



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA CHAPINGO

DIVISIÓN DE CIENCIAS FORESTALES

Ecología de la semilla y fotosíntesis en plántulas de
guarumbo (*Cecropia obtusifolia* Bertol.)

TESIS

Como requisito parcial para obtener el grado
de Maestro en Ciencias en Ciencias Forestales

Presenta:

Gabriela Tenorio Galindo



DIRECCION GENERAL ACADEMICA
DEPTO. DE SERVICIOS ESCOLARES
OFICINA DE EXAMENES PROFESIONALES

Chapingo, Texcoco, Edo. de México, Junio de 2006.



BIBLIOTECA DIVISION DE CIENCIAS FORESTALES

**ECOLOGÍA DE LA SEMILLA Y FOTOSÍNTESIS EN PLÁNTULAS DE
GUARUMBO (*Cecropia obtusifolia* Bertol.)**

Tesis realizada por Gabriela Tenorio Galindo bajo la dirección del Comité Asesor indicado, aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

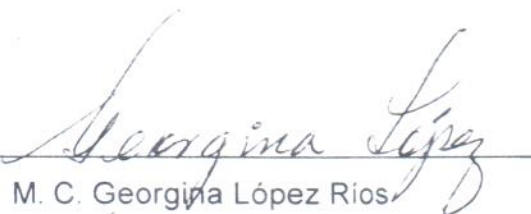
MAESTRO EN CIENCIAS EN CIENCIAS FORESTALES

DIRECTOR:



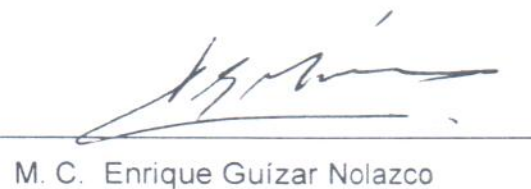
Dr. Dante Arturo Rodríguez Trejo

ASESOR:



M. C. Georgina López Ríos

ASESOR:



M. C. Enrique Guízar Nolasco

Chapingo, Texcoco, Edo. De México, Mayo de 2006.

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por el apoyo otorgado para la realización de esta tesis.

Al Dr. Dante Arturo Rodríguez Trejo por la dirección de la presente tesis, así como su ayuda y apoyo brindados en todo momento durante la investigación.

A la M.C. Georgina López Ríos por su apoyo durante al etapa de investigación, su dirección y por sus sugerencias muy pertinentes.

Al M.C. Enrique Guízar Nolazco, por sus aportaciones para la realización de la presente investigación.

Al Señor Gerardo Mendoza, por su apoyo para realizar la investigación en el Laboratorio de Semillas Forestales.

A la Sra. María Marcos Martínez, por su valiosa ayuda en el Laboratorio de Fisiología Forestal.

DEDICATORIA

A mí familia, siempre fiel en su amor y apoyo.

A mis amigas: Nubia, Odilia, Blanca Estela, Alma y Ma. Magdalena que me han
dado cariño y apoyo.

A tí, que ya durante mucho tiempo hemos compartido nuestras vidas..., Alberto.

DATOS BIOGRÁFICOS

La autora de la presente tesis, nació en el 09 de septiembre de 1980, en Loma de Buena Vista, Hidalgo. En el periodo de 1986-1992 curso la primaria en la Escuela "Fracisco Villa", en la comunidad de donde es originaria. De 1992 a 1995 realizó sus estudios secundarios en la "Telesecundaria 452", de la localidad de San Andrés, Mpio San Bartolo Tutotepec, Hidalgo. En ese mismo año ingresa al Colegio de Bachilleres, plantel Tenango de Doria, Tenango de Doria Hidalgo, para realizar sus estudios medio superior. En 1998 ingresa a la Universidad Autónoma Chapingo, para realizar un año de propedéutico y posteriormente la especialidad de Ingeniero en Restauración Forestal, egresando en el año de 2003. En Enero de 2004 inicia con sus estudios de posgrado en la Universidad Autónoma Chapingo, en el programa de Ciencias Forestales.

RESUMEN

Se probaron los efectos del polimorfismo de la semilla de *Cecropia obtusifolia* en la germinación, considerándose dos tamaños: semillas chicas (< de 1.5 mm de longitud) y semillas grandes (> de 1.5 mm de longitud) y tres colores de la cubierta: negro, café claro y café oscuro. Se consideraron dos regímenes de temperaturas: 30° C en el día y 25° C en la noche, y uno más de 25° C en el día y 20° C en la noche. Se halló que los tres factores fueron significativos, al igual que sus interacciones. Las semillas grandes germinan casi el doble que las pequeñas, los colores claros de la cubierta germinan mejor a un rango de 30/25 °C, y las semillas de color negro germinan mejor en el rango 25/20 °C. También se produjeron plántulas en sol y bajo sombra; se tomaron datos de la tasa fotosintética, la transpiración y la conductancia estomática en estas dos condiciones. No hubo diferencias en las variables estudiadas entre las plantas cultivadas en luz y sombra en las condiciones de estudio.

Palabras clave: *Cecropia obtusifolia*, germinación, color de semilla, tamaño de la semilla, hojas de sol, hojas de sombra, fotosíntesis.

ABSTRACT

In this research, the effects of *Cecropia obtusifolia* seed polymorphism on the germination of this species were studied. Two seed sizes were taken into consideration: small seeds (< 1.5 mm length) and big seeds (>1.5 mm). Also, three seed coat colors were tested: black, dark brown and light brown. Additionally, two temperature ranges were tested: 30° C during the day/25° C at night, and 25°C during the day/20°C at night. The three individual factors and their interactions were significant. Almost twice as many big seeds germinate as small ones; light brown seeds germinate better at 30°C/25°C, and black seeds germinate best at 25°C/20°C. Also, plants were produced under conditions of sun and shade, and data about photosynthetic rate, transpiration, and stomatal conductance in both conditions were taken. There were no differences in the variables that were studied between the plants cultivated under light or shade under these study conditions.

Key words: *Cecropia obtusifolia*, germination, seed color, seed size, sun leaves, shade leaves, photosynthesis.

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS	ii
DEDICATORIA	iii
DATOS BIOGRÁFICOS	iv
RESUMEN.....	v
ABSTRACT	vi
ÍNDICE	vii
ÍNDICE DE TABLAS	xii
ÍNDICE DE FIGURAS	xiii
1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. OBJETIVOS	3
3. HIPÓTESIS	4
4. REVISIÓN DE LITERATURA	5
4.1 Fotosíntesis.....	5
4.2 Fotosíntesis y productividad.....	7
4.2.1 Productividad en hojas de sol y sombra	8
4.3 Factores internos que influyen sobre la fotosíntesis	16
4.4 Factores externos que influyen sobre la fotosíntesis	16
4.4.1 Cantidad e intensidad de luz	17
4.4.2 Temperatura del aire	19

4.4.3 Temperatura del suelo.....	22
4.4.4 Dióxido de carbono.....	23
4.4.5 Agua disponible.....	25
4.4.6 Humedad.....	26
4.4.7 Nutrición mineral.....	27
4.5 Métodos de medición de la fotosíntesis	28
4.6 Plasticidad fenotípica de pioneras tempranas	30
4.7 Descripción de la especie.....	34
4.8 Semilla	36
4.8.1 La semilla en las especies sucesionales.....	36
4.8.2 Semilla y luz	43
4.9 Temperatura en la germinación	46
4.10 Tamaño, forma y color de la semilla y sus implicaciones ecológicas.....	48
4.10.1 Tamaño	49
4.10.2 Ventajas de las semillas grandes sobre las semillas pequeñas.....	53
4.10.2.1 Competencia	54
4.10.2.2 Sombra.....	55
4.10.2.3 Humedad baja en el suelo.....	56
4.10.2.4 Pérdida de nutrientes	56
4.10.2.5 Profundidad	57
4.10.2.6 Herbivoría.....	58

4.10.3 Color	59
5. METODOLOGÍA	62
5.1 Recolección de semilla	62
5.2 Descripción del sitio de recolección	62
5.2.1 Localización.....	62
5.2.2 Clima	63
5.2.3 Orografía	63
5.2.4 Suelos	64
5.2.5 Vegetación	64
5.2.6 Hidrografía.....	65
5.3 Análisis de la semilla de <i>Cecropia obtusifolia</i>	65
5.3.1 Morfología de la semilla.....	65
5.4 Características físicas	66
5.4.1 Pureza.....	66
5.4.2 Peso	66
5.4.3 Contenido de humedad	67
5.4.4 Viabilidad.....	68
5.4.5 Vigor	68
5.4.6 Velocidad de germinación	69
5.4.7 Germinación	69
5.5 Producción de plantas.....	71

5.6 Medición de fotosíntesis en plántulas de <i>C. obtusifolia</i>	71
5.6.1 Análisis anatómico.....	72
5.7 Análisis estadístico	73
6. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	76
6.1 Morfología de las semillas.....	76
6.1.1 Características externas.....	76
6.1.2 Características de la cubierta seminal.....	77
6.1.3 Características físicas	80
6.1.3.1 Pureza.....	80
6.1.3.2 Peso	80
6.1.3.3 Contenido de humedad	81
6.1.3.4 Viabilidad.....	81
6.1.4 Prueba de germinación considerando la fuente de la semilla (árbol)	81
6.1.5 Prueba de germinación considerando el tamaño de la semilla y su color y la temperatura.....	85
6.1.6 Velocidad de germinación para un intervalo de temperatura de 30° C y 25° C y un fotoperiodo de 12 horas	97
6.1.7 Velocidad de germinación para un intervalo de temperatura de 25° C y 20° C y un fotoperiodo de 12 horas	98
6.2 Respuesta fotosintética de plántulas de <i>Cecropia obtusifolia</i> Bertol al crecimiento en distintos niveles de luz.....	99

6.2.1 Tasa de fotosíntesis	99
6.2.2 Tasa de transpiración y conductancia estomatal.....	103
6.2.3 Tasa fotosintética a distintas temperaturas	107
6.2.4 Transpiración y conductancia estomática.....	109
6.2.5 Anatomía de las hojas.....	117
7. Conclusiones.....	119
7.1. Semilla	119
7.2 Fotosíntesis.....	120
8. LITERATURA CITADA	121

ÍNDICE DE TABLAS

Cuadro 1.	Algunas adaptaciones típicas de hojas a diferentes ambientes de luz. En <i>Fagus sylvatica</i> y <i>Sinapsis alba</i>	10
Cuadro 2.	Diferencias entre hojas de sol y de sombra.....	13
Cuadro 3.	Variables fisiológicas de <i>Cecropia obtusifolia</i>	33
Cuadro 4.	Significancia de factores individuales e interacción en la germinación de la semilla de <i>C. obtusifolia</i>	81
Cuadro 5.	Significancia de factores individuales e interacción en la germinación de la semilla de <i>C. obtusifolia</i>	86
Cuadro 6.	Valores promedios en las variables fisiológicas medidas para las plantas cultivadas en sol y en sombra en plántulas de <i>Cecropia obtusifolia</i> Bertol en diferentes condiciones.....	101

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1.	Hilo en la semilla de <i>Cecropia obtusifolia</i>	76
Figura 2.	Semillas de <i>Cecropia obtusifolia</i> . A) Semilla de color café claro, B) Semilla de color café oscuro, C) Semilla de color negro.....	77
Figura 3.	Corte transversal de la semilla de <i>Cecropia obtusifolia</i> .A) Primera capa de células de la cubierta seminal, B) Segunda capa de células de la cubierta seminal, END) Endospermo.....	78
Figura 4.	Endospermo y estructuras circundantes. END) Endospermo, CS) Cubierta seminal, B) Cuerpos de proteínas, A) Granos de almidón (aumento 100X).....	79
Figura 5.	Embrión de <i>Cecropia obtusifolia</i> , aumento 10X.....	79
Figura 6.	Corte transversal de la semilla de <i>Cecropia obtusifolia</i> , mostrando la cubierta seminal (A), el endospermo (B) y el embrión (C).....	80
Figura 7.	Porcentaje de germinación por número de árbol de <i>Cecropia obtusifolia</i> correspondiente a los regímenes de temperatura 30/25 (A) y 25/20 (B). Las barras de error	

	representan diferencia mínima significativa.....	82
	Porcentaje de germinación de la semilla de <i>Cecropia obtusifolia</i> por categoría diamétrica, para el régimen	
Figura 8.	30/25.	83
Figura 9.	Porcentaje de germinación de la semilla de <i>Cecropia obtusifolia</i> por categoría diamétrica, para el régimen	
	25/20.....	84
Figura 10.	Efecto de la interacción tamaño de semilla y temperatura en la germinación de <i>Cecropia obtusifolia</i> correspondiente a los regímenes de temperatura 30/25 (A) y 25/20 (B). g=semilla grande, ch=semilla chica.....	88
Figura 11.	Efecto de la interacción color de la semilla y temperatura en la germinación de <i>Cecropia obtusifolia</i> , correspondiente a los regímenes de temperatura 30/5 (A) y 25/20 (B). co=semilla color café oscuro, cc=semilla café claro, n=semilla negra.....	92
Figura 12.	Efecto de la interacción tamaño de semilla, color y temperatura en la germinación de <i>Cecropia obtusifolia</i> correspondiente a los regímenes de temperatura 30/25 (A) y 25/20 (B). g=semilla grande, ch=semilla chica,	

cc=café claro, co=café oscuro, n=negro.....	94
Figura 13. Germinación acumulada de la semilla de <i>Cecropia obtusifolia</i> para un régimen de temperatura de 30° C (día) y 25° C (noche) y un fotoperiodo de 12 horas.....	97
Figura 14. Germinación acumulada de la semilla de <i>Cecropia obtusifolia</i> para un rango de temperatura de 25° C (día) y 20° C (noche) y un fotoperiodo de 12 horas.....	98
Figura 15. Valores de fotosíntesis (A, en $\mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) para plantas de <i>Cecropia obtusifolia</i> cultivadas en sol y en sombra, en diferentes condiciones.....	100
Figura 16. Valores de transpiración (E, $\text{m mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) para plantas de <i>Cecropia obtusifolia</i> cultivadas en sol y en sombra, en diferentes condiciones.....	104
Figura 17. Valores de concentración de CO_2 (Ci , $\text{vpm} = \mu \text{ mol mol}^{-1}$) para plantas cultivadas de <i>Cecropia obtusifolia</i> en sol y en sombra, en diferentes condiciones.....	105
Figura 18. Valores de conductancia estomatal (gs , $\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) para plantas de <i>Cecropia obtusifolia</i> cultivadas en sol y en sombra, en diferentes condiciones.....	106
Figura 19. Tasa de fotosíntesis (A, $\mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) a diferentes	

	temperaturas para plantas de <i>Cecropia obtusifolia</i> de sol en condiciones de sol y sombra.....	108
Figura 20.	Tasa de fotosíntesis (A , $\mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) a diferentes temperaturas para plantas de <i>Cecropia obtusifolia</i> de sombra en condiciones de sol y sombra.....	109
Figura 21.	Tasa de transpiración (E , $\text{m mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) para las plantas de sol en diferentes condiciones.....	110
Figura 22.	Tasa de transpiración (E $\text{m mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) para las plantas de <i>Cecropia obtusifolia</i> de sombra en diferentes condiciones.....	111
Figura 23.	CO_2 sub-estomatal (C_i , $\text{vpm} = \mu \text{ mol mol}^{-1}$) para plantas de <i>Cecropia obtusifolia</i> de sol en diferentes temperatura y condiciones.....	113
Figura 24.	CO_2 sub-estomatal (C_i , $\text{vpm} = \mu \text{ mol mol}^{-1}$) para plantas de <i>Cecropia obtusifolia</i> de sombra en diferentes temperatura y condiciones.....	113
Figura 25.	Conductancia estomática (g_s , $\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) para plantas de <i>Cecropia obtusifolia</i> de sol en diferentes condiciones de temperatura y luz.....	114

Figura 26	Conductancia estomática ($gs, mol\ m^{-2}\ s^{-1}$) para plantas de <i>Cecropia obtusifolia</i> de sombra en diferentes condiciones de temperatura y luz.....	115
Figura 27.	Corte transversal de hoja de sol de <i>Cecropia obtusifolia</i> . Aumento 10X.....	117
Figura 28.	Corte transversal de hoja de sombra <i>Cecropia obtusifolia</i> . Aumento 10X.....	118

1. INTRODUCCIÓN

Cecropia es un género perteneciente a la familia Cecropiaceae, el género cuenta con 61 especies restringidas a la región del Neotrópico y juega un papel muy importante en la ecología de los bosques tropicales. Uno de los mejores estudios realizados con esta especie es su interacción mutualista con las hormigas del género *Azteca* (Davidson, en prensa, citado por Lobova *et al.*, 2003). Otro papel importante, es el que desempeña como especie colonizadora en áreas de disturbio; un individuo de *Cecropia* puede producir semillas durante casi todo el año, la tasa de fecundidad anual varía de 1.4×10^4 a 1.4×10^7 , semillas por árbol, e incrementa con el diámetro y el número de ramas (Álvarez-Buylla y Martínez- Ramos, 1992), como es el caso de *Cecropia obtusifolia*, una especie abundante en México. A estas investigaciones se les unen aquellas enfocadas hacia su función de especie pionera en la sucesión. *Cecropia obtusifolia* también ha sido estudiada por sus propiedades curativas; Herrera *et al.* (2004) reportan que la infusión de hojas secas de esta especie reduce en un 15% la glucosa en pacientes con diabetes mellitus tipo dos. Sin embargo, los estudios que abarcan el comportamiento ecofisiológico de esta especie son limitados.

