

Categoría de tamaño:

Variable	F (gl= 4, 743)	P
Altura	205.595	0.0001
No. de hojas	14.425	0.0001
Area foliar	51.183	0.0001

Tiempo:

Variable	F (gl= 7, 743)	P
Altura	27.780	0.0001
No. de hojas	145.902	0.0001
Area foliar	138.506	0.0001

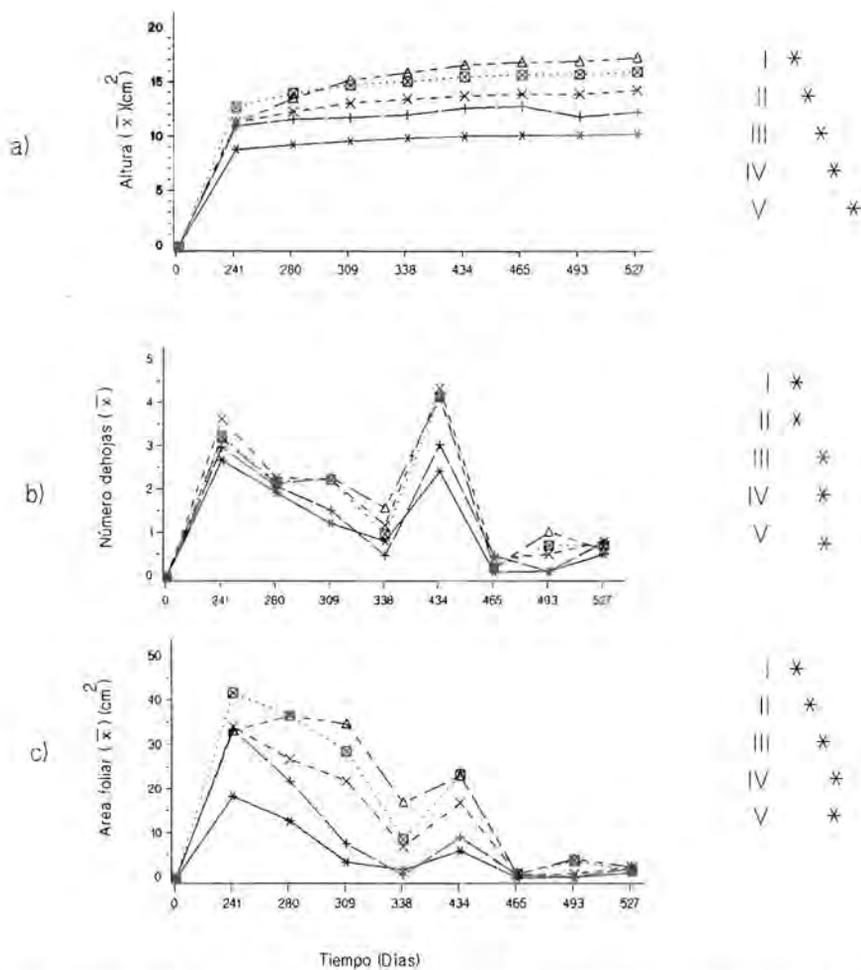


Figura 21.- Curso temporal de tres variables de crecimiento de plántulas de *Rheedea edulis*, provenientes de semillas de diferentes tamaños. a) Altura promedio, b) Número promedio de hojas por planta, c) Área foliar promedio por planta. Se muestran también, para cada variable, los resultados de las comparaciones estadísticas categorías de tamaño de la semilla de origen. Las categorías de tamaño son: (—), I; (—), II; (- - -), III; (.....), IV; (- - -), V.

estadísticamente distinguibles: uno de menor desempeño (categorías I-III), y el otro (categorías IV y V), que alcanzó los mayores valores de área foliar.

El análisis de varianza para la proporción de la biomasa raíz/tallo resultó significativamente diferente entre las categorías de peso ($P= 0.03$; Cuadro 40); estas diferencias son claras al hacer las comparaciones múltiples, las cuales muestran que la categoría V difiere de las categorías II y III pero no de las categorías IV y I (ver también Fig. 22). En las plántulas de esta especie, la mayor asignación de biomasa fue para la raíz (cf. Fig. 22). En relación a la biomasa total final, el ANDEVA detectó un efecto del tamaño de las semillas, altamente significativo (Cuadro 41, Fig. 22). La comparación correspondiente revela un incremento monotónico en el promedio de la biomasa de las plántulas en función de las semillas de origen.

Cuadro 40. Análisis de varianza de la proporción de la biomasa raíz/tallo para las plántulas de diferentes tamaños de semilla de Rheedia edulis (a) y comparaciones múltiples para las plántulas de diferentes categorías (b).

(a)

Fuente de variación	Suma de Cuadrados	g.l.	Cuadrado medio	F	P
Entre grupos	0.0526637	4	0.0131659	2.793	0.0316
Dentro de grupos	0.3818750	81	0.0047145		
Total	0.4345387	85			

(b)

Categoría	N	Promedio	Comparaciones
I	15	0.829	**
II	15	0.841	*
III	18	0.857	*
IV	19	0.814	**
V	19	0.787	*

Cuadro 41. Análisis de varianza de la biomasa total para las plántulas de diferentes tamaño de semilla de Rheedia edulis (a) y comparaciones múltiples para las plántulas de diferentes categorías (b).

(a)

Fuente de variación	Suma de Cuadrados	g.l.	Cuadrado medio	F	P
Entre grupos	3.2715706	4	0.8178926	35.41	0.00001
Dentro de grupos	1.8708098	81	0.0230964		
Total	5.1423803	85			

(b)

Categoría	N	Promedio	Comparaciones
I	15	0.3697	*
II	15	0.5426	*
III	18	0.7342	*
IV	19	0.8312	**
V	19	0.9194	*

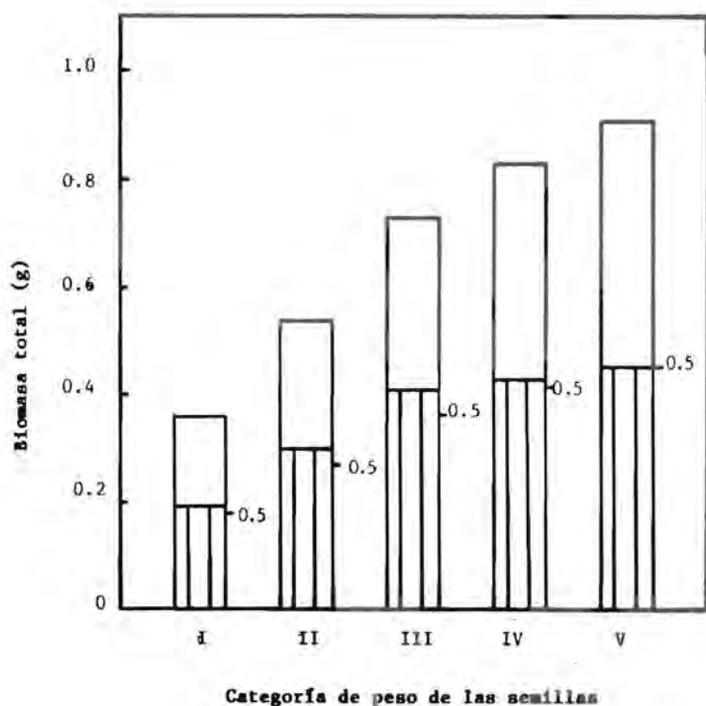


Figura 22.- Biomasa total promedio (peso seco) en gramos de las plántulas de *Rhedia edulis* provenientes de semillas de diferente peso. Para cada categoría (barra) se indica la proporción relativa de peso correspondiente a la raíz  y tallo . Se indica en cada barra el punto que corresponde al 50% del peso seco (0.5).

