

00322

29



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Efecto de dos condiciones de riego y del
preacondicionamiento a escasez hídrica en
la ecofisiología de las plántulas de
Omphalea oleifera Hemsl.

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:
BIOLOGA

P R E S E N T A :
LIBERTAD ROSALÍA CASTRO COLINA

DIRECTORA DE TESIS:
M. EN C. MARÍA ESTHER SÁNCHEZ CORONADO



A



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

PAGINACIÓN DESCONTINUA



DRA. MARÍA DE LOURDES ESTEVA PERALTA
Jefa de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito: "Efecto de dos condiciones de riego y del preacondicionamiento a escasez hídrica en la ecofisiología de las plántulas de Omphalea oleifera Hemsl." realizado por Libertad Rosalía Castro Colina

con número de cuenta 9852917-3 , quien cubrió los créditos de la carrera de: Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis
 Propietario

M. en C. María Esther Sánchez Coronado

Propietario

Dra. Alma Delfina Lucía Orozco Segovia

Propietario

Dra. María del Pilar Huante Pérez

Suplente

M. en C. María Guadalupe Barajas Guzmán

Suplente

M. en C. María Virginia Cervantes Gutiérrez

FACULTAD DE CIENCIAS
 M.

Consejo Departamental de Biología

M. en C. Juan Manuel Rodríguez Chávez



DEPARTAMENTO
 DE BIOLOGIA

A mis padres
A Sergio Colina Contreras

**Las ideas no sólo se defienden porque parezcan
mejores que otras para entender la realidad
sino también porque guardan una relación compleja
con las posiciones que cada quien ocupa en la vida social,
y más específicamente en la vida institucional y cultural.**

No existe ciencia políticamente neutra

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS	3
RESUMEN	5
1. INTRODUCCIÓN	7
2. ANTECEDENTES	
2.1 Selvas tropicales y su deforestación	10
2.2 Restauración ecológica	11
2.3 Banco de semillas	13
2.4 Germinación	14
2.5 Relación entre el contenido de humedad de las semillas y su germinación	14
2.6 Tipos de semillas según su comportamiento en almacenamiento	16
2.7 Tolerancia a la desecación	17
2.8 Estrés hídrico	17
2.9 Aclimatación y plasticidad	20
2.10 Potencial hídrico	21
2.11 Conductividad estomática y transpiración	22
2.12 Eficiencia en el uso del agua	23
2.13 Crecimiento	23
3. METODOLOGÍA	
3.1 Descripción de la zona de colecta	26
3.2 Descripción de la especie	28
3.3 Diseño experimental	31
3.4 Metodología para cada uno de los aspectos fisiológicos evaluados	33
4. RESULTADOS	
4.1 Germinación	40
4.2 Contenido de humedad de las semillas	42
4.3 Contenido de humedad de los sustratos	44
4.4 Crecimiento	45
4.5 Plasticidad	46
4.6 Conductividad estomática, transpiración, índice de la eficiencia en el uso del agua y potencial hídrico	46

5. DISCUSIÓN	51
6. CONCLUSIONES	58
7. LITERATURA CITADA	60

AGRADECIMIENTOS.

A la M. en C. María Esther Sánchez Coronado, a la Dra. Alma Orozco Segovia, a la Dra. Pilar Huante Pérez, a la M. en C. Virginia Cervantes Gutiérrez y a la M. en C. Guadalupe Barajas Guzmán por dedicarle tiempo a mi trabajo, y por hacerme ver las cosas desde distintas perspectivas. Esto último fue muy importante en la solución de los problemas que se presentaron a lo largo del tiempo en el que realice la tesis, además estoy segura que es esencial en mi formación como bióloga.

A la M. en C. María Esther Sánchez Coronado por la infinita paciencia con la que orientó mis cuestionamientos, por compartir el conocimiento conmigo, por pensar positivamente hasta en los momentos más difíciles y por todo el cariño que me brindaste.

Al Biol. Mario A. González Méndez por mostrarnos lo maravillosa y sorprendente que es la zona de Los Tuxtlas, por ser incondicional aliado de las salidas de campo, por todo el apoyo logístico y por confiar en nosotros.

A José y Kryzthyna, por haberme dado la vida y por ser unos padres ejemplares e inigualables, por todo el apoyo, comprensión, paciencia, tolerancia, respeto y amor que me han tenido toda la vida, incluyendo el período en el que realice esta tesis. Porque al ser lo exageradamente insistentes en los errores y posibles errores que pudiera cometer, sólo intentan conseguir lo mejor para mí.

Ya que me sería prácticamente imposible mencionar a todas las otras personas que han contribuido en mi formación como mujer, como persona capaz de concebir un ideal, de gobernar con sustantividad mi propia vida y de producirla mediante el consorcio de todas mis facultades, sólo quiero agradecer con todo mi corazón a aquellas personas que han demostrado ser mis amigos reales, con todas las implicaciones que la camaradería conlleva. Ellos saben quienes son y yo se quienes son ellos, no es necesario mencionar sus nombres.

Al proyecto CONACYT UNAM G0011-N9607 por el apoyo económico que me brindó durante la realización de la tesis.

RESUMEN

Las tasas de deforestación nacionales e internacionales han alcanzado cifras alarmantes, sobre todo en las regiones tropicales (Grainger, 1993; Masera, 1996) que a su vez son las zonas del planeta donde se localizan las selvas húmedas, siendo este el ecosistema que concentra la mayor parte de la biodiversidad (Laurance, 1999).

Ante este problema se han sugerido diversas técnicas para intentar recuperar las zonas que han perdido parcial o totalmente la cubierta vegetal, entre ellas se encuentran la restauración ecológica con especies nativas, que intenta reestablecer no sólo vegetación sino también las condiciones hidrológicas y climáticas de la zona (Bradshaw, 1997; Vázquez-Yanes y Batis, 1996), ya que una de las características más sobresalientes de las zonas perturbadas es que el agua se convierte en un factor limitante (Dickinson, 1991).

En el presente trabajo se intenta conocer el potencial de *Omphalea oleifera*, especie nativa de la selva de Los Tuxtlas, Ver., para intentar proponerla como especie útil en los programas de recuperación de la cubierta vegetal.

Primeramente, se describió la germinación y el contenido de humedad de las semillas de *O. oleifera*, encontrando que éstas presentan un mayor éxito germinativo cuando son colectadas en los frutos de los árboles y no en el suelo de la selva. Esta diferencia germinativa puede deberse, a que los contenidos iniciales de humedad en las semillas colectadas en el suelo de la selva son más bajos que los encontrados en las semillas colectadas en el fruto de los árboles, además de que la estancia en el suelo es proporcional a la edad de las semillas, lo que también afecta la viabilidad.

Posteriormente, las plántulas se sometieron a un estrés hídrico moderado, período en el cual se monitoreo el crecimiento y la plasticidad, obteniendo que los caracteres relacionados con la reducción en biomasa fueron los afectados en el análisis de crecimiento y los que resultaron ser plásticos.

Después de un período de preacondicionamiento a un estrés hídrico moderado, las plantas de esta especie se expusieron a una sequía severa, encontrándose que la conductividad estomática y la transpiración fueron significativamente menores en las plantas sometidas a sequía y correspondientes a un nivel hídrico bajo, con respecto a las plántulas preacondicionadas a un nivel hídrico alto.

Antes y después de este periodo de sequía se midieron los potenciales hídricos de las plantas. Los resultados indicaron que las plantas sometidas a un nivel hídrico bajo, presentaron una mayor capacidad de recuperación. Todo esto podría sugerir que las plantas *O. oleifera* alcanzaron algún nivel de precondicionamiento cuando se sometieron a un estrés moderado, y aunado a que son de rápido crecimiento y poseen una alta plasticidad se hace posible sugerirla como especie útil en los proyectos de recuperación de la cubierta vegetal.

1. INTRODUCCIÓN.

A pesar de la importancia ecológica, social y económica de las selvas tropicales húmedas, éstas presentan una elevada y preocupante tasa de deforestación (Goldsmith, 1998). La conversión de las selvas tropicales húmedas en otro tipo de vegetación con una cobertura horizontal y/o verticalmente más pequeña, puede causar cambios en el microclima de las zonas perturbadas (Salati y Nobre, 1991). Además como consecuencia de dicha conversión, se ha señalado una reducción significativa de la precipitación y un aumento en extensión del periodo de sequía (Dickinson, 1991).

Es necesario comenzar a estudiar a las especies nativas de las selvas tropicales húmedas desde una perspectiva ecofisiológica, para seleccionar las que presenten un mayor éxito ante las condiciones de las zonas perturbadas y así poder proponerlas como candidatas en los proyectos de recuperación de la cubierta vegetal.

En las selvas tropicales se presenta una gran diversidad de plantas con características apropiadas para la restauración, entre ellas *Omphalea oleifera*, la cual podría ser una candidata idónea porque pertenece a una etapa sucesional temprana (se considera una especie nómada), no se ha reportado como una especie con propagación malezoide, su velocidad de crecimiento se dispara cuando la intensidad lumínica solar aumenta (Martínez, 1985) como sucede en la mayoría de las zonas perturbadas, sus hojas son ricas en nitrógeno por lo que su tasa de descomposición es rápida, tiene una utilidad potencial adicional a su efecto restaurador, ya que sus semillas son utilizadas como purga o para preparar jabones (Dirzo y Mota-Bravo, 1997), además es una planta importante en investigaciones farmacológicas, y pudiera ser que esto interviniera en los cuidados que la población humana le tenga.

El estudio de la ecofisiología de las plantas es importante en los estudios de restauración porque brinda información valiosa acerca de sus respuestas en distintas condiciones ambientales, (Vázquez-Yanes, 1999) lo que podría aportar las bases para identificar las especies nativas que poseen un potencial para establecerse en zonas perturbadas.

Entre las áreas prioritarias de investigación para la toma de decisiones en el plano de recuperación de la cubierta vegetal, se encuentran los efectos del estrés ambiental y

del preacondicionamiento en las plántulas (Kozłowski, 2002), porque estos estudios pueden ser claves en la elección de la estrategia más apropiada.

En este trabajo, se evaluaron el contenido de humedad de las semillas y su germinación, así como el crecimiento y la plasticidad en dos condiciones de riego, además de la capacidad de preacondicionamiento hídrico y la recuperación del estrés hídrico de las plántulas de *O. oleifera*, para evaluar su uso potencial como especie útil en las labores de recuperación de la cubierta vegetal.

OBJETIVOS:

- Describir la germinación y el contenido de humedad de las semillas de *O. oleifera* colectadas en los frutos de los árboles y en el suelo de la selva alta perennifolia de Los Tuxtlas, Ver.
- Evaluar en la casa de sombra el efecto de dos condiciones contrastantes de riego en el crecimiento y la plasticidad de las plántulas de *O. oleifera*.
- Evaluar en la casa de sombra el efecto de un período de sequía, impuesto después de un período de preacondicionamiento hídrico, en la conductividad estomática y la transpiración de las plántulas de *O. oleifera*.
- Determinar en la casa de sombra la capacidad de recuperación de las plántulas de *O. oleifera* con y sin un período de preacondicionamiento hídrico a través del potencial hídrico foliar.

HIPÓTESIS:

- La germinación de las semillas *O. oleifera* colectadas en los frutos de los árboles tendrán un mayor éxito germinativo así como un mayor contenido de humedad que las colectadas en el suelo de la selva alta perennifolia de Los Tuxtlas, Ver.
- El crecimiento de las plántulas *O. oleifera* sometidas a un nivel hídrico bajo disminuirá en respuesta a un cambio plástico en las mismas.
- El periodo de precondicionamiento hídrico en las plántulas de *O. oleifera* provocará una reducción en la conductividad estomática y en la transpiración de las hojas.
- El periodo de precondicionamiento hídrico en las plántulas de *O. oleifera* provocará un mayor grado de recuperación.

2. ANTECEDENTES.

2.1 Selvas tropicales y su deforestación

Las selvas tropicales están distribuidas en 30 diferentes países en el sur y centro de América y África, así como al sur-este de Asia, entre los trópicos de Cáncer y Capricornio (Goldsmith, 1998). Son importantes porque sustentan la biodiversidad, previenen la erosión de los suelos, conservan los recursos genéticos, nos proveen de principios activos útiles en la elaboración de medicinas y son los hogares de muchos grupos indígenas (Laurance, 1999). A escala local, son cruciales para mantener la estabilidad de los ríos y cuencas hidrológicas; y a escala regional y global influyen en el clima, ya que gran parte del total de la lluvia se origina de la evotranspiración de las plantas, y estas a su vez disminuyen el efecto albedo y absorben la radiación solar que son factores que afectan los patrones de precipitación, además intervienen en ciclo del carbono, incorporando el CO₂ a la biomasa vegetal (Laurance, 1999; Goldsmith, 1998; Bawa y Dayanandan, 1998).

El área total de las selvas tropicales está calculada en 600-1000 millones de ha, lo que corresponde aproximadamente al 7% del área ocupada por tierra del planeta, donde se encuentra el 50% de las especies. Su tasa de crecimiento en biomasa es de cerca de 2 m³ ha⁻¹ año⁻¹ (Goldsmith, 1998).

La tasa de deforestación en los trópicos fue de 0.8 % anual entre 1980 y 1991, y en Latinoamérica tropical, donde se concentran casi 3/5 de las selvas tropicales, fue de 0.7 % anual en los años indicados (Grainger, 1993; FAO, 1993).

En el país hay incertidumbre sobre las tasas de deforestación, sin embargo las estimaciones van de 370 000 ha/año a 720 000 ha/año (Maser, 1996). Se estima que las selvas mexicanas ocupan el 19% del territorio nacional, y que su pérdida anual alcanza entre el 0.8 y el 2 %, además de que aproximadamente el 80 % de la deforestación total está concentrada en las regiones Centro y Sureste (Maser, 1996; SARH, 1994).

Entre 1967 y 1986 la vegetación de la parte norte de la sierra de Los Tuxtlas Ver. Mex. se redujo en un 56 %, y a principios de 1986 el 84% de la selva original se había perdido por deforestación (Dirzo y García, 1992). Además, se ha demostrado que la caída de dos árboles en un mismo punto de esta selva ocurre cada 97 años

(Tourquebiau, 1980), lo que nos indica que la velocidad de la tasa de recambio de la comunidad es mucho más lenta que la tasa de deforestación, lo que provoca que grandes superficies de selva queden deforestadas en un periodo de tiempo pequeño, ya que la magnitud de los eventos de perturbación es lo suficientemente grande como para no permitir el reestablecimiento de la cubierta vegetal, en un periodo de tiempo corto.

Las consecuencias de la deforestación en las selvas tropicales dependen de la intensidad de ésta; se ha reportado que la devastación de grandes extensiones de selva en los trópicos provoca, entre otros cambios, una significativa reducción en la precipitación, un incremento en la duración del periodo de sequía, y un decremento en el porcentaje de humedad del suelo (Dickinson, 1991; Salati y Nobre, 1991).

2.2 Restauración ecológica

Debido al aumento de las tasas de deforestación y a la importancia de las selvas *per se*, ha sido necesario encontrar estrategias para detener la devastación y recuperar las zonas con cubiertas vegetales; dentro de estas estrategias se encuentra la restauración ecológica. La restauración ecológica puede definirse como el regreso al estado original de un ecosistema o comunidad con la intervención del hombre (Bradshaw, 1997). Con original se entiende el estado en el que se encontraría el ecosistema o comunidad en el caso de no haberse presentado el evento de perturbación.

Los objetivos de la restauración ecológica pueden tener tres niveles: el primero se denomina reclamación, e intenta incrementar a la biodiversidad *per se*; el segundo conocido como rehabilitación, consiste en la reintroducción de ciertas funciones del ecosistema y no necesariamente tiende a incrementar la biodiversidad; y el tercero y más ambicioso, llamado verdadera restauración, se basa en la reconstrucción del ecosistema que existía antes de la perturbación (Diggelen *et al.*, 2001).

En México los programas de reforestación han tenido poco éxito debido a que los objetivos no se han dirigido a la restauración del ambiente, en ellos se ha hecho uso principalmente de algunas especies nativas biológicamente mal conocidas y de especies exóticas. La mayoría de las especies exóticas se transforman por lo general en un tipo de plaga, que no permite la subsistencia de la mayoría de las especies locales de plantas y animales (Evans, 1992).