Cecropia obtusifolia, tiene una estricta dependencia a los claros grandes, mayores de 100 m^2 (Álvarez-Buylla y Martínez- Ramos, 1992) para establecerse y llegar a la madurez, aunque esta dependencia es más bien a nivel de crecimiento y sobrevivencia y no a nivel de germinación de las semillas.

Es posible que llegue a germinar en pequeños claros ó en sitios sucesionales maduros, a la espera de que se abra un claro para poder desarrollarse. La luz es uno de los factores que más influyen para el establecimiento de esta especie.

Por otra parte, existen muchas investigaciones (Weis, 1982; van Mólken *et al.*, 2005; van Ulf, 2004; Thompson ,1990; Paolini *et al.* 2001) enfocadas al estudio de la ecología del heteromorfismo en la semilla, esto es, la producción de varios tipos de semillas por la misma planta. El tamaño de la semilla y la morfología están usualmente correlacionados, sin embargo, el cómo la morfología de la semilla afecta el porcentaje de germinación, es poco conocido. Por lo anterior, se estudia el heteromorfismo existente en la especie *Cecropia obtusifolia*, la cual produce semillas diferentes en tamaño y en color, y el porcentaje de germinación varía de acuerdo al tamaño de la semilla y/o al color. Así mismo, se analizaron y reportan las implicaciones ecológicas por las cuales se da esta variación en la germinación.

2. OBJETIVOS

1. Cuantificar el efecto de la luz sobre la intensidad del proceso fotosintético en plántulas de *Cecropia obtusifolia* Bertol.
2. Conocer la plasticidad fotosintética de la especie sometiéndola a condiciones de luz limitada.
3. Diferenciar los cambios morfológicos de la hoja, tales como el número de capas de células en empalizada y el desarrollo de las células de la epidermis y del tejido del parénquima esponjoso en plantas que se encuentran en condiciones de luz y en plantas con sombra.
4. Describir la morfología de la semilla de *Cecropia obtusifolia*, y sus características de peso, pureza, contenido de humedad, viabilidad y germinación.
5. Analizar el heteromorfismo en la semilla del guarumbo y sus implicaciones en el porcentaje de germinación.
6. Estudiar la germinación de las semillas de *Cecropia obtusifolia*, bajo diferentes condiciones de temperatura.

3. HIPÓTESIS

Ho: La reducción en la radiación fotosintéticamente activa (RFA) no afecta la tasa de fotosíntesis en plántulas de *Cecropia obtusifolia*.

Ha: La reducción en la radiación fotosintéticamente activa (RFA) afecta la tasa de fotosíntesis en plántulas de *Cecropia obtusifolia*.

Ho: El color y tamaño de las semillas de *Cecropia obtusifolia* no tienen ningún efecto en la germinación.

Ha: El color y tamaño de las semillas de *Cecropia obtusifolia* si afectan la germinación.

Ho: La fluctuación en temperatura no afecta la germinación de semillas de *Cecropia obtusifolia*.

Ha: La fluctuación en temperatura, afecta la germinación de semillas de *Cecropia obtusifolia*.

4. REVISIÓN DE LITERATURA

4.1 Fotosíntesis

Químicamente, el proceso fotosintético comprende el almacenamiento de una parte de la energía de la luz solar. Involucra dos acciones, una acción de reducción y una de oxidación (Odum, 1972). Este proceso es vital para el crecimiento y la supervivencia de todas las plantas durante su ciclo de vida. El 40% de la masa seca de una planta consiste de carbón fijado en la fotosíntesis (Lambers *et al.*, 1998).

Bidwell (1979), define la fotosíntesis como la absorción de energía lumínica y conversión en potencial químico establecido por la síntesis de compuestos orgánicos.

En las plantas verdes este proceso ocurre en los cloroplastos y se describe como sigue, de acuerdo con Kozlowski y Pallardy (1994).



El ($\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$) representa el producto del CO_2 reducido al nivel de carbohidrato. La energía fotoquímica derivada de la absorción de luz por la clorofila es usada en las primeras etapas para remover electrones del agua y producir O_2 . Los electrones son entonces transportados al NADPH junto con el ATP producido por

fosforilación; durante el transporte de electrones es finalmente usado para producir el CO_2 a nivel de carbohidratos (Lawlor, 1987).

Lambers *et al.* (1998), describen tres principales procesos que suceden en la fotosíntesis:

1. Absorción de los fotones de la luz por pigmentos, principalmente la clorofila, asociado a dos fotosistemas. Los pigmentos están embebidos dentro de la estructura interna de los tilacoides y absorben la mayor parte de la radiación fotosintéticamente activa (400 a 700 nm). Ellos transfieren la energía a las reacciones en el centro del fotosistema, donde inician los procesos secundarios.
2. Los electrones derivados del rompimiento de las moléculas de agua con la producción simultánea de oxígeno son transportados a lo largo de una cadena de transporte de electrones, esto ocurre en la membrana de los tilacoides. En estos procesos se produce el NADPH y el ATP para ser usados en las siguientes reacciones. Estas dos reacciones dependen de la luz, y por ello forman parte de la llamada fase de luz de la fotosíntesis.
3. El NADPH y el ATP son usados en ciclo de reducción del carbón (Ciclo de Calvin), en el cual el CO_2 es asimilado y llevado a la síntesis de los componentes C_3 (triosa-fosfato); este proceso puede realizarse en ausencia de luz y por ello es llamado fase oscura de la fotosíntesis.

4.2 Fotosíntesis y productividad

Un gran número de investigadores han mostrado un gran interés en cuanto al uso de la tasa de fotosíntesis como índice de crecimiento potencial de los árboles y sus genotipos. Sin embargo, las mediciones por periodos cortos de tiempo de la capacidad fotosintética frecuentemente no son confiables para estimar el crecimiento potencial, porque en suma a la tasa de fotosíntesis, existen otras cuatro importantes características fisiológicas que determinan el crecimiento. Estas incluyen, el patrón estacional de la fotosíntesis, la relación de fotosíntesis – respiración, la separación o destino de los fotosintatos dentro del árbol, y la cantidad de follaje producido (Kozlowski *et al.*, 1991).

Una planta con una alta tasa de fotosíntesis en una estación, puede no tener una alta tasa de fotosíntesis para otra época del año. Zelawski y Goral (1966; citado por Kozlowski y Pallardy, 1997), encontraron que la tasa de fotosíntesis de un ecotipo de tierra alta de pino Scotch (*Pinus palustris*) fue más alta que la de dos ecotipos de tierra baja, esto durante abril y agosto. En cambio, la tasa fotosintética del ecotipo tierra alta, declina rápidamente, y durante el otoño fue más baja que la de los ecotipos de tierra baja. Los autores referidos hablan de que para calcular la producción de materia seca o productividad deberían considerarse los datos provenientes de cada estación, para no sobreestimar o subestimar la tasa fotosintética.

Varias especies de árboles correspondientes a distintas etapas sucesionales, exhiben diferentes respuestas ecofisiológicas y características estructurales de la hoja. Por ejemplo, las especies sucesionales tempranas frecuentemente tienen una más alta tasa de intercambio de gas, menor inhibición no estomatal de la fotosíntesis, bajo potencial osmótico y hojas de tipo más xerofítico que las especies sucesionales tardías (Ellsworth y Reich, 1992). Las especies sucesionales tempranas pueden tener un intervalo más amplio de respuestas fenotípicas que las pioneras tardías (Bazzaz, 1979). Sin embargo, existe muy poca evidencia de este fenómeno en especies de árboles (Teskey y Shiestha, 1985).

4.2.1 Productividad en hojas de sol y sombra

De acuerdo con Combs *et al.* (1985), las hojas que se encuentran recibiendo una mayor cantidad de luz, son dos o tres veces más gruesas que aquellas que están sombreadas; así mismo, tienen más de una capa de células en el parénquima en empalizada y con mucha frecuencia un parénquima esponjoso bien desarrollado; el tamaño de los estomas puede ser más pequeño, aunque aumenta el número de estomas por unidad de área foliar.

Salisbury y Ross (1994), mencionan que las hojas de sol se hacen más gruesas que las hojas de sombra debido a que forman células en empalizada más largas o una capa adicional de estas células. Las hojas de sombra por lo

general tienen más clorofila b, sobre todo a causa de que los cloroplastos poseen más grana que los de las hojas de sol.

Las características anatómicas antes señaladas, combinadas con propiedades fisiológicas, como un incremento de la razón del complejo recolector de luz en los fotosistemas, permiten a las hojas de sombra aprovechar en forma muy eficiente irradiancias bajas, esta última característica es indicada por cambios en la razón clorofila:citocromo f. La adaptación de las hojas sombreadas a irradiancias bajas, significa que no pueden hacer uso de irradiancias altas. En luz solar plena los plastidios de esas hojas incluso pueden ser destruidos por el proceso fotooxidante. Por lo tanto, en las hojas soleadas el parénquima empalizada de muchas capas puede funcionar como protección contra irradiancias altas para proteger al clorénquima que está abajo. El incremento en número y el menor tamaño de los estomas en las hojas de sol evita la tensión hídrica por medio de la regulación de absorción de CO₂, aún si la humedad relativa del aire circundante es baja (Combs *et al.*, 1985). Algunas de las principales diferencias entre hojas de sol y sombra a nivel morfológico se muestran en el cuadro 1.

Cuadro1. Algunas adaptaciones típicas de hojas a diferentes ambientes de luz.

En *Fagus sylvatica* y *Sinapsis alba*.

Característica	Hojas soleadas (luz abundante)	Hojas sombreadas (luz escasa)
Área foliar (cm ²)	25	38
Número de nervaduras laterales por hoja	16	18
Densidad estomática por mm ² de área foliar	214 ± 26	144±11
Tamaño de los estomas	Más pequeños	Más grandes
Razón parénquima de empalizada/esponjoso	1.3 ± 0.1	0.8±0.1
Contenido de clorofila (mg por 100 cm ² de área foliar)	5.0	4.4
Contenido relativo clorofila por plastidio	70%	100%
Razón clorofila a/b	3.6 ±0.2	2.7±0.13
Diámetro del grana (µm)	0.25	0.44
Fluorescencia variable	2.5	1.5
Fotosíntesis foliar neta (mg CO m ⁻² s ⁻¹)	0.44	0.25
Respiración en la oscuridad (mg CO m ⁻² s ⁻¹)	0.1	0.05
Km (RuBP) (mM)	0.23	0.36
Clorofila por fitocromo f	320	900

Fuente: Combs *et al.*, (1988).

Lambers *et al.* (1998), mencionan que una de las adaptaciones de las hojas de sol, es la formación de células en empalizada más largas ó bien un incremento en la capa de éstas. Especies del género *Eucalyptus* pueden tener parénquima en empalizada sobre el haz y el envés de la hoja.

El mesófilo esponjoso en la parte dorsoventral de la hoja de dicotiledóneas incrementa la distancia que la luz tiene que recorrer en las hojas. Por lo tanto,

una proporción mayor de mesófilo esponjoso en las hojas de sombra intensifica la absorbancia de la hoja debido a una mayor dispersión interna de la luz. Las hojas de plantas de sombra, tales como las que se encuentran en el sotobosque de un bosque tropical lluvioso, pueden tener estructuras anatómicas especializadas que intensifiquen la absorción de la luz. Las células de la epidermis pueden actuar como lentes que concentran la luz en una delgada capa del mesófilo (Lambers *et al.*, 1998).

Los pocos cloroplastos por unidad de área en las hojas de sombra, comparados con las hojas de sol, se deben a la reducción del mesófilo. La estructura interna de los cloroplastos de las hojas de sol y sombra muestra diferencias. Los cloroplastos de las hojas de sombra tienen un pequeño volumen de estroma, donde se localizan las enzimas del ciclo de Calvin, pero tiene un grana más grande, en el cual está contenido la mayor parte de los cloroplastos. Estas diferencias se pueden encontrar tanto en plantas de sol y sombra que crecen en diferentes condiciones de luz ó en las hojas de sol y sombra de una sola planta (Lambers *et al.*, 1998).

En comparación con especies de sotobosque, especies codominantes y especies dominantes de un bosque lluvioso de Costa Rica estudiadas por Porter *et al.* (1995), resultan en pequeñas diferencias en la absorbancia de la hoja (de 400 a 700 nm) entre especies. Las especies adaptadas a la sombra tienen una más alta absorbancia en los ambientes con luz baja; mientras que para las especies de sol es lo opuesto, pues muestran un mayor nivel de

absorbancia en los ambientes con altos niveles de luz. La concentración de clorofila por unidad de área fue la misma para los tres ambientes, porque una mayor concentración de clorofila por unidad de masa fresca de la hoja y por unidad de proteína de la hoja en especies de sotobosque compensan el mayor grosor de las hojas en las especies de sol.

La proporción entre clorofila a y clorofila b es menor en las hojas adaptadas a la sombra. Las hojas de sol tienen una mayor cantidad de enzimas para el ciclo de Calvin, por unidad de área de la hoja, comparado con las hojas de sombra, debido a que tienen más capas de células, un número más grande de cloroplastos por célula, y un mayor volumen del estroma, donde se localizan las enzimas. Las hojas de sol también tienen más estroma a la vista en la membrana de los tilacoides, que contienen la $b_6 f$ citocromo y la ATPasa. Todos estos componentes determinan la capacidad fotosintética de la hoja, y por lo tanto al poseer más de estos elementos las hojas de sol tienen una mayor tasa de fotosíntesis. Las hojas de sol no sólo tienen una tasa de fotosíntesis alta, sino también una alta tasa de respiración, que se debe probablemente a la gran demanda de energía para la respiración y poder mantener el gran número de células. Por otra parte, el comportamiento de la fotosíntesis sigue una curva gradual para las hojas de sol y una curva aguda para las hojas de sombra (Lambers *et al.*, 1998) (Cuadro 2). Yano y Terashima (2001), encontraron que las hojas de *Chenopodium album*, cultivadas en luz baja ($60 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) desarrollaron cloroplastos con un grana grueso, mientras que las hojas cultivadas en altas densidades de radiación ($360 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) desarrollaron

hojas con cloroplastos con un grana delgado; ambos tipos de hojas mostraron solamente una capa de células en el tejido del parénquima en empalizada.

Cuadro 2. Diferencias entre hojas de sol y de sombra.

	Hoja de sol	Hoja de sombra
Características estructurales		
Masa seca por área de la hoja	Alta	Baja
Grosor de la hoja	Gruesa	Delgada
Grosor del parénquima en empalizada	Grueso	Delgado
Grosor del parénquima esponjoso	Similar	Similar
Densidad estomatal	Alta	Baja
Cloroplastos por área	Muchos	Pocos
Volumen del estroma por tilacoides	Bajo	Alto
Tilacoides por grana	Pocos	Muchos
Características bioquímicas		
Clorofila por cloroplasto	Baja	Alta
Clorofila por área	Similar	Similar
Clorofila por masa seca	Baja	Alta
Proporción de clorofila a/b	Alta	Baja
Complejo de cosecha de luz por área	Baja	Alta
Componentes del transporte de electrones por área	Alta	Baja
Unión del factor (ATP por asa) área	Alta	Baja
Rubisco por área	Alta	Baja
Nitrógeno por área	Alta	Baja
Xantofilas por área	Alta	Baja
Intercambio de gas		
Capacidad fotosintética por área	Alta	Baja
Respiración en la oscuridad por área	Alta	Baja
Capacidad fotosintética por masa seca	Similar	Similar
Respiración en la oscuridad por masa seca	Similar	Similar
Capacidad de carboxilación por área	Alta	Baja
Capacidad de transporte de electrones por área de producción de fotones	Alta	Baja
Producción de fotones	Similar	Similar
Curva de respuesta a la luz	Gradual	Aguda

Fuente: Lambers *et al.*, (1998).