Brosimum alicastrum

Supervivencia

La supervivencia para Brosimum muestra un patrón similar al tipo I de Deevey (Fig. 23), es decir, una alta supervivencia por mucho tiempo, seguida por una mortalidad repentina. Puede notarse que la mayor mortalidad se presentó en las categorías de semillas de menor peso. Sin embargo, el análisis de varianza para la longevidad de las plántulas, muestra que no hay diferencias significativas entre las categorías para este parámetro ($F=1.102$, $P=0.361$). Asimismo, el análisis de contingencia para el número final de plántulas sobrevivientes tampoco mostró diferencias significativas ($G=4.1733$, $P > 0.005$) (Cuadro 42). Puede deducirse que la supervivencia de las plántulas de Brosimum no se vió afectada por el tamaño de la semilla.

Crecimiento

Para las plántulas de Brosimum, no se tomaron los datos iniciales de altura, número de hojas ni área foliar.

El ANDEVA-M para la altura, número de hojas y el área foliar con respecto al efecto del tamaño de las semilla y el tiempo, detectó diferencias altamente significativas para ambos factores (tamaño de semilla $F=88.566$, $P=0.0001$; y tiempo $F=49.692$, $P=0.0001$). Se obtuvieron resultados similares al aplicar los ANDEVA univariados (Cuadro 43).

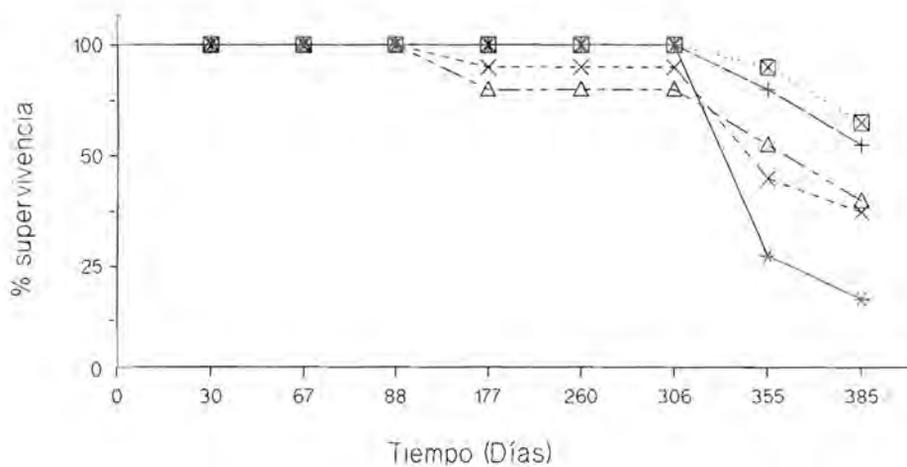


Figura 23.- Curvas de supervivencia de *Brosimum alicastrum* por categoría de peso de semillas. Las categorías son: (—), I; (---), II; (.....), III; (- · - · -), IV; y (-----), V.

Cuadro 42. Análisis de contingencia para comparar el número de supervivientes al final del experimento en función de las cinco categorías de tamaño de semilla. Los números entre paréntesis corresponden a los valores esperados.

	I	II	III	IV	V	
supervivencia	10 (12.7)	18 (16.4)	14 (14.9)	17 (14.9)	8 (8.2)	67
muertas	7 (4.3)	4 (5.6)	6 (5.1)	3 (5.1)	3 (2.8)	23
	17	22	20	20	11	90

Cuadro 43. Análisis de varianza univariados para la altura, número de hojas y área foliar en función de la categoría de peso y el tiempo para las plántulas de Brosimum alicastrum.

Categoría de tamaño:

Variable	F (gl= 4, 636)	P
Altura	389.262	0.0001
No. de hojas	8.862	0.0001
Area foliar	46.338	0.0001

Tiempo:

Variable	F (gl= 7, 636)	P
Altura	29.708	0.0001
No. de hojas	26.706	0.0001
Area foliar	136.144	0.0001

El crecimiento a través del tiempo se muestra en la Fig. 24. En el caso de la altura (Fig. 24a), claramente se observa un gradiente de mejor desempeño a medida que aumenta el tamaño de las semillas. Hacia el final del experimento las plántulas de la categoría menor lograron una altura de tan sólo el 69 % del que alcanzaron las de la categoría mayor. En el caso del número de hojas (Fig. 24b), se observa una tendencia general a que los valores de este parámetro disminuyen con el tiempo; el análisis estadístico revela, sin embargo, que el mejor desempeño correspondió en global, a las categorías III-V. Un patrón similar de disminución con el tiempo, se observa en el caso del área foliar (Fig. 24c). Aunque al final del experimento los valores correspondientes a todas las categorías convergieron, el análisis estadístico sugiere un mejor desempeño a medida que aumenta el tamaño de las semillas de origen.

Finalmente, el ANDEVA obtenido para la proporción raíz/tallo no fue significativo (Cuadro 44). En la Fig. 25 puede observarse que la mayor proporción de biomasa es para la parte aérea, siendo esto más notable en las categorías de mayor peso (IV y V). Al evaluar el efecto del tamaño de las semillas sobre la biomasa total final, se encontró que éste era altamente significativo (Cuadro 45, Fig. 25). Las comparaciones entre los tratamientos detectan la existencia de tres grupos: el de menor biomasa (correspondiente a las categorías I y II), un intermedio (categorías III y IV), mientras que el valor más alto correspondió a la categoría V.

