

322759

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO



FACULTAD DE CIENCIAS

ESTUDIO ECOFISIOLOGICO DE LAS PRIMERAS
ETAPAS DEL ESTABLECIMIENTO DE DOS ESPECIES
DE *Heliocarpus*

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

B I O L O G A
P R E S E N T A :

ARLETT RICAÑO ROCHA

DIRECTORA DE TESIS: M. EN C. MARIA ESTHER SANCHEZ CORONADO



2003



BIBLIOTECA
INSTITUTO DE ECOLOGIA
UNAM



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.



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.



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:

Estudio ecofisiológico de las primeras etapas del establecimiento de dos especies de Heliocarpus.

realizado por Arlett Ricaño Rocha

con número de cuenta 9853185-7 , 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

Dr. Rodolfo Dirzo Minjares.

Suplente

Dra. María Pilar Huante Pérez.

Suplente

Dr. Víctor Luis Barradas Miranda

FACULTAD DE CIENCIAS

Consejo Departamental de Biología



M. en C. Juan Manuel Rodríguez Chávez

UNIDAD DE ENSEÑANZA
DE BIOLÓGIA

Convertid un árbol en leña y podrá arder para
vosotros, pero ya no producirá flores ni frutos.

Rabindranath Tagore

A mis padres
Fátima y Raúl

Agradecimientos

Quiero agradecer a la Doctora Alma Orozco Segovia, a la M. en C. Maria Esther Sánchez Coronado, al Doctor Rodolfo Dirzo Minjares, a la Doctora Pilar Huante Pérez y al Doctor Víctor Barradas Miranda por invertir su tiempo en revisar este trabajo.

Quiero agradecerle especialmente a Maria Esther por toda su ayuda, por estar siempre dispuesta a discutir y a resolver mis dudas, por su gran optimismo y por ser excelente como maestra y como persona.

A Mario por aventurarse con nosotros en la selva de Los Tuxtlas y de El Cielo, por compartir conmigo sus experiencias y por todos sus oportunos consejos durante la realización de este trabajo.

A mis papás por haberme apoyado ahora y siempre, por inculcarme el gusto por aprender y por proporcionarme todo lo necesario para lograrlo. También por motivarme para continuar aún en lo difícil y por inspirarme con su ejemplo.

A Tania y Raúl por ser grandes compañeros, por enseñarme a compartir y a convivir y porque se que siempre estaremos juntos. A Juan Pablo por complementar nuestra familia y por ser otro hermano.

A todos mis tíos, primos, sobrinos y demás miembros de mi numerosa familia por su interés y por ser una parte indispensable en mi formación como persona.

A todos los amigos que he encontrado en las diferentes etapas de mi vida, con quienes he compartido sueños e ideas y que de alguna u otra manera contribuyeron a que consiguiera llegar hasta este momento.

Índice

1. Resumen.....	1
2. Introducción y antecedentes.....	3
2.1 Las selvas tropicales y su dinámica.....	3
2.2 Deforestación de las selvas y restauración ecológica.....	4
2.3. Establecimiento y sobrevivencia de las plántulas.....	6
2.4 Crecimiento, uso del agua y de nutrimentos	11
3. Objetivos.....	17
4. Hipótesis.....	18
6. Materiales y Método.....	19
6.1. Zonas de colecta y enterramiento de las semillas.....	19
6.1.1. Los Tuxtlas.....	19
6.1.2. El Cielo.....	21
6.2 Descripción de las especies.....	22
6.3 Diseño Experimental.....	25
6.3.1 Tamaño de las semillas.....	25
6.3.2. Vigor de semillas y plántulas.....	25
6.3.2. Sobrevivencia.....	27
6.3.3. Crecimiento	29
6.3.4. Conductancia estomática, transpiración e índice de la eficiencia en el uso del agua.....	31
7. Resultados.....	33
7.1. Tamaño de semillas.....	33
7.2. Germinación de la semillas.....	33
7.3. Crecimiento inicial.....	37
7.4. Sobrevivencia.....	39
7.5. Crecimiento.....	42
7.6. Conductancia, transpiración y uso del agua.....	47
8. Discusión.....	52
9. Conclusiones.....	66
10. Literatura citada.....	69

1. Resumen

Se realizó un experimento para evaluar las etapas tempranas del establecimiento de dos especies pioneras para inferir su utilidad en proyectos de restauración ecológica. Las semillas de *Heliocarpus appendiculatus* se recolectaron en la selva alta perennifolia de La Estación Biológica de Los Tuxtlas y las de *Heliocarpus donnell-smithii* en la selva mediana subcaducifolia de La Reserva de la Biosfera del Cielo. Las semillas de ambas especies se enterraron en Los Tuxtlas durante 3 meses. Más tarde se evaluó su germinación, su vigor y su crecimiento inicial en cámaras con ambiente controlado.

Para determinar el efecto de la disponibilidad de recursos en su sobrevivencia y crecimiento, se sembraron semillas de ambas especies en una casa de sombra. El diseño experimental consistió en cuatro tratamientos: alta disponibilidad de nutrimentos y riego frecuente, baja disponibilidad de nutrimentos y riego frecuente, alta disponibilidad de nutrimentos y riego esporádico y baja disponibilidad de nutrimentos y riego esporádico.

La sobrevivencia se evaluó contando diariamente los individuos. El crecimiento se evaluó mediante un análisis de crecimiento clásico. Por último se determinó la conductancia estomática, transpiración y un indicador de la eficiencia en el uso del agua de las plantas sometidas a los cuatro tratamientos 11 meses después de haber sido sembradas en la casa de sombra.

Se encontró que *H. donnell-smithii* presentó un menor porcentaje de germinación y una menor tasa de germinación que *H. appendiculatus*, lo que pudo deberse a los requerimientos de fluctuaciones de temperatura de *H. donnell-smithii*.

El enterramiento provocó el endurecimiento de las semillas de *H. appendiculatus* germinadas con luz, ya que éstas mejoraron su germinación con respecto a las que no fueron enterradas, sin embargo, en *H. donnell-smithii* el enterramiento indujo probablemente una

latencia secundaria en sus semillas, independientemente de la condición lumínica durante la incubación. Además, el enterramiento provocó posiblemente un requerimiento lumínico en ambas especies, por lo que su germinación fue pobre en condiciones de oscuridad respecto a la germinación de las semillas que no fueron enterradas.

Las plántulas recién emergidas de *H. donnell-smithii* fueron más grandes que las de *H. appendiculatus*, posiblemente como resultado de las diferencias en el tamaño de sus semillas. El enterramiento también mejoró las respuestas de crecimiento inicial en ambas especies

Ambas especies presentaron una sobrevivencia potencial alta en las primeras etapas de su desarrollo, generando curvas parecidas a las de tipo I, lo que sugiere que estas especies pueden ser utilizadas en programas de reforestación en vías de restauración, al poseer una sobrevivencia elevada en condiciones de baja disponibilidad de recursos. El factor que más afectó la sobrevivencia fue la disponibilidad de agua, ya que los nutrientes probablemente incrementaron su susceptibilidad al estrés hídrico.

La baja disponibilidad de recursos disminuyó la tasa relativa de crecimiento (TRC) y la tasa de asimilación neta (TAN) de *H. appendiculatus*, aunque en las demás variables del análisis de crecimiento no se observó ningún cambio. *H. donnell-smithii* presentó una tendencia a incrementar su asignación al área foliar al estar sometida a baja disponibilidad de recursos.

Ambas especies modificaron sus respuestas fisiológicas en los diferentes tratamientos, disminuyendo su conductancia estomática y su transpiración en el tratamiento de baja disponibilidad de agua, e incrementando el indicador de eficiencia en el uso del agua, por lo que se les puede considerar como especies plásticas, característica de gran utilidad al desempeñarse en condiciones perturbadas y por lo tanto en proyectos de restauración.

2. Introducción y antecedentes

2.1. Las selvas tropicales y su dinámica

Las selvas tropicales abarcan solamente el 10% de la superficie de la Tierra, sin embargo albergan casi el 50% de las especies existentes (Dirzo, 1991). Se cuentan entre los ecosistemas de mayor productividad biológica del planeta, sin embargo, su enorme complejidad en cuanto a composición, estructura y funcionamiento ecológico les confiere una gran fragilidad debida a la perturbación provocada por el hombre, lo que las vuelve sumamente vulnerables a la degradación (Challenger, 1998). Las selvas tropicales son sistemas dinámicos y heterogéneos que cambian constantemente debido a la caída de árboles o ramas que producen perturbaciones locales formando claros en el dosel en donde se inicia la sucesión y rejuvenecimiento del sistema (Nuñez-Farfán, 1985; Cervantes, 1986, Iriarte, 1987). La dinámica de la regeneración se compone de tres fases: 1) Fase de claro, caracterizada por la perturbación de la comunidad, 2) Fase de construcción, en donde se da el reemplazo de unas especies por otras y 3) Fase de madurez, en donde se desarrollan los estratos (Nuñez-Farfán, 1985).

Al formarse un claro en el dosel de la selva, se dan cambios en el microclima y probablemente en las condiciones edáficas locales, incrementándose bruscamente los recursos esenciales de las plantas, lo que a su vez origina una determinada organización florística y estructural (Rico, 1972). Las especies pioneras se encuentran estrictamente ligadas a las condiciones discontinuas e inestables que se generan al abrirse un claro, ya que presentan características funcionales que les permiten establecerse exitosamente en estos ambientes (Rico, 1972; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1982). Tienen rápido crecimiento, son intolerantes a la sombra, se reproducen a edad temprana y producen gran número de semillas generalmente pequeñas, las cuales presentan mecanismos de latencia y alta capacidad de dispersión asegurando

de esta manera una germinación oportuna y el posterior establecimiento en los claros grandes (Nuñez-Farfán, 1985). Además, las especies pioneras tienen elevadas tasas de fotosíntesis, respiración y acumulación de carbono (Martínez-Ramos, 1985).

Una vez que las especies pioneras o secundarias han logrado sobrevivir y establecerse reparando los claros, las nuevas condiciones microclimáticas (baja intensidad lumínica, humedad alta, temperatura menos fluctuante, etc) inhiben la germinación o el crecimiento posterior de las especies pioneras, pero son adecuadas para la germinación de las semillas de las especies nómadas y tolerantes de la selva primaria (Challenger, 1998; Martínez-Ramos, 1985), que producirán una regeneración forestal de estructura y composición de especies muy características (Challenger, 1998). La sucesión progresa lentamente hasta que las especies clímax son reestablecidas y se regenera la vegetación primaria, generalmente después de cientos de años (Kozłowski, 2002).

2.2. Deforestación de las selvas y restauración ecológica

Anualmente se alteran en el mundo aproximadamente 15.4 millones de hectáreas de selvas tropicales (Parrota *et al.*, 1997). En México a finales de los años setenta se estimaba que el 90% de la cobertura de la selva original de la zona ecológica tropical húmeda se había deforestado (Rzedowski, 1978) para convertirla en predios para agricultura o para ganadería extensiva. (Toledo, 1993). Actualmente, en México se calcula que se pierden 501, 000 ha de selvas tropicales por año, lo que corresponde a una tasa anual de 1.9 % para las selvas caducifolias y de 2% para las selvas perennifolias (Masera *et al.*, 1997). Estas elevadas tasas de deforestación tienen consecuencias muy graves, ya que ocasionan la pérdida de hábitats y de biodiversidad, disminución del nivel de lluvias, aumento de las emisiones de CO₂ a la atmósfera y la erosión del suelo, entre otros (Cervantes *et al.*, 1996; Kozłowski, 2002; Vázquez-Yanes y Cervantes, 1993).

La restauración ecológica es el mecanismo mediante el cual se ha intentado revertir el problema de la deforestación. De acuerdo con Moore *et al.* (1997) la restauración se define como el proceso de reestablecer al máximo grado posible la estructura, funcionamiento e integridad de los ecosistemas perturbados.

La restauración ecológica consiste en la aceleración de los procesos de sucesión, a través de una intervención programada sobre los elementos involucrados en la reconstrucción del ecosistema (Dobson *et al.*, 1997). Lo anterior incluye a las especies pioneras, debido a su papel en la regeneración de claros y sitios perturbados. Además, se deben considerar, entre otros, los requerimientos de las especies para la germinación y para el establecimiento de las plántulas (Jordan III y Gipping, 1987).

Otro de los aspectos que considera la restauración es el uso de especies nativas de las zonas afectadas, ya que éstas tienen una mayor probabilidad de sobrevivencia al ser descendientes de poblaciones que han habitado la región por largos períodos (González-Zertuche *et al.*, 2000). Las especies nativas también permiten recuperar la fertilidad de los suelos, así como el establecimiento posterior de otras especies vegetales que intervienen en la sucesión y regeneración del ecosistema (Vázquez-Yanes y Batis, 1996).

En México los programas de restauración ecológica hasta ahora no han tenido el éxito esperado debido a diversos problemas que surgen durante su desarrollo, como son la pequeña superficie de áreas reforestadas en relación con las áreas deforestadas, un acervo inadecuado de las especies utilizadas que comprende en su mayoría a especies exóticas, muy baja sobrevivencia de las plantas introducidas, falta de conocimiento sobre las condiciones de deterioro para introducir las especies; así como una falta de evaluación y seguimiento de los proyectos que permitan considerar el desarrollo de los individuos y de su impacto en el mejoramiento del suelo (Cervantes *et al.*, 1996).

2.3. Establecimiento y supervivencia de las plántulas

La distribución y abundancia de las plantas adultas en una comunidad, así como el proceso de sucesión y regeneración del ambiente dependen de una compleja serie de eventos que se dan durante el desarrollo de los individuos desde semillas hasta adultos, así como del establecimiento de las plántulas (Gross, 1984). Los estados de plántula y planta joven son críticos en la dinámica de poblaciones de la selva, ya que de su capacidad de sobrevivir y establecerse dependerá la composición y diversidad del bosque (Swaine, 1996). La alta mortalidad que presentan las plantas en las etapas tempranas de su desarrollo puede actuar como un filtro selectivo hacia determinadas características que les permitirán un establecimiento exitoso (Kitajima y Fenner, 2000). El éxito en esta etapa del desarrollo se encuentra influido entre otras cosas por el ambiente en que se localizan las semillas, por la disponibilidad de recursos en el medio y por características de las semillas como su tamaño, maduración y vigor (Kim *et al.*, 1994).

El tamaño de las semillas es una característica muy importante ya que permite predecir la capacidad de las especies para sobrevivir en diversos ambientes así como las probabilidades del establecimiento de las plántulas (Bretagnole *et al.*, 1995; Foster y Janson, 1985; Gross, 1984; Gross y Smith, 1991; Grubb y Coomes, 1997; Harper, 1977; Khurana y Singh, 2001; Leishman y Westoby, 1994; Marañón y Grubb, 1993). En general, el tamaño de las semillas se ha correlacionado positivamente con la tolerancia a la sequía (Leishman y Westoby, 1994) o a la sombra en el ambiente (Foster y Janson, 1985) o a la baja disponibilidad de recursos, ya que se ha propuesto que semillas de mayor masa poseen embriones de mayor peso y una mayor cantidad de endospermo, produciendo plántulas con mayor biomasa que probablemente tendrán mayores probabilidades de sobrevivir en ambientes desfavorables o ventajas competitivas frente a plántulas más pequeñas en ambientes sin limitación de recursos (Gross, 1984; Kitajima y Fenner, 2000). Leishman y Westoby (1994) mencionan que las plantas de ambientes xéricos tienden a

presentar semillas más grandes, que producirán plántulas más grandes con mayor tolerancia a la sequía además de que se favorece un mayor desarrollo de raíces que puede ser benéfico en la búsqueda de agua. Wheeler (1994) encontró que en semillas de cebolla, las raíces de las plántulas de semillas más pesadas aumentaron en longitud más rápido que las de semillas ligeras. Foster y Janson (1985) concluyeron que la masa de las semillas de bosques maduros es mayor que la de las especies pioneras; por lo que las plántulas de semillas más grandes se establecen mejor en condiciones sombreadas, mientras que las de semillas pequeñas lo hacen mejor en claros o en zonas perturbadas con gran disponibilidad de luz.

Otros estudios han mostrado que las semillas pequeñas pueden compensar sus desventajas al producir plántulas con tasas de crecimiento mayores (Marañón y Grubb, 1993), al presentar mayores concentraciones de algunos minerales (Grubb y Coomes, 1997) o al tener mayor capacidad de dispersión (Khurana y Singh, 2001). Según Marañón y Grubb (1993) las semillas grandes presentan valores de área foliar específica menores que las de las semillas pequeñas y por lo tanto hojas más gruesas que pueden llevar a cabo una mayor asimilación de CO₂ por unidad de luz interceptada. Además, encontraron que las semillas chicas presentaron mayores valores en cuanto a peso seco de raíces ya que al presentar mayores valores en la tasa relativa de crecimiento, pueden invertir las reservas de las semillas en formar raíces y captar más nutrimentos del suelo.

Además del tamaño de las semillas, otra característica determinante para el establecimiento de las plántulas es su vigor, que puede definirse como el potencial de las semillas para dar origen a plantas saludables (Bradbeer, 1994). El vigor es una propiedad fisiológica determinada por el genotipo y modificada por el medio ambiente, por lo que los estudios sobre el vigor de las semillas mediante el análisis del crecimiento inicial de las plántulas justo después de

su germinación, permiten conocer aspectos sobre su expresión genotípica antes de ser influenciadas por agentes externos (Bradbeer, 1994).

La influencia del vigor de la semilla puede persistir por toda la vida de la planta y puede determinar que las plantas sean más tolerantes a circunstancias adversas (Cervantes, 1986). Generalmente los estudios de vigor se basan en la capacidad germinativa de las semillas, así como en su porcentaje de germinación, aunque éstos no siempre proveen suficiente información para estimar las posibilidades de un establecimiento exitoso de las plántulas, ya que altos porcentajes de germinación no siempre se encuentran correlacionados con un crecimiento vigoroso de las plántulas (Kim *et al.*, 1994). En algunos estudios de interés agronómico se utilizan mediciones de la longitud de la raíz de las plántulas para estimar el vigor de las semillas (Wheeler, 1994) pero en estudios de plantas silvestres la literatura es muy escasa. Debido a lo anterior es conveniente complementar los estudios sobre la capacidad germinativa de las especies con otros tales como mediciones del crecimiento inicial de las plántulas para conocer cómo será su desempeño en los ambientes naturales y sus probabilidades de establecerse exitosamente.

En diversos estudios se ha comprobado que el vigor de las plántulas puede mejorarse mediante el endurecimiento de las semillas o “priming” (González-Zertuche *et al.*, 2000). Los tratamientos de endurecimiento en el laboratorio consisten en controlar la hidratación de las semillas mediante soluciones osmóticas de manera que ocurran cambios fisiológicos en ellas y síntesis de solutos, pero impidiendo la emergencia de la radícula. Estos avances en los procesos pregerminativos quedan fijados en una posterior deshidratación de las semillas, lo que permitirá una mejor respuesta germinativa en la subsecuente hidratación de éstas. Este mecanismo puede ocurrir de manera natural mediante el enterramiento de las semillas en el suelo, ya que éstas se encuentran sometidas a cambios de hidratación y deshidratación durante la temporada de lluvias, de manera similar a lo que ocurre con el endurecimiento en el laboratorio (González-Zertuche *et*

al., 2001). De esta manera, se mejora la germinación y vigor de las semillas, así como la sobrevivencia de las plántulas, además incrementar su resistencia a la desecación y a las altas temperaturas. (González-Zertuche *et al.*, 2002).

Otro factor que determina el establecimiento y la sobrevivencia de las especies es el ambiente en donde se localizan las semillas, ya que éstas pueden fracasar al germinar en micrositios inadecuados, debido a que es durante esta etapa cuando se encuentran más susceptibles a influencias externas (Cervantes, 1986; Swaine, 1996). La proporción de plántulas que se establecen exitosamente se relaciona positivamente con el número de sitios favorables que se encuentran en la superficie del suelo (Harper, 1977). Dentro de las principales limitaciones para el establecimiento y sobrevivencia de las plántulas se encuentran la disponibilidad de recursos (agua, luz y nutrimentos), así como la competencia ya sea con otras especies o entre individuos de la misma especie, agentes físicos como enterramiento, desecación, daño mecánico y biológicos como herbivoría (Cervantes, 1986; Iriarte, 1987; Kitajima y Fenner, 2000).