Abrams y Mostoller (1995), realizaron distintas mediciones en un grupo de especies pioneras, entre ellas la estructura de la hoja, durante una estación seca en sitios abiertos y en sitios de sotobosque. El grupo de especies estudiadas lo constituyeron dos pioneras tempranas: *Populus grandidentata* y *Prunus serotina*, dos especies emergentes: *Fraxinus americana* y *Carya tomentosa*, y dos pioneras tardías: *Acer rubrum* y *Cornus florida*. Entre otros resultados encontraron que la fotosíntesis neta y la conductancia de la hoja para la difusión del vapor del agua varían con el sitio y las especies, siendo más alto para las plantas que crecían en sitios abiertos y para las especies sucesionales tempranas que crecían tanto en sitios abiertos como en el sotobosque. En respuesta a el periodo de máxima sequía, tanto las hojas de sol como las hojas de sombra de las especies sucesionales tempranas mostraron una menor reducción en la tasa de fotosíntesis que las hojas de las otras especies. Las hojas de sombra de todas las especies fueron más susceptibles a la sequía que las hojas de sol, lo que sugiere que las hojas de sombra tienen limitaciones morfológicas y fisiológicas a la densidad del flujo de fotones y a la sequía, en comparación con las hojas de sol. Las hojas de sol fueron más gruesas y con una mayor masa por área y contenido de nitrógeno que las hojas de sombra, y las especies sucesionales tempranas y emergentes tuvieron un más alto contenido y concentraciones de nitrógeno que las especies sucesionales tardías. En ambos tipos de hojas, tanto hojas de sol, como "hojas de flecos de sol", la tasa de fotosíntesis estacional estuvo positivamente relacionada con las siguientes variables: el potencial hídrico de la hoja antes del alba, la difusión del vapor de agua, la masa por área y el nitrógeno, y estuvo

negativamente relacionada con el déficit de presión de vapor, el potencial hídrico de la hoja al medio día y el CO₂ interno.

Harley *et al.* (1996), encontraron que la tasa de fotosíntesis, la conductancia estomatal y la tasa de emisión de isopreno en *Liquidambar styraciflua*, sufren diferencias al ser medidas en hojas de sol (parte superior del dosel) y en hojas de sombra (interior del dosel). La tasa de emisión de isopreno, expresada por el área de la hoja, fue significativamente menor en hojas de sombra que en hojas de sol; sin embargo, debido a que el área específica de las hojas de sol fue más baja que la de las hojas de sombra, la diferencia entre hojas de sol y sombra fue menor, aunque todavía significativa, cuando la tasa de emisión del isopreno fue expresada en una base de masa seca. La saturación de la fotosíntesis neta y la emisión de isopreno ocurren en un nivel más bajo de densidad de flujo de fotones fotosintéticos en las hojas de sombra que en las hojas de sol.

Weiser *et al.* (2003), al realizar un estudio en *Fagus sylvatica* relacionando la edad del árbol y la influencia del microclima con la capacidad a la resistencia al estrés oxidativo en árboles y plántulas de haya europea (*Fagus sylvatica*), encontró que independientemente de la edad del árbol, las hojas de sol tienen una más baja área específica de la hoja, un bajo contenido de pigmentos y una mayor capacidad del sistema antioxidativo que las hojas de sombra.

4.3 Factores internos que influyen sobre la fotosíntesis

De acuerdo con Sesták, Catsky y Jarvis (1971), los factores limitantes de la tasa fotosintética pueden dividirse en genéticos, ambientales e internos. Dentro de los factores internos mencionan el estado patológico de la planta, estado de desarrollo de la planta, ritmos endógenos, edad de la hoja, edad del meristemo, y el efecto de las condiciones del crecimiento: adaptación y pre-tratamientos.

Milthorpe y Moorby (1979, citados por Rodríguez, 1986), indican que existen factores propios de la planta (internos) y factores propios del medio (externos) que influyen sobre la tasa de asimilación de bióxido de carbono. Señalan como los factores de más importancia los siguientes: ontogenia de la planta, existencia de resistencia a los procesos de difusión y tipos de mecanismos de fijación de CO₂.

4.4 Factores externos que influyen sobre la fotosíntesis

Kozlowski y Pallardy (1997) y Mansfiel y Jones (1976), señalan que son muchos los factores ambientales que influyen la fotosíntesis, incluyendo calidad e intensidad de luz, temperatura, concentración de CO₂ y de O₂ en el aire, agua disponible, humedad del aire, velocidad del viento, estado nutrimental de las plantas, fertilidad del suelo, salinidad, contaminantes, y varias interacciones entre éstos. Las condiciones ambientales influyen la fotosíntesis en un

periodo corto de tiempo (días o semanas) por la regulación de la conductancia estomatal y la capacidad fotosintética del mesófilo. En periodos prolongados de tiempo, la fotosíntesis también es regulada por las condiciones ambientales a través de cambios en el área de la hoja.

4.4.1 Cantidad e intensidad de luz

La fotosíntesis se ve afectada por la cantidad e intensidad de la luz. Richter (1972), menciona que al incrementar la intensidad lumínica aumenta la intensidad fotosintética primeramente en forma lineal, luego disminuye paulatinamente y por último alcanza un valor constante, donde la capacidad fotosintética está “saturada” de luz. Este valor de saturación es alcanzado por las distintas especies con diferente velocidad; en las plantas heliófilas, esto ocurre solamente después de llegar a intensidades de radiación relativamente altas, en plantas umbrófilas, por el contrario, el estado de saturación de luz es alcanzado con relativa rapidez, o sea que se requiere intensidades de luz relativamente bajas.

El punto de compensación, corresponde a la intensidad de luz bajo la cual la fotosíntesis consume tanto dióxido de carbono como el que produce el proceso simultáneo de respiración en la planta. En las plantas heliófilas se alcanza el punto de compensación a una intensidad de luz considerablemente más alta que en las plantas umbrófilas, es decir, las plantas umbrófilas ya tienen a bajas

intensidades de luz un balance positivo de producción de materia y por lo tanto pueden vivir. Las plantas heliófilas en cambio, bajo las mismas condiciones, tienen un balance negativo. El punto de compensación de luz varía con la especie, el genotipo, el tipo de hoja, la edad de la hoja (las hojas jóvenes tienen un más alto punto de compensación de luz que las hojas viejas), la concentración de CO₂ del aire y la temperatura (Kozlowski *et al.*, 1991).

La fotosíntesis no es un proceso uniforme, sino que se compone de un complejo de reacciones fotoquímicas que dependen de la luz y de una serie de reacciones enzimáticas dependientes de la temperatura. Éstas últimas se hacen evidentes solamente en el estado de saturación de luz, punto en el cual un aumento de la temperatura aumenta la intensidad fotosintética (Richter 1972).

Por otro lado, la tasa de fotosíntesis varía generalmente por la diferencia en exposición de las hojas a la intensidad de la luz (Kozlowski y Pallardy, 1997). La inhibición estomatal y no estomatal están involucradas en la reducción de la fotosíntesis por la sombra. Los estomas pueden responder directamente a la luz o por medio del agotamiento de CO₂ en el mesófilo, o puede ser que sucedan ambos eventos (Sharkey y Ogawa, 1987). La luz brinda la energía para la fotosíntesis. La exposición a la luz para algunas longitudes críticas de tiempo (inducción) es necesaria para la adquisición de la capacidad fotosintética a su máximo (Perchorowitz *et al.*, 1981), probablemente a través de la regulación de enzimas importantes, especialmente la Rubisco, en el proceso fotosintético (Salvucci *et al.*, 1986). Los efectos de la intensidad de luz sobre la

fotosíntesis son modificados por las interacciones con otros factores ambientales.

4.4.2 Temperatura del aire

La fotosíntesis de las plantas leñosas ocurre en un amplio intervalo de temperaturas, el intervalo específico depende del genotipo de las especies, la edad y origen de la planta, y la época del año. Con un incremento en el suplemento de CO₂ y una alta intensidad de luz, se incrementa la fotosíntesis neta con una elevación en la temperatura del aire por arriba de la temperatura crítica, cerca de la cual se inicia a declinar rápidamente. En la mayoría de las especies de zona templada, la tasa de fotosíntesis se incrementa partiendo de muy cerca de la congelación hasta obtener un máximo a temperaturas entre 15 y 25° C. El efecto de la temperatura del aire usualmente es modificado por la intensidad de la luz, la disponibilidad del CO₂, la temperatura del suelo, la disponibilidad de agua, y los efectos previos de los factores ambientales (Kozlowski y Pallardy, 1997).

En árboles tropicales, la tasa de fotosíntesis frecuentemente es reducida por temperaturas por debajo de 15° C ó cerca del punto de congelación. Por ejemplo, en el cafeto (*Coffea arabica*) después de ser expuesto a temperaturas de 4° C, por las noches, la tasa de fotosíntesis se reduce más de la mitad. La exposición a temperaturas de 0.5°C induce la necrosis de las hojas, y las

plantas no absorben grandes cantidades de CO₂. Si las hojas no son dañadas por las temperaturas bajas, la fotosíntesis se recupera totalmente en 2 o 6 días. Después de 10 noches de exposición a temperaturas muy frías, la fotosíntesis declina a menos de 10% de la tasa inicial (Kozlowski y Pallardy, 1997).

Las plantas leñosas presentan una aclimatación y adaptación a un rango de temperatura dentro de las cuales pueden crecer. Por ejemplo, la temperatura óptima del albaricoque (*Prunus armeniaca*) cambia de los 24° C hasta cerca de los 38° C a mediados de Agosto, seguido por un descenso, hasta llegar cerca de los 27° C a finales de Septiembre (Lange *et al.*, 1974). La temperatura óptima también varía con el gradiente de temperatura altitudinal. Las plántulas del bálsamo (*Myroxylon balsamum*) muestra un patrón clinal de adaptación, la temperatura óptima para la fotosíntesis decrementa en 2.7° C por cada 300 m de elevación (Fryer y Ledig, 1972).

El tiempo requerido por las plantas para la aclimatación a la temperatura de la fotosíntesis en respuesta a los cambios de temperatura varía con la especie, la ontogenía y el estado de nutricional. Fueron requeridos de 7 a 30 días para la aclimatación de diferentes poblaciones altitudinales de col (*Brassica oleracea*) (Slatyer y Ferrar, 1977; citados por Kozlowski y Pallardy, 1997).

Ciertas bacterias y algas verde azules fotosintetizan a temperaturas tan elevadas como 70°C, mientras que las coníferas pueden fotosintetizar, con una gran lentitud, a -6°C o menos. En algunos líquenes antárticos hay fotosíntesis a

-18 ° C, con un óptimo hacia los 0°C. En muchas plantas expuestas a la luz solar intensa en un caluroso día de verano, la temperatura de las hojas muchas veces alcanza los 35°C y la fotosíntesis aún continúa (Salisbury y Ross, 1994). Las especies del desierto tienen temperaturas óptimas superiores a las de las especies árticas o alpinas, y las plantas anuales del desierto que crecen durante los meses del verano (sobre todo especies C4), presentan óptimos superiores a los de aquellas que crecen ahí sólo durante el invierno y la primavera (sobre todo especies C3). En general, la temperatura óptima para la fotosíntesis es similar a la del día a la que crece la planta, excepto porque en ambientes fríos los óptimos suelen ser superiores a la temperatura del aire; y las temperaturas de las hojas, cuando están expuestas al sol, casi siempre son superiores a la temperatura del aire. Aunque hay excepciones, las plantas C4 por general presentan temperaturas óptimas superiores a las plantas C3. La diferencia se debe en gran parte a las tasa de fotorrespiración inferior en las plantas C4 (Salisbury y Ross, 1994).

Por otro lado, Ritcher (1982) concuerda con los autores anteriores en que si se sobrepasa el intervalo de temperatura al que la planta está adaptada ocurrirá un rápido descenso de la actividad fotosintética, puesto que el mecanismo se daña por el calor excesivo, en caso de temperaturas elevadas.

4.4.3 Temperatura del suelo

La temperatura del suelo, al igual que la temperatura del aire afecta la fotosíntesis, la tasa de fijación de CO_2 decrementa con las bajas temperaturas. Las bajas tasas de fotosíntesis del abeto Engelmanni (*Picea engelmannii*) están directamente relacionadas a las bajas temperaturas del aire y del suelo. Después del cese de las nevadas nocturnas, la baja temperatura del suelo es el factor limitante para la fotosíntesis (De Lucia y Smith, 1987). La extensión de la inhibición de la fotosíntesis por las bajas temperaturas del suelo depende del enfriamiento del suelo y de cómo las plantas puedan congelarse (Kozlowski y Pallardy, 1994).

Temperaturas del suelo de entre 10 y 20° C no afectan la fotosíntesis del abeto Engelmanni. Sin embargo, la fotosíntesis y la conductancia de la hoja declinan agudamente cuando la temperatura del suelo es de 8°. La fotosíntesis y la conductancia estomatal se reducen entre el 50 y 66% respectivamente después de 7 días en temperaturas del suelo de 0.7 ° C. El decline durante las primeras horas se atribuye a un decremento en la concentración de CO_2 en el interior de la hoja. En periodos prolongados, sin embargo, la concentración interna de CO_2 es alta, y la disminución en la fotosíntesis es atribuida a la baja eficiencia de la carboxilación y la reducción de la producción de fotones (De Lucia, 1986; citados por Kozlowski y Pallardy, 1994).

Las altas temperaturas del suelo también pueden disminuir la fotosíntesis. Después de tres semanas la tasa de fotosíntesis en plántulas de acebo (*Ilex aquifolium*) que crecían con temperaturas en el suelo de 38 o 42° C tuvieron una tasa de fotosíntesis más baja que las plantas que crecían en suelos con temperaturas de 30 a 34° C (Ruter e Ingrad, 1992). La clorofila de la hoja y el contenido de carotenoides decrecientan, mientras las proteínas solubles de la hoja incrementan cuando la temperatura del suelo es elevada. La actividad de la Rubisco por unidad de hoja fresca incrementa su peso linealmente en respuesta al incremento de la temperatura de la zona de la raíz, pero cuando la actividad de la Rubisco es expresada por unidad de proteína o clorofila, hay una reducción en la actividad tanto en altas temperaturas (42° C) como en bajas temperaturas (30° C) de la raíz. Hurewitz y Janes (1987, citados por Kozlowski y Pallardy, 1994), reportan que las altas temperaturas de la zona de la raíz influyen en la activación de la Rubisco en respuesta a la alteración de la firmeza de la epidermis de la raíz.

4.4.4 Dióxido de carbono

La fotosíntesis de las plantas que están bien irrigadas y están bien iluminadas, puede ser limitada por la concentración de CO₂ del aire, la cual es aproximadamente de 0.035% por volumen (350 ppm). La disponibilidad de CO₂ para las células fotosintéticas está fuertemente limitada por la resistencia para la difusión en el interior, incluyendo un límite en la capa de aire, la cutícula, el

estoma, y la resistencia del mesófilo para la difusión del aire (Kozlowski y Pallardy, 1997).

En la fotosíntesis se consume el CO_2 del aire que rodea a la hoja. La fotosíntesis se detiene si no hay un suministro adecuado de CO_2 . La entrada de CO_2 en la hoja es regulada por el estoma; cuando hay demasiado CO_2 dentro de la hoja los estomas se cierran. Al ser utilizado en la fotosíntesis, baja su concentración y nuevamente se abren los estomas (Kozlowski y Pallardy, 1997).

La concentración de CO_2 a la que la fijación fotosintética justo equilibra la pérdida por respiración, se denomina punto de compensación de CO_2 . El que los puntos de compensación de CO_2 sean menores en especies C4 que en especies C3 se debe a que la liberación fotorrespiratoria de CO_2 que es mucho menor en plantas C4. La diferencia en los puntos de compensación esencialmente desaparece si la concentración de O_2 a la que están expuestas las plantas disminuye del 21% normal hasta alrededor de 2%. En este caso, los puntos de compensación de CO_2 de las especies C4 quedan igual, pero los de las especies C3 también se aproximan a cero debido a que hay una insuficiencia de O_2 para competir por rubisco, por lo tanto la fotorrespiración se torna insignificante (Salisbury y Ross, 1994).

La luz y el CO_2 pueden ser limitantes para plantas C3 y ambos suelen serlo a la vez, pero no necesariamente para las mismas hojas. Las hojas de la porción

superior, más iluminadas, casi siempre responderán a incrementos de CO_2 , mientras que las de la parte inferior pueden estar saturadas de CO_2 pero responderán a incrementos de CO_2 , mientras que las de la parte inferior pueden estar saturadas de CO_2 pero responder a luz adicional. Así, el incremento de cualquiera de estos dos factores incrementa la fijación de CO_2 de una planta. Para especies C_4 , es común que la luz limite el crecimiento de las hojas que se encuentran a la sombra, a menos que agua o temperatura también sean factores limitantes (Salisbury y Ross, 1994).

4.4.5 Agua disponible

La fotosíntesis depende mucho de la cantidad de agua en suelo, tanto de un decremento por sequía o de un exceso, como es la caso de las inundaciones. El elemento agua interviene en las reacciones de hidrólisis dentro de la fotosíntesis (Kozlowski y Pallardy, 1997).