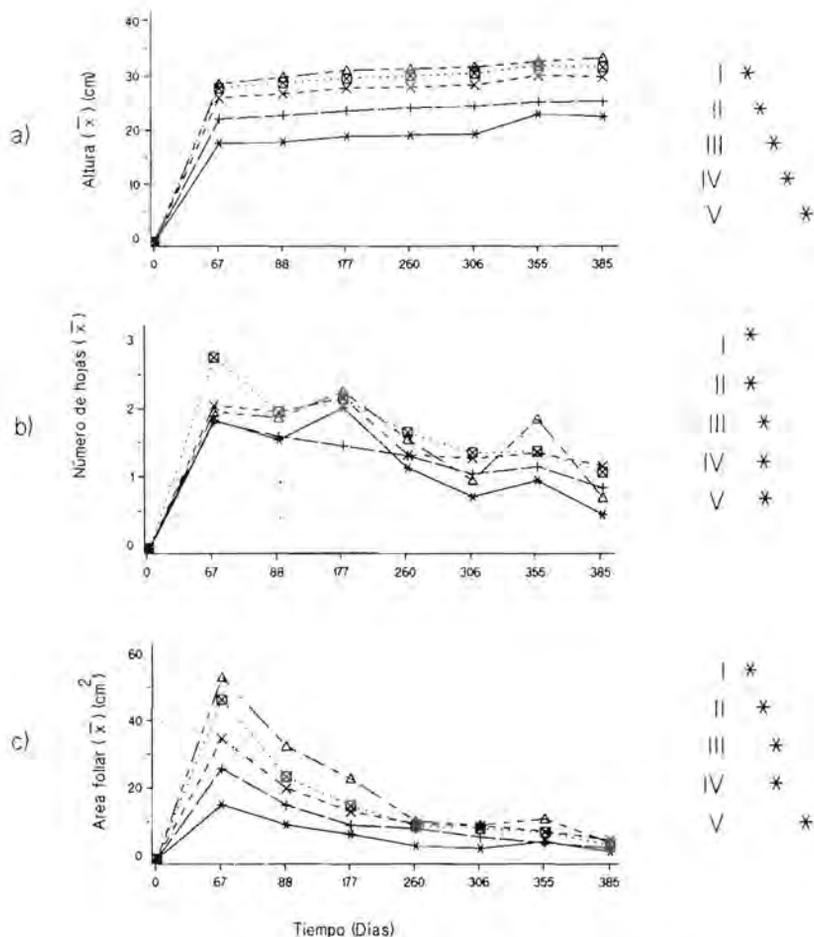


Figura 24.- Curso temporal de tres variables de crecimiento de plántulas de *Brosimum alicastrum*, provenientes de semillas de diferente tamaño. a) Altura promedio, b) Número promedio de hojas por planta, c) Área foliar promedio por planta. Se muestran también, para cada variable, los resultados de las comparaciones estadísticas entre categorías de tamaño de semilla de origen. Las categorías de tamaño son: (---), I; (—), II; (—), III; (---), IV; y (---), V.

Cuadro 44. Análisis de varianza de la proporción de la biomasa raíz/
 tallo para las plántulas de diferentes tamaños de semilla de
Brosimum alicastrum.

Fuente de variación	Suma de Cuadrados	g.l.	Cuadrado medio	F	P
Entre grupos	0.0067452	4	0.0016863	0.413	0.798
Dentro de grupo	0.1469598	36	0.0040822		
Total	0.153705	40			

Cuadro 45. Análisis de varianza de la biomasa total de las plántulas de diferentes tamaños de semilla de Brosimum alicastrum (a) y comparaciones múltiples entre las categorías (b).

(a)

Fuente de variación	Suma de Cuadrados	g.l.	Cuadrado medio	F	P
Entre grupos	0.9573445	4	0.2393361	11.966	0.00001
Dentro de grupos	0.7200520	36	0.0200014		
Total					

(b)

Categoría	N	Promedio	Comparaciones
I	5	0.3013	*
II	9	0.4364	*
III	10	0.6316	*
IV	12	0.6515	*
V	5	0.8232	*

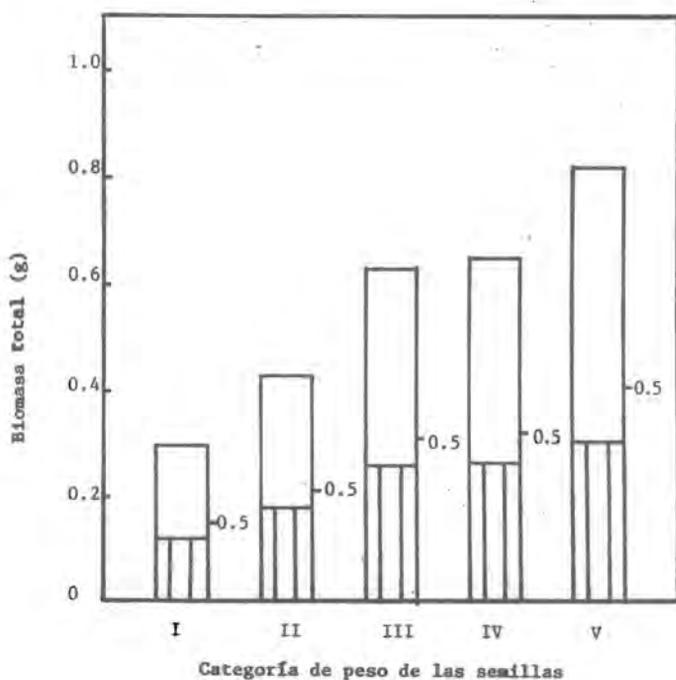


Figura 25.- Biomasa total promedio (peso seco) en gramos de las plántulas de Brosimum alicastrum provenientes de semillas de diferente peso. Para cada categoría (barra) se indica la proporción relativa de peso correspondiente a la raíz  y tallo . Se indica en cada barra el punto que corresponde al 50% del peso seco (0.5).

DISCUSION

El aspecto más notable de este estudio fue la detección de una enorme variabilidad intraespecífica en el tamaño de las semillas de las ocho especies estudiadas. Esta variación, tuvo efectos significativos sobre varios componentes de la adecuación de las plántulas: el potencial germinativo, la sobrevivencia y crecimiento de las plántulas. En seguida se discute cada uno de estos aspectos.

Variación intraespecífica en el tamaño de las semillas

El ámbito de variación en el tamaño de las semillas de las especies estudiadas fue considerablemente grande. Hubo una tendencia a que el peso de las semillas siguiera una distribución normal, es decir, una proporción grande de semillas se encuentran en valores cercanos a la media y moda de la distribución, y una fracción pequeña está en valores altos y pequeños de tamaño (ver también Dirzo y Domínguez, 1986). Para siete de las ocho especies estudiadas, el tamaño de las semillas se distribuyó conforme a una curva normal y sólo Couepia polyandra tuvo un comportamiento distinto a las demás. Los cocientes del peso máximo de una semilla sobre el mínimo en cada especie, variaron de 2.2 a 12.6, con un promedio general (para todas las especies) de alrededor de 7. Hasta donde se puede colegir de la literatura existente, este es el primer reporte detallado que ilustra tal variabilidad en el tamaño de las semillas de especies tropicales. Estas variaciones son cercanas, aunque no tan grandes como la de los casos excepcionales extremos conocidos, tales como la variación por 17 veces

en Trifolium subterraneum (Black, 1957). Aunque en la literatura agrónomica se conoce bien la existencia de variabilidad intraespecífica en tamaños de semilla (p. ej. en granos), en la ecología de especies vegetales silvestres, apenas comienza a comprenderse la importancia de la variación en tales caracteres como determinantes de la adecuación de los individuos.