Los recursos obtenidos a partir del ambiente, como la luz, el CO₂, agua y nutrimentos; y los fabricados en la planta, tales como azúcares, proteínas y defensas químicas, son utilizados por ésta para realizar diferentes funciones, tales como el crecimiento, la reproducción y defensa, y también determinan la sobrevivencia de las plántulas en diferentes ambientes (Lambers *et al.*, 1998). Entre los múltiples factores ambientales, probablemente los que más limitan estas funciones aparte de la energía luminosa, son el agua y los nutrimentos (Carvalho y Shank, 1989). Al limitarse los recursos de los que dependen las plantas debido a condiciones adversas en el medio, éstas pueden responder mediante mecanismos fisiológicos o ecológicos para evadir esta limitación, lo que se refleja en su crecimiento, sobrevivencia o asignación de recursos a los diferentes órganos (Ruiz-Sánchez *et al.*, 2000). La capacidad de las especies de sobrevivir y establecerse en ambientes donde la disponibilidad de recursos no es constante depende de su

plasticidad fenotípica, que se define como el potencial de un organismo para producir una gama de fenotipos en respuesta a cambios en las condiciones ambientales (DeWitt *et al.*, 1998), lo que le conferirá características específicas para aclimatarse a la limitación de recursos dependiendo del ambiente en que se encuentren (Grime y Campbell, 1991). Las especies que habitan en sitios con disponibilidades altas de recursos, por ejemplo un claro de la selva, tienen tasas de crecimiento rápidas mantenidas por tasas fotosintéticas y de absorción de nutrimentos también rápidas. Estas plantas producen hojas poco longevas que se recambian continuamente e invierten pocos recursos en la defensa contra herbívoros, además de ser poco tolerantes a la limitación de recursos y de presentar una plasticidad morfológica alta al modificarse la disponibilidad de recursos (Grime *et al.*, 1986; Huante *et al.*, 1995 a, b; Huante *et al.*, 1998; Rincón y Huante, 1994). En contraste con las anteriores, las especies que habitan sitios con baja disponibilidad de recursos presentan tasas de crecimiento, de absorción de nutrimentos y fotosintéticas lentas, producen hojas que permanecen activas durante largos periodos de tiempo e invierten en la producción de metabolitos de defensa contra herbívoros. Presentan una baja plasticidad morfológica y tienen tolerancia a la escasez de recursos en el medio (Grime, 1974).

La baja disponibilidad de recursos en general también tiene un efecto negativo en la sobrevivencia de las plantas de bosques tropicales (Ackerly, 1996) ya que se ha observado que el riego frecuente de las plántulas en condiciones naturales duplica su sobrevivencia (Connor: 1995). Poorter y Remkes (1998) en estudios realizados en una selva tropical perennifolia, encontraron un aumento en la mortalidad de las especies durante la época seca del año. Por otro lado, Villalobos y Peláez (2001) encontraron en una región semiárida de Argentina, una relación positiva entre el contenido de humedad del suelo y la sobrevivencia de las especies.

2.4. Crecimiento, uso del agua y de nutrimentos

El crecimiento se puede definir como cualquier aumento irreversible en el tamaño de un organismo o de cualquiera de sus partes. Se expresa en el incremento en masa seca, volumen, longitud o área, y principalmente involucra la división, expansión y diferenciación de las células (Lambers *et al.*, 1998). En las plantas el crecimiento es consecuencia de la interacción de diferentes procesos fisiológicos, como son la fotosíntesis, transporte de agua, minerales y sustancias orgánicas a grandes distancias, respiración, relaciones hídricas y nutrición mineral (Lambers *et al.*, 1998). Al existir algún tipo de estrés ambiental ya sea biótico o abiótico, estos procesos son afectados, lo que a su vez influye en el crecimiento de los individuos. Los principales factores estresantes abióticos incluyen la sequía, baja fertilidad del suelo, temperaturas extremas, contaminación, fuego o viento. Los factores estresantes bióticos son la competencia, ataques por herbívoros y enfermedades producidas por hongos, entre otros (Kozłowski, 1991). El efecto que tienen estos factores en el crecimiento puede ser medido mediante el análisis de crecimiento, que es una técnica que permite medir la distribución de los recursos en las plantas mediante la asignación diferencial de peso seco a sus diferentes órganos (Medina, 1977).

Los estudios del crecimiento en plantas tropicales se han incrementado considerablemente en los últimos años (Veneklaas y Poorter, 1998). Principalmente se ha hecho énfasis en los estudios sobre la influencia de la disponibilidad de los recursos sobre las tasas de crecimiento de las especies. Estos estudios se han enfocado principalmente hacia la respuesta en el crecimiento a la disponibilidad de nutrimentos (Huante *et al.*, 1995 a b; Raaimakers y Lambers, 1996), la disponibilidad de luz (Huante *et al.*, 1998; Veneklaas y Poorter, 1998) y la disponibilidad de agua (Carvalho y Schank, 1988; Burslem, 1996), siendo éstos los que tienen una mayor influencia en el crecimiento y asignación de biomasa en las especies tropicales.

El déficit hídrico en las plantas se produce cuando la pérdida de agua en los individuos excede su absorción de manera que se ocasiona un decremento en su contenido de agua. El estrés hídrico en las plantas se debe a una disminución del potencial hídrico del suelo, así como a una lenta tasa de absorción y una tasa de pérdida de agua muy rápida. Esta condición afecta todos los aspectos del crecimiento de las plantas, modificando su anatomía, morfología, fisiología y bioquímica (Kozłowski y Pallardy, 1997). La primera respuesta observada al haber limitación de agua es la disminución de la turgencia y de la expansión celular, que es seguida por una reducción en la síntesis de la pared celular debida a la inhibición en la síntesis de proteínas (Kozłowski y Pallardy 1997; Nonami *et al.*, 1997; Salisbury y Ross, 1994). Las deficiencias hídricas ocasionan que la actividad de ciertas enzimas disminuya, por lo que la división celular también se inhibe (Salisbury y Ross, 1994). Los estomas, que permiten que el CO₂ entre en las hojas, se cierran para tratar de disminuir la pérdida de agua en la planta; reduciéndose la obtención de carbono, la transpiración y la fotosíntesis (Kozłowski y Pallardy, 1997). Las deficiencias hídricas pueden alterar el transporte de solutos y muchos procesos bioquímicos, que pueden generar consecuencias para el crecimiento (Nonami *et al.*, 1997).

Diversos tratamientos de estrés hídrico han resultado en una reducción considerable del tamaño de las plantas (Busso *et al.*, 1997; Cabuslay *et al.*, 2002; Carvalho y Shank., 1988; Li, 1999; Lu y Neumann, 1998; Sánchez-Blanco *et al.*, 2002; Torrecillas *et al.*, 1999; Van den Boogard *et al.*, 1997). La inhibición del crecimiento foliar es una de las primeras respuestas al estrés hídrico. Al limitarse la producción de área foliar también se disminuye la tasa de transpiración, lo que puede prolongar la sobrevivencia de las plantas al retener el agua por más tiempo dentro del organismo (Lu y Neumann, 1998). Bajo condiciones favorables para el crecimiento, la ventaja de un área foliar mayor es el tener un área fotosintetizadora mayor y por lo tanto una mayor tasa relativa de crecimiento (Van den Boogard *et al.*, 1997).

Una mayor asignación de biomasa a raíces que a la parte aérea también es una modificación frecuente de las plantas al enfrentarse a condiciones limitantes de agua, ya que de esta manera se aumenta la capacidad de tomar agua del suelo, a expensas de disminuir el área fotosintética y la captación de carbono (Van den Boogard *et al.*, 1997). Busso *et al.* (1998) encontraron que el estrés hídrico estimuló la formación de raíces profundas en plantas leguminosas, afectando más el crecimiento a tallos, hojas y peciolo que a las raíces.

El estrés hídrico también tiene un fuerte efecto en la eficiencia del uso del agua de los individuos (EUA), que se define como la relación entre la cantidad de micromoles de CO₂ asimilados y la tasa de transpiración, en la unidad de área y en la unidad de tiempo (Kozlowski y Pallardy, 1997). Si se supone que la asimilación de CO₂ es directamente proporcional a la conductancia estomática (velocidad con que el agua se difunde desde la cavidad subestomática hacia la atmósfera), la eficiencia en el uso del agua se podría calcular mediante el cociente entre la conductancia estomática y la transpiración (Kleiner *et al.*, 1992; Gómez, 2001).

La eficiencia en el uso del agua tiene una fuerte correlación con el crecimiento de las plantas, que puede ser positiva o negativa (Li, 1999). Una forma de incrementar la EUA es el cerrar parcialmente los estomas, restringiendo la fotosíntesis, lo que genera una correlación negativa entre la EUA y el crecimiento (Sánchez-Blanco *et al.*, 2002; Van den Boogard *et al.*, 1997). Por otro lado, existen especies que usan el agua más eficientemente al producir mayor biomasa por unidad de agua transpirada, lo que resulta en una correlación positiva entre la EUA y la productividad (Li, 1999). Este mecanismo de uso del agua puede ser benéfico en las especies que habitan sitios donde la disponibilidad de agua es interrumpida por periodos muy cortos y no existe el riesgo de desecamiento. La correlación negativa entre crecimiento y la EUA es útil en especies sometidas a largos periodos de sequía, ya que al disminuirse su crecimiento se disminuye la transpiración y por lo tanto los requerimientos de agua son menores. (Li, 1999).

Cabuslay *et al.* (2002) encontraron, en plantas de arroz sometidas a estrés hídrico, una elevada eficiencia en el uso del agua y una producción de masa seca muy reducida, lo que explican como una consecuencia de inhibiciones estomáticas en la fotosíntesis. En contraste, Van den Boogaard *et al.* (1997) no encontraron ninguna relación entre la disminución en producción de biomasa y la EUA.

La EUA también se correlaciona con el crecimiento de las hojas y raíces. Una EUA alta se ha asociado con una elevada asignación de biomasa a las raíces y una baja área foliar específica (AFE). Una mayor asignación de biomasa al área foliar es benéfica en términos de crecimiento, pero se asocia con una mayor pérdida de agua al incrementar la transpiración (Van den Boogaard *et al.*, 1997). En cambio, el incrementar la asignación de biomasa a las raíces implica una mayor capacidad de absorber agua del suelo.

Una baja disponibilidad de agua se encuentra ligada a baja disponibilidad de nutrientes, ya que los espacios en el suelo que generalmente se encuentran repletos de agua, al haber déficit hídrico, son reemplazados por aire, impidiendo la movilidad de los iones hacia las raíces de las plantas y por lo tanto afectando su crecimiento (Chapin, 1991). Otros factores que influyen en la disponibilidad de nutrientes son las características del suelo como su acidez, las características de la roca madre, que determinan la proporción de minerales disponibles en el suelo y la dinámica de descomposición de la materia orgánica, entre otros (Chapin, 1991). Las plantas absorben los nutrientes del suelo a partir de tres fuentes: las rocas, la atmósfera y su circulación entre las plantas y el suelo, que puede ser la fuente de obtención de nutrientes más importante. La capacidad de absorción de nutrientes para su posterior asignación a todos los órganos de las plantas depende de la raíz, por lo que al presentarse un déficit de nutrientes los individuos presentan cambios compensatorios en la asignación de biomasa entre la parte aérea y la subterránea para incrementar la adquisición de recursos del suelo; favoreciéndose el

crecimiento de la raíz a expensas del crecimiento del vástago al existir una baja disponibilidad de los minerales involucrados en la síntesis de nuevos tejidos (nitrógeno, fósforo y azufre), o el resultado contrario al existir limitaciones en los minerales asociados con la fijación de carbono (magnesio, manganeso y potasio) (Ericsson, 1995). Las diferencias en asignación de biomasa que presentan las plantas a la disponibilidad de nutrimentos son aclimataciones al medio en el que se desarrollan. Las plantas que crecen en suelos infértiles con poca disponibilidad de nutrimentos, tienen mayor asignación de biomasa a las raíces, comparadas con las de especies de hábitats fértiles (Rincón y Huante, 1994; Huante *et al.*, 1998). También presentan tasas de crecimiento relativo bajas, tienen una alta acumulación de nutrimentos en el tejido vegetal, así como un sistema de raíces de larga duración y una baja plasticidad morfológica, además de que generalmente no responden a enriquecimiento de nutrimentos en el suelo (Rincón y Huante, 1994; Huante *et al.*, 1995 a b). En cambio, las especies que habitan suelos ricos en nutrimentos además de presentar una menor asignación de biomasa a las raíces al presentarse condiciones fértiles, presentan mayores tasas de área foliar específica que las especies de ambientes infértiles y pueden responder a un enriquecimiento mediante una alta tasa de absorción de nutrimentos y rápido crecimiento. Debido a que son más sensibles a la baja disponibilidad de nutrimentos, se ha propuesto que plantas con tasas de crecimiento relativo altas no predominan en ambientes infértiles (Huanter *et al.*, 1995 a b; Huante *et al.*, 1998; Rincón y Huante, 1994). Por ejemplo, Poorter y Remkes (1990) encontraron una correlación positiva entre la tasa relativa de crecimiento de 24 especies mediterráneas y la disponibilidad de nitrógeno en su ambiente natural.

El conocer los requerimientos nutricionales de las especies así como sus adaptaciones morfológicas y fisiológicas a la disponibilidad de nutrimentos minerales, permite comprender su distribución en el medio natural y hacer inferencias sobre su comportamiento en ambientes perturbados.

En este trabajo se trató de inferir la utilidad, en la restauración ecológica, de dos especies pioneras: *Heliocarpus appendiculatus* y *Heliocarpus donnell-smithii*, que se distribuyen en la selva alta perennifolia de Los Tuxtlas, Veracruz y en la selva mediana subcaducifolia de la Reserva de la Biosfera de El Cielo, respectivamente, mediante el estudio del efecto del pretratamiento de enterramiento en el vigor de las semillas, así como del efecto del estrés de nutrimentos y de agua en la sobrevivencia, crecimiento y en algunas respuestas fisiológicas relacionadas con el uso del agua, durante las etapas iniciales de su ciclo de vida.

3. Objetivos

3.1. Objetivo general:

Evaluar el efecto del tamaño de la semilla y de un pretratamiento de enterramiento, sobre el vigor, la sobrevivencia y el crecimiento en las plántulas de *Heliocarpus appendiculatus* y *Heliocarpus donnell-smithii*, en respuesta a diferentes niveles de disponibilidad de agua y nutrimentos, en experimentos de laboratorio y de casa de sombra; para determinar si son especies potencialmente útiles para la restauración de bosques tropicales.

3.2. Objetivos particulares:

3.2.1.- Evaluar el efecto del tamaño de la semilla a través del vigor y el crecimiento inicial de las plántulas de *H. appendiculatus* y de *H. donnell-smithii*

3.2.2. Determinar si el enterramiento de las semillas tiene un efecto de endurecimiento y si éste se expresa en la germinación, el vigor y el crecimiento inicial de las plántulas de *H. appendiculatus* y de *H. donnell smithii*

3.2.3. Evaluar la plasticidad de las plántulas de *H. appendiculatus* y de *H. donnell-smithii* ante condiciones contrastantes de riego y nutrimentos a través de sus respuestas expresadas en las variables de crecimiento; así como de la conductancia estomática, transpiración y del indicador de la eficiencia en el uso del agua

4. Hipótesis

4.1. El enterramiento de las semillas tendrá un efecto de endurecimiento que se expresará en un mejoramiento de la germinación y el vigor de las plántulas y por lo tanto en su resistencia a condiciones limitantes de agua y nutrimentos.

4.2. Las dos especies del género *Heliocarpus* estudiadas serán plásticas ante condiciones contrastantes de agua y nutrimentos, aclimatizándose en términos de crecimiento, conductancia estomática y transpiración.

4.3. Las plántulas de *H. donnell-smithii* serán más resistentes a los tratamientos limitantes de riego, al provenir de un ambiente estacional, en comparación con las plántulas de *H. appendiculatus*.

4.4. Las condiciones experimentales menos limitantes favorecerán la sobrevivencia y el crecimiento de las plántulas de ambas especies.

6. Materiales y Método.

6.1 Zonas de colecta y enterramiento de las semillas:

La colecta de las semillas se realizó en la Estación de Biología Tropical de Los Tuxtlas, en el estado de Veracruz, y en la Reserva de la Biosfera de El Cielo, en el estado de Tamaulipas. El enterramiento de las semillas de ambas especies se realizó en la Estación de Los Tuxtlas.

6.1.1. Los Tuxtlas

La Estación de Biología Tropical de Los Tuxtlas, Veracruz, UNAM, se localiza en la vertiente del Golfo de México, al sureste del estado de Veracruz, entre los 18° 34' y 18° 36' N y 95° 04' y 95°09' W sobre la ladera este del volcán de San Martín Tuxtla, a una altura de 300 m.s.n.m. (Dirzo *et al.*, 1997) Fig. 6.1.1.

El tipo de vegetación predominante de la estación es la selva alta perennifolia caracterizada por la persistencia de hojas a lo largo de su ciclo anual y un dosel con alturas de 30 a 35 m (Ibarra-Manríquez *et al.*, 1997), aunque también se encuentran presentes otras variantes de vegetación, como la vegetación de zonas perturbadas producto de actividades agropecuarias como pastizales y acahuales (Ibarra-Manríquez *et al.*, 1997). La flora vascular de la Estación comprende 943 especies distribuidas en 137 familias. Las familias con mayor número de especies son Orchidaceae, Polypodiaceae, Asteraceae, Leguminoseae y Rubiaceae (Ibarra Manríquez *et al.*, 1997). En la actualidad es el límite boreal extremo de la distribución de la selva tropical en el continente (Dirzo y Miranda, 1991)

El clima de la estación es cálido-húmedo con lluvias en verano e influencia del monzón (Am) (Soto y Gama, 1997). La precipitación anual promedio es de 4639 mm, con 23.7° C de

temperatura media y con temperaturas máximas y mínimas de 32° C y 14° C respectivamente (Soto y Gama, 1997).

Los meses más calientes son de mayo a junio y los más fríos son diciembre y enero (Soto y Gama, 1997). La época de lluvias se presenta en el verano, de junio a octubre, aunque la humedad durante la época fría del año es relevante, y se debe al efecto de los “nortes” que en general afectan a toda la vertiente del Golfo de México (Soto y Gama, 1997). El suelo de la reserva tiene un alto componente volcánico y es relativamente rico en N, P y K (Martin-del Pozzo, 1997).

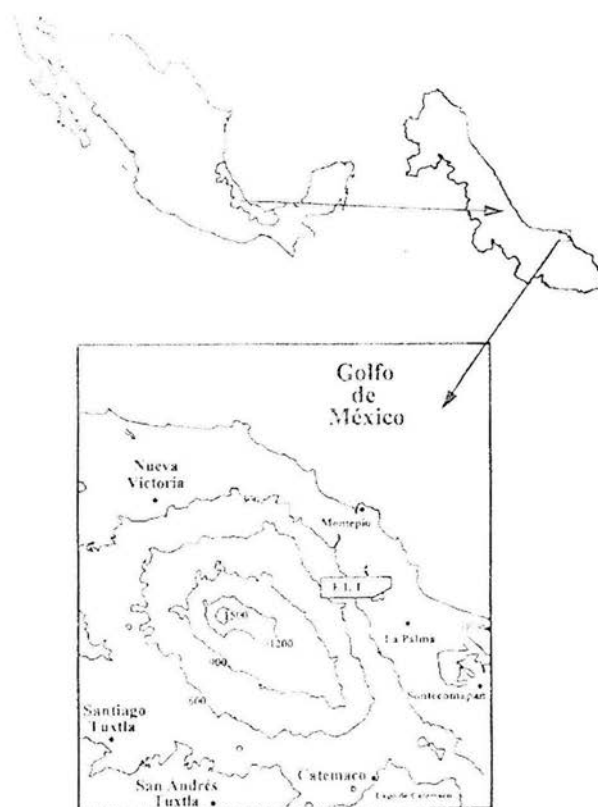


Fig. 6.1.1. Localización de la Estación de Biología Tropical de Los Tuxtlas (ELT) en el estado de Veracruz, México. (Tomado de Dirzo *et al.*, 1997).

6.1.2. El Cielo

La Reserva de la Biosfera "El Cielo" se localiza al sureste del estado de Tamaulipas, entre los 22° 55' y 23° 30' N y 99° 02' y 99° 30' W (Suzan *et al.*, 1989), abarcando ambas vertientes de una porción de la Sierra Madre Oriental, en lo que se conoce como Sierra de Cucharas o Guatemala y un macizo de menor tamaño llamado Sierra Chiquita, que corre paralela a la anterior (Valiente-Banuet, *et al.*, 1984) (Fig 6.1.2).

Esta región es considerada como una zona de transición entre los elementos tropicales y los templados, en la que se presenta un gradiente vegetacional en sólo 21 km en línea recta. Los principales tipos de vegetación que existen en la región son el bosque tropical subcaducifolio, bosque mesófilo de montaña, bosque de *Quercus-Pinus* y matorral xerófilo, y la transición de un tipo a otro es conspicua (Puig y Bracho, 1987).

