

00322

55



**UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**"Análisis de la germinación de
semillas de especies de una
selva tropical húmeda en
condiciones de invernadero"**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

BIÓLOGA

PRESENTA:

ZENET GARCÍA CRUZ

DIRECTOR DE TESIS:

DR. FRANCISCO JAVIER ÁLVAREZ SÁNCHEZ

2003



**FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR**

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**



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.

PAGINACION

DISCONTINUA



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

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:

"Análisis de la germinación de semillas de especies de una selva
tropical húmeda en condiciones de invernadero",
realizado por Zenet García Cruz.

con número de cuenta 9232084-8 , quién cubrió los créditos de la carrera de Biología.

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis
Propietario

Dr. Francisco Javier Álvarez Sánchez.

Propietario

Dr. Joel David Flores Rivas.

Propietario

Dr. Arcadio Monroy Ata.

Suplente

Biol. Ana María Lourdes González Zertuche.

Suplente

M. en C. Patricia Guadarrama Chávez.

Consejo Departamental de Biología.

FACULTAD DE CIENCIAS
U. N. A. M.

M. en C. Juan Manuel Rodríguez Chávez.



DEPARTAMENTO
DE BIOLOGIA

A mis Padres,
A mis mejores amigos: mis hermanos

A Mario

A mi preciosa y querida familia, lo que hemos logrado juntos,
este es el ejemplo de lo que alcanzamos paso a paso. . .

Por los caminos que recorremos juntos

Por los amaneceres compartidos,

Por la oscuridad en medio de la luz

Por la lluvia en nuestra piel,

Por las estrellas en los ojos

Por la inquebrantable humanidad que tenemos

Agradecimientos

A los profesores que aceptaron cordialmente revisar este trabajo..

Dr. Francisco Javier Álvarez Sánchez

Dr. Joel David Flores Rivas

Dr. Arcadio Monroy Ata

Biol. Lourdes González Zertuche

M. en C. María Patricia Guadarrama Chávez

A la DGAPA de la UNAM, por el apoyo aportado para la realización de este trabajo a través del proyecto PAPIIT IN-205599.

ÍNDICE

Capítulo 1	Introducción	1
	Objetivo	8
Capítulo 2	Antecedentes	9
Capítulo 3	Zona de estudio	22
Capítulo 4	Métodos	27
	4.1 Trabajo de campo	27
	4.2 Trabajo de laboratorio	27
	4.3 Trabajo de invernadero	28
	4.4 Análisis de datos	31
	4.5 Ajustes matemáticos	32
Capítulo 5	Resultados	33
	5.1 Dimensiones de las semillas	33
	5.2 Peso húmedo y seco de las semillas	33
	5.3 Porcentaje de germinación acumulada	35
	5.4 Capacidad germinativa	37
	5.5 Porcentaje de supervivencia	43
	5.6 Ajustes a modelos matemáticos	43
	5.7 Tiempo promedio de germinación	45
	5.8 Tasa de germinación	45

5.9 Volumen	45
Capítulo 6 Discusiones y conclusiones	50
Referencias	58
Apéndice	65

CAPITULO I. INTRODUCCION

Las selvas son sistemas biológicos notablemente diversos y dinámicos, donde hay reemplazamiento de individuos, y en el caso de las comunidades arbóreas éstas se renuevan en lapsos que varían entre 50 y 400 años, a este proceso se le denomina como regeneración natural (Martínez-Ramos 1994).

Este proceso implica un recambio de árboles en un espacio y tiempo definido, esta sustitución de árboles se lleva a cabo por medio del reclutamiento de individuos que provienen de semillas latentes en el suelo (banco de semillas), de semillas recién dispersadas, y de plántulas y árboles que se establecen antes de la apertura del dosel y de rebrotes de árboles rotos.

La presencia regular de ciclones, huracanes, nortes, etc, causa caídas simultáneas de árboles lo cual produce el predominio de rutas de árboles pioneros en la composición de la selva (Whitmore 1984). Al caer árboles o ramas que constituyen el dosel de la selva, se forman claros en que ocurren cambios ambientales que estimulan el crecimiento de plántulas o la germinación de semillas (Martínez-Ramos 1994).

En la selva la vegetación no es continua, hay claros que se forman por la caída de ramas y árboles. En estos claros llegan los rayos del sol

iluminando con mayor intensidad que en las zonas donde se encuentra el dosel. Allí hay semillas que germinarán primero pertenecientes a especies pioneras, iniciando el proceso de sucesión; estas plantas en la sombra mueren (Martínez-Ramos 1994; Denslow 1998).

Martínez-Ramos (1994) encontró que el 33.6% de la superficie es ta ocupada por claros con árboles pioneros (la caída de ramas o árboles es menor en sitios de 35 años) y 64.3% por árboles persistentes (en sitios de más de 35 años).

Las comunidades vegetales dependen de la germinación de las semillas. La germinación inicia las etapas que permitirán la regeneración de dichas comunidades. Se han realizado múltiples estudios relacionados con los factores bióticos como la depredación, competencia interespecifica e intraespecifica, patógenos y disponibilidad de micorizas, y por otro lado abiótico como la temperatura, humedad y cantidad y calidad de luz, que afectan la germinación (Vázquez-Yáñez 1974; Salmerón 1984; Puchet Anyul, 1986; Cervantes, *et al.* 1996; Faver 1995; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1993; Orozco-Segovia 1999).

En el caso de la sucesión secundaria, es posible que la latencia de las semillas permita además sobrevivir a las fases sucesionales inadecuadas para su establecimiento y crecimiento y conduzca a cierta

selección de las plantas con el tipo de latencia más adecuada para una rápida respuesta a los cambios del medio ambiente; por ejemplo, en la selva húmeda tropical de los Tuxtlas en Veracruz, la flora secundaria tiene varios orígenes y características anatómicas y fisiológicas que permiten a las plantas establecerse, desarrollarse y competir en áreas perturbadas (Vázquez-Yanes 1974).

Los patrones de crecimiento de plantas y otros procesos relacionados con la regeneración ocurren a través de múltiples factores como el tamaño del claro que afecta directamente el nivel de luz disponible, el microclima que con complejos gradientes está asociados al tamaño del claro que podrán promover la coexistencia de árboles tropicales a través de respuestas diferenciales al ambiente para establecerse en el sitio (Denslow 1998)

La diferencia entre las plantas de las primeras etapas sucesionales y las de etapas posteriores, es que las primeras son conjuntos de plantas heliófitas y las segundas son tolerantes a la sombra ó persistentes según Matínez-Ramos (1994).

En una selva la composición de la vegetación depende de la composición florística en el suelo, de la composición de la vegetación durante las primeras etapas de la sucesión, la accesibilidad de un área

determinada que podría variar para las especies según la topografía, la proporción entre la vegetación secundaria y primaria y los dispersores (Vázquez-Yanes 1974); por ejemplo Brokaw (1985) menciona que en la regeneración, la frecuencia de formación de claros indica que aquellos de diferentes tamaños y estados de reposición es importante fuente de heterogeneidad en la composición y dinámica de las selvas.

Otro factor es la composición del potencial florístico que depende de las características fisicoquímicas y bióticas del suelo que podría seleccionar a las semillas que permanecen latentes en el suelo hasta que existan las condiciones adecuadas para germinar y establecerse. Un último factor es la historia previa y la naturaleza de la perturbación (Vázquez-Yanes 1974). Además, la diversidad de algunas especies pioneras de las selvas tropicales puede estar relacionado con los diferentes requerimientos para establecerse en etapas tempranas (Brokaw 1987).

El número y tipo de semillas que germinan en cierto momento está determinado por el tipo de latencia que las semillas presentan y las potencialidades del ambiente para la germinación. El suelo es un medio muy complejo y heterogéneo en el que los factores físicos generales como la luz y temperatura se relaciona con las características edafológicas

(Vázquez-Yanes 1974; Rodríguez, *et. al* 2000).

Lo anterior confiere a cada especie una forma distinta y única de adaptación que le permite continuar en el ambiente; por ello es importante conocer su historia de vida para entender mejor los factores ambientales a los que responde para permanecer en su ambiente.

La historia de vida de una especie es el conjunto de características del crecimiento, diferenciación y principalmente la reproducción, las cuales reflejan el genotipo y la interacción entre el ambiente y el individuo (Begon, *et.al*, 1996).

Existen diferentes patrones de germinación. Las especies que necesitan luz para germinar llamadas pioneras, y por otro lado están las especies que también requieren luz para germinar, pero pueden crecer bajo condiciones de sombra, y se llaman persistentes (Martínez-Ramos 1994). Estas especies se clasifican, entre otros aspectos, según el tipo de germinación, el número de semillas que producen, la forma de dispersión y el lugar donde se establecen.

Los árboles pioneros tienen un crecimiento rápido, alcanzan la madurez en pocos años, producen numerosos propágulos y tienen una vida muy corta en comparación con otras especies arbóreas de etapas serales posteriores. Estas especies al establecerse generan condiciones ambientales particulares que permiten el crecimiento de otras plantas de

etapas sucesionales más tardías (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1982
Martínez - Ramos 1994).

Las plantas pioneras por lo general son siempre verdes y heliófitas, y mantienen una extensa superficie foliar y altas tasas de transpiración, lo cual ocasiona un eficiente intercambio gaseoso foliar a altas tasas de fijación de bióxido de carbono. Tienen tejidos ricos en celulosa y poco lignificados, los cuales son atacados por hongos y parásitos cuando su crecimiento se dificulta como consecuencia de limitaciones ecológicas, por ejemplo, cuando hay un incremento en la competencia por nutrientes y luz con otros árboles que se establecen en el mismo lugar (Vázquez-Yanes 1980; Rodríguez *et. al*, 2000).

La abundancia de las especies pioneras en las selvas tropicales depende de la frecuencia con la que la cobertura vegetal pierde su continuidad y la luz directa del sol llega al suelo durante periodos largos del día. En áreas inalteradas de selva primaria estos árboles se desarrollan principalmente en claros grandes producidos por la caída de árboles y pueden ser más abundantes a la orilla de ríos y en suelos rocosos o en pendientes en los que la caída de árboles es más frecuente debido al viento o que los ríos crecen en época de lluvias. *Piper auritum*, *Heliocarpus appendiculatus*, *Trema micrantha* y *Trichospermum mexicanum* son ejemplos de especies pioneras (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia

1982 Martínez-Ramos 1994).

La mayoría de las especies persistentes son arbóreas, crecen en los claros a ritmos menores a las especies pioneras y requieren de varias décadas para alcanzar el estado reproductivo, y su ciclo de vida es de uno a decenas de años; producen menor cantidad de semillas que las especies pioneras. Las semillas tienden a ser de mayor tamaño y germinan rápidamente bajo condiciones de sombra. Las plántulas pueden permanecer vivas bajo condiciones restringidas de luz, por periodos que dependen de la especie. Inician su desarrollo en los claros principalmente a partir de la regeneración de avanzada, (Martínez-Ramos 1994). Al desaparecer individuos de especies pioneras los árboles persistentes ocupan su lugar completando etapas serales (Martínez-Ramos 1994); *Rollinia jimenzii*, *Ficus insipida*, *Urera caracasana*, *Nectandra ambigens* son ejemplos de especies tolerantes a la sombra en selvas húmedas de México.