En este estudio se ha encontrado que existe gran variación en el tamaño de las semillas entre individuos de una misma especie. Sería de gran interés el estudiar como es la variación dentro de un solo individuo para las especies analizadas en este trabajo, ya que las diferencias podrían ser en algunos casos mayores que la variación interindividual (ver Howe y Richter, 1982). Esto sería el inicio en el conocimiento del origen de la variación (i.e. si es genética o ambiental (ver López-Mata, 1987)).

A nivel proximal, el tamaño de las semillas se debe directamente al volumen de las reservas del embrión y al grosor de los tegumentos, los cuales podrán estar determinados genéticamente, y hasta cierto punto por el ambiente. Aunque es factible que el tamaño del embrión sea de gran importancia en la determinación del tamaño de la semilla y posteriormente en el desempeño de la plántula, no fue posible correlacionar el tamaño del embrión con el peso total de la semilla (reservas y testa) (Puchet y Vázquez-Yanes, 1987). Sin embargo, Janzen (1977) ha estudiado dos especies en las cuales pesó el embrión y la testa, y encontró que el peso de ésta se mantiene en la misma proporción en relación al embrión; es decir, aunque la testa en las semillas grandes pesa más que en las pequeñas, su peso se mantiene en la misma proporción en todos los pesos. A un nivel último, es decir, en relación a la selección natural, la variación en el tamaño de las semillas puede deberse a factores ambientales (físicos y bióticos), tales como el clima, disponibilidad de humedad (Baker,

1972; Foster, 1986), latitud donde se encuentra el árbol madre (como en el caso de Brosimum alicastrum (López-Mata, 1987)), interacción con dispersores y depredadores (ver Dirzo y Domínguez, 1986; Foster, 1986).

La variación en el tamaño de las semillas fue un factor fundamental en la determinación del potencial germinativo, sobrevivencia y desempeño de las plántulas. Dicha variación fue evidente para todas las especies estudiadas. Este y otros estudios (vease Thompson 1984, Zimmerman, 1987) comprueban la hipótesis de Harper (1977) de que el tamaño de las semillas no es una característica constante dentro de una especie. Harper (op. cit.) enfatiza que el ver al peso de las semillas como una constante se debe a que se ha puesto mayor atención en el peso promedio de las semillas que en su variación.

El tamaño de una semilla puede, en primer lugar, determinar que ésta germine o no (ver Wulff, 1973), y, en segundo lugar, puede ser determinante en la sobrevivencia y desempeño futuro de la planta.

Potencial de germinación

Con base en los porcentajes de germinación obtenidos para las especies estudiadas, es evidente que el tamaño de la semilla juega un papel importante en la probabilidad de germinación. Es decir, las semillas grandes tienen una probabilidad mayor de germinar que las semillas pequeñas. En un estudio reciente, Kaliz (1989) ha encontrado que el peso de la semilla, tiene consecuencias definitivas en el tiempo de germinación. Las semillas más grandes germinan más rápido y esto a su vez, determina que estas

plantas produzcan mayor número de semillas. En tres especies (Crataeva, Omphalea y Rheedia) se observó que conforme se incrementa el tamaño de la semilla, se incrementa el porcentaje de germinación. Sin embargo, esto no parece ser constante para todas las especies; en Brosimum, Dussia y Diospyros, el porcentaje de germinación se incrementa de la categoría más pequeña hasta las categorías intermedias y en ocasiones el porcentaje decrece en la categoría mayor. Esto parece indicar que, para algunas especies podría existir un tamaño intermedio de semillas óptimo para la germinación.

Supervivencia

Para dos de las especies estudiadas, la supervivencia es una de los parámetros más sensibles a la variación en el tamaño de la semilla. Las especies más afectadas por el tamaño de la semilla fueron i) Pseudolmedia, ya que a un mes aproximadamente de haber defoliado sus plántulas, un 50 % de ellas habían muerto y las que tuvieron mejor supervivencia fueron las plántulas provenientes de las semillas más grandes; ii) Dussia, tuvo una tasa de mortalidad muy alta, especialmente en las plántulas provenientes de las semillas pequeñas. Para las demás especies este efecto no fue tan marcado y para Omphalea el tamaño de las semillas no tuvo ningún efecto sobre la supervivencia de las plántulas. Posiblemente, el efecto del tamaño de la semilla sobre la supervivencia o muerte de las plántulas se manifieste en periodos de tiempo mayores (Nuñez-Farfán y Dirzo, en preparación). Además es posible que el efecto del tamaño de la semilla no haya tenido un efecto más severo sobre la sobrevivencia, debido a las buenas condiciones en las que se encontraban las plántulas. Es decir, buena disponibilidad

de luz y libres de competencia por luz o por espacio. Estas especies generalmente viven en el sotobosque de la selva donde la incidencia de luz es baja (Martínez-Ramos, 1985). A este respecto, algunos trabajos realizados en condiciones experimentales con plantas en luz y sombra y con diferentes niveles de defoliación, han mostrado que las plántulas que registran una mayor mortalidad han sido las que se encuentran bajo condiciones de alta densidad, sombra (estrés) y con mayor daño en su área foliar (Lee y Bazzaz, 1980; Zagorín, 1982; Dirzo, 1984).

En seis de las especies (Brosimum, Couepia, Crataeva, Diopyros, Omphalea y Rheedia) las curvas de supervivencia fueron del tipo I de Deevey, es decir una alta supervivencia por mucho tiempo, seguida por una mortalidad alta y repentina aunque, en algunos casos, esta mortalidad no fue marcada. Para las otras dos especies, (Dussia y Pseudolmedia) la curva fue del tipo II con mortalidad constante a lo largo de todo el experimento.

Desempeño de las plántulas

Hay evidencias en la literatura de que, para algunas especies (p. ej. Sesbania versicaria, Marshall, 1986; Raphanus raphanistrum, Stanton, 1984; Atriplex patula, Baker, 1972), las plántulas que provienen de semillas grandes alcanzan mayores tamaños que aquellas que provienen de semillas pequeñas. Sin embargo, el efecto del tamaño de la semilla no sigue un patrón claro en términos de la supervivencia. En algunas especies las plántulas que provienen de semillas pequeñas sobreviven mejor que las de semillas grandes, por lo tanto, es posible que las diferencias del tamaño de semilla sólo se vean reflejadas en la germinación (Marshall, 1986). A pesar de esto, desde el punto de

vista de este estudio, es muy probable que las condiciones inmediatas en la selva, después de la germinación (p.ej. sombra, competencia, herbívoros, patógenos, traumas físicos, etc.), sean determinantes en el éxito futuro de los individuos, siendo los individuos con mayores reservas en la semilla los que confronten mejor el ambiente (ver Foster, 1986).

El efecto del tamaño de las semillas se vió claramente reflejado desde el inicio del experimento en cuanto (i) al tamaño de las plantas que producen y (ii) al crecimiento posterior de las plantas en la mayoría de las especies. Al realizar los análisis de varianza con los datos iniciales (i.e. al inicio del experimento) de tres variables (altura, número de hojas y área foliar) con respecto a la categoría de tamaño, en siete de las especies estas diferencias fueron significativas, lo que indica que el tamaño de las semillas influye en el desempeño inicial de la planta, es decir, que desde el inicio, las plántulas muestran diferencias en vigor debido a su origen (tamaño de semilla). Posteriormente, estas diferencias se hicieron más marcadas, (probablemente asociado a la defoliación). La única especie que no tuvo un efecto significativo del tamaño de las semillas sobre su crecimiento inicial fue Crataeva.