Dichos programas tienen además deficiencias técnicas de elección de especies y sitios de plantación, la superficie reforestada es pequeña, los recursos económicos son insuficientes y sin continuidad, y no se ha podido entrelazar la importancia ecológica y los beneficios sociales (Cervantes, 1996).

Durante la década pasada, se propuso la utilización de plantaciones con especies nativas, como una técnica que catalice el proceso de sucesión de la selva original, para combatir el problema de la deforestación (Leopold, *et al.* 2001).

La restauración con especies nativas requiere de un listado de las especies que presente las propiedades biológicas y ecológicas más adecuadas para cada clima y condición ambiental (Vázquez-Yanes y Batis, 1996), ya que las características de un sitio alterado son entre otras que el agua se convierte en un factor limitante (Dickinson, 1991). La ecofisiología o ecología fisiológica es una rama de la ecología que intenta conocer la respuesta de los organismos frente al medio ambiente. Entre los objetivos que se fija esta disciplina, encontramos el de delimitar la tolerancia de los taxa a las condiciones ambientales, y con esto la supervivencia de las plantas en su medio natural, por lo que los estudios ecofisiológicos son de gran importancia para la restauración, protección y conservación de las coberturas vegetales (Medina, 1977; Vázquez-Yanes, 1999; Orellana, *et al.*, 1999).

El estudio de la ecofisiología de las plantas nativas de los ecosistemas o comunidades es de gran importancia, ya que algunas de éstas se han sugerido para la restauración partiendo de la suposición de que las plantas que han sobrevivido en la región son descendientes de poblaciones que han habitado en el sitio por largos periodos, y son exitosas en el lugar en el que se encuentran, por lo tanto poseen características que les permiten responder a esas condiciones ambientales (González-Zertuche *et al.*, 2000).

De acuerdo con Gómez-Pompa (1985), las plantas valiosas para la restauración ecológica deberían de tener las siguientes cualidades: ser de rápida propagación; resistir condiciones limitantes como baja fertilidad, sequía, suelos compactados con pH alto o bajo, salinidad; tener rápido crecimiento y buena producción de materia orgánica como hojarasca; tener alguna utilidad adicional a su efecto restaurador; nula tendencia a adquirir una propagación malezoide, invasora, incontrolable; presencia de nódulos fijadores de nitrógeno o micorrizas que compensen el bajo nivel de nitrógeno, fósforo y

otros nutrientes en el suelo; que tiendan a favorecer el restablecimiento de las poblaciones de elementos de la flora y fauna nativas proporcionándoles hábitat y alimento.

2.3 Banco de semillas

El estudio del banco de semillas es esencial ya que éstos juegan un papel importante en la dinámica de las comunidades y en los procesos de sucesión. Además la información sobre los requerimientos ecológicos de las semillas y las plántulas de las selvas, son importantes para los planes de manejo, conservación y restauración de la cubierta vegetal (Khurana y Singh, 2001).

El banco de semillas incluye tanto las semillas enterradas como las que se localizan en la superficie del suelo. El tiempo que las semillas residen en el suelo, es determinado por sus propiedades fisiológicas, las condiciones ambientales y la presencia de patógenos y depredadores (Garwood, 1989). Así mismo, el ambiente del suelo es al menos parcialmente responsable de los cambios fisiológicos que afectan la germinación, porque dichos cambios ocurren más rápido en las semillas que se localizan en el suelo que en las que se colocan hidratadas en la obscuridad o en las que son almacenadas en seco (Orozco, 1986).

Entre los primeros trabajos relacionados con bancos de semillas en zonas tropicales, encontramos el realizado por Symington (1933) en Malasia, en el que se demuestra que la mayoría de las semillas que germinan en una muestra de suelo son las que corresponden a especies pioneras típicas de claros. Posteriormente Keay (1960) obtuvo resultados similares en su investigación realizada en Nigeria. Adicionalmente, Guevara y Gómez- Pompa (1976) encontraron que en la selva alta perennifolia de Los Tuxtlas Ver., el banco de semillas está compuesto principalmente por semillas de especies secundarias, lo que es un factor importante en la iniciación de la sucesión.

Moreno (1976), observó que las semillas de *Omphalea oleifera* esparcidas en el suelo de la selva alta perennifolia de Los Tuxtlas, Ver. germinan en un 31%, mientras que si son enterradas en el mismo suelo germinan en un 73.5%.

El potencial total de los bancos de semillas para regenerar la cubierta vegetal no es totalmente alcanzado debido a la pérdida masiva de semillas y plántulas jóvenes.

Entre las causas de tales pérdidas se encuentran los depredadores, patógenos, redispersión de las semillas, pérdida de la capacidad germinativa (debida a su vez a las condiciones ambientales desfavorables), y a la mortalidad de las plántulas, que es provocada por las bajas reservas de carbohidratos y nutrimentos minerales, así como por distintos tipos de estrés ambiental (Kozlowski, 2002).

2.4 Germinación

El conocimiento del comportamiento de la germinación es importante para comenzar a tomar medidas para la conservación de las semillas tanto en un medio natural como en uno artificial (Vázquez-Yanes, 1999).

La germinación de una semilla, es el proceso fisiológico que comienza con la imbibición de la semilla y termina con la elongación del eje embrionario, (usualmente la radícula) (Bewley y Black, 1994). La conducta germinativa de la mayoría de las semillas de la selva tropical húmeda es la de germinar rápidamente, ya que el 62% corresponde a semillas sin latencia (Baskin, y Baskin, 1998), sin embargo, se encuentran excepciones en las semillas de testa dura que necesitan un proceso de escarificación y en las plantas colonizadoras de claros que suelen presentar mecanismos de latencia como el fotoblastismo que les impiden germinar hasta que ocurra un cambio en el ambiente lumínico (Vázquez-Yanes, *et al.* 1997).

Los estudios de germinación requieren una atención especial en el tiempo y lugar de colecta de las semillas, ya que de esta forma es posible determinar la conducta germinativa más exitosa. En general, el momento ideal para colectar, es cuando los frutos maduros todavía se encuentran en la planta madre, ya que antes las semillas pueden estar inmaduras, y después, cuando están en el suelo, se encuentran sometidas a una serie de factores bióticos y abióticos fluctuantes que pueden influir en su germinación (Vázquez-Yanes, *et al.* 1997).

2.5 Relación del contenido de humedad de las semillas y su germinación

Por otro lado, el contenido de humedad de las semillas define determinadamente su longevidad ecológica y potencial, ya que está relacionado con la capacidad de

permanecer en un estado de latencia que se caracteriza por la ausencia de germinación cuando las semillas se encuentran en condiciones ambientales desfavorables (Harper, 1977). Las semillas recalcitrantes a diferencia de las ortodoxas, no adquieren una tolerancia a la desecación, por lo que tampoco desarrollan la capacidad de permanecer en un estado latente.

El contenido de humedad de las semillas, es la cantidad de agua que éstas contienen, que a su vez se ha clasificado en tres categorías: 1) agua de absorción, que se encuentra en los espacios intragranulares y en los poros del tejido vegetal, mantenida por fuerzas capilares; 2) agua de adsorción, que se encuentra ligada al material por atracción molecular; y 3) agua de composición, que está químicamente unida a los elementos constitutivos de la semilla (Moreno, 1996). El agua de composición es la más importante en los estudios fisiológicos, ya que cuando ésta se pierde, se modifican las estructuras moleculares de los tejidos, lo que tiene grandes consecuencias en la fisiología de la semilla.

El contenido de humedad en el que la longevidad de la semilla es mayor es denominado crítico y varía entre las especies, además de tener una relación inversa con el contenido lipídico de las semillas (Ellis *et al.*, 1989).

El contenido de humedad óptimo es el que se establece entre el contenido de humedad que provee mayor longevidad a la semilla y el contenido de humedad debajo del cual la tasa de envejecimiento de la misma aumenta (Walters y Engels, 1998). Así mismo éste cambia dependiendo de la temperatura de almacenamiento; en general es muy bajo a alta temperatura e incrementa cuando la temperatura desciende, y es muy importante su determinación para los proyectos de conservación *ex situ* (Walters, 1998).

Debido a la diferencia en la logística experimental, existe una controversia relacionada con los efectos de la longevidad de las semillas almacenadas a contenidos de humedad extremadamente bajos y a temperaturas relativamente altas (Walters y Engels, 1998). Esto es muy importante en la conservación de semillas en los trópicos, ya que en dichos lugares, generalmente no se cuenta con la infraestructura necesaria para mantener a las semillas a bajas temperaturas, por lo que han sido propuestos métodos de ultrasecado, en el caso de que no se cuente con los recursos económicos suficientes.

En el caso de *Omphalea oleifera* Moreno (1976) encontró que semillas colectadas en el suelo de la selva alta perennifolia de Los Tuxtlas Ver, transportadas al

laboratorio y almacenadas a temperatura ambiente, pierden su viabilidad a los 270 días, alcanzando un contenido de humedad de 9.1% al final de este tiempo. Sin embargo al día 0 cuando su contenido de humedad resultó del 46.74% se alcanzó el 94% de germinación.

2.6 Tipos de semillas según su comportamiento en almacenamiento

Según su comportamiento en almacenamiento, las semillas pueden dividirse en 4 grupos de acuerdo con Robert (1973), Bonner (1990), Ellis, Hong y Roberts (1990) y Kermodé (1997):

- 1) **Ortodoxas verdaderas:** son aquellas que se dispersan de la planta madre con contenidos de humedad bajos, adquieren una tolerancia a la desecación durante su desarrollo y para fines de almacenamiento, por periodos relativamente largos, pueden ser secadas en un rango de 3.5-5.1% en equilibrio con una atmósfera seca (10-13% humedad relativa).
- 2) **Sub-ortodoxas:** semillas que se pueden almacenar casi bajo las mismas condiciones que las ortodoxas verdaderas pero por periodos más cortos. Resisten deshidrataciones del 10-12% en equilibrio con una atmósfera de entre 40 y 50% de humedad relativa. Incluyen las semillas con altos contenidos lipídicos, sin embargo la diferencia entre el primer y segundo grupo no es muy clara.
- 3) **Recalcitrantes templadas:** son aquellas que se dispersan de la planta madre con contenidos de humedad altos por lo que poseen un metabolismo activo, no adquieren una tolerancia a la desecación durante su desarrollo y para fines de almacenamiento no pueden secarse a contenidos de humedad bajos, pero pueden conservarse por varios años en temperaturas cercanas a 0 °C. Soportan una deshidratación de entre el 15-20% en equilibrio con una atmósfera del 70% de humedad relativa.
- 4) **Recalcitrantes tropicales:** necesitan los mismos requerimientos de humedad que las recalcitrantes templadas pero son sensibles a las bajas temperaturas.

La mayoría de las especies leñosas de la selva tropical tiene semillas recalcitrantes. (Vázquez-Yañes y Rojas, 1996). Por lo que es necesario resolver la relación entre el contenido de humedad óptimo y la relación con la temperatura de almacenamiento para poder brindar las recomendaciones adecuadas a la comunidad de recursos genéticos vegetales (Engels y Engelmann, 1998).

2.7 Tolerancia a la desecación

La tolerancia a la desecación en las semillas es una característica multifactorial, que depende principalmente de la síntesis de proteínas hidrofílicas que exhiben una regulación temporal (en la que el ABA se ve involucrado), durante el desarrollo de la semilla (por ejemplo LEA late-embryogenesis-abundant proteins). Las proteínas LEA protegen a las proteínas de las membranas, y carbohidratos como la sacarosa y rafinosa también se ven involucrados en la complicada red molecular que provee a las semillas de esta tolerancia (Kermode, 1997).

La reducción de la relación área/volumen de la vacuola, la síntesis de LEA, la desdiferenciación de los organelos, la pérdida de agua y el estado vidriado del agua intracelular provocan que la actividad metabólica de la semilla baje y se de el establecimiento del estado de reposo (Salisbury y Ross, 1994).

Dado a que la tolerancia a la desecación es una característica que no depende de un sólo factor, se presentan una gran gama de niveles de esta tolerancia entre las especies de la selva, por lo que es necesario identificar la tolerancia de cada taxa para así brindarles un manejo adecuado en los programas de conservación *ex situ*.

2.8 Estrés hídrico

El estadio de plántula inicia cuando la radícula sale de la semilla, sin embargo, existen discrepancias entre los distintos autores para definir el final de este estadio, pero se ha sugerido que este se produce cuando el nuevo individuo deja de depender de las reservas almacenadas en la semilla, y comienza a hacer uso de fuentes externas de energía (Kitajima y Fenner, 2000), por lo tanto, esta fase es una de las más susceptibles a los cambios en las condiciones ambientales, que de ser muy pronunciados pueden

resultar estresantes para el nuevo individuo, de tal forma, que afecta de manera drástica su fisiología y en ciertos extremos, provocan su muerte. En general, el tamaño de la semilla posee una relación directamente proporcional con la tolerancia de las plántulas para resistir varios factores abióticos estresantes, entre los que se encuentra la sequía (Webstoby *et al.*, 1996).

La disponibilidad del agua es uno de los principales factores ambientales que influyen la distribución y abundancia de las especies vegetales en las comunidades vegetales (Dias-Filho y Dawson, 1995), además la pérdida de la vegetación provoca que las condiciones de sequía sean más extremas, por lo tanto es necesario estudiar las características de las plantas en cuanto a su tolerancia a la sequía, y así poder intentar proponerlas para la restauración ecológica.

El término estrés en un sentido biológico, es una desviación significativa de las condiciones óptimas para la vida, que produce cambios y respuestas en todos los niveles de funcionamiento del organismo, que en un principio son reversibles pero que pueden llegar a ser permanentes (Larcher, 1995). En el caso de las especies vegetales existen tres estrategias para responder a las condiciones de estrés. El ruderal, en el que existe un cese en el crecimiento vegetativo, y la asimilación de recursos se destina para la aceleración del crecimiento de las estructuras reproductivas; el competitivo, en el que se producen cambios grandes y rápidos en la cantidad, distribución y morfología de las hojas o raíces; el tolerante al estrés que se caracteriza por cambios morfológicos lentos y frecuentemente pequeños (Grime *et al.*, 1986).

En las especies vegetales el estrés hídrico provoca una serie de cambios en algunos procesos fisiológicos, dentro de los más importantes están la inhibición del crecimiento, de la síntesis de la pared celular, de las proteínas, de la clorofila, de la germinación, de la apertura estomática, de la asimilación de CO₂, de la respiración y de la conductividad del xilema. También se ha observado la estimulación de la síntesis de ácido abscísico y la acumulación de prolina y azúcares (Hsiao *et al.*, 1976).

La respuesta encontrada en las plantas tiene una relación directa con la duración del estrés hídrico. Se denominan respuestas directas a las que aparecen primero y las que dependen de las estructuras y capacidades fisiológicas con las que el individuo cuenta cuando se enfrenta a las condiciones de estrés. Por ejemplo, el decremento en la turgencia celular, la apertura estomática, la transpiración y el potencial hídrico de las

raíces. Por otro lado, se denominan respuestas mediadas a aquellas que se adquieren una vez que se establecen nuevas capacidades metabólicas y estructurales. Ejemplo de ello es el incremento en la síntesis de ABA y del crecimiento de las raíces, así como la señalización de las raíces al tallo, que indica la existencia de estrés hídrico (Geiger y Serraites, 1991). Por esto es difícil realizar generalizaciones acerca de las respuestas frente a las condiciones de estrés en las plantas.