Para explorar el tiempo de emergencia de plántulas de especies con diferentes historias de vidas y la capacidad de las especies para establecerse luego de una perturbación, factores esenciales en la regeneración de la selva tropical, se han planteado las siguientes

preguntas: ¿cuál es el tiempo de emergencia, velocidad de germinación y porcentaje de supervivencia de las semillas? ¿Pueden detectarse patrones de acuerdo a las historias de vida de las especies?

OBJETIVO

Observar la germinación de las semillas y la emergencia de plántulas de especies arbóreas con historias de vida contrastantes de la selva tropical húmeda.

OBJETIVOS PARTICULARES

1. Obtener las curvas de germinación para las especies.
2. Analizar el coeficiente de velocidad de germinación para las especies
3. Determinar los porcentajes de supervivencia de las semillas.

Este trabajo constituye parte de un proyecto sobre "Restauración de ambientes deteriorados en zonas tropicales", en el cual las plántulas, inoculadas con hongos micorizógenos, serán utilizadas para restaurar un potrero en la zona de "Los Tuxtles" en el Estado de Veracruz (Álvarez-Sánchez *et al.* datos no publicados).

CAPÍTULO 2. ANTECEDENTES

2.1 Características de las semillas.

Las semillas son estructuras de propagación y resistencia de las plantas. Una semilla se describe como un embrión latente provisto de reservas y de una cápsula individual formada por reproducción sexual y tejidos procedentes de la planta madre; el óvulo origina la semilla y el ovario al fruto que será la cubierta (Vázquez-Yanes 1999).

La regeneración y dinámica de las selvas inicia con la germinación semillas y el establecimiento de plántulas. El conocimiento de estos procesos, así como su producción, dispersión, latencia y viabilidad son fundamentales para comprender mejor los procesos de establecimiento, sucesión y regeneración de comunidades vegetales, lo cual es básico para la permanencia de las poblaciones vegetales (Vázquez-Yanes 1999).

En los bosques tropicales se producen semillas de diversos tamaños, formas, estructuras, composición química, contenido de agua, latencia, termoperiodo, viabilidad y patrones de longevidad (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1984).

En las comunidades vegetales existen múltiples estrategias que favorecen la sobrevivencia de las semillas sobrevivir en condiciones adversas, como la latencia, la cual, por medio de la formación de bancos de semillas, mantiene a los propágulos viables para germinar en

condiciones favorables.

Muchas plantas producen semillas con una cubierta dura y fuerte que funciona como una barrera impermeable para el agua o el oxígeno, interfiriendo en la rápida hidratación o respiración. Este tipo de semillas puede sobrevivir a periodos desfavorables. (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1993).

2.1.1 Tipos de semillas

Las semillas se han clasificado según Robert 1920 su comportamiento en condiciones de almacenamiento. Las semillas **ortodoxas** tienden a ser de talla pequeña, con un contenido de humedad generalmente menor del 20%. Durante la maduración de estas semillas, las células se deshidratan gradualmente generando un rearreglo de la estructura macromolecular que preserva la potencialidad de regeneración de la estructura terciaria de las proteínas cuando las células se hidratan. Al alcanzar niveles bajos de hidratación, su resistencia a las bajas temperaturas se incrementa considerablemente. La duración de la viabilidad depende del contenido de humedad y de temperatura ya que en algunos casos la longevidad puede prolongarse al doble por cada 5.6° C de disminución de temperatura y por cada 1 % de humedad (Vázquez-Yanes y Toledo 1989).

Las semillas **recalcitrantes** tienden a ser grandes y son liberadas con

un alto contenido de humedad. Si las semillas se deshidratan por debajo del 20% tienen daños irreversibles, además mantienen cierto grado de actividad metabólica, por lo que su requerimiento de oxígeno es elevado y mueren al carecer de ventilación adecuada; estas características impiden que las semillas puedan sobrevivir a bajas temperaturas, formando un sustrato adecuado para el desarrollo de hongos. La latencia es de naturaleza más efímera y menos profunda, y en muchos casos no se puede considerar que la presenten; las semillas germinan después de dispersarse y en ocasiones hay viviparidad (Vázquez-Yanes y Toledo 1989).

Las semillas recalcitrantes y ortodoxas se presentan en plantas leñosas de ambientes húmedos, y son frecuentes en los árboles de bosques templados caducifolios y en selva tropical húmeda (Vázquez-Yanes y Toledo 1989). Una de las características más sobresalientes de las semillas es su capacidad para tolerar la desecación. En general las semillas contienen una humedad mucho menor que la de otras células de la planta. Además, muchas semillas toleran una deshidratación aún mayor, lo cual ayuda a almacenarlas. Sin embargo, la mayoría de las semillas de árboles tropicales no toleran la desecación, por lo cual resulta difícil su almacenamiento.

Las semillas realizan importantes funciones como la reproducción, dispersión, colonización a nuevos territorios y la supervivencia del

germoplasma; esta última función radica en la selección natural que se refleja en historias de vida de las especies (Bradbeer 1988).

2.1.2 Germinación

El ciclo de vida de las plantas inicia con la germinación de las semillas y terminan con la formación de las mismas (Bradbeer 1988). La germinación es un proceso que comienza con una secuencia de eventos moleculares y celulares, los cuales preceden a un crecimiento del embrión, inicia con la imbibición de la semilla y termina cuando emerge la radícula (Citado en> González-Zertuche y Orozco-Segovia 1996).

La germinación está constituida por tres fases que se superponen (Rodríguez-Lucatero 1992; Vázquez-Yanes 1997){Fig.1):

- a) **Fase de absorción de agua por imbibición.** Se caracteriza por el hinchamiento y ruptura de la testa.
- b) **Inicio de la actividad enzimática** del metabolismo respiratorio, translocación y asimilación de las reservas alimenticias en las regiones del crecimiento del embrión.
- c) **Crecimiento y división celular.** Se observa la emergencia de la radícula y posteriormente de la plúmula.

Los factores que afectan la germinación de las semillas son intrínsecos como la latencia y viabilidad y físicos como la temperatura, el termoperíodo, el fuego y la luz (Vázquez-Yanes 1999). En el caso de las selvas tropicales el mantillo filtra la luz que llega hasta el banco de semillas determinando el mantenimiento de la latencia de las semillas en los suelos tropicales debido al cambio en la longitud de onda dentro del mantillo y no afecta la germinación. (Vázquez-Yanes. *et al.* 1990).

2.1.3. Latencia

La latencia es el periodo de interrupción del crecimiento y disminución del metabolismo de la semilla y se considera una estrategia adaptativa de supervivencia frente a condiciones ambientales desfavorables. Los mecanismos causantes de la latencia son (Rodríguez-Lucatero 1992):

- Impermeabilidad al agua.
- Baja permeabilidad a gases.
- Resistencia mecánica al crecimiento del embrión.
- Permeabilidad selectiva a los reguladores del crecimiento.
- Bloqueos metabólicos.
- Presencia de inhibidores.
- Embriones rudimentarios
- Adquisición de mecanismos inhibitorios.
- Existen tres tipos de latencia (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia

1984):

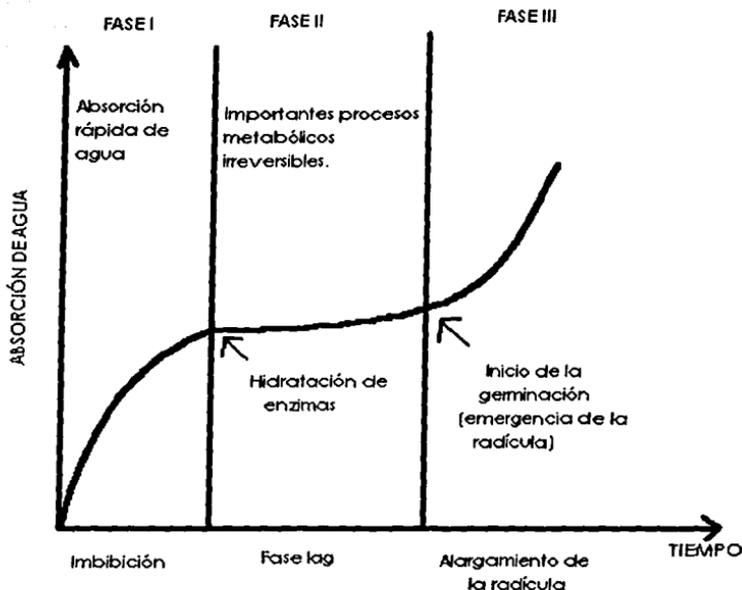


Figura 1. Fases de la germinación. Imbibición, procesos metabólicos y emergencia de la radícula. (Tomada y modificado de Vázquez-Yanes *et al.* 1997).

1. Latencia endógena o innata.

Se presenta en el momento en que el embrión deja de crecer cuando aún está en la planta madre, hasta que el impedimento externo finaliza y las semillas están en condiciones de germinar, en cuanto se presentan condiciones ambientales adecuadas.

2. Latencia secundaria o inducida.

En este caso, la latencia se presenta cuando las semillas en condiciones de germinar se encuentran en un medio que tiene alguna característica muy desfavorable, como la cantidad de oxígeno o bióxido de carbono, temperatura alta, etc. Las semillas pueden caer en un estado de latencia secundaria en el que ya no pueden germinar a pesar de estar vivas hasta que sean estimuladas.

3. Latencia exógena o impuesta.

Este tipo de latencia se presenta en semillas aptas para germinar, pero que a pesar de estar en condiciones adecuadas de humedad y temperatura; la latencia continúa por falta de luz, termoperíodo adecuado, oxígeno u otro factor (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1984).

2.1.4. Temperatura

La relación que se establece con el ambiente es determinante a que haya semillas que necesitan de condiciones ambientales específicas para poder germinar. Por ejemplo, en un claro, donde el suelo está descubierto, la radiación solar llega de manera directa al suelo aumentando la temperatura (Vázquez-Yanes 1974, Nicotra, et al. 1999).

El efecto de la temperatura en el proceso metabólico de las semillas, se expresa en el porcentaje de germinación. La temperatura que regula la germinación de las plantas varía en relación con la distribución geográfica, incluso con especies cercanas o dentro de una misma especie (Vázquez-Yanes 1974, Puchet-Anyul 1986).

Se ha considerado que las temperaturas cardinales (máxima, mínima y óptima) son parámetros fisiológicos muy útiles para el estudio de la germinación; sin embargo se presentan dificultades al tratar de fijar temperaturas precisas, debido a la variación del estado de madurez de las semillas (Vázquez-Yanes, 1974).

En la selva tropical, el estudio de las temperaturas o del intervalo térmico de germinación no puede tener el mismo sentido que en las zonas en las que existe una fluctuación estacional marcada; en regiones tropicales de baja altitud cubiertas por vegetación densa perennifolia, el suelo es isotermal a lo largo del año, en tanto que las temperaturas de los suelos desnudos de comunidades templadas de vegetación tienen fluctuaciones diarias muy marcadas en la capa superficial durante los días despejados (Vázquez-Yanes 1974, Nicotra, *et al.*, 1999).

2.1.5. Termoperiodo

El termoperiodo se refiere a la fluctuación de temperatura en un intervalo de tiempo (Vázquez-Yanes 1974). En ocasiones, el proceso fisiológico que induce la germinación puede ser complementario al requerimiento de luz y la germinación total sólo se obtiene cuando el fotoperiodo y el termoperiodo actúan simultáneamente o en forma combinada. Los cambios fisicoquímicos producidos por el termoperiodo y que conducen a la desaparición de la latencia de cada especie (Vázquez-Yanes 1974, Nicotra, et al, 1999).