Los efectos del tamaño de la semilla y su posible aceleración por la defoliación pueden verse reflejados en este estudio. Existe evidencia del efecto sinérgico de variables interactuantes sobre el desempeño de las plántulas, tales como la competencia y en conjunción con estrés lumínico o con herbivorismo (ver p. ej. Dirzo, 1984).

Diseño experimental

En este estudio, con en el objeto de evaluar la adecuación de las plántulas que provienen de semillas de distintos tamaños fueron sometidas a una defoliación intensa y recurrente para acelerar la respuesta, encontrándose que aquellas que provienen de semillas de mayor tamaño tienen mayores posibilidades de sobrevivir y crecer que las plántulas que provienen de semillas pequeñas. La hipótesis de trabajo sería que tales condiciones desfavorables (ataque intenso y constante por herbívoros) podrían afectar la adecuación de las plantas si además éstas provienen de semillas pequeñas (Janzen, 1976).

El hecho de haber defoliado al 100 % y por igual a las plántulas provenientes de todas las categorías (de tamaño de semillas) determinó que en este caso la defoliación fuese una constante y no un tratamiento de defoliación. Es importante reconocer que este diseño no permite deslindar el efecto específico de la defoliación sobre la supervivencia y desempeño de las plántulas. Esto es más evidente aún, por el hecho de que al medir y comparar las variables de crecimiento al inicio del estudio (i.e., antes o muy poco tiempo después de aplicar el primer episodio de defoliación), para todas las especies, con la excepción de *Crataeva*, se detectaron diferencias estadísticamente significativas entre algunas de las variables (ver Apéndices B al H). La implicación de esto, es que las diferencias detectadas en el desempeño de las plántulas parecen estar determinadas en gran medida por el tamaño de la semilla de origen, aunque no se puede descartar del todo que, por lo menos en algunos casos (ver Resultados), las diferencias entre plántulas pueden haber sido exageradas por la defoliación o sean determinadas por la interacción defoliación por tamaño de semillas de origen. El interés por un estudio que tenga dicha capacidad de resolución

deberá incluir un tratamiento adicional de defoliación (p.ej. 0 % de defoliación como control). Estrictamente hablando, los resultados obtenidos en este estudio y las diferencias detectadas deben adjudicarse, en principio, a la variación intraespecífica en el tamaño (peso) de las semilla de origen.

En cuanto al nivel de defoliación aplicado (100 % del área foliar), podría argumentarse que tal nivel de daño es poco realista. Al respecto, se puede comentar que para todas las especies se han observado por lo menos algunas plantas individuales con dicho nivel de herbivorismo (R. Dirzo, com. pers.). Más aún, en Omphalea, este es el grado de daño típico que experimentan muchas de las plantas de esta especie durante los episodios de explosión poblacional de Urania fulgens (Lep: Uranidae), el herbívoro específico de esta planta en la localidad (Dirzo, 1987; Palomeque, 1988). Defoliaciones completas y recurrentes en algunos "stands" de plántulas han sido observados en Dussia, Couepia, Diospyros y ocasionalmente en Crataeva (R. Dirzo, com. pers.). Es posible, por lo tanto, que el nivel de defoliación de este estudio sea aplicable, al menos bajo ciertas circunstancias, para algunas o la mayoría de las especies estudiadas.

Algunas implicaciones de este estudio

Los resultados encontrados demuestran el notable efecto del tamaño de la semilla sobre la supervivencia y desempeño de las plantas. Las semillas grandes son las que generan plantas con el mejor desempeño. Otro aspecto notable es que la mayoría de las especies mostraron un alto grado de supervivencia aún con defoliaciones recurrentes del 100 %. Dado el interés pragmático

potencial de estas y otras especies tropicales (p. ej. la producción de frutos comestibles de Diospyros, Pseudolmedia y Rheedia, y los metabolitos de interés farmacológico de Omphalea) se podría requerir la implementación de viveros de producción de plántulas. Es claro que para tales intereses se podría sugerir el uso de las semillas más grandes y, conjuntamente, crecer las plántulas en buenas condiciones de iluminación y en ausencia de competencia (i.e., crecerlas individualmente).

Si otras condiciones fuesen constantes, puede especularse que la selección natural generaría incrementos en el tamaño de las semillas a través de: i) diferencias en la germinación ii) supervivencia y desempeño diferencial y, a largo plazo, iii) fecundidad diferencial (en la etapa reproductiva).

El presente estudio demuestra que, a nivel proximal (ecológico), al menos, un desempeño diferencial puede ocurrir. Sin embargo, se requieren estudios más profundos para evaluar la importancia de la variabilidad natural de las semillas a un nivel último (evolutivo).

Debido a la multiplicidad de factores determinantes de la variabilidad en el tamaño de las semillas (Foster, 1986), y a la importancia demostrada en este y otros estudios (p. ej. Stanton, 1984, Marshall, 1986) de tal variabilidad sería de gran interés evaluar el grado en que el tamaño de semillas tiene una determinación genética. En este sentido, una extensión obvia del presente trabajo, es evaluar el efecto de la variabilidad controlando la identidad genética de las semillas (i.e. familias). Al comparar por métodos convencionales, la variabilidad entre familias genéticas contra la variación intrafamiliar en términos del desempeño de las plántulas producidas. El cálculo de la heredabilidad (h^2) sería igualmente importante, aunque tal vez técnicamente más complicado. La heredabilidad en el tamaño de la

semilla (razonablemente alta) ha sido documentada en varias especies (ver Harper, 1977 y Dirzo y Sarukhán, 1984). Es esperable que la misma situación ocurra en plantas de selvas húmedas. El interés de este tipo de estudios no solo sería de tipo aplicado, sino que sería básico para definir en qué medida el tamaño de la semilla (y sus consecuencias en la adecuación de plántula) es sujeto de la selección natural.

REFERENCIAS

- Andrade, L. O. 1989. Cultivo de Insectos Depredadores de Propágulos de Arboles Tropicales en Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis Licenciatura, Fac. de Ciencias, UNAM.
- Baker, H. G. 1972. Seed weight in relation to enviromental conditions in California. Ecology 53 (6): 997-1010.
- Becker, P. 1983. Effects of insect herbivory and artificial defoliation on survival of Shorea seedlings. pp. 241-252. In Sutton, S. L., Whitmore, T. C. y Chadwick, A. C. (eds.). Tropical Rain Forest: Ecology and Management. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Bentley, S., J. B. Whittaker, y A. J. C. Malloch. 1980. Field experiments on the effects of grazing by a chrysomelid beetle (Gastrophysa viridula) on seed production and quality in Rumex obtusifolia and Rumex crispus. Journal of Ecology 68: 671-674.
- Black, J. N., 1957. The early vegetative growth of three strains of subterranean clover (Trifolium subterraneum L.) in relation to size of seed. Australian Journal of Agricultural Research 8: 1-14.