Jones (1992) clasifica las formas en las que las plantas enfrentan la sequía dentro de dos categorías principales:

- 1) Evasión: que se refiere a los mecanismos que minimizan los daños provocados por la falta de agua. Dentro de estos mecanismos encontramos a: i) el escape de la sequía, que consiste en completar rápidamente el ciclo de vida o de reproducción, para escapar de los periodos de sequía y crecer en los periodos favorables; ii) el que tiende a conservar el agua, que se basa en limitar la pérdida de agua, lo que previene los efectos nocivos de la sequía, esto se alcanza reduciendo la transpiración, lo que reduce la caída en el potencial hídrico; iii) el que produce una eficiente toma de agua que provoca un sistema eficiente en la toma de agua y no reduce la transpiración.
- 2) Tolerancia: este mecanismo se caracteriza por que se mantiene la actividad fisiológica en condiciones de sequía, además de presentar un decremento en el potencial hídrico. Para mantener dicha actividad fisiológica, las plantas experimentan un ajuste osmótico y una menor elasticidad de la pared celular, además se promueve el inicio de la síntesis de solutos protectores a la sequía y enzimas tolerantes a la misma.

Es importante mencionar que un mismo individuo y/o especie puede presentar varias de las formas anteriormente mencionadas para enfrentar la sequía (Jones, 1992), por lo que no es posible clasificar a las especies según la forma en la que la enfrentan.

Las estrategias utilizadas para incrementar el éxito del establecimiento de las plántulas se han basado en cambios en el medio donde se desarrollan (como el uso de fertilizantes y de riego) y en la modificación del genoma o de la fisiología de las plantas para enfrentar condiciones desfavorables (González-Zertuche *et al.*, 2000). Dentro de

esta última estrategia encontramos a los tratamientos de preacondicionamiento, que se basan en someter a las plántulas a un ligero estrés para aclimatarlas a condiciones adversas. Las plántulas que han sido preacondicionadas exponiéndolas a bajos niveles de estrés hídrico, experimentan una menor inhibición en el crecimiento, así como un menor riesgo de mortalidad al ser transplantadas y al ser expuestas a condiciones de sequía que aquellas que no fueron previamente estresadas (Kozlowski, 2002; Ruiz-Sánchez, *et al.*, 2000).

2.9 Aclimatación y plasticidad

Los procesos de aclimatación y aclimatización pueden ser relevantes en el manejo del agua en las plántulas, ya que podrían producir un preacondicionamiento en las plantas para mejorar su establecimiento después de su transplante en el campo (Nunes *et al.*, 1989). Cuando existe un cambio prolongado en el ambiente, los individuos pueden ser capaces de aclimatizarse ante estas nuevas condiciones, es decir, sufren una modificación generalmente reversible, en los procesos fisiológicos. La aclimatización generalmente ocurre en respuesta a cambios estacionales, sin embargo, también se presenta cuando los individuos invaden nuevos ambientes.

El término aclimatación es utilizado exclusivamente cuando se trata de manipulaciones en el laboratorio, y es definido como aquellos cambios fisiológicos que ocurren en el tiempo de vida de un organismo de tal forma que reduce la presión causada por un estrés experimentalmente inducido (Spicer y Gaston, 1999).

La plasticidad fenotípica, se refiere a la habilidad de los caracteres de un genotipo dado para expresar distintos fenotipos en diferentes ambientes (Bradshav, 1965). La plasticidad se considera como un mecanismo compensatorio por la falta de locomoción en las plantas, y puede ser determinante en la amplitud de condiciones ecológicas que se encuentran en un ecosistema (Grime, *et al.*, 1986), es decir, considerando que las plantas son sésiles, y por lo tanto no son capaces de cambiar su localización para buscar recursos, es necesario que tengan la capacidad de modificar su morfología, de tal manera que puedan hacer el mejor aprovechamiento de los recursos dado el sitio en el que se encuentran.

Por lo anterior, se ha sugerido que la plasticidad es de gran importancia en la adquisición de recursos por las plantas (Grime, *et al.*, 1986); dicha plasticidad varía entre las especies, Bazzaz (1979) ha propuesto que las plantas que aparecen en un periodo temprano en la sucesión, son más plásticas que las que aparecen en un periodo tardío, partiendo del hecho de las segundas están expuestas a ambientes relativamente menos variables. Además el grado de plasticidad puede no ser siempre constante, sobretodo cuando la edad de los individuos cambia (Bazzaz, 1996).

La plasticidad fenotípica influye tanto en el éxito del establecimiento, como en los patrones de regeneración temporales y espaciales de las plántulas (Kitajima y Frenner, 2000), además la plasticidad se considera como un suplemento de la variación genética (Grime, *et al.*, 1986), y se ha hecho notar que puede ser en algunos casos adaptativa (Schlichting, 1986).

Cuando las plantas se enfrentan a la escasez de algún recurso, la plasticidad puede reflejarse en los cambios en la forma de crecimiento, para de esta manera realizar el uso más eficiente del recurso que se encuentra en menor proporción.

2.10 Potencial hídrico

El agua es esencial para el funcionamiento de las plantas, sin embargo, en ambientes con distintas disponibilidades de agua, encontramos plantas con diferentes características morfológicas y fisiológicas para hacer un uso óptimo del agua disponible (Vázquez-Yanes, 1999). El potencial hídrico foliar es el indicador más utilizado para determinar el estado hídrico de la parte aérea de las plantas y su valor puede asociarse con el grado de estrés al que se enfrenta la vegetación (Hsiao, 1973).

El potencial hídrico (Ψ) es el potencial químico (\bullet energía libre) del agua en un sistema o en parte de un sistema, expresado en unidades de presión, comparado con el potencial químico del agua pura a la misma presión atmosférica, temperatura y altura, y con el potencial químico del agua de referencia fijado en cero (Salisbury y Ross, 1994). Las reducciones de los potenciales hídricos foliares, son el resultado de la pérdida de agua a través de las hojas (Landsberg, 1984).

A pesar de que la selva alta perennifolia es uno de los ecosistemas terrestres más húmedos, se llegan a presentar inusuales y prolongados periodos de sequía, Fetcher

(1979) midió los potenciales hídricos de 5 especies arbóreas de Panamá antes y después de un periodo de sequía, obteniendo que los potenciales hídricos posteriores a la sequía eran menos negativos, lo que indica que la cantidad de agua en los tejidos vegetales incrementó. Percy (1980) también notó potenciales hídricos menos negativos después de un periodo de sequía en una especie arbórea del género *Euphorbia* en un bosque mesófilo de montaña en Hawaii. La caída en el potencial hídrico foliar, se debe al incremento de la síntesis de ABA, como respuesta al estrés hídrico (Gupta *et al.*, 2001).

2.11 Conductividad estomática y transpiración

La transpiración es la pérdida de agua en forma de vapor de las plantas (Kramer y Boyer, 1995). El gradiente del potencial hídrico resultante entre la planta y la atmósfera es la fuerza que dirige la pérdida espontánea de agua por transpiración, sin embargo, si la pérdida de agua por transpiración no puede ser balanceada por la toma de agua del suelo, se produce estrés hídrico para la planta (Mohr y Schoper, 1995).

La respuesta de las plantas al estrés hídrico es a corto plazo en muchos casos el cierre estomático, que a su vez reduce la transpiración, por otra parte, en algunas especies la respuesta a largo plazo es la caída de las hojas (Landsberg, 1984).

La apertura estomática es de gran interés en diferentes estudios de fisiología vegetal, ya que los estomas tienen la función de controlar la pérdida de agua y la entrada de CO₂ (Kramer y Boyer, 1995). Esto es de gran importancia porque al cerrarse los estomas, se evita la pérdida de agua por medio de la transpiración, sin embargo en este proceso, a su vez se limita la entrada de CO₂ (que es la molécula que se requiere para incorporar el carbono a la biomasa por medio del proceso fotosintético) lo que conduce a la reducción del crecimiento vegetal (Salisbury y Ross, 1994).

Uno de los factores ambientales que influyen en el funcionamiento de los estomas es la humedad atmosférica, ya que induce oscilaciones en la apertura y el cierre de éstos. Al reducirse la disponibilidad de agua disminuye el potencial hídrico atmosférico, provocando que los estomas se cierren, lo que se considera de gran valor protector durante la sequía. El aumento de la temperatura es otro factor que generalmente provoca un cierre de los estomas debido a una respuesta indirecta al estrés hídrico, sin embargo, en algunas especies, las temperaturas elevadas provocan la

apertura de los estomas en vez de su cierre, esto conduce a un aumento en la transpiración, lo que a su vez reduce la temperatura de las hojas. Finalmente, el viento es otro factor que puede incrementar la transpiración, provocar estrés hídrico y con ello el cierre de estomas (Salisbury y Ross, 1994).

2.12 Eficiencia en el uso del agua

Se ha sugerido que el principal factor que limita la productividad de las plantas en zonas perturbadas es la falta de agua (Jones, 1992), por lo cual ha sido necesario el estudio del manejo del agua por las plantas, además la eficiencia en el uso del agua se ha considerado como un parámetro importante en la adaptación de las plantas a la sequía (Lucero *et al.*, 2000). La eficiencia en el uso del agua se define como el total de bióxido de carbono asimilado por unidad de agua utilizada por las plantas y es diferente entre las especies en un mismo ambiente (Kramer y Boyer, 1995). Cuando este cociente es grande, la eficiencia en el uso del agua es mayor, y esto es de importancia en términos fisiológicos, porque nos indica que la planta es capaz producir una mayor cantidad de biomasa utilizando una menor cantidad de agua.

El comportamiento óptimo ante condiciones de sequía es aquel que a una proporción mínima de transpiración se alcanza una velocidad promedio de asimilación (Jones, 1992), es decir, el que hace un mejor uso del agua disponible.

2.13 Crecimiento

Los cambios en el ambiente pueden afectar la velocidad, así como la relación del crecimiento entre las partes de una planta (Gales, 1979), de hecho, dentro de todos los procesos metabólicos, el crecimiento es el más sensible al estrés hídrico (Carvalho y Schank, 1989). El crecimiento en los seres vivos puede definirse como aquellos cambios irreversibles principalmente en tamaño, a veces en forma, y ocasionalmente en número a lo largo del tiempo.

Los análisis de crecimiento vegetal pueden ser de dos tipos dependiendo de la frecuencia en la toma de mediciones. El clásico, consta de dos mediciones, una inicial y otra final a lo largo del tiempo, lo que nos da como resultado un promedio del

crecimiento. El funcional requiere mediciones en periodos de tiempo más cortos, de forma tal que los datos pueden ajustarse a funciones matemáticas para describir la relación entre los datos y el tiempo (Hunt, 1982).

Las variables que se pueden evaluar en un análisis de crecimiento, dependen en gran medida de los objetivos del trabajo; en éste, se estimaron las que debido a su significado fisiológico y morfológico, aportan información sobre los posibles cambios producidos cuando las plántulas son sometidas a distintos niveles hídricos. Las siguientes son las variables más utilizadas, su definición fue tomada de Hunt (1982):

- Tasa relativa de crecimiento (TRC), que evalúa el incremento de biomasa por unidad de biomasa existente en el tiempo; esta variable depende simultáneamente de la eficiencia de las hojas como productores de nuevo material (tasa de asimilación neta) y la proporción de área foliar. Se ha reportado que esta variable se ve afectada negativamente cuando existe un inadecuado suministro de agua. Del Amo y Gómez-Pompa (1976) encontraron que especies primarias de la selva alta perennifolia de Los Tuxtlas, Ver., tienen una tasa de crecimiento menor que la de las especies secundarias, lo que le permite a estas últimas, establecerse antes de ser sombreadas por especies de crecimiento más lento.
- Proporción de área foliar (PAF), que es la proporción entre el área foliar total y el peso seco total de la planta; representa la relación entre el material capaz de fotosintetizar (hojas) y el total.
- Tasa de asimilación neta (TAN), que se refiere a la ganancia neta de peso por unidad de área foliar, es decir, la capacidad de las hojas de convertir el CO_2 en biomasa vegetal; constituye un índice de la eficiencia funcional de las partes productivas de la planta.
- Área foliar específica (AFE), que es el área foliar existente por unidad de peso foliar, es una medida del grosor de la hoja.
- Proporción de peso foliar (PPF), es la cantidad de biomasa de las hojas de la planta con base al peso total de la planta.
- Proporción raíz vástago (R/V), es la relación entre el peso aéreo y el subterráneo, nos indica si la planta produce más raíces que parte aérea. En

periodos de sequía, los árboles tropicales incrementan la biomasa de la raíz para aumentar el área de absorción de agua (Landsberg, 1984)

- Área foliar final (AF), es el material capaz de fotosintetizar al final del tratamiento. El índice de área foliar es el principal factor que contribuye a la pérdida de humedad del suelo a través de la transpiración (Robichaux *et al.*, 1984).
- Peso seco total final (PST), es la biomasa producida al final del tratamiento.
- Longitud final (LF), es el tamaño aéreo al final del tratamiento.

El crecimiento vegetal puede ocurrir sólo si la transpiración es lo suficientemente lenta para permitir que se generen los potenciales hídricos que inducen el crecimiento y que son necesarios para mantener el movimiento del agua dentro de las células (Kramer y Boyer, 1995). La apertura estomática es crucial en la relación entre la tasa fotosintética y la transpiración, de manera que cuando los estomas se cierran se evita la pérdida de agua, pero a su vez no se permite la entrada de CO_2 , lo que reduce la tasa de fotosíntesis, con lo que no se puede generar más biomasa y por lo tanto se reduce en crecimiento.

3. METODOLOGÍA.

3.1 Descripción de la zona de colecta

La región de Los Tuxtlas fue decretada como Área Natural Protegida dentro de la categoría de Reserva de la Biósfera el 23 de noviembre de 1998. Se localiza entre los 94° 40' y 95° 30' O y entre los 18° 00' y 18° 43' N, cubre un área de 155 122 ha (Vargas y Escobar, 2000; Soto y Gama, 1997). Abarca los municipios de Ángel R. Cabada, Santiago Tuxtla, San Andrés Tuxtla, Catemaco, Sotepan, Mecayapan, Tatahuicapan de Juárez y Pajapan del estado de Veracruz, Méx.

La Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", fundada en 1967, es administrada por el Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, se ubica dentro de la región antes mencionada, a 33.5 km del poblado de Catemaco y a 4 km de la playa, en las estribaciones del Volcán de San Martín, entre los 95° 04' y 95° 09' O y 18° 34' y 18° 36' N, cubriendo un total de 700 ha (Lot, 1976). En los terrenos de la estación, se realizó la colecta de las semillas de *Omphalea oleifera* (Fig. 1).

Dicha estación, presenta altitudes entre los 150 y 700 msnm (Ibarra y Sinaca, 1995). Los datos climáticos de la zona provienen de la estación meteorológica de Coyame (la más cercana, a 15 km), estableciéndose que el clima es cálido húmedo, con una precipitación promedio anual de 4725 mm, siendo el verano la época del año en la que se concentra la mayor cantidad de lluvia. Las temperaturas máxima, media y mínima anual alcanzan valores de 32.18° C, 24.3° C y 16.4° C respectivamente (Ibarra y Sinaca, 1987).

Los suelos presentan una gran acumulación de materia orgánica, un pH ligeramente ácido, el material parental que los forma es geológicamente joven, y se clasifican dentro de tres ordenes: mollisol, entisol y inceptisol (Chizon, 1984, Bongers *et al.*, 1988). El suelo de la selva está cubierto por vegetación herbácea y plántulas de los elementos arbóreos del dosel. En el banco de semillas predominan las semillas pequeñas de especies secundarias. Principalmente en la época de nortes, se producen múltiples caídas de ramas y árboles completos que dan lugar a manchones en distintas fases sucesionales (Estrada *et al.*, 1985).