El bosque tropical subcaducifolio de la zona se desarrolla entre los 200 y 800 m de altitud, con un dosel de 20 a 25 m, raramente de 30 m que se caracteriza porque entre el 25 y el 50% de los árboles pierden las hojas durante la estación seca, entre diciembre y abril (Puig y Bracho, 1987). Los elementos más representativos son *Brosimum alicastrum*, *Mirandaceltis monoida*, *Bursera simaruba*, *Cedrela mexicana* y *Croton niveus*, entre otros. (Suzan *et al.*, 1989)

El clima de este bosque es el templado húmedo (Cfa) (Puig y Bracho, 1987). Presenta una temperatura promedio de 22.8° C, siendo los meses más cálidos en verano, entre mayo y agosto, y los más fríos de noviembre a febrero. La precipitación anual promedio es de entre 800 y 1200mm. El período seco es de 5 ó 6 meses (de diciembre a abril) (Puig, 1976).

Los suelos son principalmente litosoles, derivados de la disolución de calizas (Puig y Bracho, 1987).



Fig. 6.1.2. Localización de la Reserva de la Biosfera de El Cielo en el municipio de Gómez Farías, en el estado de Tamaulipas (Modificado de Puig y Bracho, 1987).

6.2. Descripción de las especies

Heliocarpus appendiculatus Turcz.

Nombres comunes: Jonote rojo, corcho, majagua, mozote, jolocín blando (Pennington y Sarukhán, 1998).

Es un árbol de 15 a 25 m de alto y de 15 a 50 cm de diámetro. Es una especie abundante en las zonas perturbadas de selvas altas o medianas perennifolias y subperennifolias, desde el nivel del mar hasta altitudes alrededor de los 800 m. Regenera en los claros de la selva o en zonas donde la vegetación ha sido removida por lo que se le reconoce como planta pionera (Nuñez-Farfán y Dirzo, 1997).

Es una especie dioica, que florece de enero a marzo. Sus frutos son nuececillas de 3 mm de diámetro, globosas con el borde rodeado por numerosas proyecciones filiformes rojizas. Contienen de 1 a 4 semillas de 2 mm de diámetro. Maduran de febrero a mayo (Ibarra, 1985).

Su tronco es cilíndrico, recto, con copa redondeada, abierta. Su corteza por dentro es fibrosa, de color rosado o anaranjado. Su madera es de color crema, blanda, sin características notables. Sus ramas son farinosas, de color oscuro, sin lenticelas (Ibarra, 1985).

Sus hojas presentan yemas de 5 mm de largo rodeadas por estípulas de 2 a 3 mm de largo, con pelos estrellados. Hojas dispuestas en espiral, simples, con lámina de 5 cm x 5 cm a 20 cm x 17 cm, de forma ovada o elíptica, con el margen aserrado, con dos apéndices que se dilatan a manera de alas, de 3 a 7 mm de largo y de 7 a 8 mm de ancho, con glándulas en su margen. Indumento de escasos pelos estrellados en la haz, y de densos pelos estrellados en el envés. Los árboles de esta especie pierden las hojas durante un breve tiempo en la temporada seca (Ibarra, 1985).

En México se distribuye en la vertiente del Golfo desde la zona de la Huasteca en San Luis Potosí y en el norte de Puebla hasta el sur de Veracruz en la zona de los Tuxtlas y el norte de Oaxaca.

Dentro de sus usos, destaca que con su corteza fibrosa se fabrican cuerdas (Pennington, Sarukhán, 1998).

Heliocarpus donnell-smithii Rose

Nombres comunes. Jonote, jolotzin, jajagua jolotzin, cajeta, mosote, chintule (Pennington y Sarukhán, 1998).

Es un árbol hasta de 15 m de altura y diámetro de 40 cm. Es una de las especies más distribuidas y abundantes en la vegetación secundaria de diversas selvas desde altas perennifolias

hasta medianas subcaducifolias. Raramente se encuentra bajo el dosel de la selva y ocupa hábitats marginales. Parece ser más tolerante a sitios menos húmedos que *H. appendiculatus*. Presenta crecimientos muy rápidos (Nuñez-Farfán y Dirzo, 1997).

Es una especie dioica y florece de octubre a febrero. Sus frutos son nuececillas de 4 mm de diámetro, globosas, con el borde rodeado de numerosas proyecciones filiformes, café oscuras; maduran de febrero a abril. Contienen de 1 a 4 semillas, redondeadas que germinan en la época de lluvias (junio a noviembre), cuando la temperatura y humedad del suelo son altas. Las temperaturas fluctuantes y altas parecen disparar su germinación (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1982).

Su tronco es derecho con ramas ascendentes y copa redondeada. Se desarrolla fácilmente de tocones dejados en el suelo. Su corteza por dentro es amarillenta. Su madera es muy suave, de color crema amarillento, con vasos grandes y abundantes rayos conspicuos. Sus ramas son gris verdosas, farinosas, con numerosas lenticelas protuberantes y pálidas (Ibarra, 1985).

Sus hojas presentan yemas de 5 a 10 mm, con indumento de pelos estrellados. 2 estípulas, filiformes, hasta de 9 mm de largo, ganchudas, caedizas. Hojas dispuestas en espiral, simples; láminas de 5 cm x 3 cm a 18cm x 12 cm, ovadas, con el margen aserrado, con escasos pelos simples en el envés; varias glándulas en la base de la hoja. Pierden las hojas de febrero a abril (Ibarra, 1985).

Se le localiza por la vertiente del Golfo en Puebla y Tamaulipas hasta la península de Yucatán y en la del Pacífico desde Nayarit hasta Chiapas.

Su madera no recibe usos industriales. La corteza se usa como cuerda. (Pennington y Sarukhán, 1998).

6.3. Diseño Experimental

Se hizo un análisis comparativo del vigor de las semillas, así como de la sobrevivencia, el crecimiento y uso del agua de las plántulas de las especies *Heliocarpus donnell-smithii* y *H. appendiculatus*.

Los frutos de *H. appendiculatus* fueron recolectados en la reserva de Los Tuxtlas, Veracruz y los de *H. donnell-smithii* en la reserva de El Cielo. La recolección se hizo en el mes de marzo del 2001 e incluyó al menos 10 individuos de cada comunidad. Los frutos se transportaron en bolsas de papel y se almacenaron en el laboratorio de Ecología Fisiológica del Instituto de Ecología, UNAM, en la Ciudad de México, en donde las semillas se separaron manualmente y se almacenaron en frascos de vidrio a temperatura ambiente (20 ± 2 °C). Se realizaron los siguientes experimentos con ambas especies:

6.3.1 Tamaño de las semillas

De cada especie se eligieron al azar 25 semillas a partir de los frascos de vidrio. Estas semillas se pesaron en una balanza analítica (OHAUS, Brainweigh B5000, EUA) y se midieron con un vernier. Los datos de peso y longitud de las semillas se transformaron logarítmicamente para cumplir con los supuestos estadísticos de normalidad y homogeneidad de varianzas y se analizaron mediante una prueba de "t student" (Zar, 1974).

6.3.2. Vigor de semillas y plántulas.

Para evaluar el efecto del enterramiento de las semillas en la germinación y el vigor de las plántulas de ambas especies, parte de las semillas recolectadas en ambas selvas fueron enterradas, durante los meses de mayo, junio y julio del 2001, al inicio de la temporada de lluvias, en la reserva de Los Tuxtlas, en dos microambientes: bajo el dosel de la selva y en un claro.

Para enterrar las semillas, se depositaron siete gramos de frutos en una bolsa de organza de 15 x 10 cm de cada especie, y cada una de ellas en una bolsa de malla para cada sitio de enterramiento. Las dos bolsas se cosieron y se marcaron debidamente y se enterraron en el suelo de la selva a una profundidad de 10 cm.

Una vez desenterradas las bolsas con semillas, se trasladaron al laboratorio de Ecofisiología del Instituto de Ecología, UNAM, donde se abrieron en un cuarto oscuro, y se dejaron secar durante tres días a temperatura ambiente. En el laboratorio se sembraron 50 semillas de cada especie y pretratamiento (control, enterradas en el claro y bajo el dosel) en cajas de petri con agar bacteriológico al 1% (Bioxon, Becton Dickinson de México, Estado de México, México), con un total de 5 réplicas. Además se sembró el mismo número de semillas envueltas en papel aluminio para evitar la entrada de luz, resultando el siguiente diseño factorial: 2 niveles de luz X 3 pretratamientos X 5 réplicas X 50 semillas. Las cajas de petri se envolvieron en bolsas de plástico para evitar su desecación y se colocaron en cámaras de ambiente controlado (modelo 844 Lab-Line Instruments Inc., Melrose Park, Illinois, EUA) a una temperatura fluctuante de 25-35° C.

Para evaluar la respuesta germinativa se revisaron las cajas diariamente y se contó el número acumulado de semillas germinadas. Estos datos se transformaron en porcentaje y se les hizo una transformación arcoseno (Zar, 1974) para cumplir con los supuestos de los análisis estadísticos paramétricos. Posteriormente estos datos se ajustaron a la función exponencial sigmoide del tipo $y = A0/((1+A1*(EXP(-A2*X)))$ en función del tiempo, para obtener los siguientes parámetros relacionados con la germinación: día de inicio de germinación (día en que germina la primera semilla), capacidad germinativa (porcentaje de germinación al final del experimento), así como la tasa máxima de germinación (primera derivada en el punto de inflexión de la curva exponencial sigmoide) (González-Zertuche *et al*, 2001). Estas variables se

analizaron mediante un Análisis de Varianza de una vía (ANOVA) (Zar, 1974) para comparar los pretratamientos de cada especie, y Análisis de Varianza de dos vías para comparar entre pretratamientos y entre condiciones de incubación (luz o oscuridad). Las variables se transformaron logarítmicamente para cumplir con los supuestos de los análisis estadísticos paramétricos.

Se seleccionaron al azar, de las cajas de petri, 40 plántulas de cada pretratamiento y de ambas condiciones de incubación, a los tres días de germinadas, para evaluar el vigor. Se les midió la longitud con un vernier y el área foliar sólo de las plántulas germinadas con luz, con un medidor de área foliar (LI 3000A, LI-COR, Lincoln, Nebraska, EUA). Las plántulas se colocaron en sobres de papel en un horno a 80° C durante 48 horas para deshidratarlas y obtener su peso seco.

Estos datos fueron analizados mediante Análisis de Varianza de una vía para comparar los pretratamientos para cada especie, y Análisis de Varianza de dos vías para comparar entre condiciones de incubación y los pretratamientos. Las variables que así lo requirieron se transformaron logarítmicamente para cumplir con los supuestos de los análisis estadísticos paramétricos.

6.3.3. Sobrevivencia

Para los estudios de sobrevivencia, se sembraron en el mes de agosto del 2001 semillas de ambas especies, no enterradas, almacenadas en el laboratorio, en bolsas negras sobre 1250 g de un sustrato inerte de arena sílica. Las bolsas se perforaron para permitir el drenaje, y se colocaron en un vivero ubicado en el Instituto de Ecología en Ciudad Universitaria, México, D.F.

Se analizaron 2 factores experimentales, frecuencia de riego y cantidad de nutrimentos para cada especie, cada uno con 2 niveles. Para el primer factor hubo a) riego frecuente (+a) (dos

veces a la semana) y b) riego esporádico (-a) (una vez a la semana), ambos a capacidad de campo. Para el segundo factor los niveles fueron: a) más nutrientes (+n); adicionando 6 g de fertilizante por kg de sustrato, con base en un análisis de nutrientes realizado en el suelo de la selva de Los Tuxtlas y b) menos nutrientes (-n); adicionando 0.6 g de fertilizante por kg de sustrato para obtener un 10% del tratamiento con el nivel alto de este factor (Huante *et al.* 1995a b). El fertilizante utilizado fue 14-14-14 NPK de liberación lenta (Osmocote).

De esta manera se generaron 4 tratamientos: riego frecuente con más nutrientes (+a+n), riego frecuente con menos nutrientes (+a-n), riego esporádico con más nutrientes (-a+n) y riego esporádico con menos nutrientes (-a-n). Así se generó el siguiente diseño experimental: 2 niveles de nutrientes X 2 niveles de riego X 2 especies X 10 individuos X 5 bolsas.

Los individuos de cada especie se contaron diariamente, del mes de noviembre del 2001 al mes de julio del 2002, con el fin de calcular su sobrevivencia en el tiempo. Los datos generados se transformaron a porcentaje y a la función arco-seno y se ajustaron mediante la función $y = a+b/(1+(x/c)^d)$ en función del tiempo, para obtener el porcentaje mínimo de sobrevivencia al final del experimento (valor más bajo de la curva de sobrevivencia en cada tratamiento), la tasa de mortalidad máxima primera derivada mínima de la curva) y el tiempo al que se dio la máxima tasa de mortalidad. Las tasas de mortalidad en el tiempo (primeras derivadas de las curvas de sobrevivencia) se graficaron en función del tiempo que duró el experimento.

La tasa máxima de mortalidad se analizó mediante un Análisis de Varianza no paramétrico Kruskal-Wallis (Zar, 1974), para comparar entre los tratamientos en cada especie. El porcentaje de sobrevivencia y el tiempo al que se presentó la máxima tasa de mortalidad se analizaron mediante un Análisis de Varianza de dos vías para comparar el efecto de los nutrientes y del riego en cada especie.

6.3.4. Crecimiento

De cada localidad se sembraron en agosto del 2001, 10 individuos por tratamiento que se colocaron individualmente en bolsas negras con sustrato similar al usado en los experimentos de sobrevivencia. El diseño experimental fue el siguiente: 2 niveles de nutrimentos X dos niveles de riego X dos especies X diez individuos.

Se realizó un análisis de crecimiento clásico (Hunt, 1982), para lo que se llevaron a cabo dos cosechas de cinco individuos cada una, seleccionados al azar por tratamiento. La cosecha inicial se realizó en diciembre del 2001, antes del inicio de los tratamientos, después del establecimiento de las plántulas, cuatro meses después de su germinación y la cosecha final se realizó en abril del 2002, cuatro meses mas tarde.

De cada cosecha se separaron las hojas, tallos y raíces y se midió el área foliar de cada individuo, posteriormente se deshidrataron en una estufa a 80° C durante 48 horas para obtener el peso seco (W_t) y evaluar las siguientes variables del crecimiento (Hunt, 1982):

Tasa Relativa de Crecimiento (TRC), que cuantifica la velocidad de incremento de biomasa seca en el tiempo en función de la biomasa inicial, y que frecuentemente se considera como la velocidad de crecimiento promedio entre dos cosechas:

$$TRC = \frac{1}{W} \times \frac{dW_t}{dT} = \frac{\ln W_{i2} - \ln W_{i1}}{\Delta T} \quad (\text{Ecuación 1})$$

Donde: W_{i1} = Peso seco de todo el individuo de la cosecha inicial

W_{i2} = Peso seco de todo el individuo de la cosecha final

ΔT = Intervalo de tiempo entre la cosecha inicial y la cosecha final

Proporción de área foliar (PAF), que es la cantidad de área foliar producida por unidad del peso seco total de la planta:

$$PAF = \frac{LA}{W} \quad (\text{Ecuación 2})$$

LA= Área foliar de la planta.

Tasa de asimilación neta (TAN), que es la ganancia neta en peso seco por unidad de área foliar por día de crecimiento. Esta variable se considera como una medida indirecta de la actividad fotosintética de la planta, ya que cuantifica la contribución de las hojas a la acumulación de la biomasa total:

$$TAN = \frac{1}{LA} \times \frac{dW}{dT} = \frac{\Delta W}{\Delta T} \times \frac{\ln LA_2 - \ln LA_1}{\Delta LA} \quad (\text{Ecuación 3})$$

LA₂= Área foliar medida al realizarse la segunda cosecha

LA₁= Área foliar medida al realizarse la primera cosecha.

Área foliar específica (AFE), se refiere a la relación entre el área y el peso foliar, que es una medida indirecta del grosor de las hojas.

$$AFE = \frac{LA}{LW} \quad (\text{Ecuación 4})$$

LW= peso seco foliar.

Proporción de peso foliar (PPF), que se considera como la proporción del peso de hojas respecto al peso total de la planta.

$$PPF = \frac{LW}{W} \quad (\text{Ecuación 5})$$

Relación raíz-vástago (R/V), que es una medida del peso de la parte subterránea de la planta respecto a la parte aérea.

$$\frac{R}{S} = \frac{Rw}{Sw} \quad (\text{Ecuación 6})$$

Rw= peso seco de las raíces
Sw= Peso seco de la parte aérea

Cada variable se analizó mediante un Análisis de Varianza de dos vías para comparar el efecto de los nutrimentos y del riego en cada especie. Algunas variables transformaron logarítmicamente para cumplir con el requerimiento de homogeneidad de varianzas.

6.3.5. Conductancia estomática, transpiración e indicador de la eficiencia en el uso del agua

Se eligieron tres plantas de cada tratamiento de ambas especies, sometiéndolas a los mismos tratamientos que para crecimiento y sobrevivencia. En junio del 2002, 11 meses después de la siembra de las semillas, estas plantas se regaron por última vez a capacidad de campo y se midió su conductancia estomática (g_s) y transpiración (TRP) con un porómetro portátil de estado estable (LI 1600, LI-COR, Lincoln Nebraska, EUA) al día siguiente del día de riego y a los 9 días sin regar para evaluar si alguno de los tratamientos provocó una preaclimatación fisiológica en las plantas. Se midieron cinco hojas al azar de los tres individuos de cada tratamiento. Las mediciones se hicieron en el laboratorio a las 12 horas (tiempo local), exponiendo previamente

las plantas durante media hora a una luz halógena constante de aproximadamente $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Se calculó un cociente entre los datos obtenidos de conductividad y los de transpiración, para obtener un estimado sobre la eficiencia en el uso del agua (Gomez, 2001). Tanto a la conductividad, la transpiración como al cociente se les hicieron análisis de varianza multifactoriales, haciendo transformaciones logarítmicas en los casos en los que no se cumplió con los supuestos del análisis.

Para evaluar el contenido de humedad del sustrato en los experimentos realizados, se pesaron 5 macetas con arena que más tarde fueron regadas a capacidad de campo y se volvieron a pesar cada día hasta que se llegó al peso seco inicial. A partir de estos valores se calculó el porcentaje de deshidratación del sustrato mediante la fórmula (Slavik, 1974):

$$\text{Porcentaje de deshidratación} = \frac{\text{Peso a saturación} - \text{peso a saturación}}{\text{Peso fresco} - \text{peso seco}} \times 100$$

Para evaluar si hubo diferencias significativas entre el porcentaje de deshidratación de las dos frecuencias de riego se realizó una prueba "t student" entre el contenido de humedad del sustrato a los tres y a los siete días sin regar.

Los ANOVAS y las pruebas "t student" se realizaron con el programa estadístico Statgraphics 5.0 (Statistical Graphics Corporation, Englewood Cliffs, New Jersey, USA.) Los ajustes a las funciones se realizaron mediante el programa Table Curve 2D v3 AISN Software, Inc., Chicago, Illinois, USA

7. Resultados

7.1. Tamaño de las semillas

El tamaño de las semillas que se evaluaron a partir de su peso y de su longitud presentó diferencias entre las dos especies. Las semillas de *H. donnell-smithii* fueron más pesadas ($1.65 \pm 0.22 \text{ g} \times 10^{-3}$) ($t = 2.244$; $P = 0.01831$) y más largas ($2.23 \pm 0.08 \text{ mm}$) ($t = 5.02093$; $P = 0.0000$) que las de *H. appendiculatus* (peso: $1.15 \pm 0.56 \text{ g} \times 10^{-3}$; longitud: $1.9 \pm 0.034 \text{ mm}$).

7.2. Germinación de las semillas

En general se observó un efecto negativo del enterramiento en la respuesta germinativa, siendo importante el hecho de que las semillas de *H. donnell-smithii* que fueron enterradas bajo el dosel de la selva no germinaron (Fig 7.2.1).

7.2.1. Capacidad germinativa

La incubación con luz provocó un efecto significativo en ambas especies (*H. appendiculatus*: $F_{(1, 23)} = 15.849$; $P = 0.006$); *H. donnell-smithii*: $F_{(1, 22)} = 17.771$; $P = 0.0001$). La oscuridad disminuyó la capacidad germinativa de las semillas enterradas (Fig 7.2.1).

En las semillas que se incubaron sin luz el enterramiento disminuyó la capacidad germinativa en *H. appendiculatus* ($F_{(2, 12)} = 5.744$; $P = 0.0178$) y en *H. donnell-smithii* ($F_{(1, 7)} = 13.42$; $P = 0.008$). En *H. appendiculatus* no hubo diferencias entre los sitios de enterramiento.