2.1.6. Fuego

El fuego es un factor ambiental que introdujo el hombre en las regiones de selva tropical; en la actualidad el fuego actúa en mayor escala sobre el ambiente, debido a las prácticas agrícolas ya que los incendios forman parte de las operaciones de mantenimiento de pastizales y campos de cultivo cercano a la selva (Vázquez-Yanes 1974; Martínez-Ramos 1994).

Existen semillas con la capacidad de tolerar temperaturas altas y aumentar su germinación. En estas comunidades que presentan esta característica son sabanas tropicales, pastizales templados y en bosques de coníferas. (Vázquez-Yanes 1974).

Con el desmonte y quema previa al empleo agrícola de la tierra, se generan temperaturas muy altas a nivel del suelo. En caso de la selva o de los pastizales la acumulación de materiales combustibles producido por el desmonte es muy grande, por lo que el fuego puede ser un factor determinante para el establecimiento o eliminación de especies secundarias y pioneras (Vázquez-Yanes, 1974).

2.1.7. Luz

El efecto de la luz sobre la germinación se ha estudiado profundamente (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1990, Orozco-Segovia, 1999). Con respecto a la respuesta germinativa de la semilla a la luz, existen dos grupos: Fotoblásticas positivas y fotoblásticas negativas; las primeras no germinan en la oscuridad y constituyen el 70 % de las especies, mientras que en el caso de las segundas su germinación es inhibida por la luz y constituyen el 25 % de las especies. Un 5 %; sin embargo, son especies indiferentes a la luz (Orozco-Segovia 1999).

El espectro luminoso tiene acción sobre la germinación en una longitud correspondiente a los 640 nm. La absorción de energía es realizada por el fitocromo inactivo que se convierte en activo, absorbiendo la luz roja (640 nm); de la cantidad de fitocromo activo presente en una semilla en el momento de su liberación depende si ésta

puede germinar en la oscuridad o requerirá de la luz para iniciar el proceso. (Orozco-Segovia 1999) La conversión del fitocromo se realiza a muy bajas intensidades de luz en semillas pequeñas; sin embargo, el fotoperíodo y la temperatura tienen influencia directa en el resultado final del proceso, que se expresa en el porcentaje y la velocidad de germinación. La calidad de luz puede ser uno de los factores ambientales más efectivos en el control de la germinación de semillas de plantas colonizadoras o de la vegetación secundaria (Orozco-Segovia 1999).

2.1.8. Viabilidad

La viabilidad es la capacidad de las semillas para mantenerse vivas por períodos largos. Es otro factor determinante para la supervivencia de las especies secundarias en el trópico, ya que éstas se establecen sólo en claros de la selva madura. Las semillas pueden mantenerse viables por períodos muy variables de tiempo dependiendo de la especie o de las condiciones de almacenamiento (Vázquez-Yanes 1974, Rodríguez-Lucatero 1992).

Por ejemplo, las semillas de *Cecropia obtusifolia* son resistentes al ataque de microorganismos, pero son afectados por los exudados de estos cuando existe permeabilidad. Las semillas de especies pioneras tienen varias adaptaciones ya que su hábitat es en los claros: viabilidad

relativamente larga, presentan mecanismos de reparación cromosómica y fotoblastismo que funcionan en presencia de alta humedad (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1984).

La duración de la viabilidad y la latencia determinan la supervivencia de las especies. Por ejemplo, las plantas heliófilas de la vegetación secundaria no sobreviven en condiciones microclimáticas de oscuridad y de competencia de una selva. Al tener semillas con latencia y viabilidad prolongada, ello les permite sobrevivir como semilla hasta que se presentan las condiciones adecuadas para germinar (Vázquez-Yanes 1974, Rodríguez-Lucatero 1992, Nicotra, et al, 1999).

2.2 Almacenamiento de semillas

Existen diversas formas de almacenamiento natural como el banco de semillas, aunque en algunas especies los frutos permanecen cerrados en el árbol durante muchos meses. En este caso, las semillas están maduras, pero permanecen latentes hasta que son liberadas y caen. Algunas veces se necesita un estímulo externo, como el fuego, para que los frutos se abran y las semillas caigan. Por ejemplo, géneros de las regiones áridas de Australia como *Eucalyptus*, *Banksia*, *Casuarina*, *Hakea*, *Leptospermum*, entre otras, mantienen sus semillas dentro de los frutos cerrados durante décadas, abriéndose y liberándose los frutos después

del fuego (Moreno-Casasola 1996). En este tipo de comunidades el fuego elimina toda la vegetación herbácea y arbustiva que cubre el suelo, las cenizas se incorporan como nutrientes al suelo y germinan las semillas recién caídas libres de la competencia de otras plantas. Una adaptación similar se observa en los conos de algunas especies de pino (*Pinus banksiana*, *P.serotna*, *P.attenuata*, *P.contorta*) los cuales se abren y dejan caer las semillas después de un fuego (Moreno-Casasola 1996).

En las selvas tropicales mexicanas, las plantas pueden agruparse como ya se ha mencionado, de acuerdo a sus características de historia de vida, en pioneras y persistentes (Martínez-Ramos 1994). Las primeras, se encuentran en ambientes de alta disponibilidad lumínica, poseen muchas semillas pequeñas con baja cantidad de reservas, una latencia impuesta de tipo fotoblástico y un rápido crecimiento; las persistentes al ocupar sitios con más umbría y, por lo tanto, con mayor competencia por la luz, producen pocas semillas grandes no fotoblásticas, con mayor cantidad de reservas en el endospermo y las plántulas tienen un lento crecimiento.

CAPÍTULO 3. ZONA DE ESTUDIO

3.1 Ubicación geográfica

Esta investigación se realizó en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" del Instituto de Biología de la UNAM. Se localiza en la vertiente del Golfo de México, al sureste del estado de Veracruz, entre los 18°34' y los 18°36' de latitud norte y los 95°04' y 95°09' de longitud oeste, enclavada en las estribaciones del volcán San Martín (Figura 1). La superficie total de la reserva es de 700 ha, con una altitud de 150 a 530 msnm (Lot-Helgueras 1976).

3.2 Clima

El clima es cálido-húmedo, según la clasificación de Köppen modificada por García (1987). Ibarra-Manríquez y Sinaca-Colín (1987) extrapolaron los datos meteorológicos de la Estación de Coyame (la más cercana a la zona de estudio) para la estación de Los Tuxtlas, y mencionan que los dos lugares tienen el mismo tipo de clima Af(m)w''(l)g, que es el más húmedo de los cálidos-húmedos, con una clara concentración de la precipitación en los meses de verano y un porcentaje de lluvia invernal inferior a 18%. La precipitación promedio anual es de 4725.2 mm; la precipitación del mes más seco es superior a 60 mm. La temperatura máxima de 32.8 °C, la media de 24.3° C y la mínima 16.4° C, con una oscilación media anual de 6°C.

La zona está dominada principalmente por vientos alisios que son intensos en verano, debido a la influencia de los ciclones tropicales causando precipitaciones mensuales de 100 a 600 mm (García 1987).

Existen tres temporadas anuales:

- a) La época de lluvias cubre los meses de junio a octubre.
- b) La época de "nortes" que son vientos fuertes (100 Km/hr) que se originan en latitudes mayores (Canadá y E.U.), son fríos, húmedos, comienza en el mes noviembre y puede extenderse hasta principios de marzo.
- c) La época de sequía, que cubre los meses de marzo, abril y mayo cuando la precipitación se reduce por debajo de 80 mm (Soto y Gama 1997).

3.3 Geología

La Estación de Biología Tropical se ubica sobre el macizo volcánico en la costa del Golfo de México, entre grandes zonas aluviales formadas por cuencas de los ríos Papaloapan y Coatzacoalcos. El relieve general de la región se debe a distintos procesos, por los aportes fluviales se han formado llanuras con abundantes pantanos y las emisiones volcánicas han creado el macizo con 276 estructuras volcánicas (Flores-Delgadillo *et al.* 1999).

Esta área volcánica es una zona montañosa aproximadamente con 80Km de largo cuyas estructuras principales son el volcán San Martín

Pajapan, con una altura de 1160 m, los volcanes Santa Martha y Yohualtapan, que forman parte de la sierra de Santa Martha, con elevaciones de 1460 m y el volcán San Martín Tuxtla, cuyo pico más alto tienen 1650 m (Flores-Delgadillo *et al.* 1999).

3.4 Suelos

Flores-Delgadillo *et al.* (1999) mencionan que los suelos de la mayor parte de la Estación de Biología Tropical son suelos jóvenes pardos eutróficos con pedones desarrollados y diferenciados que están influenciados por la materia orgánica; los principales tipos de suelos encontrados fueron ultisoles y alfisoles. En estudios anteriores (Chizón-Sánchez 1984 y García-Aguirre 1988) se menciona que en la región existen suelos tipo gleysol, regosol y arenosol (Chizón-Sánchez 1984), y con andosol-regosol, andoso-luviso-foezem, gleysol-foezem y litosoles (García-Aguirre 1988).

3.5 Vegetación

Miranda y Hernández X. (1963) clasificaron la vegetación de la zona como una selva alta perennifolia, equivalente a lo que se conoce como una selva húmeda tropical. En el sitio de estudio se han reportado especies pertenecientes a 129 familias de angiospermas (Ibarra-Manríquez y Sinaca 1987), destacando *Astrocaryum mexicanum* Liemb. en el sotobosque y *Nectandra ambigens* Blake, *Brosimum Alicastrum* Sw. y *Ficus yoponensis* Desv. en el dosel. Las familias mejor representadas son

Araceae, Bignoniaceae, Bromeliaceae, Compositae, Euphorbiaceae, Gramineae, Lauraceae, Leguminosae, Moraceae, Orchidaceae, Piperaceae, Polypodiaceae y Solanaceae (Ibarra y Sinaca 1987).

Se han reportado también una baja densidad de individuos en esta selva, existe una gran complejidad estructural de la vegetación tanto vertical como horizontal, así como una gran heterogeneidad en la altura del dosel de 30 a 35 m de altura (Bongers *et al.* 1988).

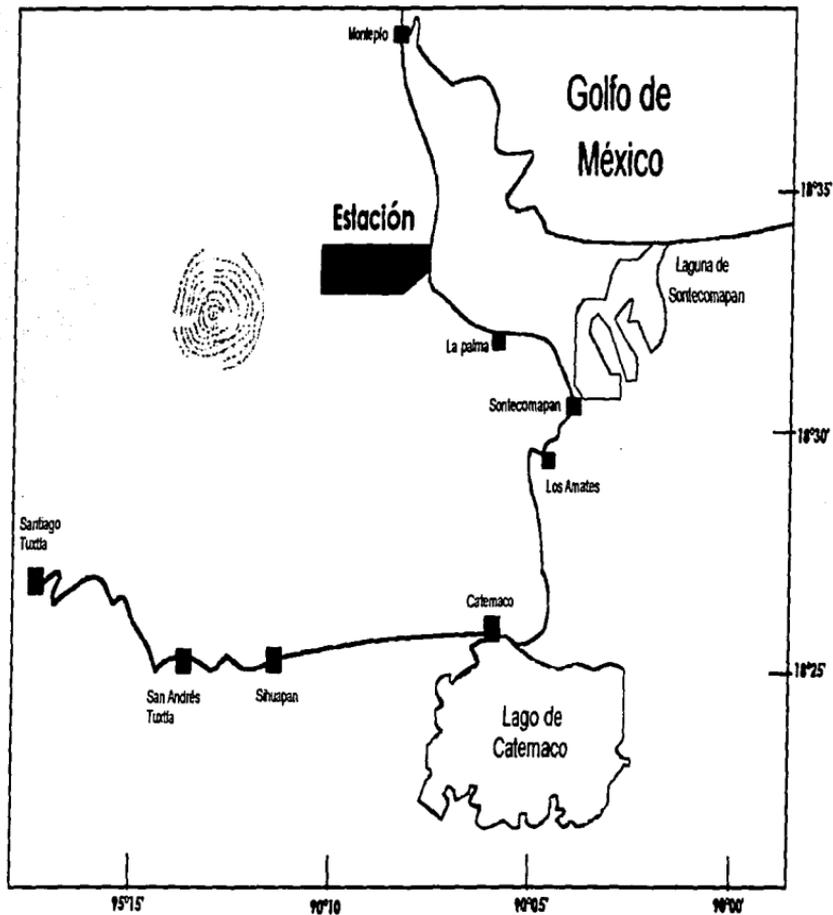


Fig.1.Ubicación geográfica de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" Veracruz, México.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

CAPÍTULO 4. MÉTODOS

4.1. Trabajo de campo

Se colectaron las semillas de 14 especies arbóreas; la colecta se realizó en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz.