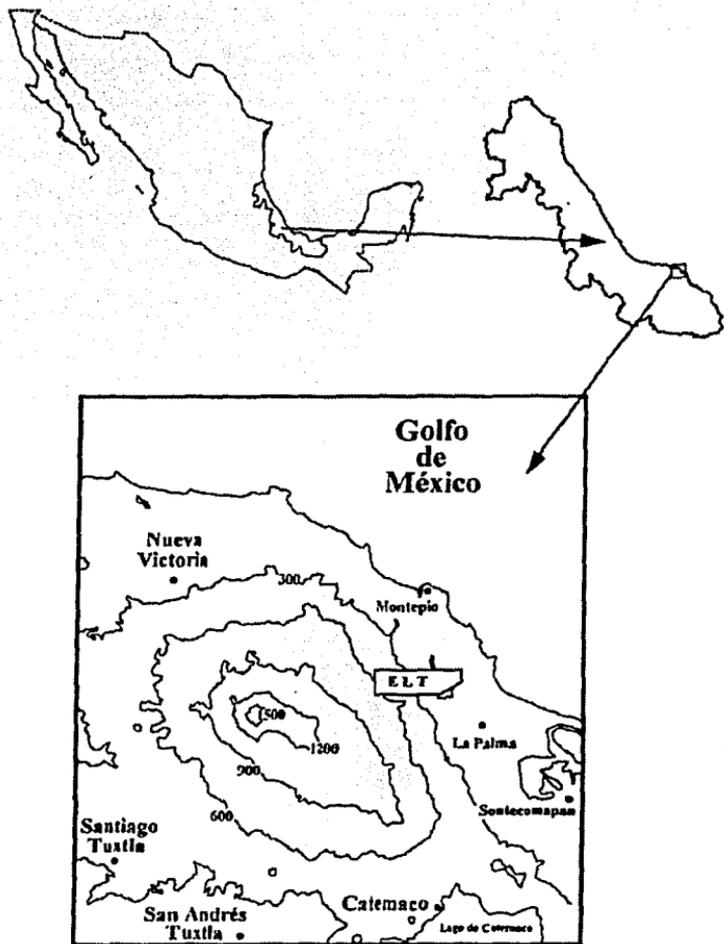


Fig. 1. Localización de la región de Los Tuxtlas en el estado de Veracruz, México. Se muestra la ubicación de la Estación de Biología Tropical de los Tuxtlas (ELT). Tomado de González-Soriano *et al.* 1997.

El tipo de vegetación es la selva alta perennifolia (Miranda y Hernández-X, 1963), con algunas variantes en su composición y estructura, dependiendo principalmente de los cambios topográficos y de la perturbación de la vegetación (Lot, 1976).

En general, los árboles dominantes, a los que se les puede considerar como primarios por su aparición tardía en la sucesión crecen lentamente, poseen una corteza oscura, una madera dura, y alcanzan una altura de entre 30 y 40 m. Los árboles pioneros colonizadores de zonas perturbadas y/o de crecimiento rápido poseen corteza clara y madera blanda. *O. oleifera* se encuentra dentro los árboles de rápido crecimiento que llegan al dosel más alto, se considera una especie nómada (Estrada *et al.*, 1985).

3.2 Descripción de la especie

Omphalea oleifera Hemsl. (Euphorbiaceae)

Nombres comunes: corcho (Ver.); aguacate de danta, chatet (Chis.); mano de león, piñón (Oax.) (Pennington y Sarukhán, 1998).

Distribución:

Fuera de México *Omphalea oleifera* se le localiza en Guatemala (Ibarra, 1985) y también se le conoce en El Salvador (Dirzo y Mota-Bravo, 1997). Dentro del país se encuentra en los estados de Veracruz, Oaxaca y Chiapas. Se localiza muy frecuentemente en el estrato medio o superior de selvas altas perennifolias en el sur de Veracruz, y en Oaxaca, y en la zona de Chimalapas, en suelos de origen volcánico o aluviales (Pennington y Sarukhán, 1998).

En Los Tuxtlas Ver. la especie habita en suelos profundos (Ibarra *et al.*, 1997), tiene densidades poblacionales de alrededor de 10 individuos reproductivos y 70 individuos con más de 1.0 cm de diámetro a la altura del pecho, por hectárea, además presenta una distribución típicamente agregada (Dirzo y Mota-Bravo, 1997). Pertenecer a la familia Euphorbiaceae que ocupa el séptimo lugar en número de especies en Los

Tuxtlas. Aunque si solamente se considera a las especies arbóreas, la familia antes citada ocupa el quinto lugar (Ibarra *et al.*, 1997).

Ecología:

Según su ciclo de vida corresponde al grupo de especies denominadas como nómadas, ya que tiene la capacidad de germinar en claros pequeños, es longeva y alcanza el dosel más alto de la comunidad. No se le conocen polinizadores, y al menos en Los Tuxtlas, no se conoce de ningún animal que pudiera operar como dispersor efectivo de las semillas de esta especie. Se ha observado que las semillas caen por gravedad y una pequeña fracción de la producción de éstas puede ser dispersada por animales, por lo que produce un banco de plántulas bajo los árboles progenitores, las cuales disparan el crecimiento al abrirse un claro (Dirzo y Mota-Bravo, 1997; Martínez, 1985).

Se encontró que las plántulas se aclimatan rápidamente a la apertura de claros pero no muestran capacidad de aclimatarse a la sombra (Pompa y Bongers, 1991).

Las hojas son ricas en nitrógeno y es muy probable que también en compuestos secundarios, lo cual podría explicar la ausencia de daño causado por herbívoros que no sean sus fitófagos especialistas. Las hojas son consumidas casi exclusivamente por las larvas de la palomilla diurna *Urania fulgens* (Uranidae), la cual tiene una dependencia total del follaje de la planta como alimento, inclusive se ha sugerido que se trata de una interacción con un alto de grado de especialización trófica, muy probablemente mediada por metabolitos secundarios tóxicos. Ocasionalmente el follaje de *O. oleifera* es cortado por hormigas arrieras *Atta cephalotes* y existe un consumo esporádico de un Riodinidae (Lepidoptera) (Dirzo y Mota-Bravo, 1997).

Fenología:

Los árboles de esta especie son caducifolios de febrero a marzo, pero producen hojas verde pálido antes de florecer (Ibarra, 1985). La floración ocurre típicamente entre enero y mayo (dentro del periodo de sequía en Los Tuxtlas, tiempo en el que llueve menos de 300 mm), encontrándose el pico de floración alrededor de marzo, que

coincide además con la caída de hojas de los árboles, aunque con frecuencia se pueden observar comportamientos fenológicos erráticos, (Dirzo y Mota-Bravo, 1997). Los frutos maduran de marzo a mayo, pero pueden permanecer en el árbol muchos meses más (Pennington y Sarukhán, 1998).

Descripción morfológica:

Forma de vida: árbol que alcanza hasta 30 m de altura y d.a.p. de hasta 1 m, tiene un tronco cilíndrico sin contrafuerte y una copa redonda (Pennington y Sarukhán, 1998).

Corteza: externa lisa y grisácea o rojiza. Posee lenticelas en líneas verticales y cicatrices horizontales de hojas caídas. La corteza interna es de color crema y no tiene exudado granular. El grosor total de la corteza va de 9 a 15 mm (Pennington y Sarukhán, 1998).

Madera: porosa y suave (Dirzo y Mota-Bravo, 1997). Su color es crema pálido, y se caracteriza por la presencia de vasos grandes (Pennington y Sarukhán, 1998).

Hojas: las yemas de las hojas están rodeadas de estipulas con escasa pubescencia (Pennington y Sarukhán, 1998). Las hojas están dispuestas en espiral de manera alterna, y forman verticilos densos en las puntas de las ramas (Dirzo y Mota-Bravo, 1997). Son simples, con láminas desde 13 x 14 cm hasta 25 x 27 cm, que presentan numerosas glándulas en el envés (pero no en el haz), localizadas en posición paralela al borde de la lámina y que producen un néctar rico en aminoácidos. Su forma es ampliamente ovalada, con margen entero, ápice obtuso, y base cordada. Su color es verde intenso en el haz y más pálido en el envés, sin embargo ambas superficies son glabras. La nervadura de la hoja es palmada con 5-6 nervios que se ramifican desde la base y son muy prominentes en el envés; el peciolo tiene de 15 a 22 cm de largo, es glabro con dos glándulas en la inserción con la hoja (Pennington y Sarukhán, 1998).

Flor: planta monoica, produce flores en panículas de 25 a 30 cm de largo y de 35 a 40 cm de ancho. Las flores femeninas son sésiles y las masculinas tienen pedicelos de 1 a 2 mm. Las segundas son actinomorfas con dos sépalos de 2 mm de largo y 2 pétalos de 3 mm de largo de color verdoso en ambas superficies, con una línea púrpura en el interior, y con un nectario encima del cual se encuentran tres estambres unidos. La

flor femenina posee un perianto similar al masculino pero con nectario y estambres ausentes, y es obviamente pistilada con un ovario trilobular con lóculos uniovulares, estilo grueso y estigma simple y hueco (Pennington y Sarukhán, 1998).

Frutos: de color verde, redondeados, de 7 a 8 cm de diámetro, y generalmente con tres semillas grandes cada uno. La pulpa es de sabor agradable. Los frutos pueden permanecer en el árbol hasta por diez meses, pero generalmente caen siete meses después de que se forman (Dirzo y Mota-Bravo, 1997). La semilla es de color café claro a oscuro, son ligeramente elipsoides, lisas, glabras y sin carúnculo. Su tamaño es de aproximadamente 27 mm de largo, 25 de ancho y 18 de profundidad. (Pennington y Sarukhán, 1998). Son ricas en aceites, y aunque no se ha estudiado la química de los metabolitos secundarios se sospecha que existen algunos metabolitos defensivos, o bien que la testa (que es relativamente gruesa), o ambos atributos en combinación confieren protección a la semilla (Dirzo y Mota-Bravo, 1997).

Usos:

Las ramas se utilizan en Los Tuxtlas para la producción de cercas vivas, aunque los habitantes parecen tener una mayor predilección para este fin por *Bursera simaruba*, *Gliricidia sepium* o *Erithryna folkersii* (Dirzo y Mota-Bravo, 1997). También puede ser ocasionalmente cultivada como sombra de café (Ibarra, 1985)

Las semillas tostadas son comidas en la zona de los Tuxtlas, Ver. (Pennington y Sarukhán, 1998) y en El Salvador éstas se utilizan para preparar jabones o como purga debido probablemente a la presencia de saponinas (Dirzo y Mota-Bravo, 1997). Las semillas de *Omphalea oleifera* contienen del 45-55% de aceite semiseco, el cual es excelente para la industria del jabón (Ibarra, 1985).

3.3 Diseño experimental

El trabajo experimental se realizó en el laboratorio de Ecología Fisiológica y en la casa de sombra del Instituto de Ecología de la UNAM al sur del Distrito Federal; abarcó tres aspectos de la fisiología de *Omphalea oleifera*: 1) descripción de la germinación y del contenido de humedad de las semillas colectadas en el suelo y en los frutos de los

árboles, 2) análisis de crecimiento e índice de plasticidad de las plántulas con dos niveles de riego y 3) descripción de la conductividad estomática y transpiración así como la evaluación de un índice de la eficiencia en el uso del agua (Gómez, 2001) y el potencial hídrico. El diseño experimental se resume en la Fig. 2.

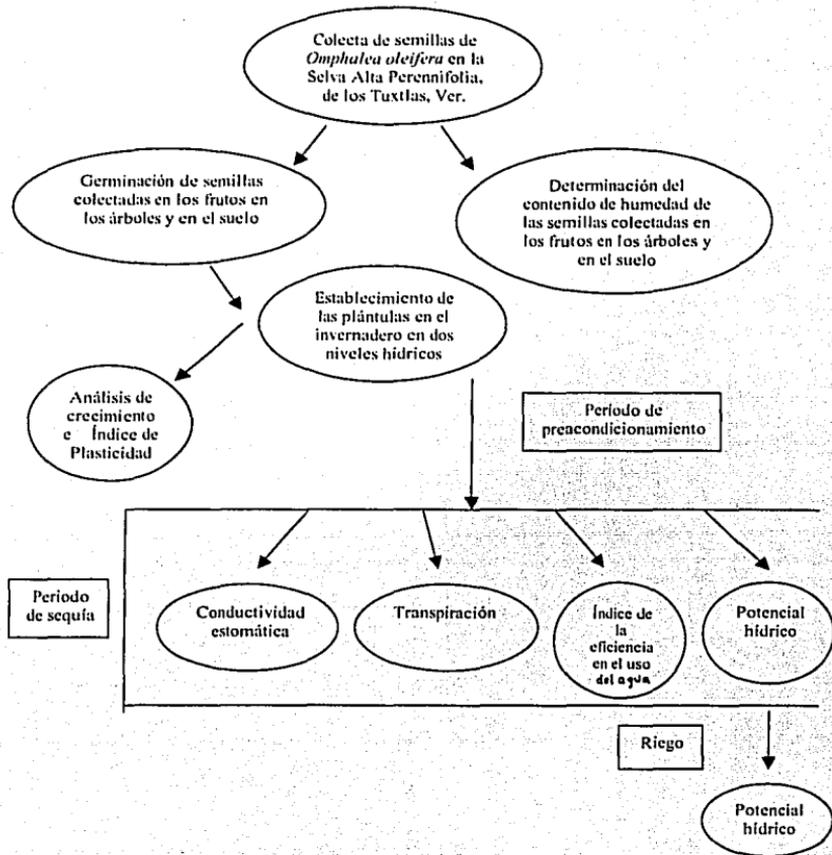


Fig. 2 Diagrama de flujo del diseño experimental

3.4 Metodología para cada uno de los aspectos fisiológicos evaluados:

3.4.1 Germinación

La colecta de las semillas de *Omphalea oleifera* se realizó durante el mes de abril del 2001, en la Selva Alta Perennifolia de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Ver. Mex. Las semillas fueron colectadas en los frutos en los árboles (A) y en el suelo de la selva (S). Para el transporte de las primeras al laboratorio, se envolvieron los frutos en papel periódico y se introdujeron en una caja de plástico, y las segundas, se colocaron directamente en un costal de tela.

En el laboratorio los frutos se partieron y se obtuvieron las semillas, que fueron lavadas para eliminar los restos del fruto. Todas las semillas se sometieron a la prueba de flotación para tratar de asegurar que en los experimentos se trabajara con semillas viables. Posteriormente, se desinfectaron en una solución de hipoclorito al 1% por 10 min, y se sumergieron en una solución de fungicida a 0.2% (Captán 50, [Cis-N] (Triclorometil) tio-4-ciclohexeno-1,2-dicarboximida, Laboratorios A.G.M. de México).

El sustrato utilizado para la germinación fue agar-agar al 1%, éste se virtió en cajas de plástico transparente con tapa. Cada una de éstas poseía un largo de 20 cm, un ancho de 16.5 cm y un alto de 8 cm. En cada caja se colocaron 20 semillas y en total se monitorearon 4 cajas de cada tipo de semilla. Las cajas se introdujeron en una cámara de ambiente controlado (modelo 844 Lab-line Instruments Inc., Melrose Park, Illinois), a una temperatura constante de 25 °C, con un fotoperiodo de 12 h con luz blanca provista por lámparas de luz fría de 20 W (Sylvania, USA). El flujo fotónico dentro de la cámara fue de 24 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{seg}^{-1}$ y la relación Rojo:Rojo Lejano de 6.1. Las mediciones de cantidad y calidad de luz fueron realizadas con un cuantómetro LI-185B (LI-COR, Inc., USA), y con un radiómetro SKR-100 (Skye Instruments, Skye, UK) respectivamente.

La germinación se registró cada tercer día durante 67 días. Se consideró que una semilla estaba germinada cuando la radícula salía de 3 a 5 mm de longitud a través de la cubierta seminal.

Los porcentajes de germinación diaria acumulada se transformaron a su arcoseno (Zar, 1974) para cumplir con los supuestos de los análisis estadísticos y se

ajustaron a una función exponencial sigmoide $y=A0/(1+A1*(EXP(-A2*X)))$. A partir del valor máximo, la primera derivada máxima y el valor de X correspondiente a aproximadamente 1 del eje Y de cada curva ajustada, se obtuvo la capacidad germinativa, la tasa de germinación y el día de inicio de la germinación, respectivamente (Rodríguez *et al.*, 2000).

La capacidad de germinación, la tasa de germinación y el día de inicio de la germinación se compararon entre los dos lotes de semillas mediante pruebas de "t student" (Zar, 1974).

3.4.2 Contenido de humedad de las semillas

En el laboratorio se colocaron 20 semillas de cada tipo de colecta a temperatura ambiente (20 a 25 °C). Con una balanza (OHAUS, Brainweigh B5000, USA), se hicieron mediciones del peso de cada semilla cada 3 h las primeras 18 h, cada 24 h las siguientes 187 h, cada 48 h las 403 h posteriores y cada 168 h hasta las 1365 h o sea 56.87 días, cuando los pesos de las semillas fueron estables.