El déficit de agua reduce la fotosíntesis por el cierre de los estomas, decrementando la eficiencia de la fijación del carbono, suprimiendo la formación y expansión de las hojas e induciendo la caída de las mismas. Con una alta humedad del suelo, la fotosíntesis diaria del roble blanco tiene una media de $8.0 \text{ mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$, y una tasa máxima de $14.0 \text{ mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$. Durante una sequía severa, la media de la fotosíntesis neta máxima decrementa a menos de 1.0 y $8.0 \text{ mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$, respectivamente (Dougherty y Hinckle, 1981).

Algunos investigadores reportan que hay una disminución en la fotosíntesis cuando se irriga un suelo seco pero solamente de forma leve. Otros autores mencionan que la fotosíntesis no decrementa de manera apreciable después de que el agua disponible en el suelo es nula. El agua que se encuentra en la hoja depende no solamente de las tasa de absorción sino también de la tasa de transpiración, de tal forma que en un ambiente donde hay una alta humedad relativa la hoja no transpirara igual que en sitios con escasa humedad relativa (Kozlowski y Pallardy, 1997).

4.4.6 Humedad

La exposición a viento seco es comúnmente seguida por un cierre de los estomas en muchas especies de zonas templadas (Turner *et al.*, 1984; citados por Kozlowski y Pallardy, 1997), y en especies tropicales (Clought y Sim, 1989); por ejemplo, los estomas de la planta del cacao, en ambiente con una alta humedad, están más abiertos y se registra una fotosíntesis mayor que cuando la humedad relativa es baja (Kozlowski y Pallardy, 1997). Incrementándose la humedad relativa del 28 al 86%, el naranjo tiene un aumento en la fotosíntesis de casi el doble (Ono *et al.*, 1978). Los estomas de muchas gimnospermas también cierran cuando la presión del aire en la hoja se incrementa (Whitehead y Jarvis, 1981). La respuesta de los estomas a el cambio de humedad puede ocurrir como algo secundario (Fanjul y Jones, 1982; citados por Kozlowski y Pallardy, 1997).

En especies tropicales como *Cecropia schreberiana*, Cordero (1999) reporta un decremento en la tasa máxima de fotosíntesis, una disminución en la eficiencia en el uso del nitrógeno en la fotosíntesis y también una reducción en la respiración, cuando estas están expuestas al viento. El viento como se mencionó anteriormente, puede restarle humedad a las hojas.

4.4.7 Nutrición mineral

La deficiencia tanto en macronutrientes como en micronutrientes, puede disminuir la tasa de fotosíntesis. Sin embargo, la concentración de cada elemento puede variar sobre un rango bastante amplio en las hojas sin significar alteraciones de la tasa fotosintética. Aunque la clorosis y la necrosis del tejido de las hojas pueden acompañar la disminución de la capacidad fotosintética por la deficiencia de minerales en la hoja, la fotosíntesis comúnmente es reducida cuando tales síntomas no son evidentes (Kozlowski y Pallardy, 1997).

Los efectos de la deficiencia de minerales sobre la fotosíntesis son complejos y pueden ser directos o indirectos. Cuando hay deficiencia de minerales en las hojas, la fotosíntesis puede ser reducida por una depresión en la síntesis de clorofila, una disminución de la capacidad para el transporte de electrones, disminución de la carboxilación y otras enzimas, disminución en la conductancia estomatal y un incremento en la respiración. Por un periodo largo, la fotosíntesis

total es disminuida por un decremento en el área de la hoja (Kozlowski y Pallardy, 1997).

4.5 Métodos de medición de la fotosíntesis

La tasa de fotosíntesis se expresa comúnmente como absorción de CO_2 por unidad de tiempo por unidad de área; es la cantidad de CO_2 proveniente de la atmósfera que es tomada por las hojas, medida en una cámara de intercambio gaseoso. Esto incluye la asimilación de CO_2 externo y aquel liberado en el proceso respiratorio (respiración y fotorrespiración). Cambios en la fotosíntesis neta reflejan cambios en conductancia estomática y capacidad del mesófilo para incorporar CO_2 (Long y Hallaren, 1988).

Salisbury y Ross (1994), señalan que teóricamente la fotosíntesis podría ser determinada midiendo los productos resultantes del proceso (oxígeno y carbohidratos) o la pérdida de los reactantes (bióxido de carbono y agua). La medición de estos compuestos, con excepción del agua, ofrecen información cuantitativa de utilidad para la determinación de la fotosíntesis.

Los métodos que menciona como posibles para llevar a cabo son:

1. Métodos por cambio de volumen.
2. Métodos por cambios en la presión o métodos manométricos.

3. Métodos eléctricos o infrarrojos.
4. Mediciones de incremento en materia seca.

Otros autores, como Sesták, Catsky y Jarvis (1971), consideraron la estequiometría de las reacciones químicas que se realizan en el proceso fotosintético, partiendo por igual de la reacción clásica de la fotosíntesis, mencionan nueve métodos posibles de determinación:

1. Determinación de cambios de energía
2. Consumo de agua
3. Medición de la evaluación del oxígeno
4. Medición del influjo de bióxido de carbono mediante el analizador de gases infrarrojo
5. Acumulación de materia seca (análisis de crecimiento)
6. Acumulación de productos
7. Acumulación de energía
8. Medición de la velocidad de formación de productos intermedios ricos en energía
9. Cambios en las propiedades de los aparatos fotoquímicos

Los mismos autores sugieren tomar en cuenta los siguientes aspectos, debido a las ventajas y desventajas de cada método:

1. El objetivo del estudio
2. La disponibilidad de equipo
3. La laboriosidad del método y mano de obra requerida.

4.6 Plasticidad fenotípica de pioneras tempranas

La plasticidad fenotípica es la variación en la morfología y fisiología en respuesta a la variación ambiental (Abrams, 1994). De acuerdo a lo reportado por autores como (Abrams y Mostoller, 1995), las especies sucesionales tempranas, tales como *Cecropia obtusifolia* tienen una alta plasticidad, incluso mayor a otras especies sucesionales de estados avanzados de la sucesión, tales como las pioneras tardías. Sin embargo, es poco lo que se ha investigado sobre las respuestas fenotípicas de la planta a la interacción de múltiples factores del estrés (Vance y Zaerr, 1991), la mayoría de los estudios ecofisiológicos se enfocan hacia la respuesta fenotípica de un solo factor ambiental, por ejemplo la temperatura, el agua o la luz (Kloeppel *et al.*, 1993).

Las especies pioneras tempranas pueden ser capaces de tener un más amplio rango de respuestas fenotípicas que las pioneras tardías (Bazzaz, 1979); sin embargo, es poca la evidencia empírica de este fenómeno en especies arbóreas (Teskey y Shrestha, 1985). Aunque son pocos los trabajos que abarcan este tema, es sabido que las especies sucesionales tempranas frecuentemente tienen un más alto punto de saturación de luz, una inhibición

no estomatal de la fotosíntesis, un bajo potencial osmótico y hojas más xerófitas que las especies sucesionales tardías (Kubiske y Abrams, 1994).

Lo anterior lo demuestran trabajos como el de Abrams y Mostoller (1995), quienes realizaron mediciones con relación a la ecofisiología estacional en plántulas de pioneras tempranas (*Populus grandidentata* y *prunus serotina*), especies emergentes (*Fraxinus americana* y *Carya tormentosa*) y en especies sucesionales tardías (*Acer rubrum* y *Cornus florida*) durante una sequía severa en sitios abiertos y sotobosque. Encontraron que las especies sucesionales tempranas tiene un mayor grado de aclimatación que las especies pioneras tardías. Las especies sucesionales tempranas y emergentes desarrollaron hojas más gruesas y con mayor masa por unidad de área, tanto para los sitios abiertos como para los sitios de sotobosque, lo cual puede contribuir a una mayor tolerancia a la sequía. El contenido de nitrógeno en la hoja, también fue más alto para las especies tempranas y emergentes, e incrementó durante la estación de crecimiento. Un nivel más alto de nitrógeno en las hojas de especies tempranas que en las de especies tardías, es consistente con la adaptación fisiológica y morfológica de las especies sucesionales tempranas que tienen una alta tasa de fotosíntesis y crecimiento en sitios post-disturbio.

Strauss – DeBenedetti y Bazzaz, (1991), estudiaron la plasticidad y aclimatación de una especie de la familia cecropiace: *Cecropia obtusifolia* y cuatro especies de moráceas, *Ficus insipida*, *Poulsenia armata*, *Brosimum alicastrum* y *Pseudolmedia oxyphyllaria*. Como resultados encontraron que las pioneras

tempranas *Cecropia obtusifolia* y *Ficus insipida*, mostraron la más alta tasa fotosintética y valor de conductancia en luz alta. Al trasladar individuos de *Cecropia obtusifolia* y *Ficus insipida* que crecían en condiciones de baja luminosidad a más altas irradiancias, las plántulas de *Cecropia obtusifolia* y *Ficus insipida* produjeron hojas con una tasa de fotosíntesis más alta que aquellas plantas que estaban continuamente creciendo con niveles de alta luminosidad, indicando que poseen un alto potencial de aclimatación fotosintético. En contraste las especies sucesionales tardías fueron caracterizadas por una plasticidad fisiológica y un potencial de aclimatación más restringidos.

De acuerdo con lo reportado por los autores referidos, todas las especies incrementaron su tasa de fotosíntesis con el aumento en los niveles de luz, pero las especies pioneras tempranas *Cecropia obtusifolia* y *Ficus insipida* fueron las que mostraron una marcada diferencia en la curva de fotosíntesis y en la tasa máxima de fotosíntesis como respuesta a la luz, cuando crecen en luz baja, luz media y luz alta. Es importante resaltar que ni *Cecropia* ni *Ficus* mostraron evidencia de daño en la hoja al ser trasladadas de luz baja a luz media. Los valores obtenidos en este experimento se muestran a continuación.

Cuadro 3. Variables fisiológicas de *Cecropia obtusifolia*.

Especie	Trata- miento	Amax (μ mol m^{-2})	Conductancia ($mol\ m^{-2}\ s$)	Total de clorofila ($mg\ m^{-2}$)	Clorofila a/b	N total ($g\ m^{-2}$)
<i>Cecropia obtusifolia</i>	LL	1.07 $\pm$ 0.2	0.07 $\pm$ 0.01	237 $\pm$ 14	2.5 $\pm$ 0.1	0.48 $\pm$ 0.03
	MM	5.9 $\pm$ 0.3	0.33 $\pm$ 0.06	334 $\pm$ 20	2.9 $\pm$ 0.1	0.79 $\pm$ 0.07
	HH	9.9 $\pm$ 1.2	0.46 $\pm$ 0.04	257 $\pm$ 39	3.3 $\pm$ 0.1	0.90 $\pm$ 0.05
	LM	8.9 $\pm$ 1.1	0.36 $\pm$ 0.03	294 $\pm$ 51	3.0 $\pm$ 0.3	
	LH	13.6 $\pm$ 1.2	0.37 $\pm$ 0.05	352 $\pm$ 4	3.0 $\pm$ 0.2	
	MH	9.4 $\pm$ 0.4	0.45 $\pm$ 0.03	251 $\pm$ 23	3.3 $\pm$ 0.1	

Fuente: Strauss-Denemedetti y Bazzaz (1991). LL=tratamiento con luz baja, MM=tratamiento con luz media, HH=tratamiento con luz alta, LM=tratamiento de luz baja a luz media, LH=tratamiento de luz baja a luz alta y MH= tratamiento de luz media a luz alta.

Cordero (1999), estudió el intercambio de gas y las respuestas biomecánicas en plántulas de *Cecropia schreberiana* y *Cecropia peltata*, expuestas a dos regímenes de viento naturales (expuestas y protegidas) en sitios de alta elevación en Luquillo, Puerto Rico. Los tratamientos con exposición al viento produjeron varias respuestas tigmo-morfo-genéticas, incluyendo la reducción en altura de la planta y el área de la copa, cambios en los patrones de localización de la hoja y un incremento en el radio de la raíz, la abrasión de la hoja y la epinastia. Con la exposición al viento, decrementó la tasa de fotosíntesis máxima y la respiración sobre un área de la base, pero no sobre la base de la masa de la hoja. Con la exposición al viento las hojas tienen una aparente baja producción de fotones y un más alto punto de compensación de luz que las

plantas que contaban con protección ante el viento. Aunque no hubo efectos sobre la tasa de transpiración, la conductancia estomatal y la eficiencia en el uso del agua. El autor concluye diciendo que los cambios tigio-morfo-genéticos pueden representar una respuesta al estrés sufrido debido a los vientos para esta zona.

Montealegre *et al* (2004) realizaron un estudio de fenología en cuatro especies dominantes de vegetación secundaria: *Cecropia obtusifolia*, *Cochlospermum vitifolium*, *Trema micrantha* y *Heliocarpus mexicanus*. Encontraron que algunas fenofases como el brote de gemas en *Cochlospermum vitifolium* y *Heliocarpus mexicanus* se ve afectado por las condiciones climáticas y permanece latente hasta la época de lluvias. La gemación de *Cecropia obtusifolia* no es afectada por la temperatura y la precipitación.

4.7 Descripción de la especie

Cecropia obtusifolia Bertol. pertenece a la familia Cecropiaceae; es una de las especies arbóreas pioneras más abundantes en claros formados por la caída de ramas y árboles dentro de la selva y en sitios perturbados en diferentes ecosistemas, como es la selva alta perennifolia o el bosque mesófilo de montaña. La distribución geográfica de *C. obtusifolia* se extiende a lo largo de las costas del Pacífico y el Atlántico en México, y en las selvas de

Centroamérica; se distribuye en un ámbito altitudinal que va de 0 a 800 m s.n.m. (Pennington y Sarukhán, 1968).

Cecropia obtusifolia es un árbol dioico, especie mirmecófila, con una altura máxima de 20 a 35m, con un tronco monopódico y ramas de primer orden en pisos e idénticas al tronco principal con primordios florales laterales (Halle *et al.*, 1978). Las hojas son lanceoladas durante las primeras etapas de desarrollo de las plántulas y hasta aproximadamente los 80 cm de altura. A partir de esta altura, las hojas se empiezan a lobular, llegando a tener en los individuos adultos más de diez lóbulos por hoja (Nuñez Farfán 1985; Álvarez Buylla, 1986).

Cecropia obtusifolia crece a tasas elevadas (hasta 2 cm de incremento diametral al año). Las plántulas recién establecidas (0.5 a 15 cm) crecen a una tasa de 1.5 cm mensuales. La tasa de incremento diámetro aumenta con el tamaño durante las etapas juveniles y alcanza un valor máximo de 2 cm al año (Álvarez Buylla y Martínez Ramos, 1992).

La tasa de crecimiento en altura estimada para *Cecropia obtusifolia* por Santos (2000), es de 0.05 a 2.00 m año⁻¹, en las selvas del Brasil, pero es bajo comparado con el crecimiento de *Cecropia obtusifolia* en Costa Rica (0.7 a 12.4 m año⁻¹) de acuerdo con lo reportado por Davis (1970).

Su éxito como especie colonizadora se debe a su capacidad para producir frutos de manera casi ininterrumpida, que son consumidos por mamíferos voladores (murciélagos) y arborícolas (osos hormigueros, monos) y por diversas especies de aves (Estrada *et al.*, 1984). Estos frugívoros funcionan como dispersores y distribuyen la semilla por lo menos hasta 500 m de distancia de los árboles progenitores (Álvarez Buylla y Martínez Ramos, 1990).

4.8 Semilla

4.8.1 La semilla en las especies sucesionales

Los árboles de la selva alta perennifolia, de cualquier parte del mundo, pueden dividirse en dos grupos bien definidos, de acuerdo con las condiciones requeridas para su germinación y establecimiento de las plántulas (Gómez Pompa y Vázquez Yanes, 1974). El grupo más extenso incluye especies de árboles capaces de germinar y establecerse en el hábitat continuo y estable de la selva alta perennifolia, grupo al que pertenecen aparentemente la mayoría de las especies de la selva madura; dichas especies producen semillas grandes capaces de germinar y establecer sus plántulas bajo el dosel inalterado de la selva. En algunas especies de árboles, las plántulas pueden crecer lentamente bajo el dosel hasta la madurez, pero las plántulas de la mayoría permanecen sin crecer o mueren, salvo que la repentina apertura del claro les permita recibir más luz para su crecimiento (Whitmore, 1975).

El otro grupo, incluye especies de árboles que germinan y producen plántulas exitosas, únicamente en el hábitat discontinuo e inestable que se origina en los claros producidos por la caída de los árboles del dosel. A este grupo pertenecen los árboles pioneros de crecimiento rápido, estos árboles producen gran cantidad de semillas pequeñas capaces de permanecer en latencia bajo el dosel inalterado de la selva, las cuales germinan y se establecen solamente cuando se forma un claro. Esta clase de árboles produce plántulas heliófitas muy pequeñas e incapaces de vivir y crecer bajo la sombra del dosel. (Vázquez Yanes y Orozco Segovia, 1985).