En las semillas incubadas con luz el enterramiento también causó una disminución de la capacidad germinativa de *H. donnell-smithii* ($F_{(2, 10)} = 4.516$; $P = 0.0401$). Para el caso de *H. appendiculatus* se observó el efecto contrario ($F_{(2, 12)} = 7.609$; $P = 0.0073$)



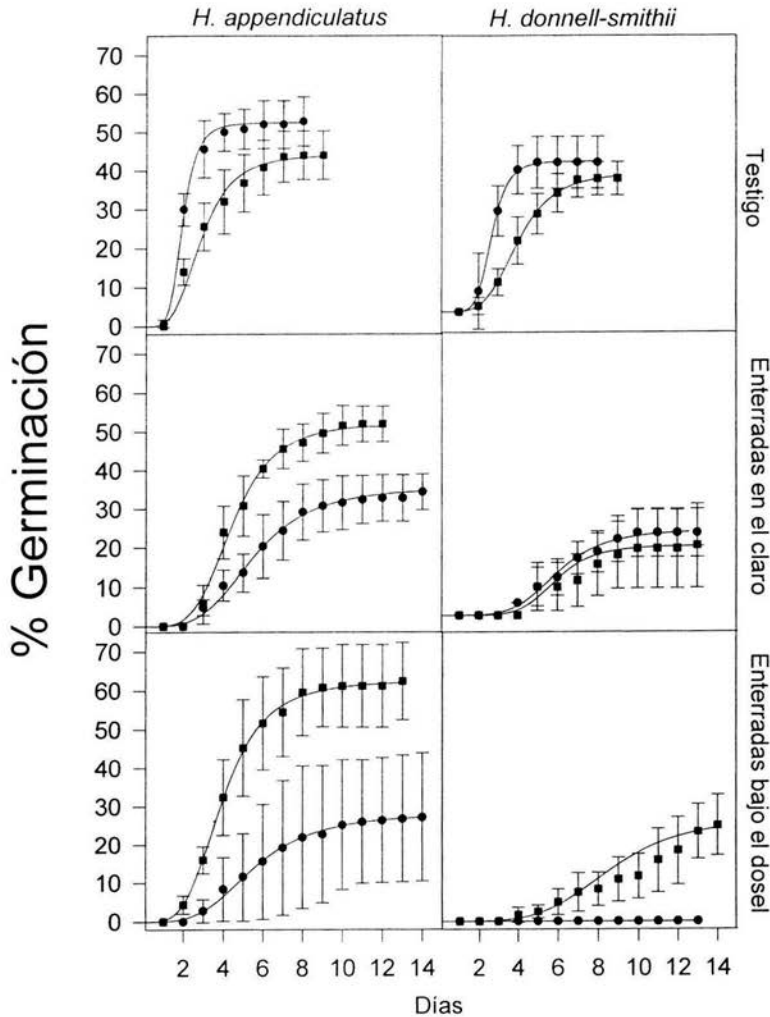


Fig 7.2.1. Porcentaje de germinación de las semillas de *H. appendiculatus* y *H. donnell smithii* germinadas sin luz ● y con luz ■ después de distintos tratamientos: sin enterrar (testigo) enterradas en un claro de la selva y enterradas bajo el dosel de la selva. Se muestra la curva ajustada a la función exponencial sigmoide y la media + 2 veces el error estándar

7.2.2. Día de inicio de la germinación

En *H. appendiculatus* hubo un efecto negativo de la incubación con luz en el día de inicio de la germinación únicamente en las semillas que fueron enterradas bajo el dosel ($F_{(1, 23)} = 8.7118$; $P = 0.0071$). Por otro lado, en *H. donnell-smithii* la incubación sin luz determinó la ausencia de la germinación en las semillas enterradas bajo el dosel ($F_{(1, 22)} = 16.108$; $P = 0.0006$) (Fig 7.2.2).

En las semillas que se incubaron sin luz el enterramiento aumentó el día de inicio de la germinación tanto en *H. appendiculatus* ($F_{(2, 12)} = 8.041$; $P = 0.0061$) como en *H. donnell-smithii* ($F_{(1, 7)} = 55.697$; $P = 0.0001$) y en *H. appendiculatus* no hubo diferencias entre los sitios de enterramiento.

En las semillas incubadas con luz el enterramiento también aumentó el día de inicio de la germinación en ambas especies (*H. appendiculatus*: $F_{(2, 12)} = 25.438$; $P = 0.0000$; *H. donnell-smithii*: $F_{(2, 10)} = 61.473$; $P = 0.0000$), sin embargo no hubo efecto del enterramiento bajo el dosel en *H. appendiculatus*.

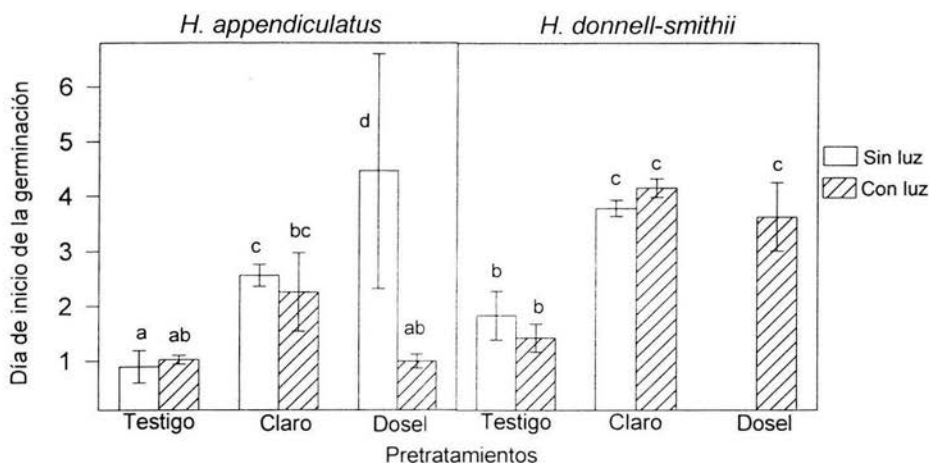


Fig 7.2.2. Día de inicio de la germinación de las semillas de *H. appendiculatus* y *H. donnell-smithii* incubadas en dos condiciones: sin luz y con luz después de distintos tratamientos: sin enterrar (Testigo); enterradas en un claro de la selva (Claro) y enterradas bajo el dosel de la selva (Dosel). Se muestra la media \pm 2 veces el error estándar. Las letras indican las diferencias significativas.

7.2.3. Tasa de germinación

En ambas especies la incubación con luz disminuyó la tasa de germinación en las semillas testigo respecto a la incubación sin luz. (*H. appendiculatus*: $F_{(1, 23)} = 8.436$; $P = 0.008$; *H. donnell-smithii*: $F_{(1, 22)} = 7.959$; $P = 0.0099$) (Fig 7.2.3).

El enterramiento de las semillas generó tasas de germinación menores en ambas especies incubadas sin luz y con luz (*H. appendiculatus* sin luz: $F_{(2, 12)} = 32.304$; $P = 0.0001$; *H. donnell-smithii* sin luz: $F_{(1, 7)} = 80.172$; $P = 0.0001$; *H. appendiculatus* con luz: $F_{(2, 12)} = 4.153$; $P = 0.0426$; *H. donnell-smithii* con luz: $F_{(2, 10)} = 6.137$; $P = 0.0182$).

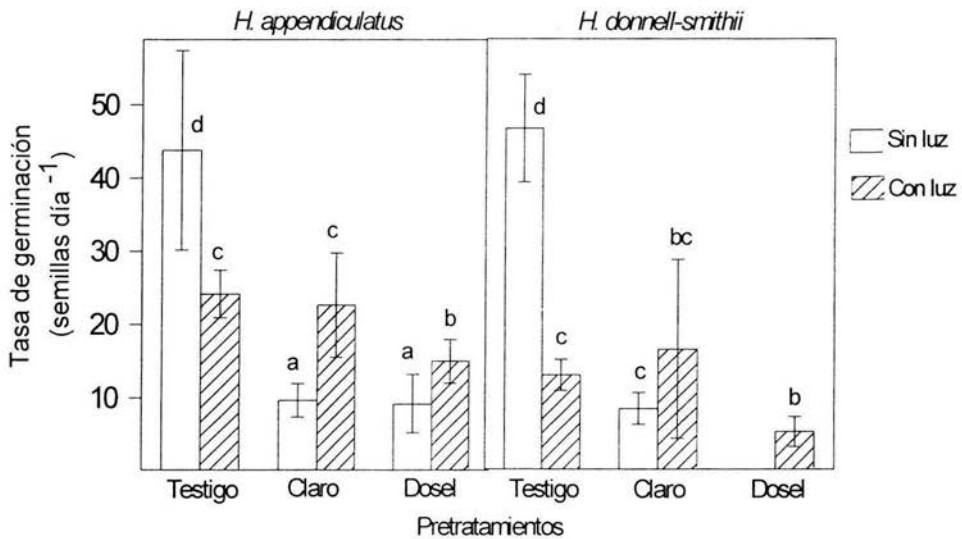


Fig 7.2.3. Tasa de germinación de las semillas de *H. appendiculatus* y *H. donnell-smithii* incubadas en dos condiciones: sin luz y con luz después de distintos tratamientos: sin enterrar (Testigo); enterradas en un claro de la selva (Claro) y enterradas bajo el dosel de la selva (Dosel). Se muestra la media ± 2 veces el error estándar. Las letras indican las diferencias significativas.

7.3. Crecimiento inicial de las plántulas

En general se observó que el enterramiento mejoró el vigor de las plántulas de ambas especies en las dos condiciones de incubación de las semillas. (Fig 7.3)

7.3.1. Peso seco de las plántulas

No se encontraron diferencias en el peso seco de las plántulas entre ambas condiciones de incubación en las dos especies (*H. appendiculatus*: $F_{(1, 234)} = 2.255$; $P = 0.1.345$; *H. donnell-smithii*: $F_{(1, 108)} = 0.239$; $P = 0.6312$) (Fig 7.3 a, a').

El enterramiento produjo un efecto favorable en el peso seco en ambas condiciones de incubación sin haber diferencias entre los sitios de enterramiento (*H. appendiculatus* sin luz: $F_{(2, 117)} = 4.325$; $P = 0.0154$; *H. donnell-smithii* sin luz: $F_{(1, 56)} = 13.160$; $P = 0.0006$; *H. appendiculatus* con luz: $F_{(2, 117)} = 11.711$; $P = 0.0000$; *H. donnell-smithii* con luz: $F_{(2, 69)} = 11.028$; $P = 0.0001$).

7.3.2. Longitud de las plántulas

La incubación de las semillas sin luz provocó una mayor longitud de las plántulas en ambas especies respecto a las semillas incubadas con luz. (*H. appendiculatus*: $F_{(1, 234)} = 200.772$; $P = 0.0001$; *H. donnell-smithii*: $F_{(1, 108)} = 144.304$; $P = 0.0001$) (Fig 7.3 b, b').

Por otro lado, el enterramiento en ambos sitios provocó una mayor longitud en las especies (*H. appendiculatus* sin luz: $F_{(2, 117)} = 22.192$; $P = 0.0001$; *H. donnell-smithii* sin luz: $F_{(1, 56)} = 75.997$; $P = 0.0001$; *H. appendiculatus* con luz: $F_{(2, 117)} = 139.758$; $P = 0.0000$; *H. donnell-smithii* con luz: $F_{(2, 69)} = 119.631$; $P = 0.0000$).

7.3.3. Área Foliar de las plántulas recién germinadas

El área foliar de las plántulas fue favorecida por el enterramiento en ambas especies (*H. appendiculatus*: $F_{(2, 117)} = 17.281$; $P=0.0000$; *H. donnell-smithii*: $F_{(2, 69)} = 14.99$; $P = 0.0000$) y no se observaron diferencias significativas entre los sitios de enterramiento (Fig 7.3 c, c').

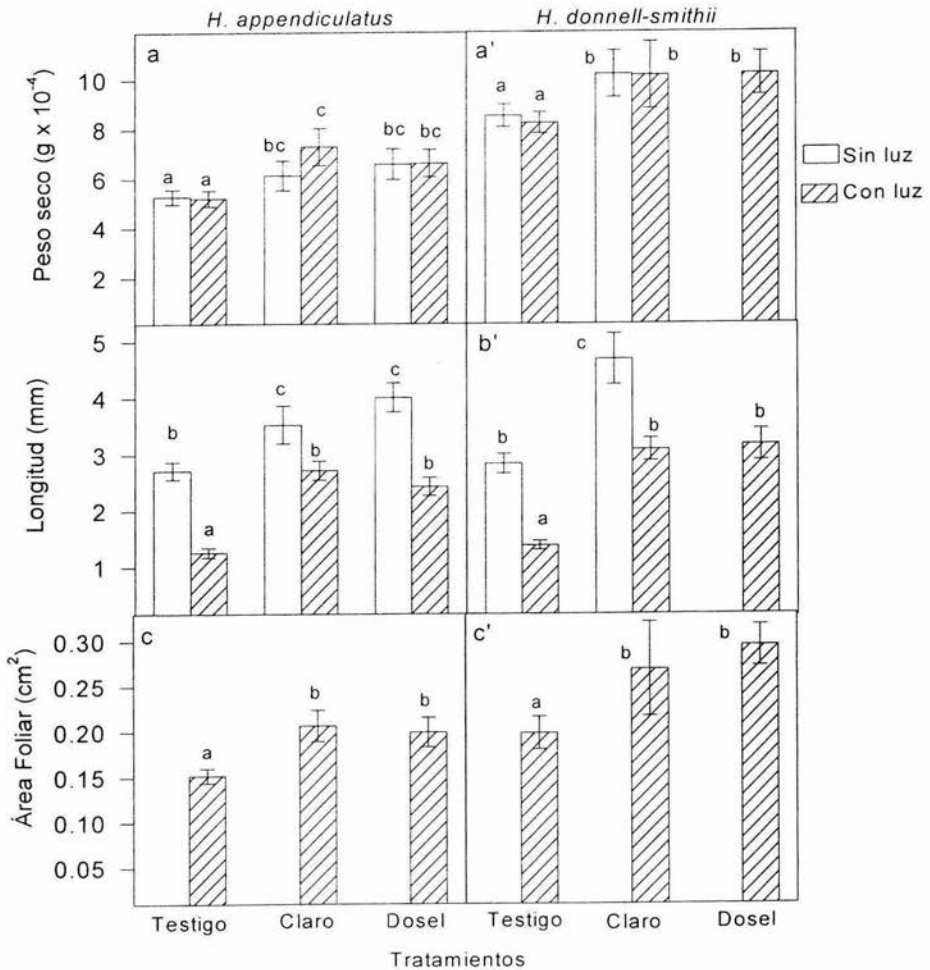


Fig 7.3. Peso seco, longitud y área foliar de las plántulas de *H. appendiculatus* y *H. donnell-smithii* de semillas incubadas en dos condiciones: sin luz y con luz después de distintos tratamientos: sin enterrar (Testigo); enterradas en un claro de la selva (Claro) y enterradas bajo el dosel de la selva (DoseL). Se muestra la media ± 2 veces el error estándar. Las letras indican las diferencias significativas.

7. 4. Sobrevivencia

En general el riego afectó el porcentaje de sobrevivencia final, mientras que la disponibilidad de nutrientes afectó la tasa de mortalidad y el tiempo al que ésta se presentó.

7.4.1 Porcentaje de sobrevivencia

Se encontró que la alta frecuencia de riego generó un mayor porcentaje de sobrevivencia en las plántulas de ambas especies (*H. appendiculatus*: $F_{(1, 16)} = 15.69$; $P = 0.0011$; *H. donnell-smithii*: $F_{(1, 16)} = 13.468$; $P = 0.0021$) pero que la alta disponibilidad de nutrientes no tuvo ningún efecto (*H. appendiculatus*: $F_{(1, 16)} = 4.396$; $P = 0.0523$; *H. donnell-smithii*: $F_{(1, 16)} = 0.025$; $P = 0.8776$).

En la interacción entre los niveles de nutrientes y de riego se encontraron diferencias en *H. donnell-smithii* ($F_{(1, 16)} = 25.269$; $P = 0.0001$) pero no en *H. appendiculatus* ($F_{(1, 16)} = 2.188$; $P = 0.1585$) (Fig 7.4.1).

7.4.2. Tasa de mortalidad

En *H. appendiculatus* se encontraron diferencias significativas entre los cuatro tratamientos ($H = 4.687$) siendo significativamente mayores los valores en las plántulas sometidas a bajos niveles de nutrientes sin encontrar influencia de la frecuencia de riego (Fig 7.4.2)

En *H. donnell-smithii* se encontraron diferencias significativas entre el tratamiento (+a+n) y el (+a-n) ($H = 4.28$) pero entre los demás tratamientos no se encontró una respuesta diferencial.

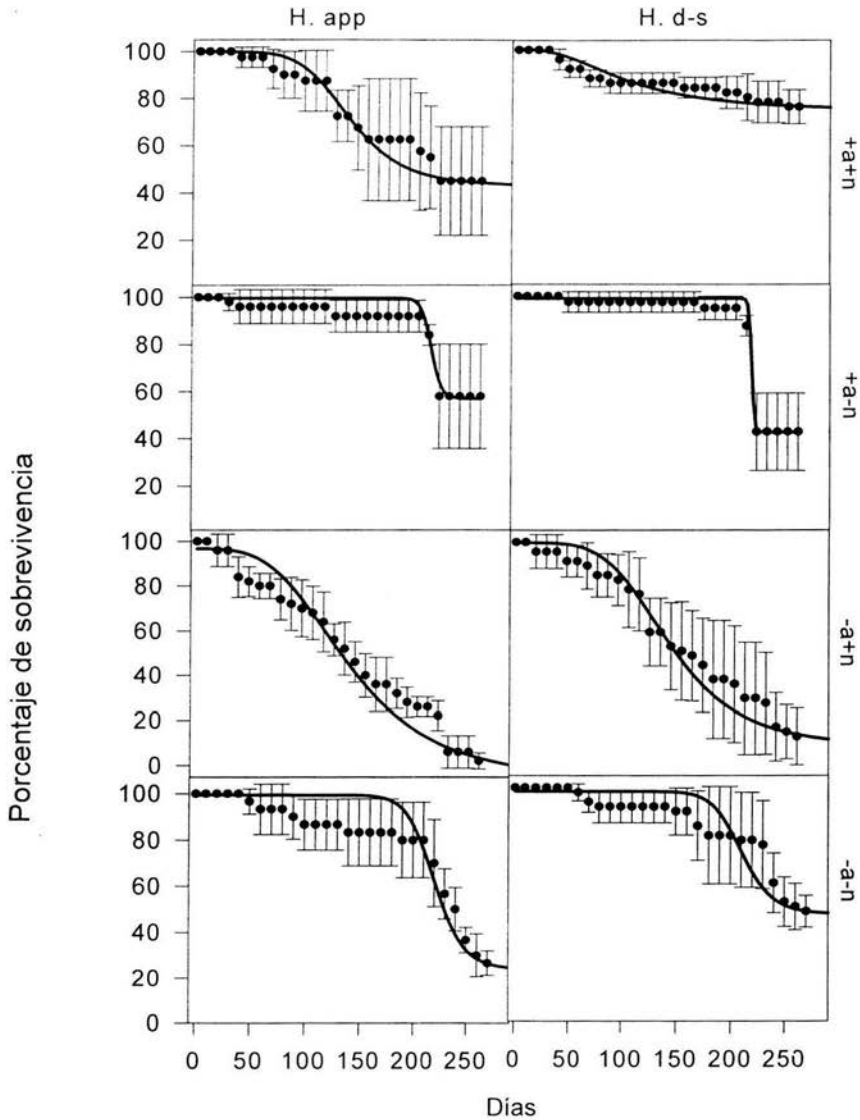


Fig 7.4.1. Porcentaje de sobrevivencia de plántulas de *H. appendiculatus* (H. app) y *H. donnell-smithii* (H. d-s) sometidas a 4 tratamientos contrastantes de frecuencia de riego y de disponibilidad de nutrientes: alta frecuencia de riego y alta disponibilidad de nutrientes (+a+n); alta frecuencia de riego y baja disponibilidad de nutrientes (+a-n); baja frecuencia de riego y alta disponibilidad de nutrientes (-a+n) y baja frecuencia de riego y baja disponibilidad de nutrientes (-a-n). Se muestra la curva ajustada a la función $y = a + b / (1 + (x/c)^d)$ y la media ± 2 veces el error estándar.