Para determinar el peso seco final, las semillas se introdujeron a una estufa (Riossa, CSCFME) a 64 °C por 2 días, tomando los datos del peso de cada una de las semillas antes y después de su estancia dentro de la estufa.

La cantidad de agua inicial e individual de las semillas se obtuvo como un porcentaje de su biomasa seca ((peso fresco – peso seco final / peso seco final)*100). Estos porcentajes se transformaron a su arcoseno para cumplir con los supuestos estadísticos y se compararon entre los dos lotes de semillas mediante una prueba de "t student".

La pérdida del contenido de humedad individual de las semillas en cada tiempo registrado también se determinó como un porcentaje de la biomasa seca. Estos porcentajes se transformaron a su arcoseno, y se ajustaron a la función $y=a+b^{(-x/c)}$. A partir de la primera derivada máxima y el valor mínimo de la curva ajustada, se obtuvo la tasa de pérdida del contenido de humedad a temperatura ambiente y el contenido de humedad final después de la estancia en la estufa respectivamente, que a su vez se compararon entre los lotes de semillas mediante pruebas de "t student".

3.4.3 Establecimiento de las plántulas e imposición de un estrés hídrico moderado

Las plántulas resultantes de la germinación de *Omphalea oleifera* se colocaron en un invernadero húmedo que simulaba las condiciones de la selva durante 15 días del mes de junio del 2002. Posteriormente, se transplantaron a macetas cilíndricas de PVC, de una altura de 25 cm y un diámetro de 35 cm, con perforaciones en toda su base para permitir un drenaje adecuado. El sustrato utilizado estaba compuesto por tierra comercial y agrolita (11 :11 V:V). Después del trasplante se les brindó un tiempo de establecimiento de 54 días durante los meses de julio y agosto del 2002 en la casa de sombra del Instituto de Ecología, UNAM. Las condiciones de temperatura, luz a la altura de las macetas y humedad relativa, durante los meses que duró el experimento, fueron de 0 a 53°C, $194.2 \pm 25.9 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y $18.2\% \pm 1.4$ respectivamente. La primera medición se realizó con un HOBO Data Logger (H01-001-01, Onset Computer Corporation Pocasset Massachusetts, USA) mientras que las dos últimas se obtuvieron con un porómetro portátil (LI-COR, LI 1600 USA).

Durante los posteriores 103 días, 10 plántulas se sometieron a un nivel hídrico alto (NHA) que se mantuvo con un riego a capacidad de campo (541.95 ml) cada 8 días, y otras 10 a un nivel hídrico bajo (NHB) que se mantuvo con un riego del 33.81 % de la capacidad de campo cada 15 días. Estos tipos de riego son cíclicos, sin embargo, el último riego le brindó a las plántulas de *O. oleifera* un estrés moderado, y es similar al aplicado por Carvalho y Schank (1989).

Para conocer el valor de los niveles hídricos en términos del porcentaje de humedad perdida por el sustrato de las macetas en que se colocaron las plántulas, se establecieron tres réplicas por tratamiento hídrico y se siguieron diariamente los pesos durante las dos últimas semanas del tratamiento para el NHB y durante la última para el NHA.

Los pesos registrados permitieron calcular el porcentaje de humedad del sustrato, $((\text{peso saturado} - \text{peso fresco} / \text{peso saturado} - \text{peso seco}) * 100)$ (Slavik, 1974), éstos se convirtieron a su arcoseno y se ajustaron a la función $y = a + b^{(-x/c)}$. La humedad final del sustrato de cada tratamiento se obtuvo a partir del valor mínimo de la curva ajustada, y se analizó mediante una prueba de "t student" para establecer si existió diferencia significativa entre los dos tratamientos.

3.4.4 Análisis de crecimiento

Los análisis de crecimiento realizados fueron de dos tipos: el funcional y el clásico (Hunt, 1982). El funcional se aplicó al incremento en longitud aérea de las plántulas en el tiempo y el clásico se utilizó para el cálculo de las variables que requieren la realización de cosechas destructivas. El crecimiento en longitud aérea, se evaluó realizando mediciones a 10 plántulas de cada tratamiento cada 15 días durante 103 días. Se obtuvieron los logaritmos de cada medición de cada tiempo y se ajustaron a la función $y=a+bx$. La primera derivada de cada recta ajustada correspondió a la tasa relativa de crecimiento en longitud, a la cual se le aplicó una "prueba de t" para encontrar si existían diferencias entre los tratamientos.

Para el análisis de crecimiento clásico se realizaron dos cosechas destructivas, una inicial (a 10 plantas escogidas al azar antes de comenzar el tratamiento hídrico) y otra final (a 10 plantas escogidas al azar de cada tipo de tratamiento hídrico después de 103 días) en las que se midió la longitud aérea, el área foliar y el peso seco del tallo, raíz y hojas de cada plántula.

Con estos datos se obtuvieron las siguientes variables:

tasa relativa de crecimiento (TRC) = $(\ln p_f - \ln p_i) / (t_f - t_i)$	$(g \cdot g^{-1} \cdot día^{-1})$
proporción de área foliar (PAF) = AF_f / p_f	$(cm^2 \cdot g^{-1})$
tasa de asimilación neta (TAN) = $(p_f - p_i / t_f - t_i) \cdot (\ln AF_f - \ln AF_i) / (AF_f - AF_i)$	$(g \cdot cm^{-2} \cdot día^{-1})$
área foliar específica (AFE) = AF_f / p_f	$(cm^2 \cdot g^{-1})$
proporción de peso foliar (PPF) = p_f / w_f	
proporción raíz/vástago (R/V) = $pR_f / pT_f + pF_f$	
área foliar final (AFF)	(cm^2)
peso seco total final (PST) = $pR_f + pT_f + pF_f$	(g)
longitud final (LF)	(cm)

Donde:

p_i = peso inicial

p_f = peso final

t_i = tiempo inicial

t_f = tiempo final

\ln =logaritmo natural

AF_i =área foliar inicial

AF_f =área foliar final

pF_f =peso foliar final

pR_f =peso de la raíz final

pT_f =peso del tallo final

(Hunt, 1982)

Para comparar los resultados entre los dos tratamientos, a cada variable se le aplicó una prueba de "t student".

3.4.5 Plasticidad

El índice de plasticidad de las plántulas en todas las variables anteriormente mencionadas, se determinó mediante el cociente de los valores alcanzados por las plántulas sometidas a un NHA entre los valores alcanzados por las plántulas sometidas a un NHB. Se consideró que la especie fue plástica en alguna variable cuando el cociente tuvo valores distintos a 1, ya que esto refleja que existen diferencias en la morfología y fisiología de la planta cuando es sometida a distintas condiciones (Gómez, 2001).

3.4.6 Conductividad estomática, transpiración, índice de la eficiencia en el uso del agua

Después de un período de preconditionamiento de 10.5 meses, en los que las plántulas se sometieron a los dos niveles hídricos mencionados, se escogieron al azar 4 plántulas de cada tratamiento para transplantarse a bolsas de plástico negras con una altura de 25 cm y un diámetro de 23 cm. Se utilizó arena (2 l) como sustrato para contar con poca retención de agua y de esta forma acelerar el estrés hídrico en las plántulas.

Enseguida del trasplante a arena todas las plántulas se regaron a capacidad de campo. Dos plántulas de cada tratamiento de preconditionamiento fueron regadas a capacidad de campo cada tercer día (R+), y las otras dos se dejaron de regar durante 4 semanas (R-) de los meses de junio y julio del 2002, tiempo en el que se apreció una pérdida considerable de la turgencia en las hojas.

Durante este tiempo, a dos hojas de edad media, seleccionadas al azar, de cada una de las 4 plántulas de cada tratamiento de preconditionamiento se les midió en el laboratorio la conductividad estomática ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y la transpiración ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

con un porómetro portátil (LI-COR, LI 1600 USA). Estas mediciones se realizaron en el laboratorio a las 12 del día, cada semana, durante 4 semanas. Antes de cada medición se realizó durante media hora la aclimatación de las hojas a una exposición de luz de entre 580 y 620 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. En las mediciones se mantuvo el mismo flujo fotónico.

A partir del cociente entre la conductividad estomática y la transpiración, y considerando que la primera es directamente proporcional a la asimilación de CO_2 , fue que se estimó el índice del uso eficiente del agua de acuerdo con Gómez (2001).

Al finalizar la quinta semana también se midió el potencial hídrico con una cámara de Schölander (PMS Instrument Company, Corvallis, Oregon, USA) a una hoja de cada plántula de cada pretratamiento, enseguida las plántulas se regaron a capacidad de campo y al día siguiente se volvió a medir el potencial hídrico, para de esta forma determinar si existió una recuperación en las plántulas (Sánchez-Blanco *et al.*, 2002).

3.4.7 Contenido de humedad del sustrato arena

Para conocer el valor de los niveles hídricos en términos del porcentaje del contenido de humedad del sustrato, se establecieron tres réplicas del sustrato en que se colocó a las plántulas que no fueron regadas cada tercer día, se regaron a capacidad de campo y desde este momento se siguieron los pesos cada semana durante las seis semanas en las que se realizaron las mediciones.

Los pesos registrados permitieron calcular el porcentaje del contenido de humedad del sustrato $((\text{peso saturado} - \text{peso fresco} / \text{peso saturado} - \text{peso seco}) * 100)$ (Slavik, 1974), éstos se ajustaron a la función $y = a + b \cdot e^{-x/c}$. A partir del valor mínimo de la curva ajustada se obtuvo la humedad final del sustrato.

Para establecer las diferencias entre el grado de estrés hídrico que propocionó cada sustrato y tratamiento, se comparó la tasa de deshidratación (que se estableció como el inverso del tiempo en el que se pierde el 50% del máximo contenido de humedad) entre los dos sustratos (tierra:agrolita, y arena) mediante una prueba de "t student"

Todos los ajustes a las funciones se realizaron con el programa TableCurve 2D, ver. 3 AISN. Software, Chicago, IL, USA. y las pruebas de "t student" con un nivel de

confianza del 95% con el paquete estadístico Statgraphics 5.0 Statistical Graphics Corporation. Graphic Software System, Inc, Rockville, MD, USA.

4. RESULTADOS.

4.1 Germinación

La capacidad de germinación y la tasa máxima de germinación resultaron significativamente mayores ($t=3.85$, $P=0.0084$; $t=2.71$, $P=.03490$ respectivamente) para las semillas A (colectadas en los frutos de los árboles) que para las S (colectadas en el suelo de la selva) (Figs. 3 y 4).

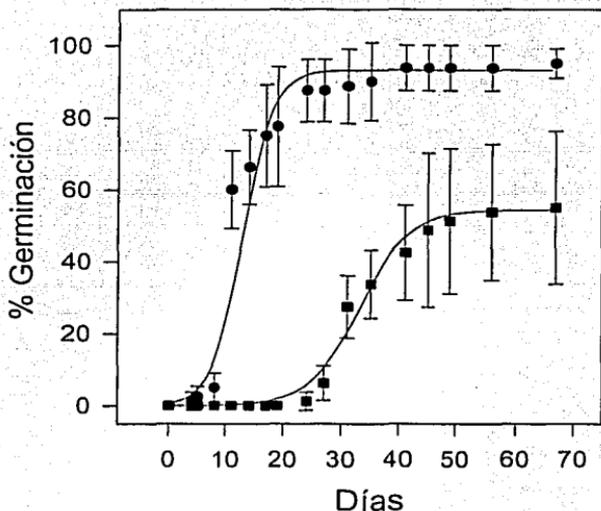


Fig. 3 Porcentajes promedio de germinación acumulada a través del tiempo para las semillas colectadas en los frutos de los árboles (A)= ● y las semillas colectadas en el suelo de la selva (S)=■ (n=4, $\bar{x} \pm 2EE$).

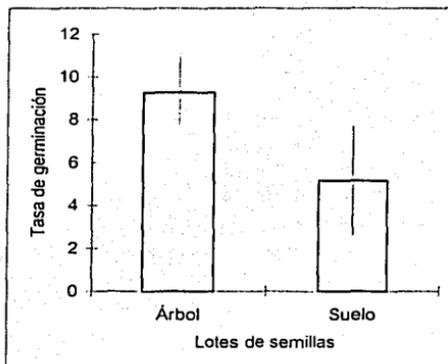


Fig. 4 Tasa de germinación máxima promedio para las semillas colectadas en los frutos de los árboles y en el suelo de la selva ($n=4$, $\bar{x} \pm 2EE$).

El día de inicio de la germinación fue significativamente menor ($t=4.92$, $P=0.0026$) en las semillas A que en las S (Fig. 5).

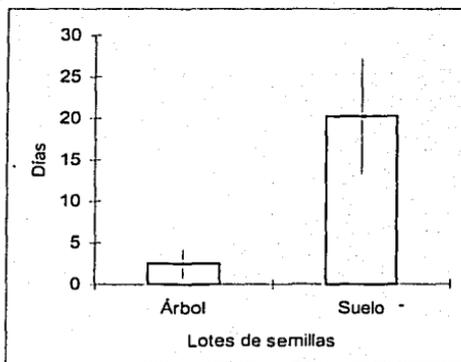


Fig. 5 Día de inicio de germinación promedio para las semillas colectadas en los frutos de los árboles y en el suelo de la selva ($n=4$, $\bar{x} \pm 2EE$).

4.2 Contenido de humedad de las semillas

El peso de las semillas A y S dejó de ser significativamente distinto a lo largo del tiempo, además el error estandar resultó ser mayor en los pesos de las semillas S con respecto a las semillas A (Fig. 6).

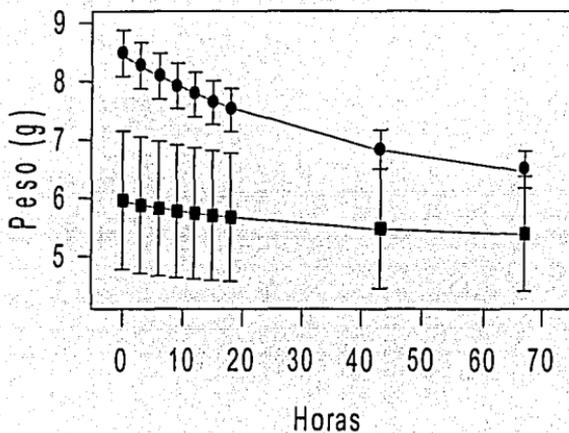


Fig. 6 Peso de las semillas colectadas en los frutos de los árboles (A)=● y en el suelo de la selva (S)=■ a través del tiempo (n=4, $\bar{x} \pm 2EE$).

El porcentaje de agua inicial en las semillas A fue significativamente mayor que en las semillas S ($t=8.95$, $P=0.0000$) (Fig. 7).

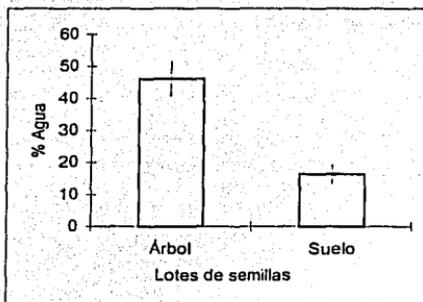


Fig. 7 Porcentaje inicial de agua para las semillas colectadas en los frutos de los árboles y en el suelo de la selva ($n=20$, $\bar{x} \pm 2EE$)

La tasa de deshidratación de las semillas fue significativamente mayor para las semillas A que para las S ($t=5.68$, $P=0.0000$) (Fig. 8).

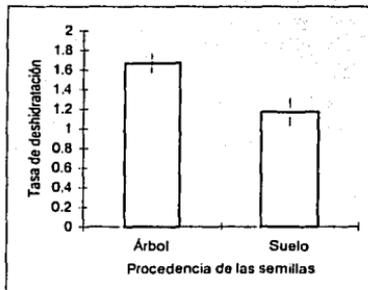


Fig.8 Tasa de deshidratación promedio para las semillas colectadas en los frutos de los árboles y en el suelo de la selva ($n=20$, $\bar{x} \pm 2EE$).