Recientemente se ha demostrado que la formación natural de claros en el dosel de la selva y su vegetación cicatrizante (árboles pioneros), desempeña una función importante en la dinámica de la vegetación y en el proceso de regeneración interna de la selva (Vázquez Yanes y Orozco Segovia, 1985). Las medidas de la frecuencia de formación de claros en las selvas de Centroamérica (Hartshorn, 1978) y del sureste de Asia (Whitmore, 1978) indican que la probabilidad para que se forme un claro en los lugares estudiados es alrededor de 100 años por unidad de área.

Cuando se forma un claro se modifican las condiciones de luz (composición espectral), de manera que la porción roja del espectro lumínico, que llega al piso de la comunidad se incrementa, cambiando la relación rojo/rojo lejano, en una porción que depende de la magnitud del disturbio en el dosel; también se establece una amplia variación de la temperatura del suelo cuya amplitud y

duración depende del tamaño del claro, su orientación y estación del año; en días cálidos y soleados la temperatura del suelo puede alcanzar 15 ° C o más, sobre la normal del suelo de la selva (Vázquez Yanes y Orozco Segovia, 1985).

Estas nuevas condiciones de luz y temperatura indican que los factores ambientales son favorables para el establecimiento de árboles pioneros como *Cecropia*, *Piper auritum*, y *Heliocarpus donnell-smithii* (Vázquez Yañes *et al.*, 1982a, b).

Se ha demostrado que *Cecropia obtusifolia* y *Piper auritum* producen semillas fotoblásticas que permanecen en latencia en el dosel inalterado de la selva debido a la baja proporción rojo/rojo lejano en la luz. Se sabe que cuando las condiciones de luz son apropiadas para el establecimiento de las plantas, el pigmento fitocromo pasa a su forma activa y se inicia la germinación fotorregulada (Frankland, 1976).

De acuerdo con Vázquez Yanes y Orozco Segovia (1985), las semillas de *Cecropia obtusifolia* germinan más lentamente en valores bajos de rojo/rojo lejano, sólo la luz roja dispara la germinación. La cromoproteína fitocromo de las semillas de *C. obtusifolia*, no sólo detecta los valores de rojo/rojo lejano en el interior de la selva alta perennifolia, también mide el tiempo que permanece al estímulo adecuado para la germinación y establecimiento de ésta y otras especies del grupo de las pioneras, al pasar de su forma activa a la inactiva y viceversa de acuerdo al estímulo recibido, y de esta forma las semillas no

germinan por engaños como podría ser los rayos de sol que atraviesan el dosel en forma intermitente, o la luz que entra por claros muy pequeños que pueden ser cubiertos rápidamente por árboles en crecimiento. Los autores referidos concluyen que la calidad de luz y el tiempo de exposición a ésta parecen ser las necesidades más importantes para la germinación de estas especies.

Álvarez Buylla y Martínez Ramos (1990), demuestran la gran longevidad fisiológica de las semillas de *Cecropia obtusifolia*, pero no así su longevidad ecológica. En condiciones naturales, una gran parte de las semillas de *Cecropia obtusifolia* es removida por hormigas (*Paratrechina vividula*) y ninfas de una especie no identificada de grillo (*Hygronemobius sp.*); una porción considerable muere por ataque de bacterias y hongos, otra germina y después de un año, las semillas que quedan viables en el suelo son únicamente entre 2.2 y 3.8 % de la cantidad original, lo que da como resultado que la gran mayoría de las semillas que se encuentran en el suelo de la selva tengan, en un momento dado, menos de un año de edad. La edad promedio de una semilla en el suelo es de siete días (Álvarez Buylla y García Barrios, 1991).

La gran mayoría de las semillas de *Cecropia obtusifolia* no permanecen latentes por largos periodos de tiempo, el mecanismo que asegura la regeneración de la especie es la estrategia de dispersión, las infrutescencias son consumidas por mamíferos voladores (murciélagos) y arborícolas (osos hormigueros, monos), y por diversas especies de aves (Estrada *et al.*, 1984). Estos frugívoros funcionan

como dispersores y distribuyen la semilla por lo menos hasta 500 m de distancia de los árboles progenitores (Álvarez Buylla y Martínez Ramos, 1990).

Mediante un modelo matemático que integra la dinámica de semillas y la dinámica de apertura y cierre de claros, se pudo estimar que aproximadamente 98% de las plántulas que se establecen en un año en un sitio de 5 ha de selva, provienen de semillas con menos de un año de haberse dispersado, mientras que solamente el 2% provienen de semillas acumuladas en el suelo por más de un año (Álvarez Buylla y García Barrios, 1991).

De todas las semillas producidas en un sitio de 5 ha en un año, solamente el 40% llega al suelo de la selva, y sólo la mitad de éstas son viables. Después de un año, un promedio de 2.87% de las semillas permanecen viables en el suelo. El resto se pierde por depredación y ataque de patógenos, y el 0.53%, 2.2% y 4.4% germinan en sitios maduros, sucesionales y claros, respectivamente (Álvarez Buylla y Martínez Ramos, 1990).

Otros autores como Bosch y Vázquez Yanes (1985), mencionan que las semillas de especies pioneras permanecen viables en el suelo de la selva hasta por dos años. De acuerdo con los autores, las semillas de *C. obtusifolia* son muy resistentes al ataque de los microorganismos. Esto se puede deber a la presencia de algún compuesto con efecto antimicrobiano que se encuentre en la semilla.

Según Rice (1974), las semillas que permanecen latentes en el suelo se descompondrían si no tuvieran un mecanismo de protección contra los microorganismos, menciona ejemplos de compuestos químicos que fueron aislados de diferentes especies de semillas con acción antimicrobiana; entre estos, aceites esenciales, alcaloides, compuestos fenólicos, taninos, etc.

La testa de la semilla de *Cecropia obtusifolia* vista por medio del microscopio de barrido, parece ser un lugar ideal para que exista gran cantidad de esporas de microorganismos, por ser muy rugosa y tener gran cantidad de poros. La microflora aislada de la semilla de *Cecropia obtusifolia* es saprofítica, pues sólo ataca a la semilla cuando ésta muere. Los hongos de la microflora de esta semilla, *Aspergillus* sp. y *Penicillium* sp. son de rápido crecimiento y normalmente se encuentran en la materia orgánica recién caída del suelo, en el trópico cálido húmedo (Went y Stark, 1968).

Según Rice (1974), deben existir fuertes presiones evolutivas operando en la selección de semillas y otras estructuras reproductivas conteniendo toxinas antimicrobianas efectivas. Esto es particularmente importante en este caso, ya que el medio favorable para la germinación y el establecimiento de esa especie aparece en la comunidad de forma muy esporádica y aleatoria, por lo que la supervivencia de semillas en el suelo parece ser un factor determinante para el éxito de estas plantas, aunque sea por un periodo relativamente corto.

Por otro lado, tenemos que las semillas, pueden permanecer viables en el suelo del trópico cálido húmedo por un periodo de tiempo, a pesar de que existe alta humedad. Aparentemente, esto es contradictorio a los resultados obtenidos con almacenamiento de muchas semillas agrícolas a 100% de humedad relativa, en donde la pérdida de la viabilidad de las mismas es más rápida y existe un mayor acumulación de daños cromosómicos comparativamente con las almacenadas en seco (Bosh y Vázquez Yanes, 1985).

Según Villiers (1974) y Villeers y Edgumbe (1975), las semillas tiene un mecanismo de reparación y conservación del material genético y de reconstrucción de membranas que sólo funciona cuando las semillas están hidratadas; o sea que la humedad atmosférica alta no es suficiente para que estos fenómenos se manifiesten, siendo necesaria la presentencia de agua de imbibición en el medio, permitiendo así, que los daños se reparen conforme van apareciendo, evitando que se acumulen aberraciones

Otro aspecto importante de la humedad es que las semillas fotoblásticas sólo pueden responder a los cambios en la calidad de la luz si están hidratadas, lo cual determina que en condiciones de alta humedad el fotoblastismo sea un mecanismo muy eficiente y rápido de detección de cambio ambiental (Bosh y Vázquez Yanes, 1985).

El ácido giberélico y las auxinas, principalmente en semillas fotoblásticas, pueden sustituir a la luz como estímulo para germinar. Wareing *et al.* (1973),

reportan casos en los que se puede ver que los niveles de algunas hormonas pueden estar bajo el control directo del fitocromo.

Bosch y Vázquez Yanes (1985), encontraron que las semillas de *Cecropia obtusifolia* fueron permeables al ácido giberélico. Éste indujo en la oscuridad, la germinación del 18% de la población de semillas, sustituyendo a la luz como estímulo. En el trópico cálido húmedo existe gran cantidad de microorganismos que, por medio de exudados hormonales, podrían hacer germinar semillas cuando las condiciones no sean las adecuadas y constituir una posible pérdida del número de individuos de la población del banco de semillas. El falso aviso, haría que la semilla germinara, pero por las condiciones de competencia de la comunidad madura no sobreviviría.

4.8.2 Semilla y luz

La luz que le llega a una semilla, depende de la posición de ésta en el suelo, si se encuentra bajo el mantillo o bajo vegetación. En estos lugares puede variar la composición espectral de la luz con respecto a la densidad del flujo de fotones, a la duración de la exposición a la luz, y a las condiciones de la luz para la semilla; así mismo, la localización del sistema de pigmentos que percibe la luz, también depende de las características de absorción de la cubierta de la semilla y de alguna otra estructura circundante (Fenner, 2000).

En general la luz se ve fuertemente atenuada por el suelo, las semillas que se encuentran en capas profundas del suelo están en oscuridad constante. La luz no penetra más que unos pocos milímetros ó centímetros (Tester y Morris, 1987).

El sistema fitocromo se localiza en el embrión, las propiedades ópticas de esta estructura deben de tomarse en cuenta, pues es la responsable de interpretar la respuesta de la semilla a la luz. La cubierta de la semilla puede ser altamente pigmentada, con lo que se reduce la densidad del flujo de fotones y altera la composición del espectro de la luz en la semilla (Widell y Vogelmann, 1988); la parte azul del espectro resulta interesante, pues puede ser fuertemente absorbido (Fenner, 2000).

Fenner (2000), menciona que hay una amplia variedad de respuestas de la semilla a la luz, pero se pueden distinguir dos efectos principales:

1. Efecto de exposición durante una corta duración. La germinación puede ser estimulada o inhibida dependiendo de la longitud de onda; pero en gran parte es independiente de la densidad de flujo de fotones cuando se acerca a un valor umbral.
2. Efecto de exposición de larga duración. La estimulación o inhibición de la germinación dependerá de la composición espectral y la densidad del flujo de fotones.

Cuando la luz se da en una corta exposición, la luz roja, de longitud de onda alrededor de 660 nm, tiende a romper la inactividad en la semilla y el rojo lejano, de longitud de onda alrededor de 730 nm tiende a imponerla (Flint y McAllister, 1937). El descubrimiento de estas respuestas contribuyó al descubrimiento del fitocromo (Borthwick *et al.*, 1954). Los efectos son reversibles pasado un cierto periodo de tiempo. Una tasa baja de fotones, es la dosis requerida para esta respuesta ($100 \mu \text{ mol m}^{-2}$). Esta respuesta es conocida como respuesta a la baja-fluidez (LFR), por sus siglas en inglés. Después de precondiciones a bajas y altas temperaturas, la sensibilidad de las semillas a la luz puede incluso responder a una dosis de fotones extremadamente baja ($0.1 \mu \text{ mol m}^{-2}$), este fenómeno se conoce como respuestas a muy bajas dosis de fotones (VLFR), por sus siglas en inglés (Cone y Kendrick, 1986).

Algunas semillas no responden a exposiciones cortas de luz, y requieren exposiciones por un largo periodo de tiempo para romper la inactividad, en tales casos, la repetición de exposiciones por poco tiempo, es igualmente efectiva y la respuesta es considerada esencialmente un LFR. Sin embargo en la mayoría de las especies la exposición por largo tiempo a la luz, tiende a inhibir la germinación cuando la densidad de flujo de fotones es alta, particularmente la baja relación rojo/rojo lejano (Frankland, 1986). El efecto de inhibición por iluminación continua (ó por interrupción de la luz en el periodo nocturno) sobre la germinación es conocida como respuesta a la alta irradiancia (HIR); las

longitudes de onda de los 710-720 nm tienden a ser las más efectivas (Frankland, 1976).

Vázquez Yanes *et al.* (1996), realizaron un estudio de la germinación con dos especies pioneras *Cecropia obtusifolia* y *Ficus*, ambos géneros necesitan luz para germinar, son fotoblásticas positivas. Las especies demuestran diferencias en su respuesta de germinación a la luz rojo lejano en condiciones de laboratorio y campo. Las semillas de *Cecropia obtusifolia* no germinan en una baja relación rojo/rojo lejano o puro rojo lejano, mientras que en las semillas de *Ficus* sucede lo contrario. Esto sugiere que las semillas de *Ficus* no se ponen inactivas bajo las condiciones de luz: baja relación rojo/rojo lejano, que es lo que sucede bajo el dosel en el bosque tropical lluvioso.

4.9 Temperatura en la germinación

Actualmente existen varios trabajos sobre el control ambiental de la germinación, en suma a estos trabajos existen varias contribuciones que tienen una dirección específica hacia aspectos ecológicos de la germinación (Fenner, 2000). Mientras la importancia de la temperatura es retomada en estas publicaciones, en los últimos treinta años solamente unas pocas revisiones tienen que ver exclusivamente con la temperatura (Probert, 1992).

Autores como Hand *et al.* (1982; citado por Fenner, 2000), han planteado el fuerte sinergismo que existe entre la luz y la temperatura. En semillas frescas las variaciones de la temperatura no sustituyen el efecto de la luz, pero sí pueden disminuir el tiempo de horas requerido para este proceso (Orozco Segovia, 1989). Por otra parte, Hand *et al.* (1982; citado por Fenner, 2000) señalaron que la germinación de las especies pioneras está regulada por mecanismos enzimáticos que se activan solamente ante determinadas fluctuaciones de la temperatura y no a valores fijos de ésta.

Roberts (1988), describió tres procesos fisiológicos que en las semillas se ven afectados por la temperatura: primero, la temperatura junto con la humedad, determina la tasa de deterioro en todas las semillas; segundo, la temperatura afecta la tasa de dormancia en semillas secas y el patrón de cambios de la dormancia en semillas húmedas; tercero, en semillas sin dormancia la temperatura afecta la tasa de germinación.

Resultados similares fueron encontrados por Muñoz *et al.* (1992, citado por Sánchez, 2000) en *C. peltata*, al reportar germinaciones finales de sólo 72% a temperatura fija de 35 °C. El bajo porcentaje de germinación obtenido a la temperatura de 25 °C, confirma la adaptación de las pioneras a responder a fluctuaciones de la temperatura como mecanismo que les permiten sobrevivir en ambientes de altas fluctuaciones térmicas (Sánchez, 2000).

Godoi y Takaki (2004), sometieron a diferentes regimenes de temperatura constante y alternancia de temperaturas asociadas con el fotoperiodo semillas de *Cecropia hololeuca*. De acuerdo a los resultados, las semillas no germinaron en temperaturas constantes de 10 a 20°C y cerca de los 35°C; por otra parte, las semillas sólo germinaron en la oscuridad cuando la temperatura fue alternada. El exponer las semillas a un régimen de alternancia de temperaturas suprime el efecto del fotoperiodo sobre el porcentaje de germinación.

4.10 Tamaño, forma y color de la semilla y sus implicaciones ecológicas

El heteromorfismo se define como la producción de semillas de diferente tamaño, forma o color. Si se producen dos tipos de semillas, se denomina dimorfismo, si se producen tres tipos diferentes de semilla se conoce como trimorfismo (Fenner, 2000).

La posición de la semilla en diferentes órganos sobre la planta pueden afectar el color de la semilla, el tamaño, la morfología y la germinación en muchas especies de plantas. Incluso la posición de la semilla dentro de una misma cápsula puede afectar la germinación (Fenner, 2000). Baskin y Baskin (2001), mencionan que en muchas especies, el ambiente durante el tiempo de desarrollo causa diferencias en el tamaño, color y forma de las semillas que son producidas. Entre los factores que influyen menciona la nutrición mineral, la

polinización y el número de semillas producidas, la posición de la semilla en la inflorescencia, la estación o época del año en la que se produce la semilla, la humedad del suelo, la irradiancia solar, la longitud del día, y la temperatura.

4.10.1 Tamaño

Mucha de la literatura examina cómo la selección natural sobre el tamaño de la semilla puede ser influenciada por varios factores ambientales. Pero primero es necesario mencionar que el tamaño de una semilla varía dentro de las comunidades en un notable orden de magnitud (entre dos y seis) (Leishman *et al.*, 1995; citados por Fenner, 2000).