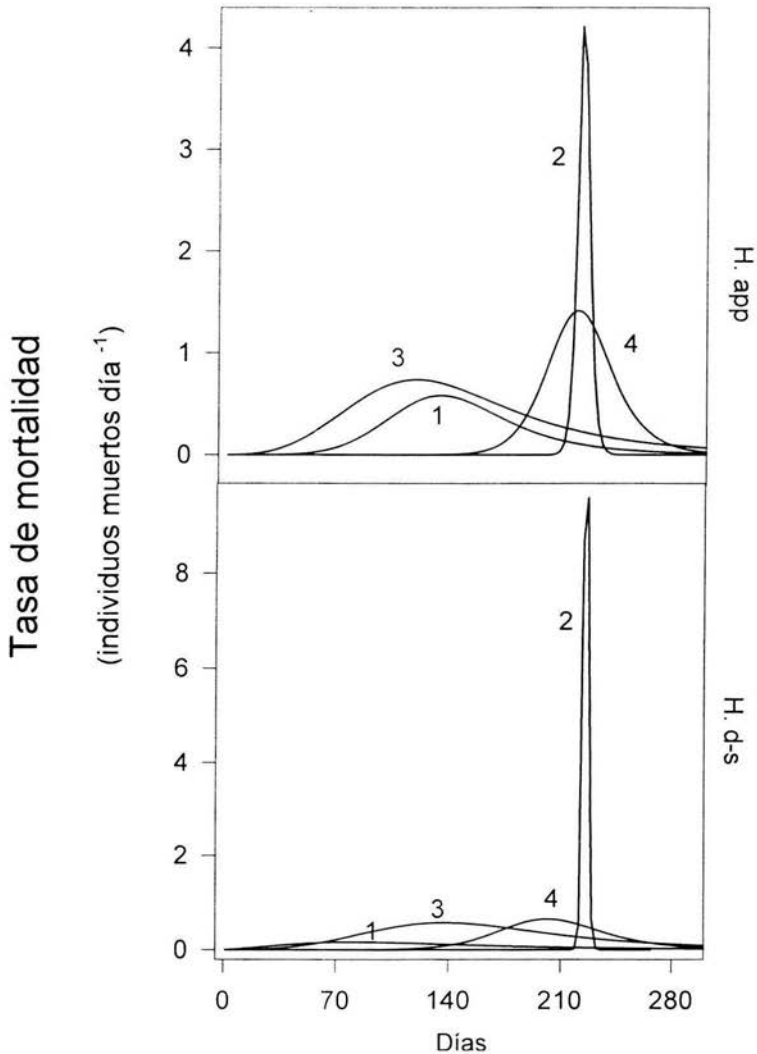


Fig 7.4.2. Tasa de mortalidad de plántulas de *H. appendiculatus* (*H. app*) y *H. donnell-smithii* (*H. d-s*) para 4 tratamientos contrastantes de frecuencia de riego y de disponibilidad de nutrientes: alta frecuencia de riego y alta disponibilidad de nutrientes (1), alta frecuencia de riego y baja disponibilidad de nutrientes (2), baja frecuencia de riego y alta disponibilidad de nutrientes (3), y baja frecuencia de riego y baja disponibilidad de nutrientes (4).

7.4.3 Tiempo al que se presentó la máxima tasa de mortalidad

En ambas especies las plantas sometidas a más nutrientes presentaron la tasa máxima tasa de mortalidad a tiempos menores que las sometidas a menos nutrientes además de generar curvas de máxima tasa de mortalidad en el tiempo mas amplias (*H. appendiculatus*: $F_{(1, 15)} = 8.227$; $P = 0.0117$); *H. donnell-smithii*: $F_{(1, 16)} = 10.412$; $P = 0.0053$), en cambio, en las plántulas de ambas especies sometidas a niveles de nutrientes limitados, la mortalidad de las plántulas se dio más tarde pero en un lapso de tiempo muy corto ya que sus curvas son mas estrechas (Fig 7.4.2).

Entre los niveles de riego no se encontraron diferencias (*H. appendiculatus*: $F_{(1, 15)} = 0.829$; $P = 0.3865$; *H. donnell-smithii* $F_{(1, 16)} = 0.795$; $P = 0.3951$) ni entre las interacciones de ambos factores (*H. appendiculatus*: $F_{(1, 15)} = 1.495$; $P = 0.2402$; *H. donnell-smithii*: $F_{(1, 16)} = 2.361$; $P = 0.1440$).

7.5. Crecimiento de las plántulas en dos condiciones contrastantes de frecuencia de riego y de disponibilidad de nutrientes

7.5.1 Peso Seco

En términos generales una mayor disponibilidad de nutrientes y una mayor frecuencia de riego favorecieron el incremento de peso seco en ambas especies.

En plántulas de *H. appendiculatus* no se encontraron diferencias significativas entre los dos niveles de nutrientes ($F_{(1, 16)} = 4.287$; $P = 0.0549$) pero si en cuanto a los dos niveles de riego ($F_{(1, 16)} = 5.033$; $P = 0.0394$). Al interactuar ambos factores no se encontraron diferencias significativas ($F_{(1, 16)} = 0.117$; $P = 0.7401$). En cambio, en las plántulas de *H. donnell-smithii* se encontraron diferencias significativas entre los dos niveles de nutrientes ($F_{(1, 16)} = 10.533$; $P = 0.0051$), pero los dos niveles de riego no fueron significativamente distintos ($F_{(1, 16)} = 3.029$; $P =$

0.1010). Tampoco se encontraron diferencias significativas al interactuar ambos factores ($F_{(1, 16)} = 4.338$; $P = 0.0537$) (Fig 7.5a).

7.5.2 Área Foliar

En las plántulas de *H. appendiculatus* no se encontraron diferencias significativas entre los dos niveles de nutrimentos ($F_{(1, 16)} = 3.73$; $P = 0.0713$) pero sí en las de *H. donnell-smithii* ($F_{(1, 16)} = 7.739$; $P = 0.0133$) (Fig 7.5b).

Los dos niveles de riego no fueron significativamente distintos en ambas especies, aunque en *H. appendiculatus* hubo una tendencia a presentar valores menores con menor frecuencia de riego (*H. appendiculatus* $F_{(1, 16)} = 3.474$; $P = 0.0808$; *H. donnell-smithii*: $F_{(1, 16)} = 0.511$; $P = 0.4925$). La interacción entre ambos factores tampoco fue significativa (*H. appendiculatus*: $F_{(1, 16)} = 0.030$; $P = 0.8639$; *H. donnell-smithii*: $F = 0.142$; $g.l=P = 0.4925$) La falta de significancia podría deberse al tamaño pequeño de muestra.

7.5.3 Tasa Relativa de Crecimiento

No se encontraron diferencias significativas entre los dos niveles de nutrimentos en ambas especies (*H. appendiculatus*: $F_{(1, 16)} = 3.669$; $P = 0.0735$; *H. donnell-smithii*: $F_{(1, 16)} = 0.983$; $P = 0.3466$); ni entre los dos niveles de riego (*H. appendiculatus*: $F_{(1, 16)} = 4.378$; $P = 0.0527$; *H. donnell-smithii*: $F_{(1, 16)} = 1.565$; $P = 0.2289$) (Fig 7.5c)

Al interactuar ambos factores, en las plántulas de *H. appendiculatus*, el tratamiento (-a-n) fue significativamente menor ($F_{(1, 16)} = 11.902$; $P = 0.0033$); mientras que en las plántulas de *H. donnell-smithii* no hubo diferencias ($F_{(1, 16)} = 1.606$; $P = 0.2232$).

7.5.4 Tasa de Asimilación Neta

No se encontraron diferencias significativas entre los dos niveles de nutrimentos en ambas especies (*H. appendiculatus*: $F_{(1, 16)} = 3.132$; $P = 0.095$; *H. donnell-smithii*: $F_{(1, 16)} = 0.001$; $P = 0.974$), ni entre los dos niveles de riego (*H. appendiculatus*: $F_{(1, 16)} = 1.343$; $P = 0.2635$; *H. donnell-smithii*: $F_{(1, 16)} = 0.788$; $P = 0.397$) (Fig 7.5d).

Al interactuar ambos factores se encontraron diferencias en las plántulas de *H. appendiculatus* ($F_{(1, 16)} = 7.158$; $P = 0.0166$) pero no en las de *H. donnell-smithii* ($F_{(1, 16)} = 0.807$; $P = 0.3919$).

7.5.5 Proporción de Área Foliar

No se encontraron diferencias significativas entre los dos niveles de nutrimentos en ambas especies (*H. appendiculatus*: $F_{(1, 16)} = 0.095$; $P = 0.7654$; *H. donnell-smithii*: $F_{(1, 16)} = 2.895$; $P = 0.1082$), ni entre los dos niveles de riego (*H. appendiculatus*: $F_{(1, 16)} = 0.051$; $P = 0.8261$; *H. donnell-smithii*: $F_{(1, 16)} = 6.826$; $P = 0.3827$).

Al interactuar ambos factores no hubieron diferencias en las plántulas de *H. appendiculatus* ($F_{(1, 16)} = 0.284$; $P = 0.6072$); pero en las de *H. donnell-smithii* se encontró que el tratamiento (+a+n) difirió significativamente del (+a-n) y del (-a+n) ($F_{(1, 16)} = 6.826$; $P = 0.0189$).

7.5.6 Área Foliar Específica

No se encontraron diferencias significativas entre los dos niveles de nutrimentos en ambas especies (*H. appendiculatus*: $F_{(1, 16)} = 0.831$; $P = 0.3252$; *H. donnell-smithii*: $F_{(1, 16)} = 2.895$; $P = 0.291$), ni entre los dos niveles de riego (*H. appendiculatus*: $F_{(1, 16)} = 0.048$; $P = 0.8352$; *H. donnell-smithii*: $F_{(1, 16)} = 0.07$; $P = 0.797$). La interacción entre ambos factores tampoco fue

significativa (*H. appendiculatus*: $F_{(1, 16)} = 0.266$; $P = 0.6188$; *H. donnell-smithii*: $F_{(1, 16)} = 0.441$; $P = 0.5231$) (Fig 7.5f).

7.5.7 Proporción de Peso Foliar

En las plántulas de *H. donnell-smithii* no se encontraron diferencias significativas entre los dos niveles de nutrimentos ($F_{(1, 16)} = 3.737$; $P = 0.0711$) ni entre los dos niveles de riego ($F_{(1, 16)} = 0.892$; $P = 368$) pero al interactuar los dos factores se encontraron diferencias significativas debidas a que *H. donnell-smithii* presentó valores menores en el tratamiento (+a+n) y valores altos en el tratamiento (+a-n) ($F_{(1, 16)} = 12.431$; $P = 0.0028$). Para *H. appendiculatus* tampoco hubieron diferencias significativas (nutrimentos: $F_{(1, 16)} = 0.146$; $P = 0.7110$; agua: $F_{(1, 16)} = 0.051$; $P = 0.827$; interacción: $F_{(1, 16)} = 0.001$; $P = 0.971$) (Fig 7.5g).

7.5.8 Relación Raíz-Vástago

No se encontraron diferencias significativas entre los dos niveles de nutrimentos en ambas especies (*H. appendiculatus*: $F_{(1, 16)} = 0.0012$; $P = 0.915$; *H. donnell-smithii*: $F_{(1, 16)} = 4.414$; $P = 0.0519$), ni entre los dos niveles de riego (*H. appendiculatus*: $F_{(1, 16)} = 0.036$; $P = 0.8545$; *H. donnell-smithii*: $F_{(1, 16)} = 2.166$; $P = 0.1604$). La interacción entre ambos factores tampoco fue significativa (*H. appendiculatus*: $F_{(1, 16)} = 0.612$; $P = 0.454$; *H. donnell-smithii*: $F_{(1, 16)} = 0.1403$; $P = 0.2536$); aunque en *H. donnell-smithii* se nota una tendencia menor en las plantas sometidas a altos niveles de nutrimentos. (Fig 7.5h).

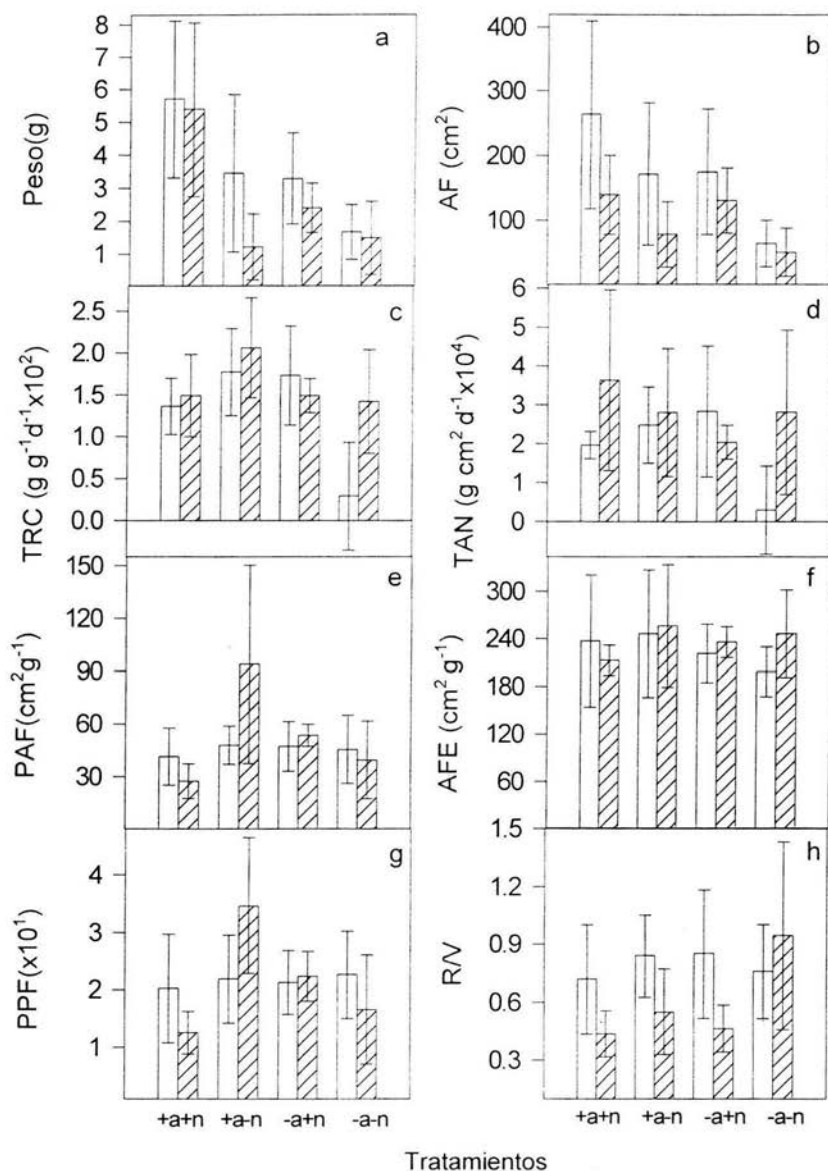


Fig 7.5. Análisis de crecimiento de plántulas de 4 meses de *Heliocarpus appendiculatus* □ y *Heliocarpus donnell-smithii* ▨ en 4 tratamientos contrastantes de frecuencia de riego y de disponibilidad de nutrientes: alta frecuencia de riego y baja disponibilidad de nutrientes (+a+n); alta frecuencia de riego y baja disponibilidad de nutrientes (+a-n); baja frecuencia de riego y alta disponibilidad de nutrientes (-a+n) y baja frecuencia de riego y baja disponibilidad de nutrientes (-a-n). Se indica la media ± 2 veces el error estándar.

7.6. Conductancia estomática, transpiración y eficiencia en el uso del agua de las plántulas

7.6.1 Contenido de humedad del sustrato.

Este valor fue significativamente mayor en las bolsas a los 3 días de haber sido regadas (84.453 ± 1.49) que en las que estuvieron 7 días sin regar (56.558 ± 2.09) ($t=10.8869$, $P=0.0000$).

7.6.2 Conductancia estomática

La conductancia estomática fue significativamente mayor en las plántulas un día después de haber sido regadas que a los nueve días sin regar tanto en *H. appendiculatus* ($F_{(1, 30)} = 131.607$; $P = 0.000$) como en *H. donnell-smithii* ($F_{(1, 30)} = 39.664$; $P = 0.000$) (Fig 7.6.2).

Al analizar el efecto de los tratamientos 9 días después del riego, se observó que los nutrimentos no provocaron ningún efecto sobre las plántulas en ambas especies ($F_{(1, 30)} = 0.094$; $P = 0.7644$) para este valor, pero si el tratamiento de estrés hídrico ($F_{(1, 30)} = 6.81$; $P = 0.014$), siendo mayores los valores en los tratamientos con alta frecuencia de riego (Fig 7.6.2).

En las plántulas de *H. appendiculatus* se observaron valores más altos en el tratamiento (+a+n), pero entre los otros tres tratamientos no hubo diferencias y en las plántulas de *H. donnell-smithii* el tratamiento (+a-n) presentó los mayores valores de g.

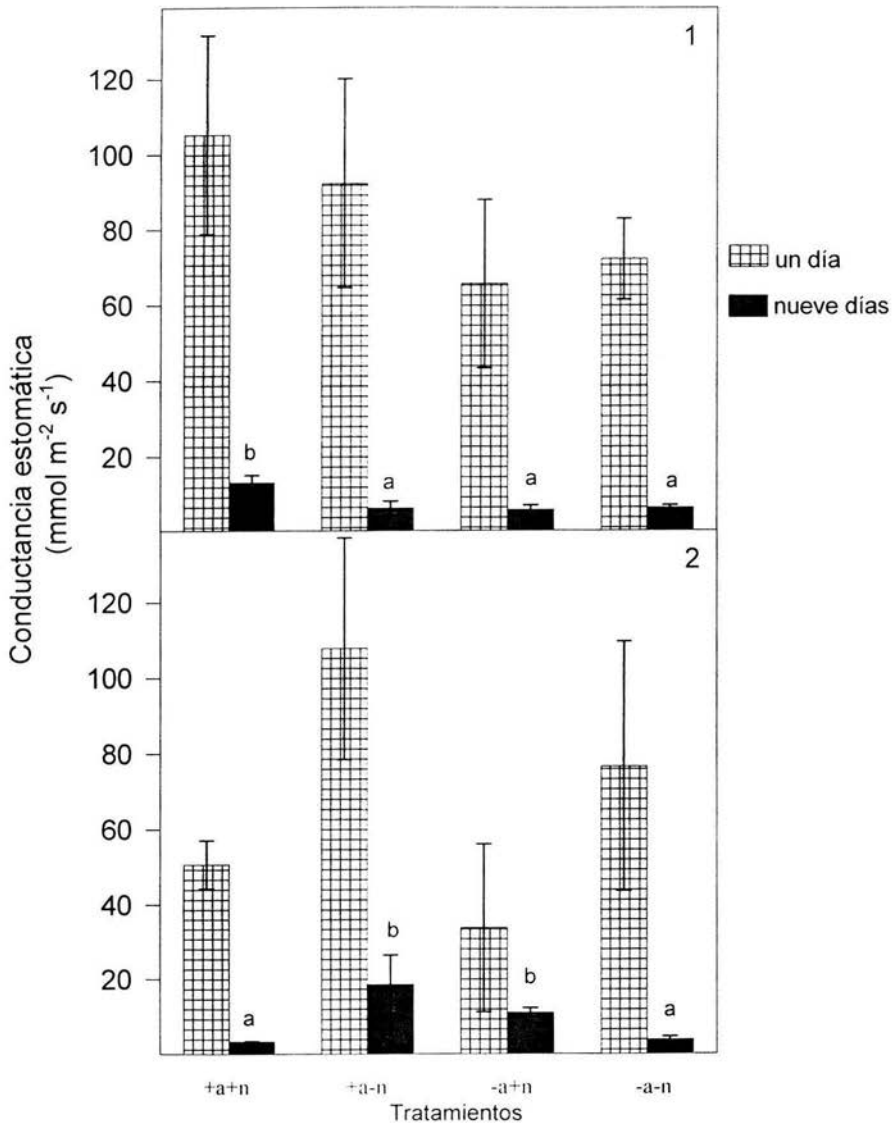


Fig 7.6.2 Conductancia estomática de plántulas de *H. appendiculatus* (1) y *H. donnell-smithii* (2) al día siguiente del riego y a los nueve días sin regar bajo 4 tratamientos contrastantes de frecuencia de riego y de disponibilidad de nutrimentos: alta frecuencia de riego y alta disponibilidad de nutrimentos (+a+n); alta frecuencia de riego y baja disponibilidad de nutrimentos (+a-n); baja frecuencia de riego y alta disponibilidad de nutrimentos (-a+n) y baja frecuencia de riego y baja disponibilidad de nutrimentos (-a-n). Se muestra la media \pm 2 veces el error estándar (n=5). Las letras indican las diferencias significativas.

7.6.3 Transpiración de las plántulas

La transpiración fue significativamente mayor en las plántulas un día después del riego que en las plántulas a los 9 días sin regar tanto en *H. appendiculatus* ($F_{(1, 30)} = 139.1$; $P = 0.0001$) como en *H. donnell-smithii* ($F_{(1, 30)} = 41.329$; $P = 0.000$) (Fig 7.6.3)

A los nueve días sin regar no se encontraron diferencias en la transpiración entre los dos niveles de nutrimentos ($F_{(1, 30)} = 0.004$; $P = 0.951$) pero entre las dos frecuencias de riego si ($F_{(1, 30)} = 7.12$; $P = 0.0122$), con valores mayores para la mayor frecuencia de riego (Fig 7.6.3).