Black, J. N., 1959. Seed size in herbage legumes. Herb. Abstr. 29 235-241.

de la Cruz M. y R. Dirzo. 1987. A survey of the standing levels of herbivory in seedlings from a Mexican rain forest. Biotropica 19 (2): 98-106.

Dirzo, R. 1984. Herbivory: a phyto-centric overview. pp. 141-165. In Dirzo, R. y Sarukhán, J. (eds.). Perspectives on Plant Population Ecology. Sinauer Ass. Inc. Publ., Sunderland, Mass.

Dirzo, R. y C. Domínguez, 1986. Seed shadows, seed predation and the advantages of dispersal. In Estrada, A. y Fleming, T. H. (eds.). Fruivores and Seed Dispersal Dr. Junk Publishers, The Hague, The Netherlands.

Dirzo, R. 1987. Estudios sobre interacciones planta-herbívoro en "Los Tuxtlas", Veracruz. In Clark, D. A., R. Dirzo y N. Fetcher (eds.). Ecología y ecofisiología de plantas en los bosques mesoamericanos. Revista de Biología Tropical 35, suplemento 1: 119-131.

Dirzo, R. y M. C. García. (en prensa). Rates and trends of deforestation in the northern part of Sierra de Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. Vegetatio.

- Foster, A.S. 1986. On the adaptive value of large seeds for tropical moist forest trees: a review and synthesis. The Botanical Review 52 (3): 260-299.
- Foster, A. S. y C. H. Janson, 1985. The relationship between seed and establishment conditions in tropical woody plants. Ecology 66 (3): 773-780.
- García, E. 1973. Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Koeppen. Instituto de Geografía, UNAM. México.
- Grime, J.P. 1979. Plant Strategies and Vegetation Processes. Wiley, Chichester.
- Gross, K. L., y J. D. Soule. 1981. Differences in biomass allocation to reproductive and vegetative structures of male and female plants of a dioecious, perennial herb, Silene alba (Miller) Krause. American Journal of Botany 68: 801-807.
- Harper, J. L., P. H. Lovell, y K. G. Moore. 1970. The shapes and sizes of seed. Annual Review of Ecology and Systematics 1:327-356.
- Harper, J. L. 1977. Population Biology of Plants. Academic Press, London, New York.

- Howe, H. F., y W. Richter, 1982. Effect of seed size on seedling size in Virola surinamensis: a within and between tree analysis. Oecologia (Berlín) 53: 347-351.
- Howell, N. 1981. The effect of seed size and relative emergence time on fitness in a natural population of Impatiens capensis Meerb. (Balsaminaceae). American Midland Naturalist 105: 312-320.
- Ibarra Manríquez. G. 1985. Estudios preliminares sobre la flora leñosa de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas Veracruz, México. Tesis Licenciatura (Biología). Fac. de Ciencias, UNAM, México.
- Ibarra, M. G. y S. Sinaca, 1987. Listados Florísticos de México. VII. Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz. Instituto de Biología, UNAM. México.
- Janzen, D. H. 1976. Reduction of Mucuna andreana (Leguminosae) seedling fitness by artificial seed damage. Ecology 57 (4): 826-828.
- Janzen, D. H. 1977. Variation in seed size within a crop of a Costa Rican Mucuna andreana (Leguminosae). American Journal of Botany 64: 347-349.

- Janzen, D. H. 1978. Inter-and intra-crop variation in seed weight of Costa Rican Ateleia herbert-smithii Piit. (Leguminosae). Brenesia 14-15: 311-323.
- Kalisz, S. 1989. Fitness consequences of mating system, seed weight, and emergence date in a winter annual, Collinsia verna. Evolution 43 (6): 1263-1272.
- Lee, T. D. & F. A. Bazzaz, 1980. Effects of defoliation and competition on growth and reproduction in the annual plant Abutilon theophrasti. Journal of Ecology 68: 813-821.
- López-Mata, L. 1987. Genecological differentiation in provenances of Brosimum alicastrum tree of moist tropical forest. Forest Ecology and Management. 21: 197-208.
- Lot-Helgueras, A. 1976. La Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas: pasado, presente y futuro. pp. 31-69. In Gómez-Pompa, A., Vázquez-Yanez, C., Del Amo, S. y Butanda, A. (eds.). Regeneración de Selvas. CECSA, México.
- Martínez-Ramos, M. 1985. Claros, historia de vida de los árboles y la dinámica de la regeneración natural de las selvas altas perennifolias. In Gómez-Pompa, A. y Del Amo, S. (eds.). Regeneración de Selvas II. Ed. Alhambra, México.

- Marshall, L. D. 1986. Effect of seed size on seedling success in three species of Sesbania (Fabaceae). American Journal of Botany 73 (4): 457-464.
- Miranda, F. y Hernández X., E. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. Bol. Soc. Bot. Méx. 28: 29-179.
- Mc Williams, E. L., R. Q. Landers, y J. P. Mahlstedt. 1968. Variation in seed weight and germination in populations of Amaranthus retroflexus L. Ecology 49: 290-296.
- Nuñez-Farfán, J. 1985. Aspectos Ecológicos de Especies Pioneras en una Selva Humeda de México. Tesis Licenciatura (Biología). Fac. de Ciencias, UNAM, México.
- Nuñez-Farfán, J. y R. Dirzo. (en preparación). Effects of defoliation on growth and survival of the seedlings of a gap-colonizing neotropical tree.
- Palomeque, R. 1988. Demografía y Herbivoría de Omphalea oleifera, en Veracruz. Tesis Licenciatura, Fac. de Ciencias, UNAM, México.
- Piñero, D., Sarukhán, J. y González, E. 1977. Estudios demográficos en plantas. Astrocaryum mexicanum Liebm. Estructura de las poblaciones. Bol. Soc. Bot. Méx. 37: 69-118.

- Puchet C. E. y Vázquez-Yanes. 1987. Heteromorfismo criptico en las semillas recalcitrantes de tres especies arbóreas de la selva tropical húmeda de Veracruz, México. Phytologia 62 (2): 100-106.
- Schaal, B. A. 1980. Reproductive capacity and seed size in Lupinus texensis. American Journal of Botany 67: 703-709.
- Stanton, M. L. 1984. Seed variation in wild radish: effect of seed size on component of seedling and adult fitness. Ecology 65: 1105-1112.
- Silvertown, J. W. 1982. Introducción to Plant Population Ecology. Longman, London.
- Thompson, J. N. .1984. Variation among individual seed masses in Lomatium grayii (Umbelliferae) under controlled conditions: magnitude and partitioning of the variance. Ecology 65 (2): 626-631.
- Vázquez-Yanez, C. y A. Orozco-Segovia. 1984. Ecophysiology of seed germination in the tropical humid forests of the world: a review. In E. Medina, H.A. Mooney y C. Vázquez-Yanez (eds.). Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics. Dr. W. Junk Publishers. The Hague, The Netherlands.