El tamaño de las semillas representa la cantidad de material de inversión materna en un individuo de su descendencia, es decir, un embrión es provisto de cierto recurso para iniciarse en su ciclo de vida. El tamaño de la semilla representa un intercambio fundamental entre producir más semillas pequeñas contra producir menos semillas más grandes, con una cantidad dada de recurso asignado a la reproducción (Fenner, 2000). Por lo tanto hay siempre una presión de selección a producir más semillas, puesto que más semillas representan más descendencia (Raven, 1999; citado por Fenner, 2000).

Muchas de las variaciones en el tamaño de la semilla están asociadas con la taxonomía, tales como el número de miembros en una familia (Lord *et al.*, 1995;

citados por Fenner, 2000). Algunos autores creen que la variación esta relacionada con la filogenia y que no debe considerarse como una interacción con el medio (Fenner, 2000).

El fuerte patrón de variación en la cantidad de masa de la semilla en relación a los factores ambientales, se muestra en la relación que existe entre la semilla y los hábitats sombreados. Salisbury (1975; citado por Fenner, 2000), encontró que el tamaño de la semilla incrementa conforme incrementa el sombreado del hábitat para especies británicas. Sin embargo, este patrón no es absoluto, por ejemplo, algunas de las semillas más pequeñas (menos de 1 mg) son muy tolerantes a la sombra en el bosque lluvioso y tienen éxito al momento de su establecimiento sobre el mantillo de materia orgánica libre en cuevas o laderas (Grubb y Metcalfe, 1996; citados por Fenner, 2000).

Por otro lado, la relación entre semillas grandes y hábitats secos tiene una limitada referencia. Baker (1972; citado por Fenner, 2000), comparó el peso de semillas de más de 2, 500 taxas californianos con disponibilidad de agua en su hábitat, y encontró una correlación positiva entre el estrés por humedad y el tamaño de la semilla entre especies herbáceas, pero no entre árboles o arbustos.

Para la relación: semillas grandes-suelos con pocos nutrientes, no existe tampoco una muy amplia gama de referencias. Las semillas grandes asociadas con una baja fertilidad de suelos, se pueden encontrar entre especies de

Chionochloa en Nueva Zelanda (Lee y Fenner, 1989; citados por Fenner, 2000). Por otro lado, la adición de ciertos nutrientes al suelo donde las plantas crecen, puede resultar en un incremento en el tamaño de la semilla, como sucede con *Desmodium uncinatum* (Gibson y Humphreys, 1973; citados por Baskin y Baskin, 2001). Otros trabajos como el de Wright *et al.* (1999; citados por Fenner, 2000), no encontraron relación entre el tamaño de la semilla y los tipos de suelos con diferente fertilidad.

Las plantas enfrentan diferentes riesgos durante su establecimiento, de ahí que la selección natural puede operar fuertemente durante los primeros estados de vida de las plantas (Fenner, 2000). Varios estudios muestran una relación donde el tamaño inicial de la planta está positivamente relacionado al tamaño de la semilla, ambos dentro de las especies (Moegenburg, 1996; citado por Fenner, 2000) y entre especies (Stebbins, 1976; citado por Fenner, 2000).

Thompson (1990; citados por Baskin y Baskin, 2001), encontró que la concentración del DNA en 131 angiospermas herbáceas estuvo positivamente correlacionada con el tamaño de la semilla y negativamente correlacionado con la temperatura media en la cual la semilla de una especie dada, puede germinar. Sin embargo, bajo una temperatura de hábitat natural o simulada, la semillas gruesas de muchas especies germinan en un más alto porcentaje que las semillas pequeñas. En otras especies, la germinación es independiente del tamaño de la semilla (Baskin y Baskin, 2001).

En especies como *Atriplex triangularis* la tolerancia a la sal para la germinación incrementa con el tamaño de la semilla (Khan y Ungar, 1984; citados por Baskin y Baskin, 2001), y en *Hyptis suaveolens* el requerimiento de luz decrementa con el tamaño de la semilla (Wulff, 1973; citados por Baskin y Baskin, 2001). El tamaño de la semilla es importante para determinar la profundidad del suelo a la cual las plántulas pueden emerger, las plántulas que provienen de semillas grandes son capaces de emerger de una mayor profundidad que aquellas que provienen de semillas pequeñas (Radford, 1977; citado por Baskin y Baskin, 2001).

En *Nolina parviflora*, hay una relación en cuanto a tamaño de la semilla y germinación a diferentes temperaturas. De acuerdo con Reyes (2002), a una temperatura de 20°C, tanto semillas grandes como pequeñas logran germinar, pero a 25°C la germinación de semillas grandes es mayor y a 30°C la semilla pequeña germina en un más alto porcentaje que la semilla grande.

van Mólken *et al.* (2005), se enfocaron hacia el efecto que tiene la morfología en la germinación de la semilla y en el crecimiento de las plántulas, en nueve poblaciones de *Tragopogon pratensis*, subsp. *pratensis*. Los resultados que obtuvieron muestran que las semillas grandes producen un más alto porcentaje de germinación y que la morfología no tiene un efecto adicional sobre la germinación, por lo tanto la germinación es principalmente controlada por el tamaño de la semilla y no por la morfología de la semilla.

van Ulf (2004), estudió el éxito de la germinación así como las causas que provocan que la germinación no pueda darse en once especies de árboles, que difieren en la cantidad de masa de la semilla. El estudio se realizó en sotobosque, registrándose los claros existentes. Encontró que en el sotobosque, el éxito de la germinación se incrementa con la masa de la semilla. Sin embargo, conforme el tamaño del claro incrementa, la diferencia entre especies de semillas pequeñas y semillas grandes disminuye, porque el logro de la germinación de especies de semillas pequeñas se incrementa un poco, mientras que las especies de semillas grandes decrecientan dramáticamente. El autor señala que el efecto negativo del tamaño del claro sobre el proceso de germinación de las especies con semillas grandes es causado por un incremento en el riesgo de desecación de las semillas con el tamaño del claro. Las semillas pequeñas sufren más daños por depredación de insectos y son removidas en más altas tasas que las semillas grandes, por esta causa.

4.10.2 Ventajas de las semillas grandes sobre las semillas pequeñas

Para una selección natural de semillas grandes sobre semillas pequeñas, no es suficiente que las especies con semillas más grandes tengan una mayor sobrevivencia de plántulas. La ventaja de las semillas grandes con respecto a las semillas pequeñas puede ser en varios aspectos ecológicos de importancia, como presentar una mayor posibilidad para competir, para soportar condiciones

drásticas de luz ó agua. Fenner (2000), recopila una serie de estudios que demuestran la ventaja de semillas grandes con respecto a las pequeñas o viceversa.

4.10.2.1 Competencia

Fenner (2000), menciona diversos trabajos que señalan como una semilla más grande puede estar mejor habilitada para competir por recursos, en comparación con una semilla pequeña. Eriksson y Eriksson (1997; citados por Fenner, 2000), reportan que las semillas más pequeñas son más dependientes de sitios en disturbio, donde se reduce la competencia, a diferencia de las semillas más grandes. Algunos autores como Hendrix (1984; citado por Fenner, 2000), sugieren que las semillas grandes germinan frecuentemente en mayor porcentaje que las semillas pequeñas, lo que representa una enorme ventaja. Sin embargo, las semillas pequeñas pueden germinar más rápidamente que las semillas grandes (Howell, 1981; citado por Fenner, 2000).

De acuerdo con Fenner (2000), Black (1958) y Leishmann *et al.* (2000), la supervivencia de plántulas muestra que las semillas grandes tienen ventaja sobre las semillas pequeñas.

Cordazzo (2002) menciona que el tamaño de la semilla es un importante factor de la reproducción biológica de la planta, reporta que a nivel interespecifico, el

efecto de la masa de la semilla sobre la germinación y el crecimiento de plántulas de *Blutaparon portulacoides*, *Panicum racemosum*, y *Spartina ciliata*, tuvo efectos significativos. De acuerdo con el autor, la masa de la semilla varía dentro de población en las tres especies, encontrándose diferencias significativas en la germinación de la semilla entre semillas grandes y semillas pequeñas de todas las especies. Además de la germinación en las tres especies, la capacidad de elongación de las plántulas fue mayor en plántulas que provienen de semillas grandes.

4.10.2.2 Sombra

De acuerdo con Fenner (2000), entre los primeros trabajos que tomaron la investigación de la relación entre la disponibilidad de luz (o cantidad de sombra) y el tamaño de la semilla, se puede mencionar a Grime y Jeffrey (1965) y Hutchinson (1967), quienes encontraron que las plántulas provenientes de semillas pequeñas tienen una más alta mortalidad en condiciones de sombra. Hutchinson (1967), encontró también una correlación entre el tamaño de la semilla y la longevidad de la plántula, al producir plantas en la oscuridad. Más recientemente, algunos estudios que analizaron la mortalidad de plantas durante los primeros estados de vida en una sombra densa, demuestran que hay una relación positiva entre el tamaño de la semilla y la longevidad (Leishman y Westoby, 1994 ; citados por Fenner, 2000).

4.10.2.3 Humedad baja en el suelo

Buckley (1982; citado por Fenner, 2000), estudió cuatro especies pertenecientes a la cima de las dunas y encontró que las semillas grandes tienen una menor mortalidad post-emergencia en el campo. Leishman y Westoby (1994; citados por Fenner, 2000) encontraron al realizar un experimento de campo con 18 especies provenientes de las regiones semi-áridas de Australia, que las plántulas provenientes de semillas grandes, tienen un más alto porcentaje de emergencia y mayor sobrevivencia que las plántulas provenientes de semillas pequeñas. Sin embargo, las condiciones fueron particularmente difíciles durante el experimento en el campo, así que en general la sobrevivencia para este experimento fue baja. Repitiendo el experimento en invernadero, usando 23 especies, las semillas más grandes respondieron mejor bajo un incremento en las condiciones de sequía, y la longevidad estuvo positivamente relacionada al tamaño de la semilla.

4.10.2.4 Pérdida de nutrientes

De acuerdo con Fenner (2000), algunos estudios realizados dentro de especies (Krannitz *et al.*, 1991) y entre especies (Jurado y Westoby, 1992) demuestran que las plantas que provienen de semillas grandes sobreviven más en condiciones de deficiencia de nutrientes. Stock *et al.* (1990), encontraron entre

cinco especies de Proteáceas que las plántulas sobreviven en condiciones de deficiencia de nutrientes, sin embargo, esto no pudo ser correlacionado con el tamaño de la semilla.

4.10.2.5 Profundidad

Dado que las semillas grandes producen plántulas grandes, es de esperarse que las plántulas provenientes de semillas grandes sean capaces de emerger de una mayor profundidad en el suelo. Algunos experimentos realizados, como el Vazquez Yanes y Orozco Segovia (1992), demuestran que la emergencia de las plántulas a través del mantillo orgánico está positivamente asociado con el tamaño de la semilla. Ya sea por profundidad o porque la semilla quedó enterrada, las plántulas robustas de mayor tamaño pueden ser las que emergieron más exitosamente a través de la capa de mantillo orgánico (Fenner, 2000).

Moles *et al.* (2003), investigaron la relación entre el tamaño de la semilla y la supervivencia en el suelo en 67 especies provenientes de zonas áridas de Australia. Aunque encontraron una muy débil relación positiva entre la viabilidad de las semillas frescas y la masa de la diaspóra, después de un año de que las semillas permanecieran enterradas, hubo una relación positiva altamente significativa entre la masa de la diaspóra y la viabilidad de la misma.

4.10.2.6 Herbivoría

Amstrong y Westoby (1993; citados por Fenner, 2000) demostraron que la capacidad de sobrevivir de una plántula cuando se le ha removido el 95% de sus cotiledones, está positivamente asociada con el tamaño de la semilla dentro de géneros y familias, pero no para todas las especies. Bonfil (1998), removió los cotiledones enteros de dos especies de encino: *Quercus rugosa* y *Quercus laurina*, y encontró que la sobrevivencia de las plántulas fue fuertemente afectada por el corte de los cotiledones, con un mayor impacto en *Quercus laurina*. El efecto del tamaño de la semilla estuvo positivamente correlacionado con la masa de la semilla y la sobrevivencia y el crecimiento para ambas especies. El tamaño de la semilla y la retención de los cotiledones afectaron la habilidad de *Quercus rugosa* para recuperarse de la herbivoría. Los resultados demostraron que las plántulas originadas de semillas grandes pueden resistir mejor la pérdida de los cotiledones y la biomasa aérea y así estar mejor equipados para confrontar el estrés que pueden sufrir en sus primeras etapas de desarrollo.

En especies neotropicales, Harms y Dalling (1997; citados por Fenner, 2000) removieron el rebrote cerca de 1 cm de la superficie del suelo, encontrando que solamente las especies de las semillas más grandes fueron capaces de rebrotar, mientras las especies de semillas más pequeñas, no pudieron generar nuevos brotes y murieron después del corte de sus rebrotes.

4.10.3 Color

La cubierta de la semilla es un órgano multifuncional que juega un papel importante en la nutrición del embrión durante el desarrollo de la semilla y representa una protección en contra de agentes perjudiciales del ambiente (Weber *et al.*, 1996; citados por Fenner, 2000). La cubierta de la semilla impone una dormancia a la semilla, lo cual es parte de la estrategia de supervivencia de muchas especies (Nelly *et al.*, 1992; citados por Fenner, 2000). La cubierta de la semilla ejerce una restricción a la germinación, la mayoría de las veces debido a la impermeabilidad al agua ó al oxígeno o por un mecanismo de resistencia a la salida de la radícula. Estas características están positivamente correlacionadas con el color de la semilla, debido a los componentes fenólicos en diversas especies (Debeajun *et al.*, 2000).

La posición de la semilla en diferentes órganos sobre la planta madre puede afectar el color de la semilla, la morfología y su germinación en muchas especies (Fenner, 2000).

En algunas especies como *Sinapis arvensis*, existe una reducción de la dormancia en semilla de color rojo comparadas con las semillas de color negro (Duran y Retamal, 1989). En las leguminosas, las semillas blancas se embeben más rápidamente que las semillas de color y germinan primero. En el trigo, la fuerte dormancia está asociada con una semilla de cubierta color rojo, mientras que las líneas con cubierta blanca no son dormantes o débilmente dormantes y

por lo tanto son susceptibles a germinar en estado pre-cosecha (Mares, 1994). Las semillas oscuras del mijo (*Panicum miliaceum* L.), tienen la cubierta de la semilla más pesada, se embebe y germina más lentamente, y por lo tanto persiste mayor tiempo en el suelo que la semilla de colores claros (Khan et al., 1996).

Así mismo, las semillas de diferentes colores pueden tener diferentes requerimientos de germinación. Baskin y Baskin (2001), señala varios trabajos, por ejemplo las semillas cafés que maduran tempranamente de *Alysicarpus monilifer* germinaron en un más alto porcentaje que las semillas amarillas (Maurya y Ambasht, 1973), y las semillas café maduras tempranamente germinaron en un más alto porcentaje que las semillas verdes (Nan, 1992).

En *Spergularia diandra* (Cariofilaceae), se producen tres tipos de semillas. Las cápsulas que se desarrollan en las primeras flores, donde termina el tallo principal, contienen semillas de color negro, las cuales tiene una menor dormancia. Las flores sobre las ramas laterales del tallo principal, desarrollan cápsulas que contienen semillas de color café y tiene un más alto porcentaje de dormancia. Las últimas semillas en madurar son aquellas que aparecen en las capsulas cuando las plantas están en proceso de senescencia, estas semillas son de color amarillo y son más ligeras que las semillas de color café y negro, pero tiene el más alto porcentaje de dormancia. Las semillas de color amarillo son las que constituyen en su mayoría el banco de la semilla a largo del tiempo (Guttermann, 1996; citado por Fenner, 2000).

Paolini *et al.* (2005), reportan que *Sinapsis arvensis* muestra una variación típica en la masa de la semilla y el color, se encuentran semillas de color café oscuro, café oscuro más ligero y café claro. Probaron los efectos de estas características sobre la germinación de la semilla en diferentes regimenes de luz (ciclo de 11 horas de luz y 13 de oscuridad) y condiciones de pre-enfriamiento (pre-enfriamiento a 4°C y sin pre-enfriamiento). Encontraron que el porcentaje de germinación no fue alterado por la masa, en las semillas café claro, mientras que la germinación fue baja para las semillas café oscuro de mayor masa. La baja germinación de las semillas café oscuro, se cree que se debió al grosor de la testa. Los tratamientos de pre-enfriamiento y luz tuvieron relativamente poco efecto sobre la germinación, aunque las semillas no sometidas a pre-enfriamientos tuvieron una germinación más baja.