4.3 Contenido de humedad de los sustratos

El contenido de humedad promedio final del sustrato tierra:agrolita, no fue significativamente distinto ($t=2.09$, $P=0.1037$), sin embargo existió una tendencia que indica que el NHA obtuvo valores mayores que el NHB después de 15 días que fue el tiempo de mayor estrés para el NHA. El contenido de humedad promedio para la arena, al final del tiempo de duración del experimento, (cinco semanas) fue del 25.95% (Fig. 9).

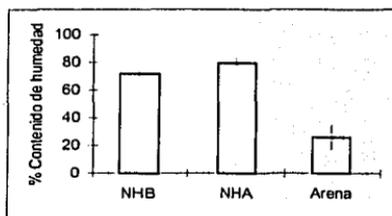


Fig. 9 Contenido de humedad promedio final del sustrato tierra:agrolita para los dos niveles hidricos y para el sustrato arena al final del periodo de sequía ($n=3$, $\bar{x} \pm 2EE$).

La tasa de deshidratación fue significativamente mayor para el sustrato arena que para el de tierra:agrolita ($t=6.06$; $P=0.0037$). Además la tasa de deshidratación resultó significativamente mayor para el NHA que para el NHB ($t=7.61$; $P=0.0015$) (Fig. 10).

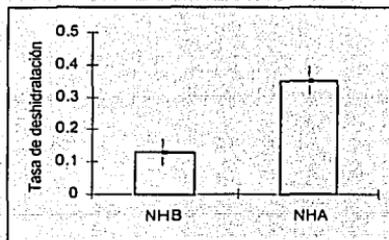


Fig. 10 Tasa de deshidratación para el NHA y el NHB ($n=3$, $\bar{x} \pm 2EE$).

4.4 Crecimiento

Las variables de crecimiento que resultaron afectadas por el nivel hídrico, fueron las que reflejan ganancia de biomasa (la TRC en peso y longitud, el incremento en peso seco y longitud, y el área foliar) así como la tasa de asimilación neta. Los valores que resultaron significativamente mayores corresponden a los del tratamiento NHA.

Los resultados del análisis de crecimiento se resumen en la Tabla 1.

Tabla 1. Variables del análisis de crecimiento en los dos tratamientos de disponibilidad de agua (n=10, $\bar{x} \pm 2EE$) NHA=Nivel hídrico alto. NHB=Nivel hídrico bajo. *=Diferencia significativa

	NHA	NHB	t	P
TRC (peso) $g \cdot g^{-1} \cdot día^{-1}$	0.0141±0.0025	0.0091±0.0019	3.06	0.0066*
TRC (longitud) $cm \cdot cm^{-1} \cdot día^{-1}$	0.009±0.0007	0.005±0.0005	8.02	0.0000002*
PAF $cm^2 \cdot g^{-1}$	71.85±9.05	79.05±15.51	0.8014	0.4333
TAN $g \cdot cm^{-2} \cdot día^{-1}$	$1.82 \times 10^{-4} \pm 5.16 \times 10^{-3}$	$1.1 \times 10^{-4} \pm 2.19 \times 10^{-3}$	3.64	0.001*
AFE $cm^2 \cdot g^{-1}$	268.57±14.1	282.88±17.2	1.28	0.2144
PPF	0.2663±0.0252	0.2795±0.0517	0.4569	0.6531
R/V	0.2454±0.0605	0.2894±0.0739	0.9210	0.3692
AFF cm^2	779.29±84.90	583.44±77.07	3.41	0.0030*
PST g	12.33±1.21	7.58±1.27	5.39	0.00004*
LF cm	41.2±5.2	30.18±5.81	3.95	0.0009*

4.5 Plasticidad

Las mismas variables que respondieron al contraste en el nivel hídrico para el análisis de crecimiento, presentaron valores en el índice de plasticidad distintos a 1 si se considera este valor como el comprendido entre $\bar{x} \pm 2EE$, por lo que las variables antes mencionadas se consideran plásticas (Tabla 2).

Tabla 2. Índice de plasticidad de las variables evaluadas (n=10, $\bar{x} \pm 2EE$). *=Valores distintos a 1

Variable	Índice de plasticidad
TRC (peso)	1.5494 \pm 0.2126 *
TRC (longitud)	1.8033 \pm 0.2542 *
PAF	0.9813 \pm 0.1022
TAN	1.6986 \pm 0.2599 *
AFE	0.9583 \pm 0.0853
PPF	1.019 \pm 0.184
R/V	1.0198 \pm 0.4541
AFF	1.6114 \pm 0.3179 *
PST	1.6887 \pm 0.1823 *
LF	1.4216 \pm 0.2515 *

4.6 Conductividad estomática, transpiración, índice de la eficiencia en el uso del agua y potencial hídrico

Los valores iniciales y finales de la conductividad estomática, la transpiración y el índice de la eficiencia en el uso del agua de las plántulas R(+) (sometidas a riego cada tercer día) del NHB no fueron significativamente distintos (t=0.6598, P=0.5454; t=1.08, P=0.3396; t=0.9331, P=0.4035 respectivamente).

En el caso de los valores iniciales de conductividad estomática y transpiración de las plántulas R(-) (no sometidas a riego durante cuatro semanas), del NHB, se encontró que son significativamente mayores (t=3.49, P=0.0128; t=4.79, P=0.003 respectivamente) que los valores finales de estos parámetros. Además el índice de la eficiencia en el uso del agua inicial de las plántulas (R-) del NHB fue significativamente menor (t=19.8, P=0.0001) que el valor final de esta variable.

Los valores iniciales de conductividad estomática y transpiración de las plántulas R(+) y R(-) del NHA fueron significativamente menores que los valores finales de estos parámetros ($t=5.03$, $P=0.0073$ para la conductividad estomática de R(+); $t=13.26$, $P=0.0001$ para la conductividad estomática de R(-); $t=2.95$, $P=0.0417$ para la transpiración de R(+); $t=9.07$, $P=0.0001$ para la transpiración de R(-)). El índice de la eficiencia en el uso del agua inicial de las plántulas R(+) del NHA fue significativamente mayor ($t=4.94$, $P=0.0078$) que el valor final de esta variable, mientras que el valor inicial de éste índice para las plántulas de R(-) del NHA fue significativamente menor ($t=3.48$, $P=0.013$) que su valor final.

Los valores finales de conductividad estomática y transpiración resultaron significativamente mayores ($t=3.26$, $P=0.0001$; $t=13.27$, $P=0.0001$ respectivamente) para las plántulas R(+) que los valores de estos mismos parámetros de las plántulas R(-) correspondientes al NHB (Figs. 11a y 11c). Sin embargo, en las plántulas preacondicionadas a un NHA ni la conductividad estomática final, ni la transpiración final fueron significativamente distintas ($t=2.01$, $P=0.1147$; $t=2.1$, $P=0.1029$ respectivamente) entre las plántulas R(+) y R(-) (Figs. 11b y 11d).

El índice del uso eficiente del agua final para las plántulas R(+) y R(-) de ambos tratamientos de preacondicionamiento no presentó diferencias significativas ($t=1.02$, $P=0.3619$ para el NHA y $t=0.5446$, $P=0.6149$ para el NHB).

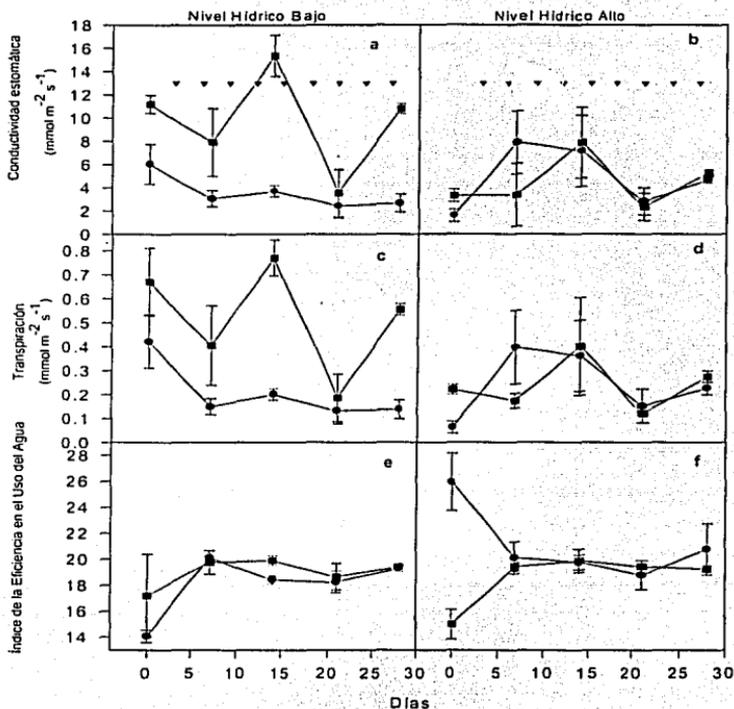


Fig. 11 Conductividad estomática, transpiración e índice del uso eficiente de agua a través del tiempo para las plántulas sometidas a los dos niveles hídricos ($n=4$, $\bar{x} \pm 2EE$). ■ = R(+) (plántulas sometidas a riego) ● = R(-) (plántulas no sometidas a riego). ▼ = Días de riego. Las condiciones en las que se realizaron las mediciones fueron una luz de $599.66 \pm 5.329 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y un porcentaje de humedad relativa de 16.52 ± 0.901 .

Antes del riego los potenciales hídricos de las hojas de las R(-) de ambos tratamientos fueron más negativos (es decir menores) que los de las hojas de las plántulas R(+) de ambos tratamientos; es de notar que las plántulas provenientes del NHA presentaron el potencial hídrico más negativo antes del riego. Después de ser regadas, las plántulas R(-) de los dos tratamientos presentaron potenciales hídricos menos negativos, sin embargo las plántulas sometidas a un NHB alcanzaron potenciales hídricos casi del orden de los obtenidos por las plántulas R(+) (Fig. 12). Esto podría indicar una mayor recuperación del estado hídrico de las plántulas sometidas a un precondicionamiento.

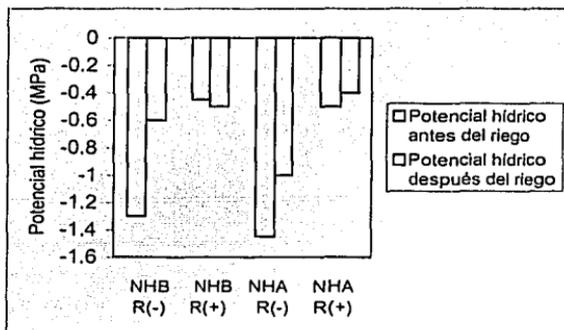


Fig. 12 Potencial hídrico de las plántulas antes y después del riego final para los dos niveles hídricos. NHB=Nivel hídrico bajo; NHA=Nivel hídrico alto; R(+)=Sometidas a riego cada tercer día; R(-)=No Sometidas a riego durante cinco semanas.

5. DISCUSIÓN.

Los factores ambientales que influyen en la germinación de las semillas en el suelo son la humedad, la temperatura, la luz, el tipo de cubierta vegetal y de suelo. Además de los factores abióticos también se encuentran los factores bióticos como son los microorganismos y las sustancias estimuladoras, tóxicas o inhibitoras de origen biológico (Romero, 1989).

El tipo de colecta realizada determinó las diferencias obtenidas en el comportamiento germinativo entre los lotes de las semillas de *Omphalea oleifera*. Estas diferencias, podrían deberse a la influencia del ambiente cuando las semillas se encuentran en el suelo, ya que éste determina su germinación, su supervivencia o su muerte.

Las semillas esparcidas en el suelo están expuestas a una gran fluctuación de las condiciones ambientales, mientras que las semillas de *O. oleifera* colectadas del fruto de los árboles, quedaron protegidas de estas variaciones, por lo que presentaron una mayor tasa de germinación, una más alta capacidad germinativa, así como un día de inicio de la germinación anterior.

Moreno (1976) encontró que existe una diferencia en la capacidad germinativa de las semillas de *O. oleifera* cuando son esparcidas o enterradas en la selva, es decir, cuando se cambia su distribución vertical en el suelo. Esta diferencia radica en que las semillas previamente enterradas germinan con mayor éxito que las que son esparcidas (como es el caso de las semillas colectadas del suelo de la selva en el presente trabajo).

Además es importante mencionar que las semillas pequeñas tienen mayores oportunidades de enterrarse en el suelo que las grandes, lo que facilita el establecimiento de éstas en los bancos de semillas persistentes, que a su vez son de gran importancia después de un evento de perturbación (Khurana y Singh, 2001). *O. oleifera* es una especie que posee semillas grandes, por lo que las oportunidades de enterrarse son muy pocas, lo que provoca que sus semillas se enfrenten a las fluctuaciones ambientales que disminuyen su viabilidad y disminuyen su vigor.

El porcentaje de agua inicial fue significativamente mayor en las semillas A, lo que se asume como otro factor importante para explicar las causas de las diferencias del comportamiento germinativo, ya que se ha reportado que el contenido de agua influye

determinantemente en la conducta germinativa (Vertucci y Farrant, 1995). Además, estos resultados tienen una concordancia con lo obtenido por Moreno (1976) que indica que las semillas de *O.oleifera* recolectadas de la selva alta perennifolia de Los Tuxtlas, Ver., disminuyen su capacidad germinativa una vez que su contenido de humedad decrementa. Los resultados obtenidos en este trabajo y las concordancias con los de Moreno (1976), podrían sugerir que las semillas *O. oleifera* presentan un comportamiento más parecido a las semillas clasificadas según su tipo de almacenamiento como recalcitrantes que a las ortodoxas, ya que son dispersadas de la planta madre con altos contenidos de humedad, y pareciera que no adquieren una tolerancia a la desecación durante su desarrollo, ya que disminuyen en gran medida su viabilidad cuando sus contenidos de humedad decremantan. En este trabajo se encontró que con un contenido de agua inicial de 46.08% (de las semillas colectadas del fruto de los árboles), se alcanza una capacidad germinativa de 77.83%, mientras que con un contenido de agua inicial de 16.36% (de las semillas colectadas del suelo de la selva), se alcanza una capacidad germinativa de 47.5%. Moreno 1976, encontró que las semillas de *O. oleifera* con un 9.1% de contenido de humedad pierden su viabilidad totalmente. También es importante mencionar que las semillas con altos contenidos de humedad, son más susceptibles a la infección por hongos patógenos, lo que impediría un buen resultado germinativo.

Por otra parte, el contenido de humedad final de las semillas A fue menor, que el de las semillas S, mientras que la tasa de deshidratación resultó mayor en el primer tipo de semillas mencionadas. Se ha reportado (Pammenter *et al.*, 1998), que las tasas de deshidratación más altas, provocan una germinación más rápida, debido a una distribución desigual del agua en los tejidos, lo que detiene las reacciones acuosas deletéreas.

En resumen, la diferencia en la conducta germinativa de las semillas de los dos lotes señalados, se podría deber a la exposición a los distintos factores a los que las semillas enfrentan en el suelo, así como a la edad de las semillas (que a su vez es proporcional al tiempo de permanencia de éstas en el suelo) en el momento de la colecta, lo que provoca que el contenido de agua inicial varíe y que las varianzas sean mayores en los pesos de las semillas colectadas en el suelo.

Se pudo observar que el tipo de plántulas a las que corresponden las de *O. oleifera*, son las denominadas criptocotilares (Kitajama y Frenner, 2000), lo que se refiere a que los cotiledones permanecen dentro de la testa, y por lo tanto se asume que no son capaces de fotosintetizar, lo que es importante en el establecimiento de las plántulas, ya que éstas no son capaces de obtener recursos por medio de la fotosíntesis hasta que aparecen las hojas verdaderas.

A pesar de que no existieron diferencias significativas en el contenido de humedad del sustrato tierra:agrolita en los dos tratamientos utilizados, las dos condiciones de riego afectaron el crecimiento *per se*, así como las relaciones de crecimiento entre las partes de las plántulas de *Omphalea oleifera*. Los trabajos de Lucero *et al.*, (2000) y Savé *et al.*, (1993) también reportaron efectos en las plantas de los géneros *Trifolium*, *Lolium* y *Fragaria* respectivamente, expuestas a un estrés hídrico moderado.