Venable, D. L. 1984. Using Intraespecific Variation to Study the Ecological Significance and Evolution of Plant Life-Histories. In Dirzo, R. y Sarukhán, J. (eds). Perspectives on Plant Population Ecology. Sinauer, Ass. Inc. Publ., Sunderland, Mass.

Wulff, R. 1973. Intrapopulation variation in the germination of seeds in Hyptis suaveolens. Ecology 54 (3): 646-649.

Zagorín, H. B. 1982. Sobre la Reducción de la Adecuación de Plántulas Tropicales por Herbivoría: una Evaluación Experimental. Tesis Licenciatura (Ins. Inv. Biomédicas). UNAM, México.

Zimmerman, M. 1987. Reproduction in Polemonium: intra-and inter-plant variability in seed weights. The Southwestern Naturalist 32 (4): 525-527.

Zar, J. H. 1974. Biostatistical Analysis. Prentice-Hall, N. Y.

APENDICES

APENDICE A

Brosimum alicastrum Sw., Prodr. Veg. Ind. Occ. 12. 1788

Moraceae "Ojoche"

Arbol de 20-25 m de altura y 50-90 cm de diámetro a la altura del pecho (d.a.p.). Contrafuertes de 1.5 - 4 m de alto, redondeados. El fruto es una drupa de 16-22 mm de largo, esférica a subglobosa, verde amarillenta a rojiza, con la superficie escamosa y con 1 (2-3) semillas por fruto. Semillas de 9-13 mm de largo y 16-20 mm de ancho, esféricas y aplanadas en ambos extremos, pardas brillantes y con la testa papirácea. Florece de enero-abril. Fructifica de abril-mayo.

Respecto a las plántulas de Brosimum alicastrum estas casi no se vieron afectadas por la defoliación artificial. Evidencias de campo muestran que el daño encontrado para una muestra de 50 hojas colectadas al azar mostraron una media de área foliar consumida de 5.7%; dicho daño es causado por lepidópteros, orthópteros, hemípteros, dípteros, himenópteros y patógenos (de la Cruz y Dirzó, 1987).

Couepia polyandra (H.B.K.) Rose, Contr. U.S. Natl. Herb. 5: 196. 1899.

Chrysobalanaceae "Olozapote"

Arbol de 15-20 m de altura y 40-80 cm de d.a.p. Contrafuertes insinuados de hasta 50 cm de alto. Plantas monoclinas con inflorescencia paniculada. Infrutescencia de 7-14 cm de largo. Drupas de 50-70 mm de largo y 20-45 mm de ancho, elipsoide cilíndrica, anaranjada y con una semilla por fruto. Endocarpo de 23-25 mm de largo y 13-16 mm de ancho, elipsoide, pardo amarillento, con abundantes tricomas en toda su superficie. Carece de

endospermo. Especie que florece de mayo-junio. Fructifica julio-agosto.

Crataeva tapia L., Sp. Pl. 444. 1753.

Capparaceae "Hoja de Pepe"

Arbol de 12-20 m de altura y 20-50 cm de d.a.p. Sin contrafuertes. Plantas monoclinas con inflorescencia corimbosa. Fruto tipo baya localizada sobre el ginóforo. La baya de 4-7 cm de largo y 3-5 cm de ancho, globosa, pardo amarillenta y de 15-25 semillas por fruto. Semillas de 9-15 mm de largo, 7-10 mm de ancho y 3-5 mm de grueso, reniformes, ligeramente enrolladas sobre si, pardas. Endospermo presente. Especie caducifolia de febrero-mayo y produce hojas jóvenes a mediados de abril. Florece de abril-mayo y fructifica de agosto-septiembre.

Diopiros digyna Jacq., Hort. Schoenbr. 3: 35. t. 313. 1793

Ebenaceae "Zapote prieto"

Arbol de 20-25 m de altura y 50-70 cm de d.a.p. Contrafuertes de 1-2.5 m de alto, planos, tubulares. Plantas dioicas. Flores estaminadas. Fruto tipo baya de 35-43 mm de largo, 50-60 mm de ancho y 40-55 mm de grueso, negras subesféricas con el ápice aplanado cáliz acrescente y 6-11 semillas por fruto. Semillas de 13-25 mm de largo, 12-14 mm de ancho y 7-9 mm de grueso, pardas, angulosas, aplanadas lateralmente. Florece de mayo-junio. Fructifica de septiembre-noviembre (-enero).

Dussia mexicana (Standl.) Harms, Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 19: 294. 1924

Leguminosae "Palo de burra"

Arbol de 25-35 m de altura y 90-150 cm de d.a.p. Contrafuertes de 1-3 m de alto, tubulares. Plantas monoclinas. Fruto tipo vaina de 5-10 cm de largo y 2-4 cm de ancho, fusiforme, pardo anaranjadas, pubescentes, 1-3 (-4) semillas por fruto. Semillas de 27-40 mm de largo, 12-16 mm de ancho y 10-12 mm de grueso, elipsoides, verde brillantes, cubiertas por un arilo anaranjado. Florece de marzo-mayo. Fructifica de mayo-julio.

En las plántulas de Dussia mexicana se obtuvo un daño promedio de área foliar consumida de 18.86% (de la Cruz y Dirzo, 1987).

Omphalea oleifera Helmsl., Pharm. J. Trans. XV. 13: 301. 1882

Euphorbiaceae "Corcho"

Arbol de 15-25 m de altura y 30-60 cm de d.a.p. Contrafuertes insinuados; de 4-6 por tronco, redondeados. Planta monoica. Fruto tipo baya de 40-55 mm de largo y 50-58 mm de ancho, subglosa a esférica, verde brillante con el mesocarpo blanco y con 3 (-4) semillas por fruto. Semillas de 22-28 mm de largo, 23-27 mm de ancho y 18-21 mm de grueso, negras, grisáceas al secar, subglobosas y ligeramente aplanadas. Su fenología es irregular, aunque es más probable la floración de septiembre-abril y la fructificación de agosto-marzo.

Las plántulas de Omphalea mostraron un alto porcentaje de daño foliar en el campo (19.8%); este daño es causado por lepidópteros, orthópteros y patógenos (de la Cruz y Dirzo, 1987).

Pseudolmedia oxyphyllaria Donn. Sm., Bot. Gaz. (Crawfordsuille)
20: 294. 1895

Moraceae "Tomatillo"

Arbol de 20-25 m de altura y 30-60 cm de d.a.p. Contrafuertes insinuados de 30-50 cm de alto, 4-6 por tronco. Especie dioica. Fruto tipo drupa de 12-18 mm de largo y 10-15 mm de ancho, elipsoides, anaranjadas a rojas y con una semilla por fruto. Semillas de 11-13 mm de largo y 10-12 mm de ancho, esféricas, blanco amarillentas y con la cicatriz del hilo recorriendo de $1/2$ - $3/4$ de su perímetro. Florece de febrero-abril. Fructifica de abril-mayo.

El daño causado a las plántulas de Pseudolmedia por herbívoros en el campo es de 7.1.% del área foliar (de la Cruz y Dirzo, 1987).