La variación en el color de la cubierta de la semilla puede deberse en algunos a la distribución que tengan los pigmentos responsables de la coloración. Tood y Vadkin (1996), reportan que el color de la cubierta de la semilla en soja (*Glycine max*) está determinado por cuatro alelos, de los que clásicamente se encuentran definidos como locus (inhibidos) que controlan la presencia o ausencia de la distribución espacial de los pigmentos (antocianinas) en la cubierta de la semilla. Beninger *et al.* (2003) mencionan que el color de la cubierta de frijol seco (*Phaseolus vulgaris*) está determinado por la presencia y cantidad de glicósidos, flavonoides, antocianinas y taninos condensados.

5. METODOLOGÍA

5.1 Recolección de semilla

La colecta de semilla se llevó a cabo en las localidades conocidas como San Antonio el Grande y Acuautla, estado de Hidalgo. La semilla se recolectó de frutos maduros sobre las plantas, en bolsas de papel estraza, durante el mes de noviembre de 2004.

Las infrutescencias se colectaron de diez árboles escogidos al azar. Posteriormente se trasladaron al Laboratorio de Semillas de la División de Ciencias Forestales de la Universidad Autónoma Chapingo, para realizar el secado del fruto y posteriormente extraer la semilla y hacer un lavado de la misma. La semilla se guardó en cajas petri etiquetadas, en un cuarto sin refrigeración, hasta el momento de su utilización.

5.2 Descripción del sitio de recolección

5.2.1 Localización

Los lugares de colecta se encuentran en la región denominada “Sierra Tepehua”, de manera específica en el municipio de Huehuetla, perteneciente al estado de Hidalgo, el cual se encuentra ubicado en las siguientes coordenadas:

Al norte, Latitud 20° 28' 35'' y por el Oeste, Longitud de 98° 05' 36'', encontrándose a una altitud sobre el nivel del mar de 520 metros (INEGI, 1997).

5.2.2 Clima

El clima de esta región es cálido con lluvias en verano y semicálido húmedo con abundantes lluvias en verano, A (fm) y A C (fm) respectivamente, registrándose una temperatura media anual de 21° C y una precipitación media anual de 2,422 mm (INEGI, 1992; Anónimo, 1988).

5.2.3 Orografía

Todo el territorio del municipio es muy accidentado, pues forma parte de la Sierra Madre Oriental, que comprende la franja desde la Sierra de Puebla, Acaxochitlán, la Sierra de Tenango, Molango, Tlahuiltepa, Tepehuacán de Guerrero, Chapulhuacán, Pisaflores, hasta limitar con la Sierra de Querétaro. Esta franja tiene las mismas características en su relieve, vegetación, fauna, etc., Huehuetla forma parte de la Sierra de Tenango, llamada así porque Tenango es la población más importante de la región y cabecera del distrito.

Como parte de su relieve, están los cerros de Nanjuai (2,700 m s. n. m.) el cerro del Chamisal (1,300 m s.n.m.), el cerro de Chapingo y el de la Luna (1,

100 m s.n.m.). A medida que se avanza en Huehuetla hacia San Lorenzo Achioteppec, va disminuyendo la altura, así tenemos que la Esperanza 2 y Juntas Chicas, alcanzan una altura de 300 m s.n.m.¹.

El municipio pertenece a la provincia fisiográfica de la llanura costera del Golfo norte y la subprovincia del carso huasteco, donde dominan las rocas calizas, los suelos del tipo feozem (INEGI, 1992).

5.2.4 Suelos

El suelo del municipio es variado, en las partes altas es de tipo Chernosem, de textura tipo migajón, con óptimas condiciones físico-químicas para el desarrollo de la vegetación (Anónimo, 1988). También se encuentran suelos de tipo feozem haplico, regosol eutrico y luvisol cromico de textura fina (INEGI, 1992). En las partes más bajas su suelo es amarillo y rojo laterítico, siendo propio este tipo de suelo para los agostaderos (Anónimo, 1988).

5.2.5 Vegetación

Selva alta perennifolia y pastizal cultivado. En las partes mas altas (1,000 – 1,400 m s.n.m.) se encuentra el bosque mesófilo de montaña, afectado por actividades de pastoreo, agricultura y tala (INEGI, 1992).

¹ http://www.hidalgo.gob.mx/estado/informacion_general/geografia.asp. 10-10-2003.

5.2.6 Hidrografía

El municipio pertenece a la región hidrológica RH27, región hidrológica Tuxpan-Nautla (INEGI, 1992). Cuenta con ríos de escaso caudal y que se alimentan de pequeños arroyos que bajan las montañas; el mas importante es el río Chiflón, que sirve de límite entre el estado de Veracruz y el municipio².

5.3 Análisis de la semilla de *Cecropia obtusifolia*

El análisis de la semilla de *C. obtusifolia* se hizo siguiendo las normas de ISTA (Internacional Seed Association), referidas por Bonner (1974).

5.3.1 Morfología de la semilla

La descripción morfológica se realizó de acuerdo a lo propuesto por Niembro (1985), describiendo la morfología externa de la semilla de *C. obtusifolia* y también describiendo las características internas de la cubierta seminal, para lo cual se realizaron cortes de 13 μm a la semilla y se sometieron a tinción, mediante la disolución de safranina al 1% en alcohol del 50% y de verde rápido en alcohol etílico del 96%.

² http://www.hidalgo.gob.mx/estado/informacion_general/geografia.asp. 10-10-2003.

5.4 Características físicas

5.4.1 Pureza

El análisis de pureza determina qué proporción de la muestra de trabajo es semilla pura de la especie designada, y que proporción pertenece a otros materiales. La muestra de trabajo se divide en cuatro componentes:

- a) Semilla pura de la especie de interés
- b) Semillas de otras especies forestales
- c) Semillas de malezas
- d) Material inerte

Cada componente es expresado como porcentaje de peso, en relación a la muestra de trabajo original:

$$\text{Porcentaje} = \left(\frac{\text{Peso del componente}}{\text{Peso total de la muestra}} \right) 100$$

5.4.2 Peso

El peso de la semilla es un valor útil para el cálculo de la cantidad de ésta a utilizar en la siembra del semillero, o en la siembra directa. Este valor se ve afectado por el tamaño de la semilla, así como por su contenido de humedad, y

por la proporción de semillas no vanas. Normalmente el peso se expresa como el de 1, 000 semillas. Para este caso se tomaron 1, 000 semillas y se registró el peso de esta muestra en una balanza analítica, posteriormente por una regla de tres se obtuvo el número de semillas por kilogramo.

5.4.3 Contenido de humedad

El contenido de humedad se determinó a partir de una muestra de 0.50 g, de la muestra para el análisis de semilla. La muestra de semilla se deshidrató en un horno a temperatura constante de 85°C, y se registró el peso de la semilla durante los días siguientes hasta que éste fue constante. La fórmula para obtener el contenido de humedad con base al peso anhidro de la muestra fue la siguiente:

$$C H = \frac{P F - P S}{P S} \times 100$$

Donde:

C H= Contenido de humedad

P F= Peso fresco de la muestra

P S= Peso seco de la muestra

5.4.4 Viabilidad

Para obtener la viabilidad de la semilla, ésta se remojó en agua destilada por 24 horas. Posteriormente se realizaron cortes y remojaron en sales de tetrazolio (cloruro de 2,3,5 trifeniltetrazolio, al 0.1%, $C_{19} H_{15} N_4 Cl$); estos cortes se colocaron en cajas petri y envolvieron en papel aluminio. Las cajas se introdujeron a las cámaras de ambiente controlado a 30° C, después de 24 horas se contabilizaron las semillas teñidas de color rosa, lo que indica viabilidad. El tiempo en agua destilada y en sales de tetrazolio es de 24 horas para ambos.

5.4.5 Vigor

El vigor se refiere a la capacidad de la semilla de germinar en condiciones no adecuadas, la rapidez con la que pueda germinar, la resistencia que presente a ciertos patógenos. Este término aún no ha sido definido satisfactoriamente, sin embargo existen varias formas de medirlo. Uno de ellos es elaborar una gráfica donde se ilustre la germinación acumulada con respecto al tiempo. A menor tiempo, se considera que la semilla tiene un mayor vigor. El vigor puede variar entre lotes de semillas, o incluso dentro de un mismo lote, para este caso se harán pruebas para estimar la variación de vigor entre los tratamientos definidos (Bonner, 1974).

5.4.6 Velocidad de germinación

La velocidad de germinación ó energía germinativa se ha definido y medido de varias maneras, pero la definición más común corresponde al porcentaje de germinación en la tasa pico de germinación. Esta definición puede traer consigo ciertas desventajas, por ejemplo, puede involucrar periodos de tiempo distintos. Otra definición de tasa pico de germinación que ha sido utilizada, es el número de días requeridos para que ocurra determinada proporción de la germinación total (ejemplo, 70%, 90%).

5.4.7 Germinación

La prueba de germinación se realizó tomando en cuenta las diferencias en color y tamaño de la semilla. Se hizo uso de una cámara de ambiente controlado marca Conviron, de el Laboratorio de Semillas Forestales de la División de Ciencias Forestales; las semillas se colocaron en papel filtro dentro de cajas petri, 20 semillas dentro de cada caja (unidad experimental), las semillas fueron regadas diariamente con agua destilada y captan (3 g L^{-1}) para evitar infecciones.

El diseño empleado fue bloques al azar. Se realizaron dos pruebas de germinación de semillas, una de ellas considerando que la información dasométrica de los árboles de los que se colectó la semilla podría influenciar la

germinación de la misma. Para esta prueba los tratamientos fueron diez, correspondientes a cada uno de los árboles de donde se obtuvo semilla (diez árboles en total), la unidad experimental correspondió a una caja petri con un contenido de 20 semillas, el número de bloques (repeticiones) fue igual a cinco, teniendo en total de 1,000 semillas.

La segunda prueba se realizó considerando que probablemente las variaciones en tamaño y color de la semilla implicarían una variación en el porcentaje de germinación. El número de tratamientos fue igual a seis, considerando tres tipos de colores: café claro, café oscuro y negro; y dos tamaños: chico (<1.5 cm de longitud de la semilla) y grande (>1.5 cm de longitud de la semilla). Los tratamientos resultantes fueron entonces: chico café claro (ch cc), chico café oscuro (cg co), chico negro (ch n), grande café claro (g cc), grande café oscuro (g co) y grande negro (g n). El número de bloques y repeticiones fue igual a cinco, teniendo un número de 600 semillas en total.

Estas pruebas fueron realizadas cada una en dos ocasiones para probar dos regímenes de temperatura y así anidar los bloques en el factor temperatura. La primera de ellas fue en un régimen de 30°C en el día y 25°C en la noche, la segunda fue en un régimen de 25° C en el día y de 20° C la noche. En ambos casos, el fotoperiodo fue de 12 h, y se utilizó tanto luz incandescente como luz fluorescente ($RFA = 124.666 \mu \text{ moles m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ medida con IRGA, sistema portable LCi, marca Bio Scientific Ltd.). Las cajas se revisaron diariamente para registrar las semillas que germinaban.

5.5 Producción de plantas

La producción de la plantas para la fase de fotosíntesis se llevó a cabo en el invernadero de la División de Ciencias Forestales de la Universidad Autónoma Chapingo.

Cecropia obtusifolia, se puede reproducir por semilla o vegetativamente. Para este trabajo la reproducción se hizo mediante semilla. Del excedente de la semilla que se había limpiado para la prueba con semillas se usó un total de 3.70 g, que se colocaron al boleó en un semillero que tenía por sustrato tierra de monte y arena de río desinfectados, en una proporción de 7:3. Un mes después de la siembra, cuando la plántula tenía las primeras hojas desarrolladas se realizó el transplante a bolsa forestal de tamaño de 10x20 cm.

5.6 Medición de fotosíntesis en plántulas de *C. obtusifolia*

Las plantas fueron cultivadas en luz y en sombra, con una radiación de $200 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para el cultivo de sol, y $49.083 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para el cultivo de sombra. La sombra se logró empleando malla plástica de sombra con un calibre de 70%. El diseño empleado consistió fue completamente al azar, con dos tratamientos de luz: con luz y sin luz, que fue instalado dentro del invernadero de entomología de la División de Ciencias Forestales, de la Universidad Autónoma Chapingo. Las variables evaluadas fueron la tasa de fotosíntesis

neta, la tasa de transpiración, conductancia del CO_2 y nivel de CO_2 subestomatal, mediante un analizador de gases infrarrojo (IRGA), sistema portable LCI, marca Bio Scientific Ltd.. Las mediciones fueron realizadas al exterior del invernadero, donde la radiación fotosintéticamente activa fue de 1268.457 a 1242.150 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para la condición de sol y 259.450 a 277.286 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para la condición de sombra. Posteriormente se hizo otra prueba de fotosíntesis dentro de una cámara de ambiente controlado ubicada en el Laboratorio de Semillas Forestales de la División de Ciencias Forestales, esto con el fin de tomar datos de la tasa fotosintética a diferentes temperaturas en condiciones de sol y sombra. Las temperaturas a las que se programó la cámara y en las que se tomaron las lecturas fueron 20 ° C, 35 ° C y 40 ° C. Las tasas de fotosíntesis, transpiración, conductancia del CO_2 y nivel de CO_2 registradas en estas temperaturas fueron comparadas entre sí para conocer si había algún efecto de la temperatura en la actividad fotosintética. La radiación fotosintéticamente activa dentro de la cámara fue igual a 124.666 $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

5.6.1 Análisis anatómico

Se realizaron cortes de hoja para verificar si existían diferencias en el tejido fotosintético. Los cortes se realizaron a 13 y 14 micras mediante un microtomo. Posteriormente se sometieron a tinción en safranina 1% diluida en alcohol del 50% y en verde rápido diluido en alcohol del 96%. El análisis anatómico se

realizó a través de un microscopio electrónico, por medio del cual se ubicaron las células que conforman en tejido fotosintético de la hoja, es decir, el tejido en empalizada y el parénquima esponjoso, así como las células de la epidermis y de la subepidermis. Se compararon el grosor aparente de éstas células entre las hojas de sol y sombra, así como el número de capas de células existentes en el tejido en empalizada.

5.7 Análisis estadístico

Para el análisis estadístico, se utilizó el procedimiento mixto (Proc Mixed) del programa SAS, v. 8.1. También se aplicó la prueba de diferencia mínima significativa ($\alpha=0.05$).

El modelo usado para la primera prueba fue:

$$y_{ijkl} = \mu + \alpha_i + \alpha_i(\beta_j) + \gamma_k + (\alpha\gamma)_{ik} + \varepsilon_{ijkl}$$

Donde:

μ = media general,

α_i = efecto del i-ésimo nivel del factor temperatura

$\alpha_i(\beta_j)$ = efecto del j-ésimo bloque anidado dentro del i-ésimo nivel del factor temperatura

γ_k = efecto del k-ésimo árbol

$(\alpha\gamma)_{ik}$ = efecto de la interacción entre el i-ésimo nivel del factor temperatura y del k-ésimo árbol

ε_{ijkl} = error experimental

Todos los factores fueron considerados con efectos fijos. Los bloques fueron con efectos aleatorios.

Para la segunda prueba, el modelo fue:

$$y_{ijklm} = \mu + \alpha_i + \alpha_i(\beta_j) + \gamma_k + \delta_l + (\alpha\gamma)_{ik} + (\alpha\delta)_{il} + (\alpha\gamma\delta)_{iklm} + \varepsilon_{ijklm}$$

Donde:

μ = media general

α_i = efecto del i-ésimo nivel del factor temperatura

$\alpha_i(\beta_j)$ = efecto del j-ésimo bloque anidado dentro del i-ésimo nivel del factor temperatura

γ_k = efecto del k-ésimo nivel del factor tamaño de semilla

δ_l = efecto del l-ésimo nivel del factor color de la semilla

ε_{ijklm} = error experimental

Las combinaciones de letras representan interacciones. Todos los tratamientos y sus interacciones se consideraron con efectos fijos. Los bloques fueron considerados con efectos aleatorios.

En el caso de la fotosíntesis, se comparó mediante la prueba de t en plantas cultivadas bajo sol y bajo sombra.

6. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

6.1 Morfología de las semillas

6.1.1 Características externas

La semilla de *Cecropia obtusifolia* es de forma oblonga-ovoide, de tamaño variable entre 1.1 mm hasta 2 mm, con hilo bien diferenciado (Figura 1), conspicuo, rodeado de mucílago, el micrópilo se encuentra en el área del hilo, finaliza de forma aguda. La parte opuesta al hilo es triangular-redondeada ó elíptica. La superficie de la cubierta seminal es estriada-reticulada, de consistencia coriácea leñosa, color café claro, café oscuro o negro, brillante (Figura 2).



Figura 1. Hilo en la semilla de *Cecropia obtusifolia*.



Figura 2. Semillas de *Cecropia obtusifolia*. A) Semilla de color café claro, B) Semilla de color café oscuro, C) Semilla de color negro

6.1.2 Características de la cubierta seminal

La cubierta de la semilla está reducida a una membrana, con dos capas de células. Las células de la primera capa longitudinalmente alargadas, muy pequeñas, delgadas y en conjunto, de 2 - 8 μm de espesor; las células de la segunda capa son transversalmente elongadas, más grandes, de 2 - 14 μm de espesor (Figura 3).