La elección de especies se basó en la abundancia y el tiempo de permanencia de las semillas en el suelo, además de ser de las especies más estudiadas en la zona. Las semillas se obtuvieron de individuos adultos en etapa de fructificación. Las especies seleccionadas fueron las siguientes:

1. *Trichospermum mexicanum* (DC.)Baill
2. *Hampea nutricia* Fryxell
3. *Urera caracasana* (Jacq.)Griseb
4. *Cordia megalantha* Blake
5. *Piper auritum* Kunth
6. *Ficus insípida* Willd
7. *Hellicarpus appendiculatus* Turcz
8. *Ficus yoponensis* Desv.
9. *Trema micrantha* (L.)Blume
10. *Nectandra ambigens* Blake C.K. Allen
11. *Myriocarpa longipes* Liebm
12. *Siparuna andina* (Tul.) A. DC
13. *Cecropia obtusifolia* Bertol
14. *Rollinia jimenezii* Saff

4.2 Trabajo de laboratorio

Las semillas colectadas y separadas por especies se lavaron con hipoclorito de sodio al 10 %, (Chang 1992), por 15 minutos. Después se enjuagaron con agua corriente. Esto se realiza para eliminar microorganismos que pueden afectar a las semillas disminuyendo la germinación.

Con una muestra de las semillas se obtuvo el peso seco, peso húmedo y dimensiones con ayuda de un vernier; estos datos se analizaron estadísticamente (media, desviación estándar y error estándar)(Tabla 1). A partir de estos datos se calculó el porcentaje de pérdida de humedad de las semillas.

Debido al tamaño pequeño de las semillas de algunas especies, se hicieron conjuntos para que la balanza analítica detectara el peso y medir el peso seco (g) y peso húmedo (g) en el caso de las siguientes especies:

<i>Siparuna andina</i>	(20 semillas por conjunto)
<i>Piper auritum</i>	(20 semillas por conjunto)
<i>Urea caracasana</i>	(30 semillas por conjunto)
<i>Myriocarpa longipes</i>	(50 semillas por conjunto)

Posteriormente las semillas fueron puestas a germinar en arena de mármol estéril. Esto se logró al colocar en bolsas de polipapel el sustrato autoclave por una hora sin presión; después de 24 hrs de reposo se volvió a esterilizar por 1hr sin presión

4. 3. Trabajo de invernadero

En el invernadero de la Estación de Biología Tropical, Los Tuxtlas; se colocaron las charolas que contenían el sustrato estéril y las semillas por especie. Después a estas charolas se agregaron las semillas correspondientes.

A partir del siguiente día se contabilizó la emergencia. Los datos se obtuvieron anotando el número de semillas germinadas por día.

Este conteo se realizó desde el día 14 de agosto de 2000 al 15 de enero de 2001.

En la Tabla 1 se muestra el número de semillas que se empleó para poner a germinar por cada especie.

Todas las semillas fueron colocadas bajo condiciones en que se encuentran en estado natural para su germinación. En el caso de las especies pioneras se colocaron las semillas con estímulo directo del sol, mientras que las semillas de las especies persistentes se colocaron bajo la sombra de un árbol que cubría parte del invernadero y que simuló las condiciones naturales de umbría.

Tabla1. Número de semillas empleadas para la germinación de las especies.

ESPECIES	No. de semillas
<i>Trichospermum mexicanum</i>	50
<i>Urera caracasana</i>	100
<i>Piper auritum</i>	100
<i>Heliocarpus appendiculatus</i>	30
<i>Trema micrantha</i>	100
<i>Myriocarpa longipes</i>	100
<i>Cecropia obtusifolia</i>	100
<i>Hampea nutricia</i>	30
<i>Cordia megalantha</i>	30
<i>Ficus insipida</i>	100
<i>Ficus yoponenesis</i>	100
<i>Nectandra ambigens</i>	30
<i>Siparuna andina</i>	30
<i>Rollinia jimenezii</i>	30

4.4 Análisis de datos

Con los datos obtenidos por cada una de las especies, se analizaron diferentes índices: capacidad germinativa, el tiempo promedio de germinación y tasa de germinación (Rodríguez-Lucatero 1992) y el porcentaje de supervivencia para evaluar el tipo de germinación de las especies (González-Zertuche y Orozco-Segovia, 1996):

CG Capacidad germinativa.

$$CG = \frac{n_1}{N} \times 100$$

n_1 = Total de semillas germinadas

N = Numero total de semillas puestas a germinar

Tp Tiempo promedio de germinación, es la velocidad promedio con la que germina una semilla.

Tg Es la fracción de semillas que germinan en determinado tiempo.

S Porcentaje de supervivencia

$$S = \frac{n_g}{n_x} \times 100$$

n_g = Número semillas germinadas.

n_x = Número de plántulas que sobrevivió.

Pga Porcentaje de germinación acumulada

Este porcentaje se calcula a partir de los datos obtenidos diariamente, es la suma de semillas germinadas diariamente. Con estos datos se hace la curva de germinación acumulada.

A partir de estos cálculos se hicieron gráficas para cada especie y por grupos (pioneras y persistentes).

4.5 Ajustes matemáticos

El ajuste a un modelo matemático se realizó de acuerdo con las curvas de porcentaje de germinación acumulada, la expresión matemática que la describe una sigmoide exponencial es la siguiente:

$$y = \frac{a+b}{1 + \exp\left(-\left(\frac{x-c}{d}\right)\right)}$$

Donde :

b = Capacidad germinativa

c = Tiempo promedio

CAPÍTULO 5. RESULTADOS

5.1 Dimensiones de las semillas

Las semillas con tamaño mayor de acuerdo a su longitud pertenecieron a *R.jimenezii* (14.328 ± 1.428 mm) y la contraparte con las dimensiones menores a *S.andina* (1.0 ± 0.0 mm) De acuerdo con el ancho de las semillas, la especie con mayor dimensión fue *N.ambigens* (10.567 ± 1.902 mm) y la especie con menor ancho fue *M.longipes* (0.145 ± 0.292 mm) En el caso del grosor la especie con mayor valor fue *N.ambigens* (17.46 ± 2.259 mm) y el menor valor correspondió a *M.longipes* (0.05 ± 0.0 mm) y *S.andina* (0.05 ± 0.0 mm) (Cuadro 1).

Peso húmedo y seco de las semillas

Los valores obtenidos del peso húmedo y seco de las semillas se muestran en el Cuadro 2. En el caso del peso húmedo, *R.jimenezii* tuvo el mayor valor (0.267 g) y *C.obtusifolia* obtuvo el menor valor ($10.105 \pm 2.820 \times 10^{-4}$ g) Para el peso seco *R.jimenezii* (0.275 ± 0.0226 g) presentó el valor más alto y el peso más bajo correspondió a *F.yaponensis* ($7.114 \pm 4.509 \times 10^{-4}$ g) A partir de los datos del peso seco, estos se compararon con el peso húmedo para obtener los porcentajes de humedad que perdieron las semillas después de ser deshidratadas. En el cuadro 3 se presentan los valores en orden de

ESPECIE	LONGITUD (mm)	ANCHO (mm)	GROSOR (mm)
<i>R. jimenezii</i>	14.328 ± 1.428	8.482 ± 0.666	5.197 ± 0.826
<i>N. ambigens</i>	12.15 ± 1.542	10.567 ± 1.902	17.46 ± 2.259
<i>A. nutricia</i>	8.8 ± 0.615	6.5 ± 0.513	6.15 ± 0.366
<i>C. obtusifolia</i>	7.177 ± 33.072	1.12 ± 0.1412	0.661 ± 0.920
<i>C. megalantha</i>	6.2 ± 0.445	5.464 ± 0.515	3.868 ± 0.477
<i>H. appendiculatus</i>	3.210 ± 0.385	2.287 ± 0.388	5.236 ± 24.944
<i>P. auritum</i>	3.1 ± 0.44	1.95 ± 0.22	1.65 ± 0.489
<i>F. insipida</i>	2.2 ± 0.410	1.4 ± 0.503	1.05 ± 0.224
<i>T. mexicanum</i>	2.2 ± 0.22	1.98 ± 0.189	1.21 ± 0.092
<i>T. micrantha</i>	2.0 ± 0.0	1.95 ± 0.22	1.50 ± 0.513
<i>F. yoponensis</i>	1.85 ± 0.366	1.45 ± 0.292	1.0 ± 0.0
<i>M. longipes</i>	1.1 ± 0.37	0.145 ± 0.292	0.05 ± 0.0
<i>S. andina</i>	1.0 ± 0.0	0.905 ± 0.29	0.05 ± 0.0

Cuadro 1. Dimensiones de las semillas en milímetros por especie con error estándar. Los valores señalados en oscuros indican los valores máximos y mínimos obtenidos de longitud, ancho y grosor.

ESPECIE	PESO HUMEDO (gramos)	PESO SECO (gramos)
<i>S. andina</i>	70.363 ± 5.94 X 10 ⁻⁴	62.90 ± 4.784 X 10 ⁻⁴
<i>U. caracasana</i>	64.642 ± 5.84 X 10 ⁻⁴	59 ± 5.639 X 10 ⁻⁴
<i>H. appendiculatus</i>	31.071 ± 8.21 X 10 ⁻⁴	27.65 ± 7.837 X 10 ⁻⁴
<i>T. micrantha</i>	26.956 ± 4.56 X 10 ⁻⁴	24.926 ± 5.616 X 10 ⁻⁴
<i>P. auritum</i>	35 ± 4.049 X 10 ⁻⁴	23.090 ± 4.570 X 10 ⁻⁴
<i>T. mexicanum</i>	22.693 ± 4.51 X 10 ⁻⁴	22.0824 ± 4.483 X 10 ⁻⁴
<i>F. insipida</i>	13.866 ± 6.40 X 10 ⁻⁴	12.368 ± 3.858 X 10 ⁻⁴
<i>M. longipes</i>	21.333 ± 5.48 X 10 ⁻⁴	12.25 ± 4.901 X 10 ⁻⁴
<i>C. obtusifolia</i>	10.105 ± 2.820 X 10⁻⁴	8.260 ± 2.938 X 10 ⁻⁴
<i>F. yoponensis</i>	11.56 ± 3.798 X 10 ⁻⁴	7.114 ± 4.509 X 10⁻⁴
<i>R. jimenezii</i>	0.267 ± 0.0703	0.275 ± 0.0226
<i>H. nutricia</i>	0.162 ± 0.441	0.161 ± 0.044
<i>C. megalantha</i>	0.0909 ± 0.116	0.0687 ± 0.014

Cuadro 2. Peso húmedo y seco de las semillas para cada especie. Los valores señalados en oscuros indican los valores máximos y mínimos obtenidos de peso húmedo y seco.