7.6.4 Indicador de la eficiencia en el uso de agua de las plántulas

Este valor fue significativamente mayor en las plántulas a los nueve días sin regar que un día después del riego tanto en *H. appendiculatus* ($F_{(1, 30)} = 366.458$; $P = 0.000$) como en *H. donnell-smithii* ($F_{(1, 30)} = 557.568$; $P = 0.000$) (Fig 7.6.4).

A los nueve días sin regar se encontraron diferencias entre los niveles de nutrimentos ($F_{(1, 30)} = 22.6$; $P = 0.0001$) con valores mayores para los tratamientos de deficiencia de nutrimentos, pero no entre los tratamientos de riego ($F_{(1, 30)} = 1.915$; $P = 0.1766$) ni entre las especies ($F_{(1, 30)} = 1.544$; $P = 0.2237$).

H. appendiculatus presentó una mejor eficiencia en el uso de agua al ser sometida al tratamiento de mayor estrés (Fig 7.6.4).

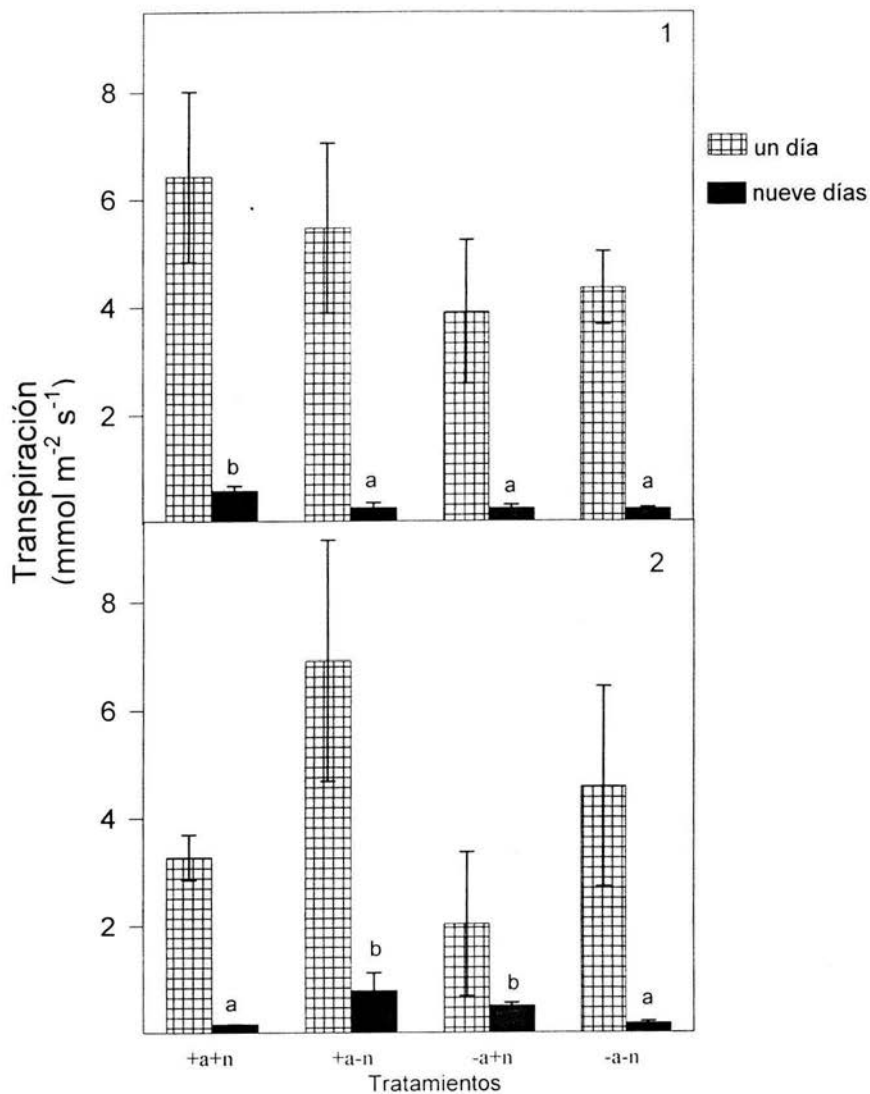


Fig 7.6.3. Transpiración de plántulas de *H. appendiculatus* (1) y *H. donnell-smithii* (2) al día siguiente del riego y a los nueve días sin regar bajo 4 tratamientos contrastantes de frecuencia de riego y de disponibilidad de nutrimentos: alta frecuencia de riego y alta disponibilidad de nutrimentos (+a+n); alta frecuencia de riego y baja disponibilidad de nutrimentos (+a-n); baja frecuencia de riego y alta disponibilidad de nutrimentos (-a+n) y baja frecuencia de riego y baja disponibilidad de nutrimentos (-a-n). Se muestra la media \pm 2 veces el error estándar (n=5). Las letras indican las diferencias significativas.

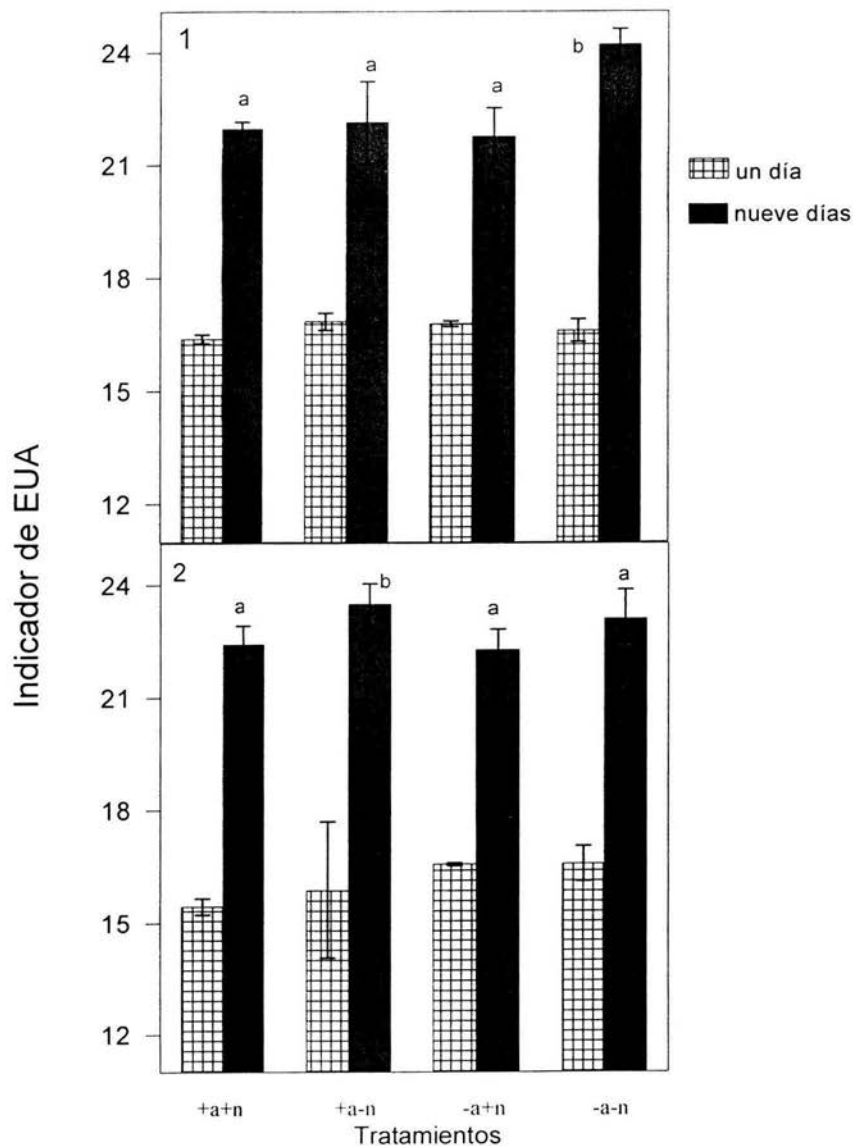


Fig 7.6.4. Indicador de la eficiencia en el uso del agua de plántulas de *H. appendiculatus* (1) y *H. domnell-smithii* (2) al día siguiente del riego y a los nueve días sin regar bajo 4 tratamientos contrastantes de frecuencia de riego y de disponibilidad de nutrimentos: alta frecuencia de riego y alta disponibilidad de nutrimentos (+a+n); alta frecuencia de riego y baja disponibilidad de nutrimentos (+a-n); baja frecuencia de riego y alta disponibilidad de nutrimentos (-a+n) y baja frecuencia de riego y baja disponibilidad de nutrimentos (-a-n). Se muestra la media ± 2 veces el error estándar (n=5). Las letras indican las diferencias significativas.

8. Discusión

Tamaño de las semillas

En este estudio se encontró que las semillas de *H. donnell-smithii* fueron significativamente más grandes que las de *H. appendiculatus*. El tamaño de las semillas es una característica de las especies que se ha relacionado con el ambiente en el cual éstas se desarrollan. En varios estudios (Baker, 1972; Jurado y Westoby, 1992; Leishman *et al.* 1994; Salisbury, 1974) se ha encontrado que las especies que viven en ambientes predominantemente secos tienden a presentar semillas más grandes que las especies de ambientes más húmedos, aunque son limitadas las evidencias de que las plántulas de semillas grandes sobreviven mejor en condiciones de sequía (Leishman *et al.*, 1994). Sin embargo, existe controversia en cuanto a la relación funcional entre el tamaño de las semillas y el ambiente en el que se desarrollan. Kelly (1996) propone que este atributo puede ser similar entre especies por su relación filogenética; es decir, que las especies que provienen de ancestros comunes presentan tamaños de semillas similares, este podría ser el caso de estas dos especies que pertenecen al mismo género. Esto es claro si se considera que aún con la diferencia entre sus tamaños de semilla, éstos se encuentran hacia el límite inferior de la gama de valores que es posible encontrar en los bosques tropicales (Ibarra y Oyama, 1992), lo que sugiere que el tamaño de las semillas por sí mismo podría no afectar la respuesta germinativa de *H. appendiculatus* y *H. donnell-smithii*. Mazer (1990) no encontró relación entre el tamaño de la semilla y el hábitat cuando consideró la pertenencia a un mismo género.

La menor capacidad germinativa de las semillas de *H. donnell-smithii* pudo deberse a sus requerimientos térmicos para germinar. Se ha demostrado que esta especie presenta latencia física (Vázquez-Yanes, 1981) y que en condiciones naturales, germina sólo en el centro de los claros de la selva, donde la gran amplitud de las fluctuaciones diarias de temperatura revierten su latencia al permitir que se vuelva permeable (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1982), sólo cuando los

ambientes lumínicos con alta irradiación favorecerían la disponibilidad de energía para el establecimiento y sobrevivencia de las plántulas (Baskin y Baskin, 1998). Pearson *et al.* (2002) proponen a la fluctuación diaria de temperatura como una señal de la presencia de claros relativamente grandes, que son los requeridos por algunas especies para su establecimiento, pero es importante notar que estos autores encontraron esta tendencia en semillas grandes (mayores de 2 mg) mientras que las semillas pequeñas (menores de 2 mg), respondieron a la calidad espectral y no a la fluctuación de temperatura; sin embargo, *H. donnell-smithii*, cuyo peso es de 1.5 mg es fotoblástica indiferente y responde a la fluctuación diaria de temperatura. En el ambiente estacional de El Cielo, la producción de semillas de *H. donnell-smithii* fue durante la época de sequía y su liberación posiblemente sería al final de la época seca en el momento en que la fluctuación de temperatura en el suelo fuese lo suficientemente amplia, de manera que la germinación se presentara de manera óptima en el momento de la llegada de las lluvias.

En el laboratorio, Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia (1982) encontraron la mejor respuesta de esta especie con una fluctuación de 15° C, por lo que en este experimento, la fluctuación de 10 ° C en ambiente controlado permitió sólo una pobre respuesta germinativa en esta especie.

Por otro lado, en las semillas de *H. appendiculatus*, se encontró una mejor respuesta germinativa, con menores valores de inicio de la germinación y mayores tasas de germinación que los de *H. donnell-smithii*. De acuerdo con los resultados obtenidos en este trabajo, las semillas recién liberadas de *H. appendiculatus* también podrían presentar algún tipo de latencia aunque menos profunda que las de *H. donnell-smithii*. Figueroa y Vázquez-Yanes (2002) encontraron la presencia de una latencia innata en semillas de algunos individuos de *H. appendiculatus*. En el presente trabajo, esta latencia parece haber sido revertida, en parte, por el

enterramiento y la incubación en luz en ambiente controlado como lo indicaría el mayor porcentaje de germinación de las semillas que estuvieron enterradas bajo el dosel y germinadas con luz.

Endurecimiento de las semillas

Los tratamientos de enterramiento inhibieron todas las variables de la respuesta germinativa en la oscuridad en ambas especies. Particularmente el enterramiento bajo el dosel vegetal inhibió completamente la germinación de *H. donnell-smithii*. La inducción de una latencia secundaria por el enterramiento ha sido reportada previamente en semillas de *Buddleja cordata* (González-Zertuche, 2002). Pons (1991) menciona que en las semillas que germinan en la oscuridad existe una mayor cantidad de Pfr (fitocromo activo) preexistente o formado durante la exposición de las semillas a la luz, y que la reversión oscura a Pr (fitocromo inactivo) puede ser responsable de la inducción de este tipo de latencia. Para que este mecanismo trabaje de manera apropiada, la germinación, durante el enterramiento, debe ser inhibida por otros factores, de manera que el Pfr tenga tiempo para desaparecer, lo que en el caso de *Heliocarpus* pudo ser favorecido por el requerimiento térmico de las semillas de estas especies. También Baskin y Baskin (1998) mencionan que en las semillas que pueden germinar en la oscuridad a ciertas temperaturas, se puede inducir una latencia secundaria, a la que llaman skotolatenia, al mantenerlas en la oscuridad por tiempos relativamente prolongados con temperaturas no apropiadas para su germinación. Este pudo ser el caso de *H. donnell-smithii* al ser enterrada, particularmente bajo el dosel de la selva tropical, donde las temperaturas deben ser más bajas y estables que las requeridas por esta especie para germinar. La diferencia entre ambas especies podría deberse a que la tasa de inducción de este tipo de latencia es específico (Baskin y Baskin, 1998).

En *H. appendiculatus* durante la incubación en la luz, las semillas exhumadas mostraron un efecto positivo del enterramiento: el enterramiento en el claro incrementó su capacidad germinativa y disminuyó la dispersión de la respuesta, mientras que las semillas enterradas bajo el dosel presentaron la mayor capacidad germinativa. Por otro lado, en *H. donnell-smithii* incubadas en luz si hubo respuesta germinativa (28%) de las semillas enterradas bajo el dosel a diferencia de la nula germinación obtenida en las semillas incubadas en la oscuridad. La diferencia entre la respuesta germinativa con enterramiento bajo el dosel pero con tratamientos de luz diferente durante la incubación, podría deberse a que el enterramiento parecería incrementar los requerimientos de luz en estas especies, cuyas semillas recién colectadas no son fotoblásticas estrictas (Vázquez-Yanez y Orozco-Segovia, 1982). Wesson y Wareing (1967 y 1969) reportaron que el enterramiento indujo un requerimiento de luz para la germinación en varias especies cuya germinación no era sensible a este factor. Esta inducción puede darse por la conversión de Pfr a Pr en las semillas enterradas (Pons, 1991). La diferencia en esta sensibilidad a la luz, inducida por el enterramiento, pudo depender de la cantidad de Pfr preexistente en las semillas de cada una de las especies de *Heliocarpus*, así como del umbral de acción del fitocromo (Baskin y Baskin, 1998), aunado a la latencia física de *H. donnell-smithii*.

La capacidad de formar un banco de semillas depende, entre otras cosas, de los mecanismos que retrasan o impiden la germinación en el suelo (Pons, 1991). Salmerón (1984) encontró semillas de *H. appendiculatus* en el banco de semillas de Los Tuxtlas a lo largo de un año. En las semillas de *Heliocarpus*, la presencia de una latencia primaria, la inducción de una latencia secundaria que inhibe la germinación en la oscuridad, así como el desarrollo de requerimientos de luz durante la estancia de las semillas en el suelo permitirían la presencia de las semillas de estas especies en el banco. Ambos mecanismos podrían estar relacionados con la detección de perturbaciones en el suelo y en el dosel vegetal.

Efecto del tamaño de las semillas en el vigor

En cuanto al vigor determinado por el tamaño de las semillas, en este trabajo se encontró un efecto positivo del peso de las semillas, tanto para el peso seco como para el área foliar de las plántulas recién emergidas. La relación directa entre el tamaño de la semilla y el tamaño de la plántula ha sido ampliamente documentada (Leishman *et al.*, 2000). En un estudio realizado por Pandey *et al.* (1992), se encontró que el tamaño del embrión de las semillas de arroz estaba relacionado con el tamaño del endospermo y con el peso de las semillas.

También se encontró que el efecto diferencial del tamaño de las semillas entre ambas especies de *Heliocarpus* se mantuvo durante el crecimiento inicial de sus plántulas. Gross (1984) encontró que la correlación positiva entre el tamaño de las semillas de seis especies y el peso seco de las plántulas se mantuvo diez días después de su germinación. También Milberg *et al.* (1998) mencionan que el peso de las plántulas de *Eucalyptus* y *Hakea*, se correlacionó positivamente con la masa de sus semillas después de nueve semanas de crecimiento en un sustrato sin nutrientes. Jurado y Westoby (1992) encontraron la misma relación en 32 especies de un ambiente árido.

Pequeñas diferencias en el tamaño de las semillas que se ubican en el límite inferior de la gama de tamaños, como es el caso de *H. appendiculatus* y *H. donnell-smithii*, podrían ser muy importantes en el establecimiento de las plántulas. En este sentido, Vázquez-Yanez y Orozco-Segovia (1992) observaron que la altura de las plántulas de *H. appendiculatus*, *Cecropia obtusifolia* y *Piper auritum* reflejaron el tamaño de las semillas de estas especies. También observaron una emergencia nula de las plántulas de *P. auritum* a través de una capa de hojarasca o de una cubierta de papel, mientras que las plántulas de *Cecropia obtusifolia* con un tamaño de semilla 7 milésimas de gramo más grande, tuvieron una emergencia pobre, en contraste con la mayor emergencia de *H. appendiculatus* con 12 milésimas de gramo más grandes. Asimismo,

Richards y Lukacs (2002) encontraron una relación lineal entre el peso y área del embrión con el peso de las semillas, y demostraron que un incremento de 10 miligramos en el peso de las semillas de trigo representó un incremento del 15% en el área foliar.

Podríamos concluir que en condiciones ambientales riesgosas, el tamaño de las semillas tiene efecto en algunos aspectos del establecimiento, como en el caso de tener que vencer una barrera física (efectos mecánicos) y/o tener acceso a la humedad que se encuentra en los niveles relativamente más profundos del suelo, mientras que en otros aspectos no lo tiene; es decir, que en cuestiones fisiológicas no hay una tendencia clara, porque éstas son la combinación de un conjunto de factores, tales como el efecto filogenético, materno, ambiental y ecológico.

Efecto del enterramiento de las semillas en el vigor y el crecimiento inicial de las plántulas

El efecto del enterramiento sobre el vigor y el crecimiento inicial de las plántulas fue bastante claro. Se ha comprobado, en diversos estudios, que el endurecimiento de las semillas además de permitir una germinación más homogénea puede mejorar el vigor de las plántulas, principalmente en etapas muy tempranas de su crecimiento (Pill, 1986; Stoffella *et al.*, 1992). En este estudio, el enterramiento provocó mayor peso seco, mayor longitud radicular y mayor área foliar en las plántulas de ambas especies. González-Zertuche *et al.* (2001), comprobaron que tanto el endurecimiento de las semillas con soluciones osmóticas, como el enterramiento, indujeron cambios en la síntesis de proteínas con respecto a las semillas no pretratadas, y que estos cambios pudieron expresarse en un mayor vigor de las semillas y de las plántulas, preparándolas para una colonización más rápida, uniforme y exitosa. La mayor longitud radicular que se obtuvo en las plántulas provenientes de semillas exhumadas de *H. appendiculatus* y *H. donnell-smithii* favorecería una mayor posibilidad de enraizar y alcanzar más rápidamente capas más profundas

del suelo, con mayores cantidades de agua. El que no hubiese diferencia entre las especies, indicaría ausencia del efecto del tamaño de la semilla en esta variable. En el peso seco y en el área foliar de las plántulas, se observó el efecto combinado del tamaño de las semillas y del enterramiento. Las diferencias en el área foliar, podrían indicar por un lado, una adaptación (efecto del tamaño de la semilla), y por otro, una aclimatación durante el enterramiento, para una mayor absorción de luz, que permita sostener las rápidas tasas de crecimiento requeridas para establecerse en las condiciones ambientales de cada uno de los dos tipos de ambientes que colonizan estas especies; que en el caso de *H. donnell-smithii* incluyen una estación de crecimiento restringida, como sucede, en la selva mediana subcaducifolia de El Cielo, y en el caso de *H. appendiculatus* una fuerte competencia por luz y a nivel de las raíces, en ambientes de sucesión secundaria, en la selva de Los Tuxtlas.