Dentro de las variables analizadas, solamente aquellas relacionadas con el incremento en biomasa, como son: la tasa relativa de crecimiento en peso y longitud, la tasa de asimilación neta, el área foliar final, el peso seco total y la longitud final fueron las que resultaron ser significativamente mayores para las plántulas sometidas al nivel hídrico alto.

Se ha reportado que la TRC se vuelve significativamente menor cuando la disponibilidad de un recurso se encuentra por debajo del nivel óptimo (Kitajama y Frenner, 2000). Busso *et al.*, (1998) demostraron que el estrés hídrico tiene un efecto en la TRC para la longitud y el peso, así como en el área foliar final, de manera que provoca que estos parámetros decrezcan. El mecanismo fisiológico que provoca la reducción en el crecimiento cuando las plantas se someten a un estrés hídrico, es el que se basa en un cierre parcial de los estomas. Esto conlleva a que se restrinja la fotosíntesis, lo que promueve a una reducción en la productividad (Richards y Condon, 1993).

Algunos autores (Davies y Zhan, 1991; Jones, 1992) han indicado que la sequía del sustrato provoca la reducción de la expansión de hojas individuales, así como de la aparición de nuevas hojas, lo que explica la disminución del área foliar. La reducción en el área foliar, puede ser considerada como un mecanismo con el cual se evita la sequía minimizando la pérdida de agua (Salisbury y Ross, 1994). Torrecillas *et al.*,

(1999) señalan que el estrés hídrico induce una reducción en el área foliar, en LF y el PST; además Lucero, *et al.*, (2000) también encontraron que el PST disminuye conforme incrementa el déficit del agua en el sustrato. Carvalho y Schank, (1989) encontraron que los tratamientos cíclicos de estrés hídrico, provocan una considerable reducción en el tamaño de las plantas de forma tal que la TRC, la TAN, el AFF, el PST y la LF, decrecientan su proporción con respecto a las plantas que no se someten al estrés hídrico.

Aunque no se obtuvieron diferencias significativas en la proporción de área foliar, el área foliar específica, la proporción de peso foliar y la relación de raíz/vástago, cabe señalar que las plántulas sometidas a un nivel hídrico bajo (NHB) alcanzaron valores mayores.

Carvalho y Schank, (1989) no encontraron resultados consistentes con respecto a la PAF en su trabajo, atribuyendo este hecho, a que el tipo de tratamiento hídrico impuesto promueve el reestablecimiento del crecimiento foliar en algunas etapas del tratamiento.

En la literatura se encuentran resultados contradictorios con respecto a la R/V cuando las plantas se someten a estrés hídrico. Algunos estudios indican que la R/V incrementa con la escasez de agua (Jones, 1992), lo que se considera una respuesta adaptativa, ya que se incrementa la superficie de la raíz para toma de agua (Khurana y Singh, 2001) y otros reportan similitudes en los valores de la R/V de las plantas sometidas y no sometidas a estrés hídrico (Busso *et al.*, 1998).

Gales (1979), indica que esta relación puede incrementar o disminuir al someter a las plántulas a la sequía, y que este cambio depende del tipo de tratamiento hídrico que se les proporcione, de la compactación del suelo, de la presencia de compuestos como el nitrógeno y el fósforo, y al tipo de especie estudiada. Además es preciso tener en mente que la disponibilidad del agua es menor en la superficie que en la parte basal del contenedor utilizado y que las raíces responden al potencial hídrico del ambiente local más que al potencial hídrico de la planta,. En *O. oleifera* se encontró como en la mayoría de los casos, que la R/V tiende a incrementar con la sequía, aunque no existieron diferencias significativas.

Se consideró que una especie es plástica, cuando alcanza valores de $\bar{x} \pm 2EE$ distintos a 1, ya que este cociente revela que existen diferencias en la morfología de la

planta cuando es sometida a distintas condiciones (Gómez, 2001). Los caracteres en los que se obtuvo una diferencia significativa para el análisis de crecimiento, fueron los mismos que resultaron ser plásticos en *O. oleifera*, lo que indicaría que esta especie tiene la habilidad de cambiar su fenotipo dependiendo de las condiciones del medio ambiente, en este caso, la disponibilidad del agua.

El hecho de que no todas las variables estimadas hayan resultado plásticas, se puede deber a que las respuestas plásticas de los distintos caracteres son resultado de la relación entre los mismos, de forma tal que el fenotipo se integra para hacer frente al ambiente, es decir, los cambios plásticos de un carácter deben tener relación con los de otro carácter para evitar la reducción del estado óptimo de la planta (Schlichting, 1986). Además las diferencias en plasticidad también podrían deberse al tipo de tratamiento hídrico y a la especie con la que se trabaje.

El contenido de humedad final del sustrato arena, después de los 34 días de sequía fue de 25.95% lo que les brindó un estrés severo. Existieron diferencias en la conductividad estomática, la transpiración y el uso eficiente del agua entre las plántulas preacondicionadas a un nivel hídrico bajo y las que se mantuvieron en un nivel hídrico alto. Esto indica que el preacondicionamiento afectó la fisiología de las plantas, así como la forma de enfrentarse a un periodo de sequía.

El lote R(+) de las plántulas preacondicionadas a un NHB no presentaron diferencias en la conductividad estomática, ni en la transpiración ni en el índice del uso eficiente del agua. Sin embargo, en el caso del lote R(-) existió una disminución en la conductividad estomática y la transpiración y un incremento en el índice del uso eficiente del agua.

El lote R(+) y R(-) de las plántulas preacondicionadas a un NHA, incrementaron la conductividad estomática y la transpiración. Sin embargo las primeras alcanzaron valores mayores en el índice de la eficiencia en el uso del agua, y las R(-) obtuvieron valores menores en el parámetro mencionado.

El cierre estomático es una respuesta inducida por el estrés hídrico y se debe a un aumento en el ABA (Jones, 1992), sin embargo esta respuesta no puede presentarse por largos periodos, ya que de otra forma se interfiere con la asimilación de carbono, por lo que se considera una respuesta directa ante la sequía (Geiger y Serraites, 1991).

Por lo anterior se considera que el cierre estomático es lo que provoca una disminución en la biomasa de las plántulas sometidas a un NHB, como se refleja en el TAN. Sánchez-Blanco *et al.*, (2002) consideran que los mecanismos que evitan la sequía, como lo es el cierre estomático, actúan como mecanismos complementarios para regular la transpiración. Lucero *et al.*, (2000) y Gupta *et al.*, (2001) encontraron que la transpiración decrementa conforme aumenta la sequía, como sucedió con las plántulas de *O. oleifera* preacondicionadas a un NIIB.

En síntesis, se puede decir que cuando las plántulas de *Omphalea oleifera*, han sido preacondicionadas a la sequía, la conductividad estomática y la transpiración decremantan y cuando no lo han sido, estos parámetros incrementan. Ruiz-Sánchez *et al.*, (2000), también encontraron que la conductividad estomática se reduce cuando se detiene el riego después de un periodo de preacondicionamiento e indican que el cierre estomático es un mecanismo adaptativo de las plantas ante la sequía, que regula la pérdida de agua y previene el aumento en la temperatura foliar, además sostienen que este cierre es un mecanismo para evitar la sequía. Torrecillas *et al.*, (1996) encontraron un decremento en la conductividad estomática cuando hay estrés hídrico, y la entienden como una estrategia para enfrentar las condiciones de sequía.

Li (1999), encontró que el uso eficiente del agua, aumenta cuando las plántulas son sometidas a condiciones de sequía, y que el AFE tiene una relación inversa con el UEA; además reporta que las plantas con una baja resistencia a la sequía tienen un menor UEA que las que poseen una alta tolerancia a la sequía.

El potencial hídrico de las plántulas preacondicionadas a un NHA fue más negativo que el de las plántulas preacondicionadas a un NHB al final del periodo de sequía y a pesar de que después del riego los potenciales hídricos incrementaron existió una mayor capacidad de recuperación en las plántulas preacondicionadas a un NHB, como lo indicaría un potencial hídrico menos negativo en estas plantas. Torrecillas *et al.*, (1995) encontraron una reducción en el potencial hídrico debido al estrés hídrico. Ruiz-Sánchez *et al.*, (2000), indican que las plantas preacondicionadas que presentan una menor reducción en el potencial hídrico foliar después de un periodo de sequía severa tienen un mayor grado de endurecimiento que las que presentan una gran reducción en potencial hídrico foliar. En el caso de este trabajo se podría sugerir que las plántulas de *O.*

oleifera precondicionadas a un NHB presentaron algún grado de endurecimiento, porque tuvieron una menor reducción en el potencial hídrico foliar y lograron recuperarse mejor después de un periodo prolongado de sequía. Una capacidad de recuperación rápida esta relacionada a una mayor tolerancia a la sequía (Momen *et al.*, 1992; Sánchez-Blanco *et al.*, 2002).

Torreillas *et al.*, (1999) afirman que el decremento de la conductividad foliar y el área foliar controla la pérdida de agua por transpiración y de esta forma se evita la disminución en el potencial hídrico.

Para finalizar cabe indicar que durante el periodo de precondicionamiento, las plántulas de *O. oleifera* sometidas a un NHB, redujeron la conductividad estomática durante el periodo de sequía, lo que a su vez produjo una menor transpiración, con lo que se evitó la pérdida de agua masiva, y el menor decremento en el potencial hídrico al final del periodo de sequía. Por otra parte, estas plántulas precondicionadas a un NHB, presentaron una mejor capacidad de recuperación cuando se volvió a regar, lo que implica que existió un mecanismo que las endureció.

Se han reportado repuestas diferentes e incluso resultados opuestos, respecto a la forma en la que las plántulas reaccionan una vez que son sometidas a estrés hídrico, esto se debe a la forma en la que se establece el estrés (Li, 1999), a la duración de éste (Geiger y Serraites, 1991), y a las diferencias entre las especies (Jones, 1992). Por lo cual me parece necesario establecer una definición más precisa del termino de estrés hídrico para cada uno de los grandes grupos de especies según su forma de vida, y de esta manera crear un protocolo para la determinación del tipo de respuestas de acuerdo al tipo de estrés hídrico en las plántulas, para finalmente poderlas proponer como especies útiles en los proyectos de recuperación de cubierta vegetal. Creo que realizar un inventario de la intensidad de estrés hídrico que soportan las especies según su forma de vida, utilizando un solo tipo de sustrato y de riego, y experimentando con plantas de la misma edad, se podría esclarecer muchos aspectos de cómo las plantas se enfrentan a la sequía.

O. oleifera pudiera ser exitosa en un sitio perturbado que le permitiera que las semillas germinaran rápidamente después de que los frutos caen del árbol, y donde se presentaran condiciones de sequía moderada, ya que es una especie plástica, y tiene la capacidad de precondicionamiento a estrés hídrico.

6. CONCLUSIONES.

- El tipo de colecta de las semillas de *Omphalea oleifera*, afectó la tasa máxima de germinación, la capacidad de germinación y el día de inicio de germinación.
- Las semillas de *O. oleifera* colectadas del fruto de los árboles presentaron un mayor éxito germinativo que las colectadas del suelo de la selva alta perennifolia de Los Tuxtlas, Ver., debido a las condiciones fluctuantes del medio ambiente al que se enfrentaron las segundas, así como a la diferencia de edades de las mismas, lo que también afectó al contenido de humedad.
- El estrés hídrico moderado tuvo efectos en el crecimiento y en la fisiología de las plantas de *O. oleifera*.
- Las variables significativamente mayores son las que reflejaron una ganancia en biomasa, y la tasa de asimilación neta es la variable que provoca esta ganancia.
- Las variables que resultaron ser significativamente mayores para el análisis de crecimiento, también resultaron ser plásticas, ya que *O. oleifera* tuvo la capacidad de modificar su fenotipo cuando variaron las condiciones hídricas.
- Las plantas de *O. oleifera* sometidas a un nivel hídrico bajo presentaron una disminución en la conductividad estomática y la transpiración durante el período de sequía, mientras que en las plantas pertenecientes al tratamiento del nivel hídrico alto, se registró un aumento en el valor de estos parámetros.
- El estrés moderado precondicionó a las plantas de *O. oleifera*, por lo que ésta podría sugerirse como útil en la recuperación de la cubierta vegetal.
- La capacidad de recuperación de las plántulas precondicionadas a un nivel hídrico bajo fue mayor que la de las sometidas a un nivel hídrico alto.

- Es necesario proponer protocolos que unifiquen el concepto de estrés hídrico en los distintos tipos de especies vegetales de acuerdo a su forma de vida. Para de esta forma seleccionar a las especies nativas que puedan mantener su actividad fisiológica a potenciales hídricos muy negativos, que presenten una TRC alta, bajas conductividades estomáticas y una alta eficiencia en el uso del agua.

7. LITERATURA CITADA.

- Baskin, C. C.; J. M. Baskin. 1998. **Seeds: Ecology, Biogeography and Evolution of Dormancy and Germination**. San Diego, Academic Press.
- Bawa, K. y Dayanandan, S. 1998. Causes of tropical deforestation and institutional constrains to conservation. En: Goldsmith, F. (ed.). **Tropical Rain Forest**. Chapman and Hall, Londres. 175-200 pp-pp.
- Bazzaz, F. A. 1996. **Plants in changing enviroments**. Cambridge University Press, Inglaterra.
- Bazzaz, F. A. 1979. The physiological ecology of plant succession. *Annual Review of Ecology Systematics*. 10: 351-371.
- Bewley, J. y M. Black. 1994. **Seeds**. Plenum Press, Nueva York.
- Bongers, F., J. Pompa, J. Meave del Castillo, J. Carabias. 1988. Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Vegetatio*. 74: 55-80.
- Bonner, F. T. 1990. Storage of seeds: potential and limitations for germplasm conservation. *Forest Ecology and Management*. 35: 35-43.
- Boubriak, I. H.; L. Kargiolaki, L. y D. Osborne. 1997. The requeriment for DNA repair in desiccation tolerance of germinating embryos. *Seed Science Research*. 7: 95-105.
- Bradshaw, A. D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics*. 13: 115-155.
- Bradshaw, A. 1997. What do we mean by restoration?. En: Urbanska, M.; N. Webb; P. Edwards (eds). **Restoration ecology and sustainable development**. Cambridge University Press, Cambridge.

- Busso, C. A.; O.A. Fernández; D. E. Frenillo. 1998. Dry weight and partitioning in *Medicago minima* and *Eritrodium cicutarium* under water stress. *Annals of Botany*. 82: 217-227.
- Carvalho, L. J.; y S. Schank. 1989. Effect of water stress on the growth of *Stylosanthes humata* (L.) Taub. Cv Verano and *Stylosanthes guianensis* (Aubl.) Sw. Cv Schofield. *Tropical Agriculture* (Trinidad). 66(2): 105-109.
- Cervantes, V. 1996. La reforestación en la Montaña de Guerrero: una alternativa con leguminosas nativas. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, U.N.A.M., México.
- Chizon, S. E. 1984. Relación suelo-vegetación en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Ver. (Un análisis de la distribución de los diferentes tipos de suelo en relación con la cubierta vegetal que soporta). Tesis de Licenciatura, ENEP-Zaragoza, UNAM, México.
- Davies, W. J.; J. Zhang. 1991. Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*. 42: 55-76.
- Del Amo, S., A. Gómez-Pompa. 1976. Crecimiento de estados juveniles de plantas en selva tropical alta perennifolia. En: Gómez-Pompa, A., C. Vázquez-Yanes, S. Del Amo, A. Butanda (eds.). *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. Compañía Editorial Continental. México. 549-565 pp-pp.
- Dias-Filho, M. A. y T. E. Dawson. 1995. Physiological responses to soil moisture stress in two Amazonian gap-invaders species. *Functional ecology*. 9: 213-221.
- Dickinson, R. E. 1991. A commentary on: probable impact of deforestation on hydrological processes. *Climatic Change*. 19: 175.

Dirzo, R. y L. Mota-Bravo. 1997. *Omphalea oleifera* (corcho). En: González, S., R. Dirzo, y R. Vogt (eds). *Historia Natural de los Tuxtlas*. U.N.A.M, México. 130-133 pp-pp.