ESPECIE	PORCENTAJE DE HUMEDAD PERDIDA
C. megalantha	89
<i>M. longipes</i>	42.73
<i>F. yoponensis</i>	38.27
<i>P. auritum</i>	34.29
<i>C. obtusifolia</i>	18.82
<i>H. appendiculatus</i>	10.97
<i>F. insipida</i>	10.87
<i>S. andina</i>	10.53
<i>U. caracasana</i>	8.53
<i>T. micrantha</i>	7.44
<i>T. mexicanum</i>	2.66
H. nutricia	0.62
<i>R. jimenezii</i>	2.29

Cuadro 3. Porcentaje de humedad por especie. Los valores señalados en oscuros indican los valores máximos y mínimos obtenidos de humedad perdida.

mayor a menor pérdida de humedad. La mayor pérdida de humedad la presentó *C. megalantha* (89 %), mientras que la menor pérdida de agua fue en *H. nutricia* (0.62 %).

5.2 Porcentaje de germinación acumulada

En la figura 1 se muestran las curvas del porcentaje de germinación acumulada para *H. appendiculatus*, *U. caracasana*, *T. micrantha* y *C. obtusifolia*.

Las semillas de *H. appendiculatus* germinaron a partir del día 2 (10%), incrementándose hasta 36.6% en el día 3 y finalmente la germinación se estableció en 63.3% desde el día 5 hasta el 20 (Fig. 1).

C. obtusifolia inició la germinación el día 4 con 15%; el porcentaje mayor que se registró fue en el día 100 con un total de 82% (Fig. 1). *U. caracasana* inició su germinación el día 6 con 2% de las semillas germinadas. Al final del experimento se mantuvo un porcentaje de 76% (Fig. 1).

T. micrantha: el primer día que germinó fue el día 10 con 2%, mientras que al día 18 se obtuvo un porcentaje de 35%. El valor final de del porcentaje de semillas germinadas que se detectó el día 100 con 83% (Fig. 1).

En la figura 2 se aprecian las curvas de germinación acumulada para *T. mexicanum*, *P. auritum*, *M. longipes* y *C. megalantha*. *P. auritum* el día 10 comenzó la germinación, con 4%. A partir del día 17 al día 29 se observan incrementos en el número de semillas con un valor final de 99% a partir del día 110. *T. mexicanum* inició la germinación el día 11 con 1%, y el número de semillas germinadas fue incrementándose hasta al alcanzar un porcentaje máximo de 12%(Fig. 2). *M. longipes* comenzó a germinar el día 18 con 6% de semillas incrementándose los siguientes días hasta alcanzar como porcentaje máximo y total de semillas germinadas de 22% el día 141 (Fig. 2).

C. megalantha comenzó su germinación el día 7 con 33.33 % de semillas, el día 19 se incrementó a 63.33% manteniéndose como el porcentaje máximo alcanzado.

R. jimenezii inicia la germinación el día 39 con 1% de las semillas, aumentando de 2% a 8% entre el período de los 41 y 49 días. Alcanzando el máximo porcentaje el día 150 con 12% (Figura 3).

N. ambigens inició la germinación el día 63 con 1% aumentando entre los días 80 y 150 a 16.6% a 53% de semillas germinadas, respectivamente, manteniéndose constante con 53% (Figura 3).

F. insipida inició la germinación el día 38 con 6% incrementándose entre los días 39 y 92 con un total de porcentaje de semillas germinadas de 36% (Figura 3).

S. andina germinó el día 63 con 6.6% del total de semillas, aumentando entre los días a 67 y 139 con un total de 40% manteniéndose constante (Figura 3).

5.4 Capacidad germinativa

En la figura 4 se aprecia la capacidad germinativa para cada especie. Se observaron dos grupos, el primero con valores entre 11.7 y 53.25. El segundo grupo tiene valores mayores a 62 de capacidad

germinativa. Las especies que están en el primer grupo son *R.jimenezii*, *T.mexicanum*, *M.longipes*, *F.insipida*, *S.andina* y

N.ambigens son en su mayoría **persistentes**, a excepción de *T.mexicanum* que es considerada como especie pionera .

El segundo grupo está constituido por *H.appendiculatus*, *C.megalantha*, *U.caracasana*, *C.obtusifolia*, *T.micrantha* y *P.auritum*, las cuales son **pioneras**. En el cuadro 4 se muestran los valores obtenidos de la capacidad germinativa para cada una de las especies.

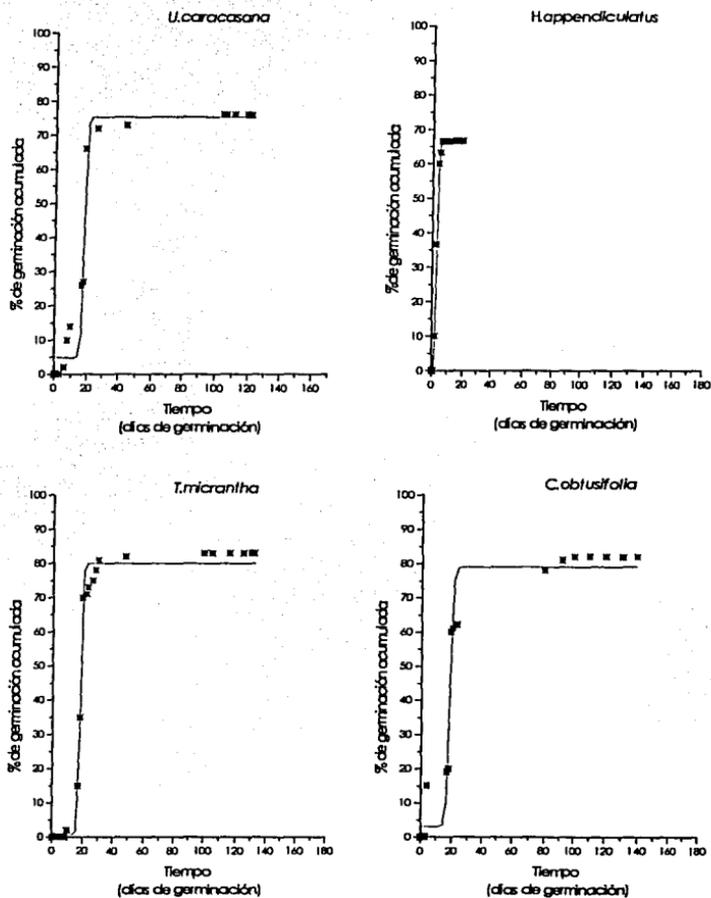


Figura 1. Curvas del porcentaje de germinación acumulada para *H. appendiculatus*, *U. caracasana*, *T. micrantha* y *C. obtusifolia*.

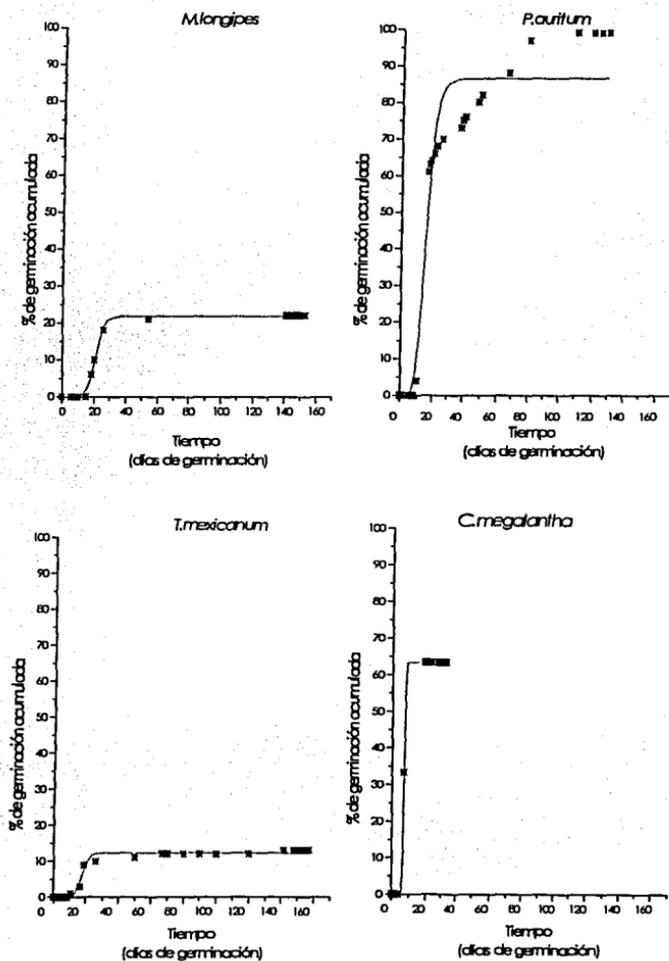


Figura 2. Curvas del porcentaje de germinación acumulada para *T. mexicanum*, *P. auritum*, *M. longipes* y *C. megalantha*

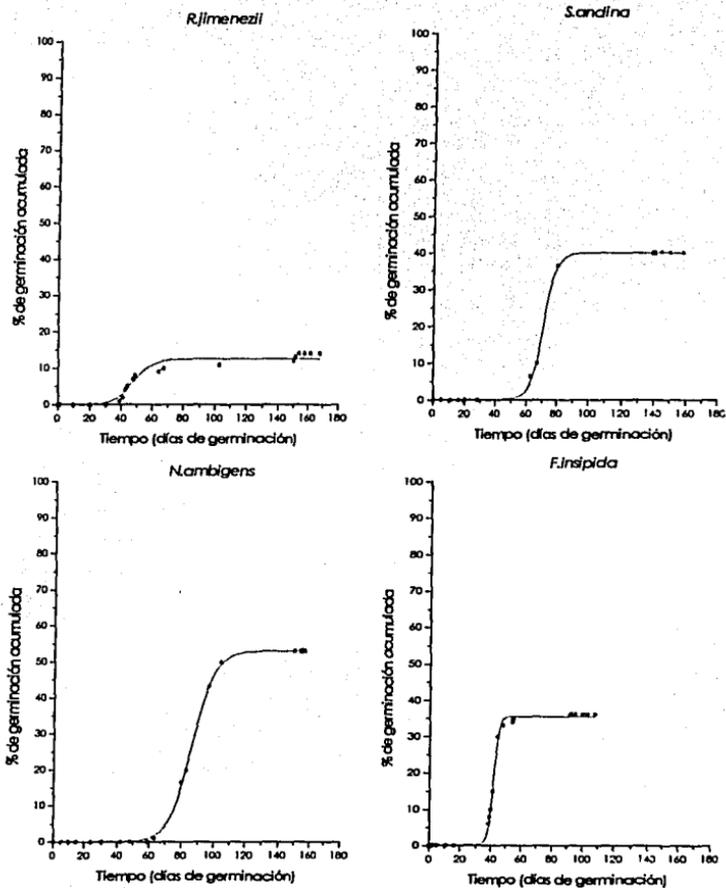


Figura 3. Curva de germinación acumulada para *R. jimenezii*, *N. ambigens*, *S. andina* y *F. insipida*.