Sobrevivencia y tamaño de las semillas

El efecto del tamaño de las semillas observado en los experimentos de vigor y crecimiento inicial se perdió una vez que las plántulas se establecieron en la casa de sombra y se sometieron a los diferentes tratamientos de disponibilidad de agua y nutrimentos, ya que ambas especies presentaron porcentajes y tasas de mortalidad similares. Se ha propuesto que las semillas más grandes producen plántulas más grandes, esta ventaja en tamaño permitiría una mayor sobrevivencia en estas plántulas, principalmente al encontrarse en ambientes con algún tipo de estrés (Jurado y Westoby, 1992; Lloret *et al.*, 1999; Milberg *et al.*, 1998), pero esto se observa únicamente en etapas muy tempranas de su desarrollo, ya que después su sobrevivencia y crecimiento se determinan por su morfología y fisiología (Leishman *et al.*, 2000). Saverimuttu y Westoby (1996) encontraron evidencias de que el efecto del tamaño de las semillas sobre la

sobrevivencia en ambientes con poca luz, sólo dura mientras las plántulas son dependientes de las reservas de las semillas, y una vez que éstas se agotan, las plántulas de semillas más grandes no presentan ninguna ventaja en cuanto a sobrevivencia respecto a las plántulas de semillas más pequeñas. Por otro lado, es importante recordar que a pesar de las diferencias en el tamaño de las semillas de *H. appendiculatus* y *H. donnell-smithii*, ambas se encuentran en el límite inferior de la gama de tamaños de semillas del bosque tropical (Ibarra y Oyama, 1992), por lo que es difícil detectar algún efecto diferencial del tamaño de las semillas en la sobrevivencia de las plántulas de estas especies.

Curvas de sobrevivencia

Las curvas de sobrevivencia, que en este caso fueron parecidas a las de tipo I (Begon *et al.*, 1986), así como las curvas de las tasas de mortalidad y el tiempo para la tasa máxima de mortalidad, parecen indicar que, en estas condiciones experimentales, el riesgo de muerte de las plántulas de *H. appendiculatus* y *H. donnell-smithii* aumentó con la edad. De manera contrastante, Núñez-Farfán y Dirzo (1988, 1991 y 1997) comentan que para *H. appendiculatus* se han obtenido curvas de sobrevivencia tipo II (riesgo de muerte constante) y III (mortalidad concentrada en las etapas iniciales del desarrollo de las plántulas). La diferencia con este trabajo podría radicar en que, en ese caso, la sobrevivencia fue evaluada en cohortes de plantas juveniles establecidas en los claros de la selva, mientras que en este caso, el experimento se realizó en condiciones más controladas, de manera que se eliminaron otros factores que, en condiciones naturales, inciden sobre la mortalidad de las plántulas, tales como la herbivoría, el efecto de los patógenos y el efecto de los traumas físicos (caída de ramas y árboles), los cuales afectan significativamente la sobrevivencia de los estados juveniles de *H. appendiculatus* en la selva de Los Tuxtlas (Núñez-Farfán y Dirzo, 1988 y 1997): la presencia de algún estrés de tipo abiótico

podría no matar a las plántulas inmediatamente, pero podría disminuir su tolerancia a presiones bióticas (Kitajima y Fenner, 2000). Estos resultados sugieren que ambas especies de *Heliocarpus* presentan una sobrevivencia potencial alta, particularmente *H. donnell-smithii*, cuyas plántulas podrían permanecer vivas durante la época de lluvias que en la reserva de El Cielo dura siete meses (mayo a noviembre) y enfrentar la época de sequía siguiente a su establecimiento.

Porcentaje de sobrevivencia al final del experimento

El porcentaje de sobrevivencia final estuvo determinado positivamente por la disponibilidad de agua. La baja frecuencia de riego disminuyó la sobrevivencia final de las plántulas, sobre todo las de *H. appendiculatus* que, en la reserva de Los Tuxtlas, se distribuyen en las zonas más húmedas (Núñez-Farfán y Dirzo, 1988 y 1997), por lo que un factor limitante en su establecimiento podría ser la disponibilidad de agua. En contraste, en ambas especies no se observó efecto de disponibilidad de los nutrimentos en los tratamientos en los que el agua fue el factor limitante. Estos resultados sugieren que la disponibilidad de agua suficiente es un factor importante en su reclutamiento. De una manera parecida a los resultados de este trabajo, Ceccon *et al* (2003) encontraron que la fertilización de *Acacia gaudieri* no afectó su sobrevivencia en condiciones de baja disponibilidad de luz.

En el presente estudio se observó que ambas especies de *Heliocarpus* sostuvieron una sobrevivencia alta y prolongada en la mayoría de los tratamientos. Particularmente *H. donnell-smithii* mantuvo una sobrevivencia alta en el tratamiento sin escasez de recursos. En *H. donnell-smithii* las primeras etapas de su establecimiento se dan durante la temporada de lluvias, su mayor sobrevivencia con respecto a *H. appendiculatus*, en condiciones óptimas, podría explicarse por el mayor indicador de eficiencia en el uso del agua que se observó en esta especie en el tratamiento (+a+n).

El hecho de que en ambas especies de *Heliocarpus* la mortalidad más alta fuese en el tratamiento (-a+n) y no en (-a-n) podría deberse a que un moderado estrés de nutrientes reduce la susceptibilidad de las plantas a otros tipos de estrés (Chapin, 1991) o a que en el tratamiento (-a+n) la baja disponibilidad de agua hubiese producido una mayor concentración de nutrientes en el sustrato, provocando un efecto tóxico en las plántulas. Chapin (1991) propone que las plantas que se establecen en sitios con mayor disponibilidad de nutrientes son más susceptibles al estrés hídrico que las plantas cuyo establecimiento está limitado por la disponibilidad de nutrientes. Estos resultados son consistentes con los de Kleiner *et al* (1992) y Davis *et al* (1999), quienes encontraron la menor sobrevivencia en plántulas de varias especies de *Quercus* fertilizadas y en condiciones de sequía en condiciones de invernadero.

Curvas de tasas de mortalidad y tiempo para la tasa máxima de mortalidad

El efecto de los nutrientes fue más importante determinando la tasa de mortalidad, así como el intervalo y el tiempo al que se presentó la tasa máxima. En este sentido, en los tratamientos con menor disponibilidad de nutrientes (+a-n) y (-a-n), las plántulas comenzaron a morir más tarde que las sometidas a alta disponibilidad de nutrientes, y en lapsos más cortos, lo que podría sugerir el momento al cual el déficit de nutrientes es crítico en función del desarrollo de la plántula, ya que después de la germinación, se requiere progresivamente de una mayor absorción de recursos (Koller, 1972), mientras que en los tratamientos con alto nivel de nutrientes (+a+n) y (-a+n) la tasa de mortalidad se modificó más gradualmente en el tiempo.

Crecimiento, Conductividad e Índice de Eficiencia del Uso del Agua

La ganancia de biomasa y de área foliar fue mayor en el tratamiento con disponibilidad de recursos (+a+n), lo que es consistente con los resultados obtenidos en otros estudios (Kleiner *et al.*, 1992, Silim *et al.*, 2001). Huante *et al.* (1995b) encontraron una relación positiva entre la cantidad de fósforo del sustrato y el peso seco total en *Heliocarpus pallidus* de la selva baja. En *H. donnell-smithii* se observó una tendencia a incrementar la asignación al área foliar en los tres tratamientos que no fueron los óptimos, como se deduce de los resultados obtenidos en F y LWR, esto podría atribuirse a la necesidad de incrementar su captación de energía luminosa y acelerar su crecimiento (Bloom *et al.*, 1985; Kitajima y Fenner, 2000), ya que las plántulas de las comunidades con estacionalidad marcada tienen una época de crecimiento restringida por la presencia de las lluvias (Khurana y Singh, 2001). También se observó una tendencia a valores mayores del cociente raíz:vástago en el tratamiento con escasez de ambos recursos, lo que podría indicar que esta especie es capaz de aclimatizarse a condiciones deficientes de agua y nutrientes (Khurana y Singh, 2001), incrementando la superficie de raíces para la captura de estos recursos (Wright *et al.*, 1992). Rincón y Huante (1994) encontraron que *H. pallidus* mostró una mayor asignación de biomasa a las raíces cuando había menor disponibilidad de nutrimentos.

Por otro lado, la productividad de *H. appendiculatus* por unidad de área foliar, disminuyó en el tratamiento con bajos niveles de recursos, lo que podría indicar un efecto directo del déficit de agua sobre la fotosíntesis (Silim *et al.*, 2001; Sánchez-Blanco *et al.*, 2002), afectando negativamente su tasa relativa de crecimiento, lo cual tendría efectos negativos para su establecimiento, ya que el requerimiento fisiológico para establecerse consiste en mantener un balance positivo de carbono. A excepción de este tratamiento, no hubo cambios notables en las variables de crecimiento de *H. appendiculatus*.

Sin embargo, los niveles bajos de ambos factores pudieron no ser lo suficientemente bajos como para inducir cambios más notables en el crecimiento de las plántulas de estas especies; Kozlowski (2002) propone que las plántulas expuestas a un estrés moderado presentan una menor inhibición de su crecimiento que aquellas que son expuestas a niveles de estrés más severos, particularmente en el caso de estrés hídrico (Kitajima y Fenner, 2000).

Por otro lado, las plántulas de *Heliocarpus* presentaron plasticidad fisiológica ante la distinta disponibilidad de recursos, ya que disminuyeron su conductancia estomática y su transpiración después del período de sequía que siguió al riego posterior al período de crecimiento; Fetcher *et al* (1983) encontraron que *H. appendiculatus* modificó su densidad y conductancia estomática ante un gradiente lumínico.

Al final del período de sequía, las plántulas de *H. appendiculatus* mostraron una conductancia estomática más alta en el tratamiento sin carencia de recursos (+a+n), asociada con alta pérdida de agua por transpiración, pero también con alta ganancia de carbono y por lo tanto con un crecimiento asociado. La conductancia estomática disminuyó significativamente en los otros tres tratamientos, al igual que la transpiración. Esta disminución pudo deberse al cierre parcial de los estomas, lo que pudo haber reducido la fotosíntesis, como lo indican los valores negativos de la tasa de asimilación neta en el tratamiento (-a-n). Estos resultados son consistentes con los de Silim *et al* (2001), quienes encontraron una reducción de la conductancia estomática, en la asimilación de carbono y en el crecimiento de las plántulas de dos especies de *Picea* sometidas a tratamientos de sequía. La reducción en la apertura estomática incrementa la relación entre la asimilación de carbono y la transpiración (A/E) (Jones, 1992); en esto se basa el uso del cociente conductancia/transpiración propuesto por Gómez (2001) como un indicador indirecto de la eficiencia en el uso del agua. La disminución en la conductancia estomática encontrada en las

especies de *Heliocarpus* podría resultar en un uso del agua más conservador en condiciones de estrés, como lo indicarían los valores relativamente más altos del indicador de eficiencia del uso del agua en el tratamiento (-a-n) y que tendrían más impacto en la sobrevivencia de las plántulas que en el crecimiento, ya que este mecanismo podría minimizar la probabilidad de deshidratar aún más al sustrato, lo que causaría la muerte de las plántulas (Helmeier *et al.*, 2001). El índice de eficiencia del uso del agua, usado en este trabajo, relacionado con la apertura estomática se incrementaría al aumentar el nivel de deshidratación del suelo, ya que los incrementos en A/E durante un nivel moderado de sequía han sido interpretados como consecuencia de un mayor efecto de la reducción en la apertura estomática sobre la transpiración que sobre la asimilación de carbono (Walters y Reich, 1989; Helmeier *et al.*, 2001). Sin embargo, es importante tomar con reserva la aplicación del indicador de la eficiencia en el uso del agua utilizado en este y otros trabajos (Gómez, 2001) así como las interpretaciones fisiológicas que pudieran establecerse, ya que no considera directamente los valores de asimilación de carbono.

En *H. appendiculatus* se pudo observar que al medir la conductancia estomática, un día después de haber sido regadas las plántulas de todos los tratamientos a capacidad de campo, las plántulas que habían sido sometidas a los tratamientos de sequía (-a+n) y (-a-n) disminuyeron su conductancia con respecto a los tratamientos sin déficit de agua, lo que podría indicar un endurecimiento de aquellas plántulas.

Es importante tomar en cuenta que las mediciones puntuales, hechas en condiciones de laboratorio, en este y otros trabajos (Reich *et al.*, 1989; Parker y Pallardy, 1991), no consideran el efecto a largo plazo de las pérdidas respiratorias de carbono y pérdidas de biomasa debidas al recambio foliar y de raíces, por lo que los resultados de la relación A/E o los del indicador de eficiencia del uso del agua (conductancia:transpiración), usados en este caso, no reflejan

fielmente el efecto del nivel hídrico del sustrato en la producción de biomasa total por cantidad de agua usada a lo largo del periodo de crecimiento (Helmeier *et al.*, 2001): sin embargo, indicarían la capacidad potencial de las especies para responder al déficit hídrico a nivel del suelo.

En *H. donnell-smithii* al final del periodo de máxima sequía, los valores mayores del indicador de eficiencia en el uso del agua se presentaron en los tratamientos con niveles de nutrientes bajos (+a-n y -a-n). Se ha reportado que la baja disponibilidad de nitrógeno incrementa la eficiencia del uso del agua del algodón, cuando crece en condiciones de baja disponibilidad de agua (Radin y Ackerson, 1981), como resultado de un incremento en la sensibilidad de los estomas en respuesta a un decremento del potencial hídrico foliar; Kleiner *et al.* (1992) encontraron resultados semejantes con dos especies de *Quercus*. Radin *et al.* (1985) comentan que una baja disponibilidad de nitrógeno incrementa la sensibilidad de los estomas a un régimen hídrico bajo, mediante un incremento en la acumulación de ácido absísico, reduciendo la conductancia estomática en las hojas, e incrementándose la eficiencia en el uso del agua.

Por el contrario, las plantas que crecen en condiciones de alta disponibilidad de nutrimentos pueden presentar mayor capacidad de mantener el crecimiento, la conductancia estomática y la fotosíntesis durante periodos de sequía que las plantas de ambientes infértiles (Radin y Ackerson, 1981; Kleiner *et al.* 1992).

La menor conductancia estomática de *H. donnell-smithii* con respecto a *H. appendiculatus* en condiciones de amplia disponibilidad de recursos podría deberse a una sensibilidad estomática diferencial al déficit hídrico (Helmeier *et al.*, 2001).

En ambas especies, sus altas tasas de crecimiento les permitirían aprovechar las condiciones con mayor disponibilidad de agua para incrementar su productividad y poder enfrentar los períodos de sequía.

Este trabajo aporta información sobre características ecofisiológicas potenciales de las etapas más vulnerables del ciclo de vida de *H. appendiculatus* y *H. donell-smithii*: semilla, plántula recién emergida y plántula. Sus requerimientos térmicos de germinación así como la inducción de requerimientos lumínicos durante el enterramiento de sus semillas confirman sus características de especies heliófitas. El tamaño de sus semillas produce plántulas pequeñas que en condiciones naturales podrían ser fuertemente afectadas por las condiciones de sequía entre otros muchos factores; sin embargo, su rápido crecimiento y plasticidad fisiológica potencial encontrados en este trabajo podrían ser utilizados por los restauradores para conseguir un establecimiento exitoso de estas especies durante proyectos de restauración.

Es importante continuar con estudios que consideren otros aspectos de estas especies y su papel en la dinámica de las comunidades vegetales.

9. Conclusiones

Las diferencias en el tamaño de las semillas produjeron plántulas más vigorosas en *H. donnell-smithii*, pero este efecto sólo se mantuvo durante el crecimiento inicial de sus plántulas, que no se observó en la sobrevivencia y el crecimiento a largo plazo, ya que en estas variables se involucran otros factores como la disponibilidad de recursos.

Aunque las semillas de *H. donnell-smithii* fueron más grandes que las de *H. appendiculatus*, esto no necesariamente tuvo que ver con mayor adaptación a la sequía, ya que ambas especies fueron afectadas por este factor en su sobrevivencia y crecimiento. Esto pudo deberse a que ambos tamaños de semilla son pequeños.

La menor respuesta germinativa en *H. donnell-smithii* que en *H. appendiculatus* pudo deberse a que *H. donnell-smithii* presenta una latencia física por lo que requiere de fluctuaciones de temperatura para germinar.

Debido a la inducción de una latencia secundaria en las semillas enterradas de *H. donnell-smithii*, se puede decir que éstas no se endurecieron en términos de su germinación, en cambio en *H. appendiculatus* si se endurecieron, ya que mejoraron su respuesta germinativa.

El enterramiento de las semillas produjo un requerimiento lumínico en ambas especies, lo que se refleja en su menor porcentaje de germinación en las semillas incubadas sin luz.

El enterramiento mejoró las respuestas del crecimiento inicial en ambas especies

Un factor limitante en el establecimiento de las dos especies estudiadas es la disponibilidad de agua.

H. donnell-smithii presentó más cambios a nivel de crecimiento que *H. appendiculatus*, lo que podría deberse a su origen, ya que en una comunidad como El Cielo las especies tienen que aclimatizarse continuamente.

La plasticidad en ambas especies se expresó a través de su aclimatización en términos de conductancia estomática, transpiración e indicador de eficiencia en el uso del agua a la distinta disponibilidad de recursos.

Las plántulas de ambas especies de *Heliocarpus* presentan una alta sobrevivencia potencial y una alta capacidad para aclimatizarse a una baja disponibilidad de recursos, lo que sería importante en proyectos de restauración.

10. Literatura Citada

- Ackerly, D. 1996. Canopy structure and Dynamics: Integration of growth processes in tropical pioneer trees. En: Mulkey, S., R. Chazdon., A. Smith. **Tropical Forest Plant Ecophysiology**. Ed. Chapman & Hall, Nueva York. Pp 619-658.
- Baker. 1972. Seed weight in relation to environmental conditions in California. *Ecology*. 53: 997-1010.
- Baskin, C. C., J. M. Baskin. 1998. **Seeds: Ecology, Biogeography and Evolution of Dormancy and Germination**. San Diego. Academic Press.
- Begon, M., J. Harper., C. Townsend. 1986. **Ecology**. Blackwell Scientific, Oxford.
- Bloom, A., F. Chapin., H. Mooney. 1985. Resource limitation in plants: an economic analogy. *Ann. Rev. Ecol. & Syst* 16: 363-392
- Burslem, D. 1996. Differential responses to nutrients, shade, and drought among tree seedlings of lowland tropical forest in Singapore. En: Swaine, M. Ed, **The ecology of tropical forest tree seedlings**. Man and the Biosphere Series. 17. Unesco, Paris. Pp 211-244.
- Bradbeer, J. 1994. Seed Dormancy and Germination. Chapman & Hall, Great Britain.
- Bretagnolle, F., J. Thompson., R. Lumaret. 1995. The influence of seed size variation on seed germination and seedling vigour in diploid and tetraploid *Dactylis glomerata* L. *Ann. of Bot.* 76: 607-615.
- Busso, C., O. Fernández., D. Fresnillo. 1998. Dry Weight Production and Partitioning in *Medicago minima* and *Erodium cicutarium* under water stress. *Ann. of Bot.* 82: 217-227.
- Cabuslay, G., O. Ito., A. Alejar. 2002. Physiological evaluation of responses of rice (*Oryza sativa* L.) to water deficit. *Plant Science* 6(4): 815-827.
- Carvalho, L., S. Schank. 1989. Effect of water stress on the growth of *Stylosanthes hamata* (L.) Taub. Cv Verano and *Stylosanthes guianensis* (aubl.) Sw. cv Shoeffield. *Trop. Agric.* 66: 105-109.
- Ceccon, E., P. Huante, P., J. Campo. 2003. Effects of nitrogen and phosphorus fertilization on the survival and recruitment of seedlings of dominant tree species in two abandoned tropical dry forests in Yucatán, México. *For. Ecol. & Manag.* In press.