Rheedia edulis (Seem.) Triana & Planch., Ann. Sci. Nat. (París)
IV. 14: 320. 1860

Guttiferae "Limoncillo"

Arbol de 6-8 m de altura y 15-25 cm de d.a.p. Sin contrafuertes. Plantas dioicas. Fruto tipo baya de 50-65 mm de largo, 40-60 mm de ancho y 35-40 mm de grueso, amarilla, elipsoide lisa, con el mesocarpo blanco y 4-5 semillas por fruto. Semillas de 30-45 mm de largo, 16-21 mm de ancho y 11-13 mm de grueso elipsoides, ligeramente triangulares, pardas. Sin endospermo. Florece de marzo-abril. Fructifica de agosto-septiembre.

El porcentaje de daño en el área foliar de las plántulas de Rheedia en el campo es de 9.78% (de la Cruz y Dirzo, 1987).

APENDICE B

Análisis de varianza de la altura inicial (a), número de hojas (b) y área foliar (c) de las plántulas de Couepia polyandra de diferentes tamaños de semilla.

(a)

Fuente de variación	Suma de Cuadrado	g.l.	Cuadrado medio	F	P
Entre grupos	1409.2803	4	352.32006	54.13	0.00001
Dentro de grupo	767.9861	118	6.50836		
Total	2177.2663	122			

(b)

Fuente de variación	Suma de Cuadrado	g.l.	Cuadrado medio	F	P
Entre grupos	20.554231	4	5.1385578	8.9	0.00001
Dentro de grupo	68.128696	118	0.5773618		
Total	88.682927	122			

(c)

Fuente de variación	Suma de Cuadrado	g.l.	Cuadrado medio	F	P
Entre grupos	52586.689	4	13146.672	47.71	0.00001
Dentro de grupo	32513.743	118	275.540		
Total	85100.432	122			

APENDICE C

Análisis de varianza de la altura inicial (a), número de hojas (b) y área foliar (c) de las plántulas de Crataeva tapia provenientes de diferentes tamaños de semilla.

(a)

Fuente de variación	Suma de Cuadrado	g.l.	Cuadrado medio	F	P
Entre grupos	35.93048	3	11.976826	2.360	0.0773
Dentro de grupos	426.36043	84	5.075719		
Total	462.29091	87			

(b)

Fuente de variación	Suma de Cuadrado	g.l.	Cuadrado medio	F	P
Entre grupos	9.080105	3	3.0267016	2.694	0.0512
Dentro de grupos	94.363077	84	1.1233700		
Total	103.44318	87			

(c)

Fuente de variación	Suma de Cuadrado	g.l.	Cuadrado medio	F	P
Entre grupos	8106.448	3	2702.1492	2.402	0.0734
Dentro de grupos	94510.269	84	1125.1222		
Total	102616.72	87			

APENDICE D

Análisis de varianza de la altura inicial (a), número de hojas (b) y Área foliar (c) de las plántulas de Diospyros diqvna provenientes de diferentes tamaños de semilla.

(a)

Fuente de variación	Suma de Cuadrados	g.l	Cuadrado medio	F	P
Entre grupos	94.99438	4	23.748594	13.553	0.00001
Dentro de grupos	162.96450	93	1.752306		
Total	257.95888	97			

(b)

Fuente de variación	Suma de Cuadrados	g.l	Cuadrado medio	F	P
Entre grupos	11.004082	4	2.7510204	6.527	0.0001
Dentro de grupos	39.200000	93	0.4215054		
Total	50.204082	97			

(c)

Fuente de variación	Suma de Cuadrados	g.l	Cuadrado medio	F	P
Entre grupos	7993.9942	4	1998.4986	24.116	0.00001
Dentro de grupos	7706.8311	93	82.8692		
Total	15700.825	97			

APENDICE E

Análisis de varianza de la altura inicial de las plántulas de Dussia mexicana provenientes de diferentes tamaño de semilla.

Fuente de variación	Suma de Cuadrados	g.l.	Cuadrado medio	F	P
Entre grupos	990.2366	4	247.5591	14.47	0.00001
Dentro de grupos	1453.9524	85	17.10532		
Total					

APENDICE F

Análisis de varianza de la altura inicial (a), número de hojas (b) y área foliar (c) de las plántulas de Omphalea oleifera provenientes de diferentes tamaños de semilla.

(a)

Fuente de variación	Suma de Cuadrados	g.l.	Cuadrado medio	F	P
Entre grupos	1061.9824	4	265.49560	31.895	0.00001
Dentro de grupos	790.7880	68	8.32408		
Total	1852.7704	99			

(b)

Fuente de variación	Suma de Cuadrados	g.l.	Cuadrado medio	F	P
Entre grupos	26.50000	4	6.6250000	4.488	0.0023
Dentro de grupos	140.25000	95	1.4763158		
Total	166.75000	99			

(c)

Fuente de variación	Suma de Cuadrados	g.l.	Cuadrado medio	F	P
Entre grupos	808341.63	4	202085.41	23.054	0.00001
Dentro de grupos	832728.01	95	8765.56		
Total	1641069.6	99			

APENDICE G

Análisis de varianza de la altura inicial (a), número de hojas (b) y área foliar (c) de las plántulas de Pseudolmedia oxyphyllaria provenientes de diferentes tamaños de semilla.

(a)

Fuente de variación	Suma de Cuadrados	g.l.	Cuadrado medio	F	P
Entre grupos	64.49036	3	21.496786	3.664	0.0156
Dentro de grupos	481.14545	82	5.867627		
Total	545.63581	85			

(b)

Fuente de variación	Suma de Cuadrados	g.l.	Cuadrado medio	F	P
Entre grupos	21.64803	3	7.2160113	2.173	0.0974
Dentro de grupos	273.30545	82	3.3207982		
Total	293.95349	85			

(c)

Fuente de variación	Suma de Cuadrados	g.l.	Cuadrado medio	F	P
Entre grupos	1354.5309	3	451.51030	5.093	0.0028
Dentro de grupos	7268.9019	82	88.64515		
Total	8623.4328	85			

APENDICE H

Análisis de varianza de la altura inicial (a), número de hojas (b) y área foliar (c) de las plántulas de Rheedia edulis provenientes de diferentes tamaños de semilla.

(a)

Fuente de variación	Suma de Cuadrados	g.l.	Cuadrado medio	F	P
Entre grupos	163.2144	4	40.803600	12.228	0.00001
Dentro de grupos	317.0080	95	3.336926		
Total	480.2224	99			

(b)

Fuente de variación	Suma de Cuadrados	g.l.	Cuadrado medio	F	P
Entre grupos	9.74000	4	2.4350000	1.61	0.1782
Dentro de grupos	143.70000	95	1.5126316		
Total	153.44000	99			

(c)

Fuente de variación	Suma de Cuadrados	g.l.	Cuadrado medio	F	P
Entre grupos	5745.566	4	1436.3914	7.935	0.00001
Dentro de grupos	17197.889	95	181.0304		
Total	22943.454	99			