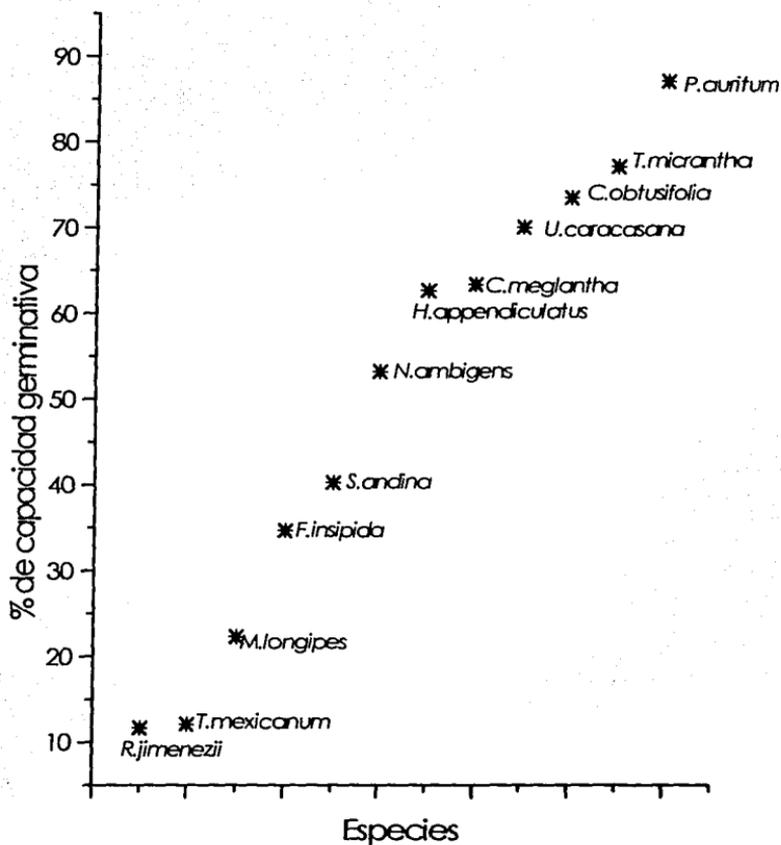


Fig. 4. Capacidad germinativa para todas las especies ordenadas de menor a mayor valor.

ESPECIE	CAPACIDAD GERMINATIVA
<i>R.jimenezii</i>	11.7
<i>T.mexicanum</i>	12.1
<i>M.longipes</i>	22.3
<i>F.insipida</i>	34.74
<i>S.andina</i>	40.29
<i>N.ambigens</i>	53.25
<i>H.appendiculatus</i>	62.68
<i>C.megalantha</i>	63.33
<i>U.caracasana</i>	70
<i>C.obtusifolia</i>	73.4
<i>T.micrantha</i>	77.07
<i>P.auratum</i>	87.03

Cuadro 4. Valores de capacidad germinativa para cada una de las especies. Los valores están ordenados ascendentemente.

5.5 Porcentaje de supervivencia

Con relación al porcentaje de supervivencia de las especies, los valores más altos correspondieron a las especies persistentes (del 77% en *C.megalantha* al 35% en *U.caracasana*) y los más bajos a las especies pioneras (del 31% en *P.auratum* al 1% en *H.nutricia*) (fig. 5).

5.6 Ajustes a modelos matemáticos

En las figuras 1, 2 y 3 se muestran los ajustes matemáticos de una ecuación sigmoide exponencial, realizados para todas las especies. El ajuste de las curvas se describe con una ecuación sigmoide. Los datos completos de las variables y constantes del ajuste se presentan en el Apéndice 1.

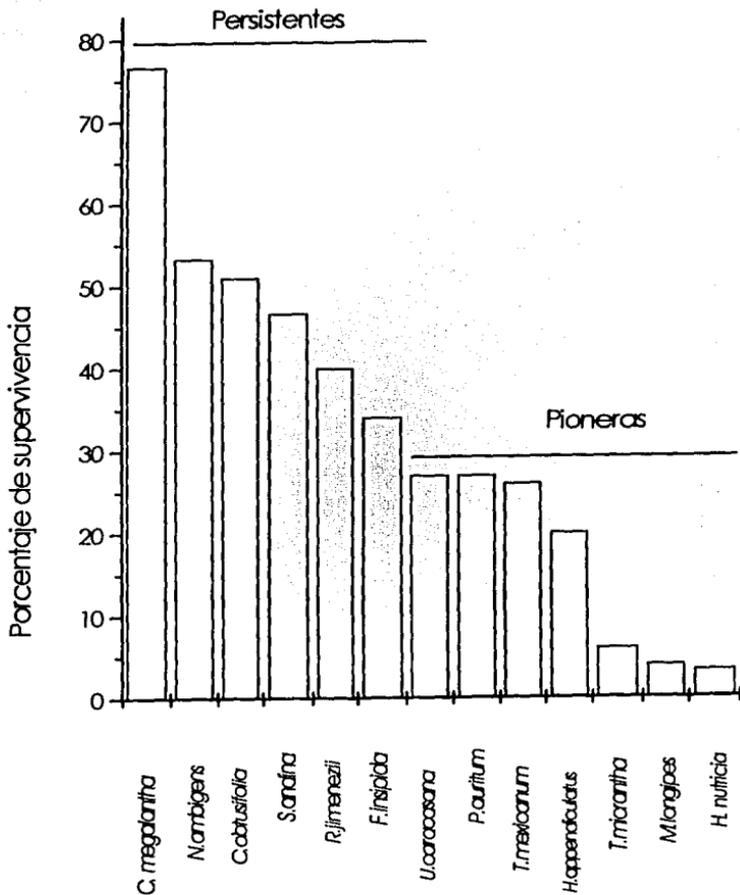


Figura 5. Porcentaje de supervivencia para todas las especies

5.7 Tiempo promedio de germinación

En la figura 6 se muestra la gráfica del tiempo promedio de germinación de todas las especies. El valor más alto del tiempo promedio fue de 86.9 para *N.ambigens* y el valor más bajo lo registró *H.appendiculatus* con 2.9. En el cuadro 5 se muestran los valores obtenidos para cada una de las especies.

5.8 Tasa de germinación

En la figura 7 se muestra la gráfica de la tasa de germinación de cada una de las especies; el valor más alto fue obtenido por *C.megalantha* con 77.75 y el menor fue para *R.jimenezii* con 0.71. En el cuadro 5 se aprecian los valores de la tasa de germinación para todas las especies.

5.8 Volumen

En la figura 8 se muestra la gráfica del volumen calculada para cada una de las especies. Se observa un corte, el cual indica un salto de 700 cc a 2200 cc donde no se registró volumen alguno. El valor más alto fue para *N.ambigens* con 2240.18 cc y el volumen más bajo para *M.longipes* con 0.0079 cc. En el cuadro 5 se pueden apreciar los valores de volumen calculado para las especies.

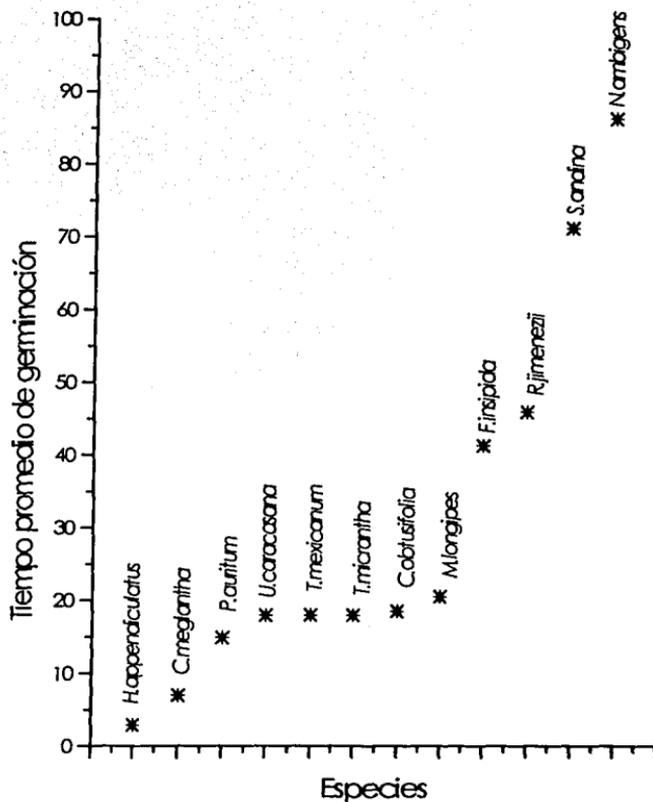


Fig. 6 Tiempo promedio de germinación de todas las especies. Ordenas de mayor a menor valor.

ESPECIE	TIEMPO PROMEDIO DE GERMINACIÓN	VOLUMEN (cc)	TASA DE GERMINACIÓN
<i>H.appendiculatus</i>	2.9	37.93	77.1
<i>C.meglantha</i>	6.97	127.22	77.75
<i>P.auritum</i>	15.24	9.97	6.49
<i>U.caracasana</i>	17.96		11.21
<i>T.micrantha</i>	18	5.85	34.5
<i>T.mexicanum</i>	18.08	5.27	3.27
<i>C.obtusifolia</i>	18.53	5.3	21.93
<i>M.longipes</i>	20.6	0.0079	2.06
<i>F.insipida</i>	41.34	3.23	4.96
<i>R.jimenezii</i>	45.9	613.43	0.71
<i>S.andina</i>	71.09		2.41
<i>N.ambigens</i>	86.09	2240.18	1.9

Cuadro 5. Valores de tiempo promedio, volumen y tasa de germinación para todas las Especies.

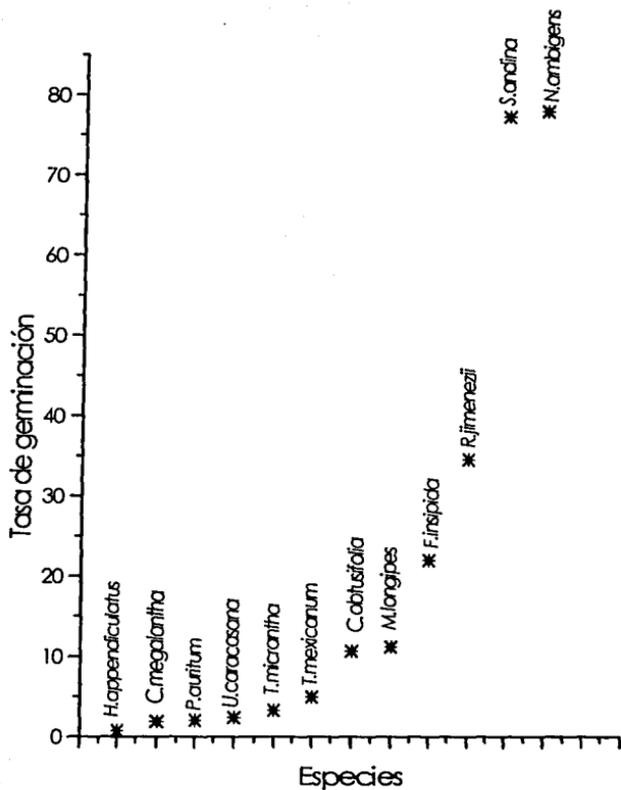


Fig. 7 Tasa de germinación para cada una de las especies Ordenadas de menor a mayor valor obtenido.