Dirzo, R. y M. García. 1992. Rates of deforestation in Los Tuxtlas, a neotropical area southeast Mexico. *Biological Conservation*. 6: 84-90.

Ellis, R.H.; T. D. Hong; E. H. Roberts. 1989. A comparison of the low-moisture-content limit to the logarithmic relation between seed moisture and longevity in twelve species. *Annals of Botany*. 63: 601-611.

Ellis, R.H.; T. D. Hong; E. H. Roberts. 1990. An intermediate category of seed storage behaviour? I. Coffee. *Journal of Experimental Botany*. 41: 1167-1174.

Engels, J. y F. Engelmann. 1998. Introductory statement. *Seed Science Research*. 8 Suplemento(1): 1-2.

Estrada, A, R. Coates, M. Martínez. 1985. La Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas: un recurso para el estudio y conservación de las selvas del trópico húmedo. . En: Gómez-Pompa, A.; S. Del Olmo. (eds). *Investigaciones sobre la regeneración de selvas en Veracruz*. Vol II. Ed. Alambra, México. 379-393 pp-pp.

Evans, J. 1992. *Plantation forestry in the tropics*. Clarendon Press, Oxford.

FAO. 1993. *Forest Resources Assessment 1990: Tropical Countries*. FAO Forestry Paper 112. United Nations Food and Agricultural Organization. Roma.

Fetcher, N. 1979. Water relations of five tropical tree species on Barro Colorado Island, Panama. *Oecologia*. 40: 229-233.

Gales, K. 1979. Effects of water supply partitioning of dry matter between roots and shoots in *Lolium perenne*. *Journal of Applied Ecology*. 16: 863-877.

Garwood, N. 1989. Tropical Soil Seed Bank: A review. En: Allesio, L. M., V. T. Parker, R. L. Simpson (eds). *Ecology of soil seed bank*. Academic Press, Inc. San Diego, Ca. 149-204 pp-pp.

Geiger, D. y J. Serraites. 1991. Carbon allocation and response to stress. En: Mooney, H. A.; W. Winner; E. Pell. 1991. *Response of plants to multiple stresses*. Academic Press, California. 104-124 pp-pp.

Goldsmith, F. 1998. Tropical rain forest –what are they really like?. En: Goldsmith, F. (ed) *Tropical Rain Forest*. Chapman and Hall. Londres. 1-12 pp-pp.

Gómez, G. M. 2001. Dinámica foliar comparativa y aspectos fisiológicos en plántulas de 20 especies leñosas de la selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México.

Gómez-Pompa A. 1985. *Los recursos bióticos de México (Reflexiones)*. Editorial Alhambra Mexicana, México.

González-Zertuche, L.; A. Orozco-Segovia; C. Vázquez-Yanes. 2000. El ambiente de la semilla en el suelo: su efecto en la germinación y en la sobrevivencia de la plántula. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 65: 73-81.

Greinger, A. 1993. *Controlling tropical deforestation*. Earth Publications. Ltd., Londres.

Grime, J. C.; Crick, J. C.; Rincon, J. E. 1986. The ecological significance of plasticity. En: Symposium XXX. *Plasticity in plants*. Jennings, D.H.; A. J. Trewavas. Society for experimental biology. *Symposia of the society for experimental biology*, Inglaterra. 5-29 pp-pp.

Guevara, S. y Gómez-Pompa A. 1976. Determinación del contenido de semillas en muestras de suelo superficial de una selva tropical de Veracruz, México. En: Gómez-Pompa, A., C. Vázquez-Yanes, S. Del Amo, A. Butanda (eds.). *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. Compañía Editorial Continental, México. 203-232 pp-pp.

Gupta, N. K.; Sunita Gupta; Arvind Kumar. 2001. Effect of water stress on physiological attributes and their growth and yield of wheat cultivars at different stages. *Journal of Agronomy and Crop Science*. 186: 55-62.

Harper, J. L. 1977. *Population biology of plant*. Academic Press, Londres.

Hsiao, T. C. 1973. Plant responses to water stress. *Annual Review of Plant Physiology*. 24: 519-570.

Hsiao, T. C., E. Acevedo, E. Ferres, y D. Henderson. 1976. Water stress, growth, and osmotic adjustment. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*. 273: 479-500.

Hunt, R. 1982. *Plant Growth Curves*. Edward Arnold Publishers, Londres.

Ibarra, M. G. 1985. Estudios preliminares sobre la flora leñosa de la estación de biología tropical de los Tuxtlas Ver. Mex. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM., México.

Ibarra, M. G. y S. Sinaca. 1995. Lista florística comentada de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz, México. *Revista de Biología Tropical*. 43(1-3):75-115.

Ibarra, M. G. y S. Sinaca. 1987. *Listados florísticos de México VII. Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz*. Instituto de Biología, UNAM, México.

Ibarra, M. G.; M. Martínez; R. Dirzo; J. Nuñez. 1997. La vegetación. En: González, S.; R. Dirzo y R. Vogt (eds). *Historia Natural de los Tuxtlas*. U.N.A.M., México. 61-85 pp-pp.

Jones, H. G. 1992. *Plants and microclimate*. Cambridge University Press, Cambridge.

Keay, R. 1960. Seeds in forest soils. *Nigerian Forestry Information Bulletin*. 4:1-4.

Kennode, A. 1997. Approaches to elucidate the basis of desiccation-tolerance in seeds. *Seed Science Research*. 7: 75-95.

Khurana, E.; J. S. Singh. 2001. Ecology of seed and seedling growth for conservation and restoration of tropical dry forest: a review. *Environmental conservation*. 28(1):39-52.

Kitajima, K., y M. Fenner. 2000. Ecology of seedling regeneration. En: Fenner, M. (ed). *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*. 2a Edición. CAB International, Paris. 331-358 pp-pp.

Kozłowski, T. 2002. Physiological ecology of natural regeneration of harvested and disturbed forest stands: implications for forest management. *Forest Ecology and Management*. 158: 195-221.

Kramer, P., J. Boyer, 1995. *Water relations of plants and soils*. Academic Press. California.

Landsberg, J. J. 1984. Physical aspects of the water regime of wet tropical vegetation. En: Medina, E., H. A. Mooney, C. Vázquez-Yanes (eds). *Physiological ecology of plants of wet tropics*. Dr W Junk Publishers. Boston. 13-25 pp-pp.

Larcher, W. 1995. 3a Edición. *Physiological Plant Ecology*. Springer-Verlag Berlin-Heidelberg, Alemania.

Laurance, W. 1999. Reflexions on the tropical deforestation crisis. *Biological Conservation*. 91: 109-117.

Leopold, C.; R. Andrus; A. Finkeydey; D. Knowles. 2001. Attempting restoration of wet tropical forest in Costa Rica. *Forest Ecology Management*. 142:243-249.

Li, C. 1999. Carbon isotopic composition, water-use efficiency and biomass productivity of *Eucalyptus microtheca* populations under different water supplies. *Plant and soil*. 214: 165-171.

Lot, H. A. 1976. La estación de biología tropical Los Tuxtlas: pasado, presente y futuro. En: Gómez-Pompa, A., C. Vázquez-Yanes, S. Del Olmo, A. Butanda (eds). **Investigaciones sobre la regeneración de selvas en Veracruz**. Compañía Editorial Continental, México. 31-49 pp-pp.

Lucero, D. W.; P. Grieu; A. Guckert. 2000. Water deficit and plant competition effects on growth and water-use efficiency of white clover (*Trifolium repens*, L.) and ryegrass (*Lolium perenne*, L.). *Plant and soil*. 227:1-15.

Martínez, R. M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. En: Gómez-Pompa, A.; S. Del Olmo. (eds). **Investigaciones sobre la regeneración de selvas en Veracruz**. Vol II. Ed. Alambra, México. 191-239 pp-pp.

Masera, O. 1996. **Documento de trabajo 19: Deforestación y degradación forestal en México**. Grupo Interdisciplinario de Tecnología Rural Apropiada. Michoacán, México.

Medina, E. 1977. **Introducción a la ecofisiología vegetal**. Organización de Estados Americanos, Washington.

Miranda, F. y E. Hernández-X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su descripción. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 28: 29-178.

Mohr, H., P. Schopfer. 1995. *Plant physiology*. Springer-Verlag Be Heidelberg, Nueva York.

Momen, B.; J. W. Menke; J. W. Welker. 1992. Tissue water relations in *Quercus wislizenii* seedling: drought resistance in a California evergreen oak. *Acta oecologica*. 13: 127-136.

Moreno, M. E. 1996. *Análisis físico y biológico de semillas agrícolas*. U.N.A.M., México.

Moreno C. P. 1976. Latencia y viabilidad de semillas de vegetación primaria. En: Gómez-Pompa, A., C. Vázquez-Yanes, S. Del Amo, A. Butanda. (eds). *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. Compañía Editorial Continental, México. 527-548 pp-pp.

Nunes, M.A.; F. Catarino; E. Pinto. 1989. Strategies for acclimation to seasonal drought in *Ceratonia siliqua* leaves. *Physiologia Plantarum*. 77: 150-156.

Orellana, R.; J. Escamilla; A. Larqué. 1999. *Ecofisiología vegetal y conservación de recursos genéticos*. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C, Mérida.

Orozco, S. A. D. 1986. *Fisiología ecológica del fotoblastismo en semillas de cuatro especies del género Piper*. Tesis de doctorado, Facultad de Ciencias, UNAM.

Pammenter, N. W.; V. Greggains; J. I. Kioko; J. Wesley-Smith; P. Berjak; W. E. Finch-Savage. 1998. Effects of differential drying rates on viability retention of recalcitrant seeds of *Ekebergia capensis*. *Seed Science Research*. 8: 463-471.

Pennington, T. D., J. Sarukhán. 1998. *Árboles tropicales de México*. Fondo de Cultura Económica, México.

Pompa, J. y F. Bongers. 1991. Acclimation of seedlings of three Mexican tropical rain forest tree species to a change in light availability. *Journal of Tropical Ecology*. 7: 85-97.

Richards, R. C. y A. G. Condon. 1993. Challenges ahead in using carbon isotope discrimination in plant-breeding programs. En: Ehleringer, J. R.; A. E. Hall; G. D. Farquhar (eds.). *Stable isotopes and plant carbon-water relations*. Academic Press, San Diego. 451-462 pp-pp.

Roberts, E. H. 1973. Predicting the storage life of seeds. *Seed Science Technology*. 1: 499-514.

Robichaux, R., P. Rundel, L. Stemmermann, J. Canfield, S. Morse y E. Friedman. 1984. Tissue water deficits and plant growth in wet tropical environments. En: Medina, E., H. A. Mooney, C. Vázquez-Yanes (eds). *Physiological ecology of plants of wet tropics*. Dr W Junk Publishers, Boston. 99-112 pp-pp.

Rodríguez, M. C., A. Orozco-Segovia, M. E. Sanchez-Coronado, C. Vázquez-Yañez. 2000. Seed germination of six mature neotropical forest species in response to dehydration. *Tree Physiology*. 20:693-699.

Romero, F. 1989. *Semillas. Biología y tecnología*. Ediciones Mundi-Prensa, Madrid.

Ruiz-Sánchez, M. C.; R. Domingo; A. Torrecillas; A. Pérez-Pastor. 2000. Water stress preconditioning to improve drought resistance in young apricot plants. *Plant Science*. 156: 245-251.

Salati, E. y C. Nobre. 1991. Possible climatic impacts of tropical deforestation. *Climatic Change*. 19: 177-196.

Salisbury, F. y C. Ross. 1994. *Fisiología Vegetal*. Grupo Editorial Iberoamérica, México.

Sánchez-Blanco, M.J.; P. Rodríguez; M.A. Morales; M. F. Ortuño; A. Torrecillas. 2002. Comparative growth and water relations of *Cistus albidus* and *Cistus monspeliensis* plants during water deficit conditions and recovery. *Plant Science*. 162: 107-113.

SARH. 1994. *Inventario Nacional Forestal periódico 1992-1994*. México.

Savé, R.; C. Biel; R. Domingo; M.C. Ruiz-Sánchez; A. Torrecillas. 1995. Some physiological and morphological characteristics of citrus plants for drought resistance. *Plant Science*. 110: 167-172.

Savé, R.; J. Peñuelas; O. Marfa; L. Serrano. 1993. Changes in leaf osmotic and elastic properties and canopy structure of strawberries under mild water stress. *HortScience*. 28(9): 925-927.

Schlichting, C. D. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 17: 667-6693.

Slavik, B. 1974. *Methods of Studing Plant Water Relations*. Academic Publishing House of the Czechoslovak Academy of Sciences Pragua. Springer-Verlag Nueva York-Heidelberg Berlin.

Soto, M. y G. Gama. 1997. Climas. En: González, S., R. Dirzo, R. Vogt (eds). *Historia Natural de los Tuxtlas*. UNAM. México. 7-58 pp-pp.

Spicer, J. y K. Gaston. 1999. *Physiological diversity and its ecological implications*. Blackwell Science, Oxford.

- Symington, C. F. 1933. The study of secondary growth on rain forest sites in Malay. *Malay Forest*. 2: 107-117.
- Torrecillas, A.; J.J. Alarcón; R. Domingo; J. Planes; M. J. Sánchez-Blanco. 1996. Strategies for drought resistance in leaves of two almond cultivars. *Plant Science*. 118: 135-143.
- Torrecillas, A.; R. Galego; A. Pérez-Pastor; M. C. Ruiz-Sánchez. 1999. Gas exchange and water relations of young apricot plants under drought conditions. *Journal of Agricultural Sciences*. 132: 445-452.
- Torrecillas, A.; C. Guillaume; J.J. Alarcón; M. C. Ruiz-Sánchez. 1995. Water relations of two tomato species under water stress and recovery. *Plant Science*. 105: 169-176.
- Van Diggelen, R.; Ab, P. Grootjans; J. A. Harris. 2001. Ecological restoration: state of the art or state of the science. *Restoration Ecology*. 9(2): 115-118.
- Vargas, M. F. y S. Escobar (Comp). 2000. *Áreas naturales protegidas de México con decretos federales (1899-2000)*. SEMARNAP, Red para el desarrollo sostenible, A.C., Programa de Naciones Unidas para el Desarrollo, México.
- Vázquez-Yanes, C. 1999. La fisiología ecológica de las plantas. En: Orellana, R.; J. Escamilla; A. Larqué-Saavedra (eds). *Ecofisiología vegetal y conservación de recursos genéticos*. Centro de investigación científica de Yucatán, A.C., Mérida. 1-9 pp.
- Vázquez, Y. C. y A. I. Batis. 1996. Adopción de árboles nativos valiosos para la restauración ecológica y reforestación. *Acta de la Sociedad Botánica de México*. 58: 75-85.
- Vázquez, Y. C. y Orozco, S. A. 1989. *La destrucción de la naturaleza*. Colección La Ciencia desde México 83. Fondo de Cultura Económica, México.

Vázquez-Yanes, C.; A. Orozco; M. Rojas; M. E. Sánchez; V. Cervantes. 1997. **La reproducción de las plantas: semillas y meristemos.** Colección La ciencia para todos 157. Fondo de Cultura Económica. México.

Vázquez-Yanes, C. y M. Rojas. 1996. Ex situ conservation of tropical rain forest seed: problems and perspectives. *Interciencia*, 21(5): 293-298.

Vertucci, C. W. y J. M. Farrant. 1995. Acquisition and loss of desiccation tolerance. En: J. Kigel y Galili G. (eds). *Seed Development and Germination*. Marcel Dekker. Nueva York. 237-271pp.

Walters, C. 1998. Ultra-dry technology: perspective from the National Seed Storage Laboratory. USA. *Seed Science Research*, 8 Suplemento(1): 11-13.

Walters, C. y J. Engels. 1998. The effects of storing seeds under extremely dry conditions. *Seed Science Research*, Suplemento(1): 3-8.

Westoby, M., Leishman, M. R., J. Lord. 1996. Comparative ecology of seed size and dispersal. *Physiological Transactions of the Royal Society of London, Serie B (Biological Science)*, 351: 1309-1317.

Zar, J.H. 1974. **Biostatistical Analysis**. Prentice Hall, London, U.K.