- Cervantes, V. 1986. Aspectos ecofisiológicos de la germinación y las primeras etapas de crecimiento de algunas especies pioneras de la selva tropical. Tesis biólogo. Facultad de Ciencias, UNAM., México
- Cervantes, V., V. Arriaga., J. Carabias. 1996. La problemática socioambiental e institucional de la reforestación en la Región de la Montaña, Guerrero, México. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 59: 67-80.
- Challenger, A., 1998. Utilización y Conservación de los ecosistemas terrestres de México. Pasado, presente y futuro. CONABIO. México Pp 295-359.
- Chadzon, R., R. Pearcy., D. Lee., N. Fetcher. Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments. En: Mulkey, S., R. Chazdon., A. Smith. **Tropical Forest Plant Ecophysiology**. Ed. Chapman & Hall. Nueva York. Pp 5-55.
- Chapin, F. 1991. Effects of multiple environmental stresses on nutrient availability and use. En: Mooney, H., W. Winner., E. Pell (eds). **Response of Plants to Multiple Stresses**. Academic Press. EUA. pp: 67-88.
- Connor, T., 1995. *Acacia karroo* invasion of grassland: environmental and biotic effects influencing seedling emergence and establishment. *Oecologia* 103:214-223.
- Davis, M., K. Wrage., P. Reich., M. Tjoelker., T. Schaeffer., C. Muermann. 1999. Survival, growth and photosynthesis of tree seedlings competing with herbaceous vegetation along a water-light-nitrogen gradient. *Plant Ecology* 145:341-350.
- De Witt, T., A. Sih., D. Sloan. 1998. Costs and limits of phenotypic plasticity. *Tree* 13:77-82.
- Dirzo, R., 1991. Rescate y restauración ecológica de la selva de Los Tuxtlas. *Ciencia y Desarrollo*. 97: 33-45.
- Dirzo, R., A. Miranda. 1991. El límite boreal de la selva tropical húmeda en el continente americano. Contracción de la vegetación y solución de una controversia. *Interciencia* 16(5): 240-247.
- Dirzo, R., E. González., R. Vogt. Introducción general. En: Gonzalez, S., R. Dirzo., R. Vogt (eds). **Historia Natural de los Tuxtlas**. UNAM. México. Pp 3-6.
- Dobson, A., A. Bradshaw., A. Baker. 1997. Hopes for the future: restoration ecology and conservation biology. *Science* 277: 515-521.

- Ericsson, T., 1995. Growth and shoot:root ratio of seedlings in relation to nutrient availability. *Plant and Soil* 168-169:205-214.
- Fetcher, N., R. B. Strain., S. Oberbauer. 1983. Effects of light regime on the growth, leaf morphology, and water relations of seedlings of two species of tropical trees. *Oecologia* 58: 314-319.
- Figueroa, J., C. Vázquez-Yanes. 2002. Efecto de la calidad de la luz sobre la germinación de semillas en el árbol pionero tropical *Heliocarpus appendiculatus* (Tiliaceae). *Rev. Biol. Trop.* 50: 31-36.
- Foster, Janson. 1985. The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. *Ecology.* 66:773-780.
- Gomez, M. 2001. Dinámica foliar comparativa y aspectos fisiológicos en plántulas de 20 especies leñosas de la selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco. Tesis Biólogo. Facultad de Ciencias. UNAM.
- Gómez-Pompa, A., F. Burley., 1991. The management of natural Tropical Forests En: Gómez-Pompa, A., Whitmore, T. C., Hadley, M., (eds). **Rain Forest Regeneration and Management**. Man and the biosphere series vol 6.
- González-Zertuche, L., A. Orozco., C. Vázquez. 2000. El Ambiente de la semilla en el suelo: su efecto en la germinación y en la sobrevivencia de la plántula. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 65: 73-81.
- Gonzalez-Zertuche, L., C. Vazquez-Yanez., A. Gamboa., M. E. Sánchez-Coronado., P. Aguilera., A. Orozco-Segovia. 2001. Natural priming of *Wigandia ureas* seeds during burial: effects on germination, growth and protein expresión. *Seed Sci. Res.* 11:27-34.
- González-Zertuche, L., A. Orozco-Segovia., C. Baskin., J. Baskin. 2002. Effects of priming on germination of *Buddleja cordata* ssp. *cordata* (Loganiaceae) seeds and possible ecological significance. *Seed. Sci. & Technol.* 30: 535-548.
- Grime, J.P. 1974. Vegetation classification by reference to strategies. *Nature* 250: 26-31
- Grime, J., J. Crick., E. Rincón. 1986. The ecological significance of plasticity. En: Symposium XXX. **Plasticity in plants**. Jennings, D., A. Trewavas. Society for experimental biology. Symposia of the society for experimental biology. Great Britain. Pp 5-29.

- Grime, J., B. Campbell., 1991. Growth Rate, Habitat Productivity and Plant Strategy as Predictors of Stress Response En: Mooney, H., Winner, W., Pell, E., (eds), **Response of Plants to Multiple Stresses**. Academic Press. Pp 143-157.
- Gross, K. 1984. Effects of seed size and growth form on seedling establishment of six monocarpic perennial plants. *J. of Ecol.* 72: 369-387
- Gross, K., A. Smith. 1991. Seed mass and emergence time effects on performance of *Panicum dichotomiflorum* michx. Across environments. *Oecologia*. 87: 270-278
- Grubb, P., D. Coomes. 1997. Seed mass and nutrient content in nutrient-starved tropical rainforest in Venezuela. *Seed Science Research* 7: 269-280.
- Harper, J. 1977. **Population biology of plants**. Academic Press. London.
- Heilmeier, H., A. Waringer., M. Erhard., R. Zimmermann., R. Horn., E. Sculze. 2002. Soil drought increases leaf and whole-plant water use of *Prunus dulcis* grown in the Negev Desert. *Oecologia*. 130: 329-336.
- Huante, P., E. Rincón., I. Acosta. 1995a. Nutrient availability and growth rate of 34 woody species from a tropical deciduous forest in Mexico. *Funct. Ecol.* 9: 849-858.
- Huante, P., E. Rincón., F. Chapin III. 1995b. Responses to phosphorus of contrasting successional tree-seedling species from the tropical deciduous forest of Mexico. *Funct. Ecol.* 9:760-766.
- Huante, P., E. Rincón. S. Chapin III. 1998. Effect of changing light availability on nutrient foraging in tropical deciduous tree-seedlings. *Oikos* 82: 449-458.
- Hunt, R. 1982. **Plant Growth Curves**. Edward Arnold Publishers, London.
- Ibarra, G. 1985. Estudios preliminares de la flora leñosa de la estación biológica tropical Los Tuxtles, Veracruz, México. Tesis Biólogo. Facultad de Ciencias. UNAM.
- Ibarra-Manríquez, G., K. Oyama. 1992. Ecological correlates of reproductive traits of mexican rain forest trees. *American Journal of Botany*. 79: 383:394.
- Ibarra-Manríquez, G., M. Martínez., R. Dirzo., J. Nuñez. 1997. La vegetación. En: González, S., R. Dirzo., R. Vogt (eds). **Historia Natural de los Tuxtles**. UNAM. México. Pp 61-85.
- Iriarte, M. S. 1987. Análisis del crecimiento de plántulas de tres especies arbóreas de una selva alta. Tesis biólogo. Facultad de Ciencias. UNAM.

- Jones, H. G. 1992. **Plants and microclimate**. Cambridge University Press, Cambridge.
- Jordan III, W., M. Gipping. 1987. **Restoration Ecology, A synthetic approach to ecological research**. Cambridge University Press. England. pp 1-21
- Jurado, E., M. Westoby. 1992. Seedling growth in relation to seed size among species of arid Australia. *Journal of Ecology* 80:407-416.
- Kelly, C. 1996. Seed mass, habitat conditions and taxonomic relatedness: a re-analysis of Salysbury (1974). *New Phytologist* 135(1):169-174.
- Khurana, E., 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.
- Kim, S., Z. Choe., J. Kang., L. Copeland., S. Elias. S. 1994. Multiple seed vigour indices to predict field emergence and performance of barley. *Seed Sci. & Tech.* 22: 59-68.
- Kitajima, K., M. Fenner. 2000. Ecology of Seedling Regeneration. En: Fenner, M. (ed). **Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities**. 2^a ed. CAB International, Paris. Pp 331-359.
- Kleiner, K., M. Abrams., J. Scultz. 1992. The impact of water and nutrient deficiencies on the growth, gas exchange and water relations of red oak and chesnut oak. *Tree Physiol.* 11:2 71-287
- Koller, D. 1972. Environmental control of seed dormancy. En: Kozlowski, T. (ed). **Seed Biology**. vol 2. Academic Press. New York. Pp 1-101.
- Kozlowski, T. 1991. Effects of environmental stresses on deciduous trees. En: Mooney, H., W. Winner., E. Pell (eds). **Response of Plants to Multiple Stresses**. Academic Press. EUA. Pp 391-411.
- Kozlowski, T., S. Pallardy. 1997. **Physiology of woody plants**. 2^a ed. Academic Press., California.
- Kozlowski, T. 2002. Physiological Ecology of natural regeneration of harvested and disturbed forest stands: implications for forest management. *For. Ecol. & Manag.* 158: 195-221
- Lambers, H., F. Chapin III., T. Pons. 1998. **Plant Physiological Ecology**. Ed. Springer-Verlag, Nueva York, 540 p.

- Leishman, M., M. Westoby., 1994. The role of seed size in seedling establishment in dry soil conditions-experimental evidence from semi-arid species. *J. Ecol.* 82: 249-258
- Leishman, M., I. Wright., A. Moles., M. Westoby., 2000. The evolutionary Ecology of Seed Size. En: Fenner, M. (ed). **Seeds: The Ecology of regeneration in Plant Communities**. CAB International.
- Li, C. 1998. Some aspects of leaf water relations in four provenances of *Eucalyptus microtheca* seedlings. *For. Ecol. & Manag.* 111:303-308.
- Li, C. 1999. Carbon isotope composition, water-use efficiency and biomass productivity of *Eucalyptus microtheca* populations under different water supplies. *Plant & soil* 214:165-171.
- Lu, Z., P. Neumann., 1998. Water-stressed maize, barely and rice seedlings show species diversity in mechanisms of leaf growth inhibition. *Jour. Exp. Bot.* 49 (329): 1945-1952.
- Lüttge, U. 1997. **Physiological Ecology of Tropical Plants**. Springer. Berlin. Pp 50-53.
- Marañón, T., J. Grubb. 1993. Physiological basis and ecological significance of the seed size and RGR relationship in mediterranean annuals. *Funcional Ecology.* 7. 591-599
- Martin-del Pozzo, A. Geología. 1997. En: González, E., R. Dirzo, R. Vogt (eds). **Historia Natural de los Tuxtlas**. UNAM. México. Pp 26-31.
- Martínez-Ramos, M. 1985. Aspectos sinecológicos del proceso de regeneración natural de una selva alta perenifolia. Tesis licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM.
- Masera, O., M. Ordoñez., R. Dirzo., 1997. Carbon Emissions from mexican forests: Current situation and long term scenarios. *Climatic Change.* 35: 265-295.
- Mazer, S. 1990. Seed mass of Indiana Dune genera and families: taxonomic and ecological correlates. *Evolutionary Ecology.* 4: 326-357.
- Medina, E. 1977. **Introducción a la Ecofisiología Vegetal**. OEA. Washington.
- Milberg, P., M. Pérez-Fernandez., B. Lamont. 1998. Seedling growth response to added nutrients depends on seed size in three woody genera. *J. Ecol.* 86: 624-632.
- Moore, M., W. Covington., P. Fule. 1999. Reference conditions and ecological restoration: A southwestern ponderosa Pine perspective. *Ecological Applications* 9(4):1266-1277

- Nonami, H., W. Yajun., J. Boyer. 1997. Decreased Groth-Induced Water Potencial. *Plant Physiol.* 114: 501-509.
- Nuñez-Farfán, 1985. Aspectos ecológicos de especies pioneras en la selva húmeda. Tesis Biólogo. Facultad de ciencias UNAM.
- Nuñez-Farfán, J., R. Dirzo. 1988. Within-gap spatial heterogeneity and seedling performance in a mexican tropical forest. *Oikos* 51: 274-284.
- Nuñez-Farfán, J., R. Dirzo. 1991. Effects of defoliation on the saplings of a gap-colonizing neotropical tree. *J. Veget. Sci.* 2:259-264.
- Nuñez-Farfán, J., R. Dirzo. 1997. *Heliocarpus appendiculatus* (Jonote) en: González, E., R. Dirzo, R. Vogt (eds). **Historia Natural de los Tuxtlas**. UNAM. México. Pp 119-122.
- Pandey, M., D. Seshu., M. Akbar. 1992. Genetic variation and association of embryo size to rice seed and seedling vigour. *Indian Journal of Genetics and Plant Breeding* 52:310-320.
- Parker, W.C., S. Pallardy. 1991. Gas exchange during a soil drying cycle in seedlings of four black salnut (*Juglans nigra* L.) families. *Tree Physiology* 9:339-348.
- Parrota, J., J. Turnbull., J. Norman. 1997. Catalizing native forest regeneration on degraded tropical lands. *Forest Ecology and Management* 99:1-7.
- Pearson, T., D. Burslem., C. Mullins., J. Dalling. 2002. Germination ecology of neotropical pineers: Interacting effects of environmental conditions and seed size. *Ecology* 83: 2798-2807.
- Poorter, H., C. Remkes. 1990. Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate. *Oecologia* 83:553-559.
- Poorter, L. 1998. *Seedling growth of Bolivian rain forest tree species in relation to light and water availability*. Ed PROMAB. Bolivia.
- Pennington, T., J. Sarukhán. 1998. **Árboles tropicales de México**. FCE. México. Pp 350-353.
- Pérez-Nasser, N. 1985. Viabilidad en el suelo de las semillas de once especies de la vegetación de los Tuxtlas, Veracruz. Tesis Biólogo. Facultad de Ciencias. UNAM
- Pill. W. 1986. Parsley Emergence and Seedling Growth from raw, osmoconditioned and pregerminated seeds. *Hort Science* 2: 1134-1136

- Pons, T. 1991. Induction of dark dormancy in seeds: its importance for the seed bank in the soil. *Functional Ecology* 5:669-675.
- Puig, H. 1976. *Végétation de la Huasteca, Mexique*. Études mésoaméricaines Vol. V. Mission Archéologique et Ethnologique Française au Mexique, Mexico, D. F. 531 pp.
- Puig, H., R. Bracho. 1987. El bosque mesófilo de montaña de Tamaulipas. Instituto de Ecología, Public. 21, México, D.F. 176 pp.
- Raaimakers, D., Lambers, H. 1996. Response to phosphorus supply of tropical tree seedlings: a comparison between pioneer species (*Tapirari obtusa* (Benth.) Mitchell) and a climax species (*Lecythis corrugata* Poit). *New Phytol.* 132:97-102.
- Radin, J., L. Parker. 1979. Water relations of cotton plants under nitrogen deficiency. II. Environmental interactions of stomata. *Plant Physiology*, 64: 499-501.
- Radin, J., J. Mauney., G. Guinn. 1985. Effects of N fertility on plant water relations and stomatal responses to water stress in irrigated cotton. *Crop Science*, 25: 110-115.
- Reich, P., M. Walters, J. Tabone. 1989. Response of *Ulmus americana* seedlings to varying nitrogen and water status. Water and nitrogen use efficiency in photosynthesis. *Tree Physiol.* 5:173-184.
- Richards, R., Z. Lukacs. 2002. Seedling vigour in wheat-Sources of variation for genetic and agronomic improvement. *Australian Journal of Agricultural Research* 53:41-50
- Rico Bernal, M. 1972. Estudio de la sucesión secundaria en la estación Biológica de los Tuxtlas. Tesis Biólogo, Facultad de Ciencias. UNAM.
- Rincón, E., P. Huante. 1994. Influence of mineral nutrient availability on growth of tree seedlings from the tropical deciduous forest. *Trees* 9: 93-97.
- Ruiz-Sánchez, M., R. Domingo., A. Torrecillas., A. Pérez-Pastor. 2000. Water Stress preconditioning to improve drought resistance in young apricot plants. *Plant Sci.* 156: 245-251.
- Rzedowski, J. 1978. *La vegetación de México*. Editorial Limusa. México, D.F. 432 pp.
- Salisbury. 1974. Seed size and mass in relation to environment. *Proc. Roy. Soc. Lon.* B 186: 83-88.
- Salisbury, F., C. Ross. 1994. *Fisiología Vegetal*. Grupo Editorial Iberoamérica, México.

- Salmerón, R. 1984. Germinación de semillas acumuladas en el suelo de una selva húmeda tropical. Los Tuxtlas, Veracruz, México. Tesis Biólogo. Facultad de Ciencias. UNAM.
- Sánchez, M., Rodríguez, P., Morales, M., Ortuño, M., Torrecillas, A. 2002. Comparative growth and water relations of *Cistus albidus* and *Cistus monspeliensis* plants during water deficit conditions and recovery. *Plant Science* 162: 107-113
- Saverimuttu, T., M. Westoby. 1996. Seedling survival under deep shade in relation to seed size: phylogenetically independent contrasts. *Oecologia* 105 281-285.
- Silim, S.N., R. D. Guy., T. B. Patterson., N. J. Livingston. 2001. Plasticity in water-use efficiency of *Picea sitchensis*, *P. Glauca* and their natural híbrids. *Oecologia* 128:317-325.
- Slavik, B. 1974. **Methods of Studing Plant Water Relations**. Academic Publishing House of the Czechoslovak Academy of Sciences Pragua. Springer-Verlag Nueva York.
- Soto, M., L. Gama. 1997. Climas. En: González, E., R. Dirzo, R. Vogt (eds). **Historia Natural de los Tuxtlas**. UNAM. México. Pp 7-31.
- Suzan, H., C. Fragosó. 1989. Investigación y Conservación en la Reserva de la Biosfera "El Cielo", Tamaulipas, México. *Biotam* Vol 1(3).
- Swaine, M. 1996. **The Ecology of Tropical Forest tree Seedlings**. Man and he biosphere series vol 6. 340 pp.
- Taub, D. 2002. Analysis of interspecific variation in plant growth responses to nitrogen. *Canadian Journal of Botany* 80:34-41.
- Toledo, V., 1993. Las Zonas ecológicas de México. En: Ávila Sanchez H. (cd). El análisis regional en México y América Latina. Universidad Autónoma de Chapingo. México.
- Torrecillas, A., R. Galego., A. Pérez-Pastor., M. Ruiz-Sánchez. 1999. Gas Exchange and water relations of young apricot plants Under drought conditions. *Jour. Agric. Sci.* 132: 445-452.
- Valiente-Banuet, A. 1984. Análisis de la Vegetación de Gomez Farias, Tamaulipas. Tesis biólogo. Facultad de ciencias. UNAM.
- Vázquez-Yanes, C. 1981. Germinación de dos especies de tiliáceas arbóreas de la vegetación secundaria tropical: *Belotia campbellii* y *Heliocarpus donnell-smithii*. *Turrialba* 31:81-83.

- Vázquez-Yanes, C., A. Orozco-Segovia. 1982. Seed germination of a tropical rain forest pioneer tree (*Heliocarpus donnell-smithii*) in response to diurnal fluctuation of temperature. *Physiol. Plant.* 56: 295-298.
- Vázquez-Yanes, C., A. Orozco-Segovia. 1992. Effects of litter from a tropical rainforest on tree seed germination and establishment under controlled conditions. *Tree physiol.* 11:391-400.
- Vázquez-Yanes, C., V. Cervantes. 1993. Reforestación con árboles nativos de México. *Ciencia y Desarrollo*. Vol 19 (113):52-58.
- Vázquez-Yanes, C., A. Batis. 1996. La restauración de la vegetación. árboles exóticos vs. árboles nativos. *Revista Ciencias* núm 43.
- Veneklaas, E., L. Poorter. 1998. Growth and carbon partitioning of tropical tree seedlings in contrasting light environments. En: **Inherent variation in plant growth. Physiological mechanisms and ecological consequences**. Eds: Lambers, H., Poorter, H., Van Vuuren, V. Backhuys Publishers. The Netherlands. Pp:337-361.
- Villalobos, A., D. Peláez. 2001. Influences of temperature and water stress on germination and establishment of *Prosopis caldenia* Burk. *Journal of Arid Environments*. 49: 321-328.
- Walters, M., P. Reich. 1989. Response of *Ulmus americana* seedlings to varying nitrogen and water status. 1. Photosynthesis and growth. *Tree Physiology* 5: 159-172.
- Wesson, G., P. Wareing. 1967. Light requirements of buried seeds. *Nature*. 213: 600-601.
- Wesson, G., P. Wareing. 1969. The induction of light sensitivity in weed seeds by burial. *J. Exp. Bot.* 20: 414-425.
- Wheeler, T., R. Ellis. 1994. Effects of seed quality and temperature on pre-emergence root growth of seedlings of onion (*Allium cepa*). *Seed Science & Technology*. 22:141-148.
- Wright, R., R. Wein., B. Dancik. 1992. Population differentiation in seedling root size between adjacent stands of jack pine. *Forest Science* 38:777-785
- Wulff, R. 1995. Environmental maternal effects on seed quality and germination. En: Kiger, J., G. Galili. (eds). **Seed development and germination**. Marcel Pékker inc. USA. Pp 491-506.
- Zar, J.H. 1974. **Biostatistical Analysis**. Prentice Hall. London. U.K. 718 pp.