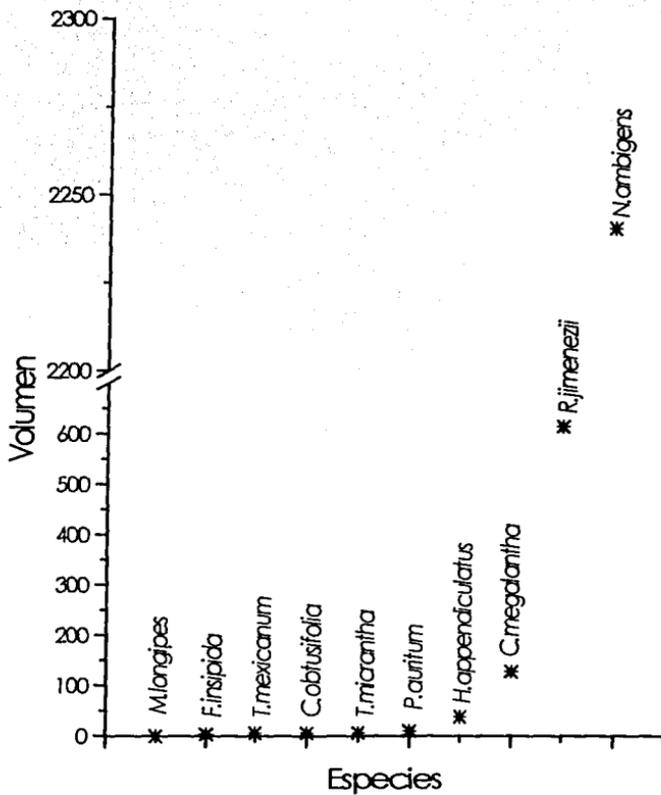


Fig. 8. Volumen calculado para las especies. Ordenados de menor a mayor valor.

CAPÍTULO 6. DISCUSIONES Y CONCLUSIONES

Los resultados obtenidos en la capacidad germinativa y supervivencia indican la agrupación de las especies en dos grupos claramente diferenciados: especies pioneras y especies persistentes.

En el caso de las especies pioneras, éstas son de menor tamaño y por lo tanto menor cantidad de reservas; en las semillas de las especies persistentes se observa un mayor tamaño y mayor cantidad de reservas alimenticias características señaladas por otros autores (Puchet 1986, Careaga 1989).

Harper (1977) y Coreaga (1989) mencionan que la variación en el tamaño y peso de las semillas está relacionado con la influencia del ambiente, la cantidad de nutrientes, la edad de la planta durante el periodo de vida reproductivo y la plasticidad de las plantas con implicaciones evolutivas y ecológicas.

En el caso de las especies pioneras, como se aprecia en el Cuadro 1, son aquellas con dimensiones pequeñas. Considerando la información anterior, estas especies tienen características de supervivencia que son el reflejo de las condiciones ambientales en que se desarrollan, es decir, ambientes frecuentemente perturbados y en el caso de las selva de Los Tuxtlas, en claros de mayor tamaño (Martínez-Ramos 1985, 1994).

El tamaño pequeño de semillas indica un bajo contenido de reservas. Por ello, en el momento en que las semillas tienen contacto con

el suelo, una temperatura adecuada y la cantidad y calidad de luz se presentará la germinación (Vázquez-Yanes 1980), considerando si presenta latencia y los factores ambientales que la estimulan como la humedad, temperatura, etc. (Careaga 1989).

Las especies con tamaño de semillas grandes generalmente caen, algunas pueden ser transportadas por herbívoros o aves a lugares m'as lejos de la planta progenitora y las semillas que son depositadas alrededor de la planta progenitora y forman bancos de plántulas (Vázquez-Yanes 1980, Vázquez-Yanes, Orozco-Segovia 1984, 1990).

Lo anterior concuerda con lo encontrado en este trabajo, donde la germinación de especies persistentes (*R.jimenezii*, *N.ambigens*, *F.insipida*, *S.andina*) inicia más tarde y lo hacen por pausas. Ello indicaría que poseen la capacidad de tolerar factores físico y químicos que probablemente estén asociados a cambios en la temperatura modificadas por las condiciones atmosféricas; esto está relacionado con las características de las especies persistentes que tienen ciclos de vida más largos, por lo que pueden germinar bajo condiciones de sombra, y ciertas condiciones más específicas de humedad y temperatura (Figura 3).

Con relación a las curvas del porcentaje de germinación acumulada, se observa que existen días en los cuales la germinación ocurre específicamente en ese lapso, indicando que el proceso de

germinación se detiene porque las condiciones ambientales varían; además son importantes en este sentido las características genotípicas de las semillas considerando que probablemente sean de diferente cohorte, que no estén maduras, etc. (Salmerón 1984, Vázquez-Yanes, Orozco-Segovia 1984,1987). Por lo tanto, la mayor cantidad de semillas posibles germina cuando las condiciones de luz, temperatura y humedad son adecuadas. Es a partir de estas semillas que se formará el banco de plántulas, las cuales constituirán parte de la regeneración de avanzada (Martínez-Ramos 1994).

El tamaño de las semillas también está asociado al tipo de germinación que tiene cada una de las especies. En la figura 1 y 2 se observan las curvas de porcentaje de germinación acumulada para *H. appendiculatus*, *U. caracasana*, *T. micrantha* y *C. obtusifolia*, *T. mexicanum*, *P. auritum*, *M. longipes* cuya germinación es rápida, lo cual coincide con reportes de otros autores (Vázquez-Yanes, 1974, Vázquez-Yanes, Orozco-Segovia 1980, 1984, 1987, Pereira de Souza 2001). La velocidad con la que germinan las semillas influirá en la capacidad de regeneración de la selva, porque estas especies pioneras son las primeras que se establecen en los lugares con gran disposición lumínica. Al germinar y desarrollarse las especies pioneras cambiarán las condiciones microambientales, lo que permitirá el establecimiento de especies persistentes o aquellas que estén

en las etapas serales intermedias de la regeneración. Por lo tanto, existe una respuesta germinativa más rápida cuando se abre un claro y disminuye conforme el claro se va cerrando y cambian las condiciones de luz y temperatura (Martínez-Ramos 1994, Guariguata 2001).

Por ejemplo *T.micrantha* se describe como una especie de crecimiento rápido, corta vida y aparece en las primeras etapas sucesionales y en claros o en lugares que han sido fuertemente perturbados. Por ello la capacidad germinativa alto que presenta esta especie, está asociada a su supervivencia siendo parte fundamental de la regeneración de la selva (Vázquez-Yanes 1994, 1998).

Otro ejemplo es *H.appendiculatus*, una especie pionera que se establece en claros o en lugares con mayor cantidad de luz y mayor disposición en nutrimentos y competencia intra e interespecífica, por ello esta especie aumenta las posibilidades de establecerse en un claro al producir una gran cantidad de pequeñas semillas (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1982).

Los resultados muestran que las capacidades de germinación más altas se observan en las especies pioneras y los más bajos en las especies persistentes (Figura 4). Analizando la capacidad de germinación para cada especie podemos apreciar que *P.auratum* tiene el valor más alto; relacionando lo anterior con las características que tiene como especie

pionera, se observa un comportamiento particular ya que entre los primeros 20 días germinaron la mayoría de las semillas esto se debe a sus características ecofisiológicas: la pequeña cantidad de reservas, su tamaño pequeño y a las condiciones de luz, temperatura y humedad que requieren para germinar, siendo más exitosa en estas condiciones

Estas características establecen las historias de vida de cada especie, porque al germinar en los claros se alcanza más rápido el estado adulto. Y debido a la mayor cantidad de luz en estos sitios, el individuo destina mayor cantidad de recursos a crecimiento para alcanzar el dosel y competir por el recurso lumínico hasta obtener la madurez reproductiva tempranamente (Salmeron 1984, Puchet 1986, Orozco-Segovia 1999).

En el caso de las especies persistentes, se observa otro tipo de características de historia de vida. Las capacidades de germinación no son altas como en las pioneras, lo que indica que para poder sobrevivir disminuyen la velocidad de germinación alargando el tiempo en que germinarán; de esta manera las semillas cuando germinan producen plántulas más robustas que serán exitosas al establecerse en el momento en que existan las condiciones adecuadas.

En cuanto al porcentaje de supervivencia que tienen las especies persistentes, los valores más altos (30 a 76 %) se deben a que dependen mayor tiempo de las reservas de las semillas lo cual favorece su

establecimiento (Careaga 1989). Mientras que los valores alcanzados por las especies pioneras son menores a 30 %; lo cual está relacionado con la menor cantidad de reservas.

El comportamiento que tienen las especies persistentes en cuanto a la supervivencia es un rasgo de la historia de vida, porque al desarrollarse en un ambiente con mayor competencia de recursos (nutrimentos, luz, humedad), es necesario contar con estrategias que permitan la mayor sobrevivencia de los individuos. Por lo general las especies persistentes se establecen una vez que las especies pioneras han modificado las condiciones ambientales y del suelo (Vázquez-Yanes, Orozco-Segovia 1984, Martínez-Ramos 1994).

Existen especies cuyos porcentajes de supervivencia y capacidad de germinación demuestran que comparten características de ambos grupos; este es el caso de *F. insipida*, la cual según el tamaño de sus semillas podría pertenecer al grupo de especies pioneras, o si analizamos su curva de germinación la clasificaríamos como una especie persistente.

Una de las características que distinguen a las especies pioneras de las persistentes es la tasa de germinación (Fig.7), la cual indica que está fuertemente relacionada con la luz disponible en el ambiente, es decir, son semillas fotoblásticas las cuales responden rápidamente ante este factor (Vázquez-Yanes, Orozco-Segovia 1984, 1987).

En el caso de las especies persistentes sucede lo contrario, ya que tuvieron los valores más altos del porcentaje de sobrevivencia y los valores más bajos de la capacidad de germinación. Las semillas pueden germinar bajo condiciones de baja cantidad de luz por lo que existen otros factores que pueden estar relacionados con la germinación y probablemente uno de ellos sea la temperatura; en el periodo cuando se realizó el experimento (agosto a enero), forma parte de la época de lluvias (julio a septiembre) y al terminar comienza la época de "nortes", en la cual la temperatura tiene una mayor variación por los vientos que se presentan (Flores-Delgadillo et al. 1990).

Así, que las condiciones microambientales cambian lo que probablemente se refleja en el coeficiente de germinación y el tiempo promedio de germinación (Fig 6). Dicha variación la germinación podrían indicar que hay factores ambientales particulares que favorecen la germinación en cierto periodo (Sánchez Gallén 1999. Orozco-Segovia 1999).

Con estos resultados se puede observar que se reflejan parte de las historias de vida de estos grupos; las especies pioneras crecen con mayor rapidez, tienen una capacidad de germinación alta, con menor sobrevivencia con el tiempo, forman bancos de semillas y las semillas se dispersan a grandes distancias por ser pequeñas. Por otro lado, la

cantidad de reservas que tienen las semillas de las especies persistentes las hacen más tolerantes a la sombra, su crecimiento es más pausado y el tamaño de las semillas es mayor, tienen diferentes formas de dispersión; su establecimiento requiere menor cantidad de luz que las pioneras por lo que son importantes en la estructura de la selva (Puchet Anyul 1986, Careaga 1989) y en el restablecimiento de la dinámica de las selvas.

REFERENCIAS

Begon, M. Harper, y J. Townsend, C.R. 1996. Ecology. Individuals, population and communities. Blackwell Science.

Bongers, F. Pompa, J. Meave del Castillo, J. y Carabias, J. 1988. The structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas. México. Vegetatio 74: 55-80.

Bradbeer, J.W. 1988. Seed Dormancy and Germination. Chapman & Hall. Nueva York.

Brokaw, N.V.L. 1985. Gap-phase regeneration in a tropical forest. Ecology 66: 682-687.

Brokaw, N.V.L. 1987. Gap-phase regeneration of three pioneer tree species in a tropical forest. Journal of Ecology 75: 9-19.

Chang, R. 1992. Química. McGraw-Hill. México, D.,F.

Careaga-Olvera, S.A. 1989. Efecto de la variación en el tamaño de las semillas sobre el desempeño de plántulas de especies tropicales. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM.

Cervantes, V., Carabias, J. y Vázquez-Yanes, C. 1996. Seed germination of woody legumes from deciduous tropical forest of southern Mexico. Forest Ecology and Management 82: 171-184.

Chizón-Sánchez, E. 1984. Relación suelo-vegetación en la Estación de Biología Tropical de Los Tuxtlas, Veracruz- un análisis de la distribución de diferentes tipos de suelos en relación con la cubierta vegetal que soporta. Tesis profesional. Escuela Nacional de Estudios Profesionales Zaragoza. UNAM.

Denslow, J., Ellison, A. M., y Sanfor, R.E. 1998. Treefall gap size effects on above- and below-ground processes in a tropical wet forest. *Journal of Ecology* 86: 597-609.

Faver, J.F. 1995. A model for germination rate during dormancy loss in *Hordeum vulgare*. *Annals of Botany* 76: 631 - 638.

Flores-Delgadillo, L., Sommer-Cervantes, I. Alcalá-Martínez y Álvarez Sánchez J. 1999. Estudio morfogenético de algunos suelos de la región de los Tuxtlas, Veracruz, México. *Revista Mexicana de Ciencia y Geología*. 16(1) 81-88.

Gómez-Pompa, A y Vázquez-Yanes, C. 1980. En: Notas sobre la autoecología de los árboles pioneros de rápido crecimiento de la selva tropical lluviosa. Vázquez-Yanes, Carlos. *Tropical Ecology*, Vol. 21. No. 1.

González-Zertuche, L y Orozco-Segovia, A. 1996. Método de análisis de datos en la germinación de semilla, un ejemplo: *Manfreda brachystachya*. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 58:15-30.

Guariguata, M. R. 2000. Seed and seedling ecology of tree species in neotropical secondary forest: management implications. Ecological application. Vol. 10 No. 1.

Harper, J.L. 1977. Population biology of plantas. Academic Press. London.

Ibarra Manríquez, G. 1985. Estudios preliminares sobre la flora leñosa de la estación de Biología Tropical Los Tuxtles Veracruz, México. Tesis licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM.

Ibarra-Manríquez, G. y Sinaca-Colín, S. 1987. Listados florísticos de México; VII, Estación de Biología Tropical Los Tuxtles, Veracruz, México. Instituto de Biología. Listados. Vol. 7 UNAM.

Jacobs, M. 1981. The tropical rain forest. A first encounter. Springer-Verlag.

Lot-Helguera, A. 1976. La estación de Biología Tropical Los Tuxtles, pasado, presente y futuro. En: Gómez-Pompa, A, S. Del Amo, C. Vázquez-Yanes, A. Butanda (eds.) Investigación sobre regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Vol I. I.N.I.R.E.B., CECSA.

Martínez-Ramos, M. 1985. Claros ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. En Gómez-Pompa y Del Amo (eds) Investigaciones sobre la regeneración de selvas alta en Veracruz, México. II. Editorial Alhambra Mexicana.

Martínez-Ramos, M. 1994. Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas. Boletín de la Sociedad Botánica de México. 54:179:224.

Moreno-Casasola, P. 1996. Vida y obra de granos y semilla. Fondo de Cultura Económica. México.

Nicotra, A.B., Chadzon, R.L., y Iriarte-Silvia, V.B. 1999. Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. Ecology 80:1908-1926.

Orozco-Segovia, A. 1999. Proceso ecofisiológicos que intervienen en la germinación de semillas de especies tropicales, papel de los fitocromos. Ecofisiología vegetal y conservación. Orellana, Escamilla, Larqué. Editores. CICY. Mérida, Yucatán, México.

Pereira de Souza. 2001. Seed size, seed germination and seedling survival of Brazilian Tropical tree species differing in successional status. Biotropica 33: 447-757.

Puchet Anyul, C.E. 1986. Ecofisiología de la germinación de semillas de algunos árboles de la vegetación madura de la selva de "Los Tuxtlas", Veracruz, México. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM.

Rodríguez-Lucatero, A. 1992. Tratamientos para estimular la germinación en semilla con problemas de latencia. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM.

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

Salmerón Estrada, R. 1984. Germinación de semillas acumulada en el suelo de una selva húmeda tropical "Los Tuxtlas," Veracruz, México. Tesis licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM

Sánchez Gallén, I. 1999. Influencia de la luz de la micorización y de los nutrientes en el crecimiento de plantas de res especies arbóreas de historias de vida contrastantes en la selva húmeda de Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM.

Vázquez-Yanes, C. 1974. Estudios sobre ecofisiología de la germinación en una zona cálido-húmeda de México. Tesis doctorado. Facultad de Ciencias, UNAM.

Vázquez-Yanes, C. 1980. Notas sobre la autoecología de los árboles pioneros de rápido crecimiento de la selva tropical lluviosa. *Tropical Ecology*, Vol. 21

Vázquez-Yanes, C y Orozco-Segovia, A. 1984. Fisiología ecológica de las semillas de árboles de la selva tropical. Un reflejo de su ambiente. *Ciencia* 35: 191- 201.

Vázquez-Yanes, C y Toledo, J.R. 1989. El almacenamiento de semillas en la conservación de especies vegetales. Problemas y aplicaciones. Boletín de la Sociedad Botánica de México.49:61-69.

Vázquez-Yanes, C y Orozco-Segovia, A. 1990. Ecological of light controlled seed germination in two contrasting tropical habitats. Oecología 83: 171-175.

Vázquez-Yanes, C., Orozco-Segovia, A., Barradas, V.L., Rincón, M., Sánchez-Coronado, M.E., Huante, P., y Toledo, J.R. 1990. Light beneath the litter in a tropical forest. Effect on seed germination. Ecology. 71:1952 - 1958.

Vázquez-Yanes, C y Orozco-Segovia, A. 1993. Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. Ann. Rev. Ecol. Syst. 24:69-87.

Vázquez-Yanes, C. 1998. *Trema micrantha* (L.) Blume (Ulmaceae) A promising neotropical tree for site amelioration of deforestation land. Agroforestry Systems 40:97-107.

Vázquez-Yanes, C. 1999. Ecología fisiológica de las semillas y su relación con la conservación. Ecofisiología vegetal y conservación genética. Orellana, Escamilla, Larqué. Editores. CICY. Mérida, Yucatán. México.

Vázquez-Yanes, C y Orozco-Segovia. 1982. Seed germination of a tropical rain forest pioneer tree (*Heliconia donnell-smithii*) in response to diurnal fluctuation of temperature. *Physiology Plant*. 56:295-298.

Vázquez-Yanes, C y Orozco-Segovia, A. 1987. Fisiología ecológica de las semillas en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz, México. *Rev. Biol. Trop.* 35(supl.1): 85-96.

Whitmore, T.C. 1984. *Tropical rain forest of far east*. 2da. Edición. Clarendon. Oxford.

Apéndice

Ajustes al modelo matemático de una ecuación sigmoide para cada especie empleada en el trabajo.

R.jimenezii

Media de variables independientes 0.7374

Parámetros	Valores	Error estándar
Inicial(A1)	-0.35821	0.661
Final(A2)	12.599	0.477
X a Y 50(x0)	47.534	1.62
Diferencial(dx)	6.3700	1.84
X a Y 20	38.70336	
X a Y 80	56.36477	

H.appendiculatus

Media de variables independientes 0.73385

Parámetros	Valores	Error estándar
Inicial (A1)	-0.85621	0.588
Final (A2)	66.351	0.360
X a Y 50(x0)	2.8746	0.0273
Diferencial (dx)	0.52173	0.0250
X a Y 20	2.1513	
X a Y 80	3.59785	

T.micrantha

Media de variables independientes 15.70428

Parámetros	Valores	Error estándar
Inicial (A1)	0.71976	1.76
Final (A2)	79.972	1.14
X a Y 50(x0)	18.061	0.102
Diferencial (dx)	0.58156	0.0961
X a Y 20	17.25439	
X a Y 80	18.86682	

T.mexicanum

Media de variables independientes 0.78039

Parámetros	Valores	Error estándar
Inicial (A1)	0.043406	0.390
Final (A2)	12.313	0.231
X a Y 50(x0)	18.167	0.463
Diferencial (dx)	1.9932	0.743
X a Y 20	15.4037	
X a Y 80	20.92997	

C.meglantha

Media de variables independientes 1.35586E-7

Parámetros	Valores	Error estándar
Inicial (A1)	6.1407E-7	2.13E-4
Final (A2)	63.330	1.23E-4
X a Y 50(x0)	6.9718	9.38E-4
Diferencial (dx)	0.27248	0.00907
X a Y 20	6.5941	
X a Y 80	7.34957	

C.obtusifolia

Media de variables independientes 56.70254

Parámetros	Valores	Error estándar
Inicial (A1)	3.0418	3.34
Final (A2)	78.959	2.68
X a Y 50(x0)	18.570	0.276
Diferencial(dx)	0.93172	0.266
X a Y 20	17.27832	
X a Y 80	19.8616	

M.longipes

Media de variables independientes 0.63234

Parámetros	Valores	Error estándar
Inicial (A1)	-0.51547	0.488
Final (A2)	21.795	0.280
X a Y 50(x0)	20.696	0.348
Diferencial (dx)	2.7045	0.325
X a Y 20	16.94715	
X a Y 80	24.44561	

S.andina

Media de variables independientes 0.34462

Parámetros	Valores	Error estándar
Inicial (A1)	0.097137	0.238
Final(A2)	40.066	0.239
XatY50(x0)	70.994	0.315
Diferencial (dx)	4.1132	0.212

XatY20	65.2916
XatY80	76.69573

F.insipida

Media de variables independientes 0.84936

Parámetros	Valores	Error estándar
Inicial (A1)	0.12081	0.407
Final (A2)	35.471	0.335
X a Y 50(x0)	41.432	0.145
Diferencial (dx)	1.8098	0.129
X a Y 20	38.92306	
X a Y 80	43.94089	

U.caracasana

Media de variables independientes 36.19241

Parámetros	Valores	Error estándar
Inicial (A1)	4.8798	2.45
Final (A2)	75.329	2.27
X a Y 50(x0)	18.125	0.204
Diferencial (dx)	0.73131	0.206
X a Y 20	17.11109	
X a Y 80	19.13871	

P.auritum

Media de variables independientes 92.05098

Parámetros	Valores	Error estándar
Inicial (A1)	-6.2601	7.76
Final (A2)	86.501	2.83
X a Y 50(x0)	15.154	1.42
Diferencial(dx)	3.6522	1.03
X a Y 20	10.09065	
X a Y 80	20.21668	

N.ambigens

Media de variables independientes 0.28906

Parámetros	Valores	Error estándar
Inicial (A1)	-0.19279	0.179
Final (A2)	53.059	0.263
X a Y 50(x0)	86.097	0.235
Diferencial(dx)	6.9850	0.213
X a Y 20	76.41348	
X a Y 80	95.78001	