Figura 3. Corte transversal de la semilla de *Cecropia obtusifolia*. A) Primera capa de células de la cubierta seminal, B) Segunda capa de células de la cubierta seminal, END) Endospermo.

El endospermo es de tipo entero, la superficie es completamente lisa, con posición externa, rodeando completamente el embrión y de consistencia carnosa, formado por células de paredes gruesas. El endospermo contiene cuerpos de proteínas, pequeños granos de almidón y aceite (Figura 4). El embrión es linear (Figura 5). La figura 6, muestra un corte transversal de la semilla.

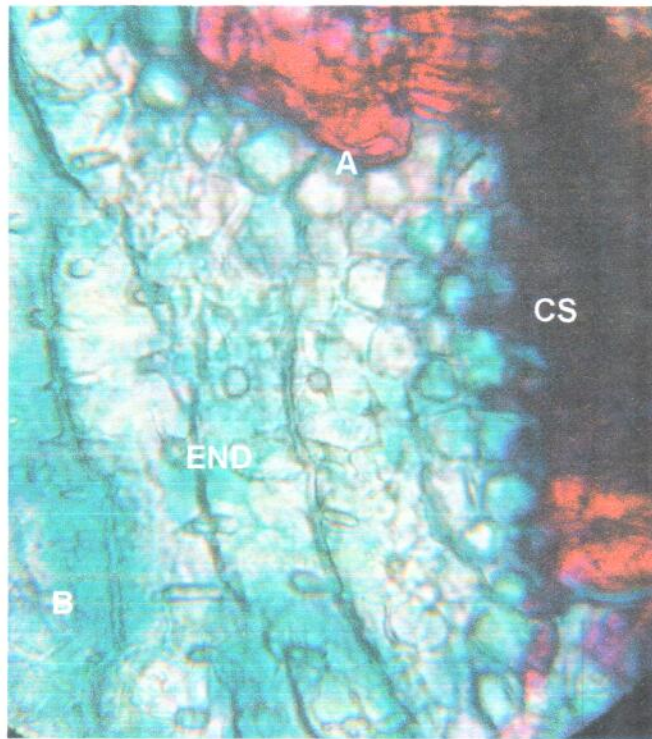


Figura 4. Endospermo y estructuras circundantes. END) Endospermo, CS) Cubierta seminal, A) Granos de almidón, B) Cuerpos de proteínas (aumento 100X).

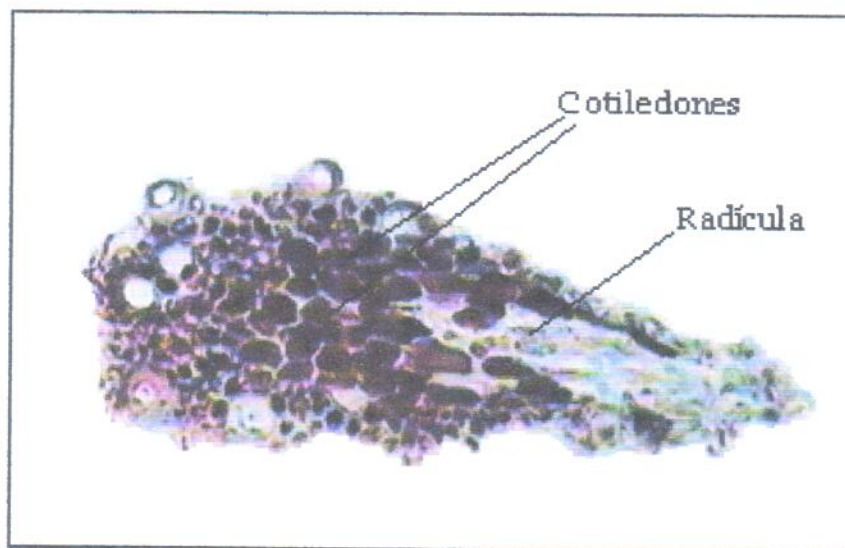


Figura 5. Embrión de *Cecropia obtusifolia*, aumento 10X.

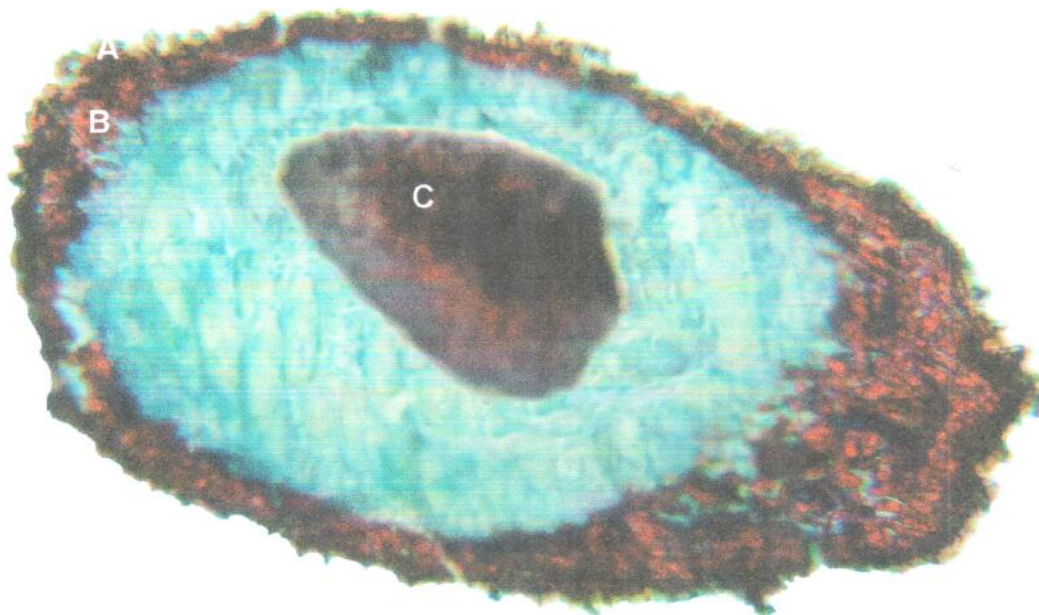


Figura 6. Corte transversal de la semilla de *Cecropia obtusifolia*, mostrando la cubierta seminal (A), el endospermo (B) y el embrión (C).

6.1.3 Características físicas

6.1.3.1 Pureza

La pureza de la semilla colectada fue igual a 99%; las impurezas incluyeron semillas rotas, restos del fruto y ramillas principalmente

6.1.3.2 Peso

El peso de mil semillas correspondió a 0.71 g, correspondiente a 1,408,451 semillas por kilogramo.

6.1.3.3 Contenido de humedad

El contenido de humedad de la semilla fue del 12%, con base anhidra.

6.1.3.4 Viabilidad

La viabilidad de la semilla fue de 53.53%, por el método de tinción con tetrazolio.

6.1.4 Prueba de germinación considerando la fuente de la semilla (árbol)

Resultó significativo el factor árbol ($p < 0.0001$), pero la interacción temperatura y árbol no fue significativa ($p = 0.3489$) (Cuadro 4).

Cuadro 4. Significancia de factores individuales e interacción en la germinación de la semilla de *C. obtusifolia*.

Fuente de variación	F	P
A	23.20	<0.0001
Temp*A	1.14	0.3489

Donde: A= árbol y Temp=Temperatura (°C)

Las semillas germinaron con un porcentaje semejante en ambos regímenes de temperatura, con 43.7% en promedio para el régimen 30/25 y 47.3% para el

régimen 25/20 (Figura 7). Para ambos casos los árboles que más alto porcentaje de germinación presentan son los árboles ocho, cinco y seis.

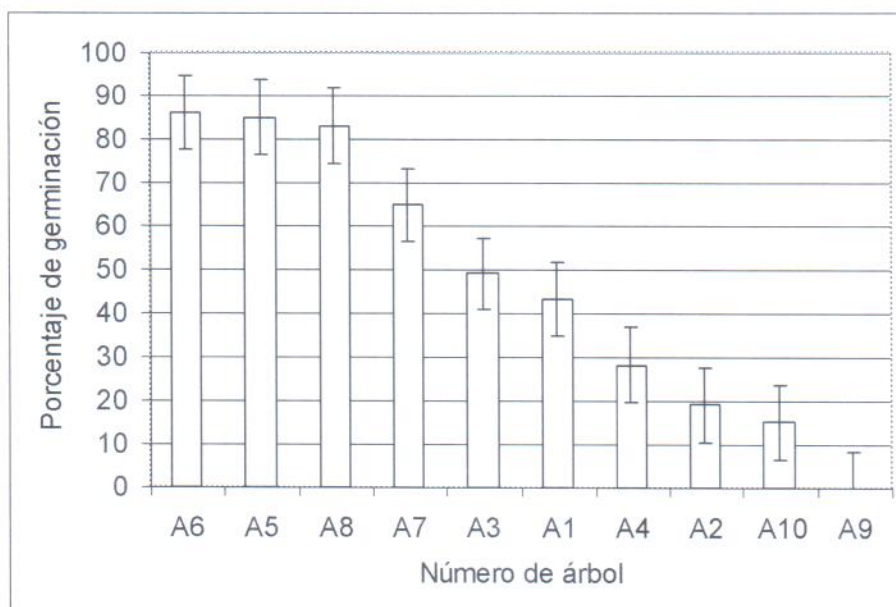
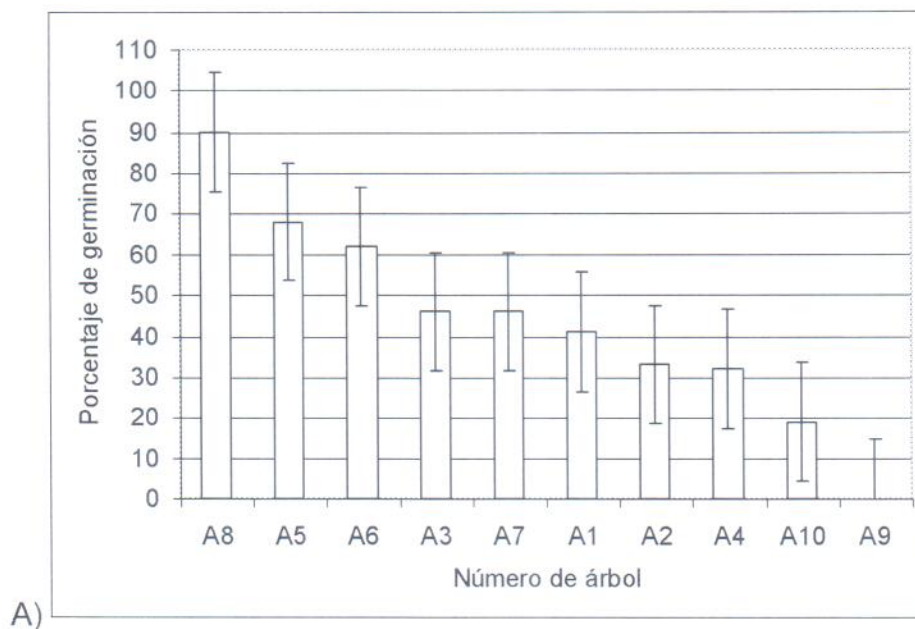


Figura 7. Porcentaje de germinación por número de árbol de *Cecropia obtusifolia* correspondiente a los regímenes de temperatura 30/25 (A) y 25/20 (B). Las barras de error representan diferencia mínima significativa.

Por otro lado, buscando una relación entre el porcentaje de germinación y los datos dasométricos registrados para cada árbol (altura, diámetro normal, diámetro de copa), sólo se encontró correlación entre la germinación con el diámetro normal de los árboles mediante una correlación de tipo polinomial (de orden 2), con una R^2 de 0.70; para las restantes características dasométricas (diámetro de copa y altura) no hubo correlación, el modelo obtenido se muestra en la figura 8. Para el régimen de temperatura 25/20, se encontró nuevamente una correlación de tipo polinomial (de orden dos) entre la germinación con el diámetro normal de los árboles, con una R^2 de 0.73, muy similar a la obtenida en la primera prueba (Figura 9).

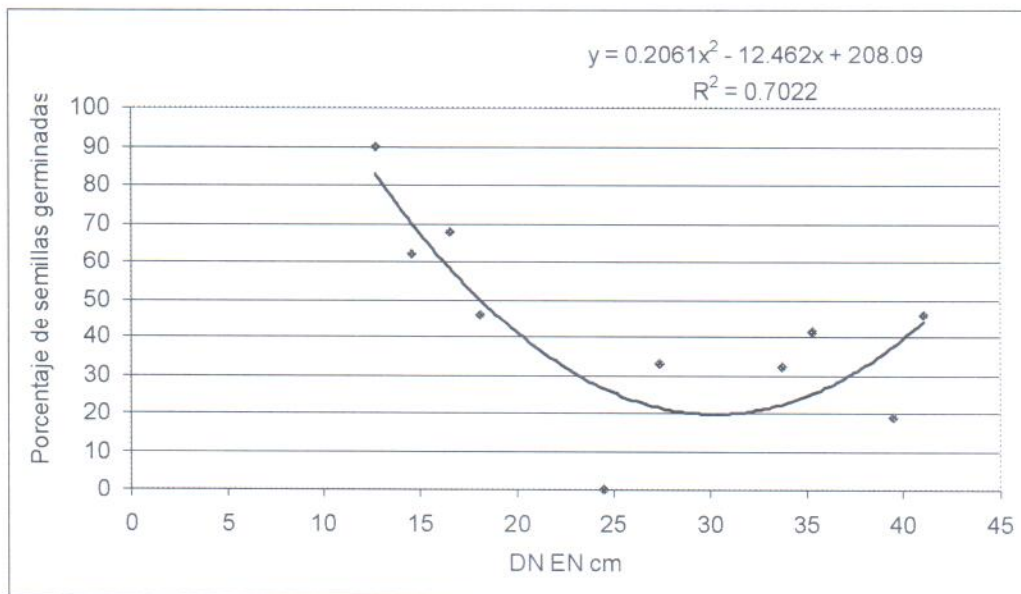


Figura 8. Porcentaje de germinación de la semilla de *Cecropia obtusifolia* por categoría diamétrica, para el régimen 30/25.

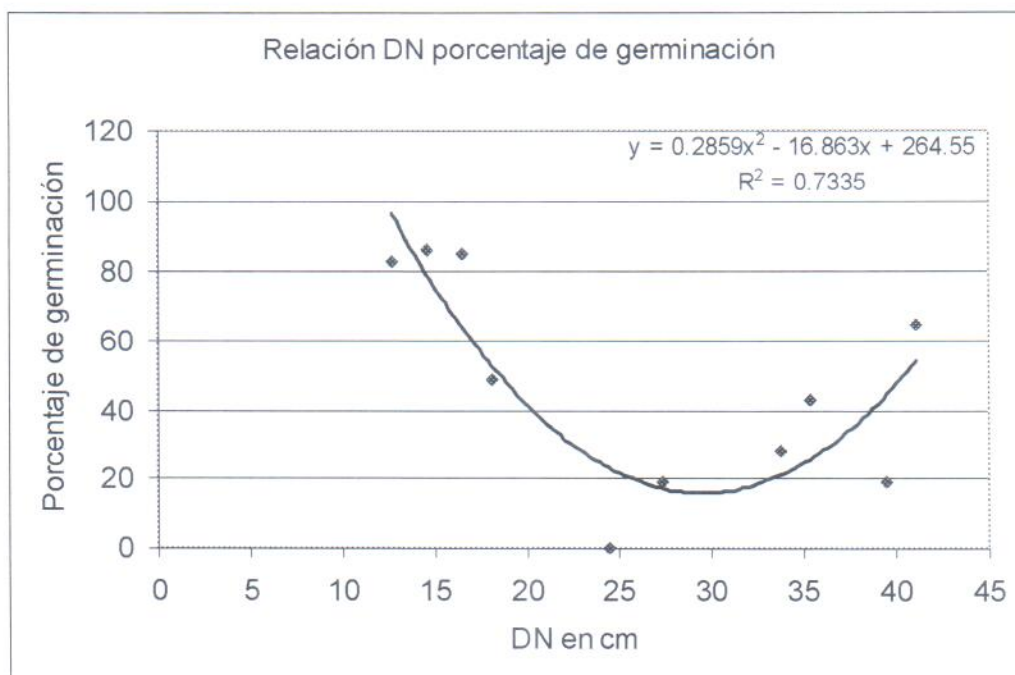


Figura 9. Porcentaje de germinación de la semilla de *Cecropia obtusifolia* por categoría diamétrica, para el régimen 25/20.

En ambos casos, los árboles con una categoría diamétrica entre 15 y 20 cm tienen un regular a un alto porcentaje de germinación; la germinación es baja para árboles de 25 a 30 cm de diámetro normal (DN) y es regular para las categorías de más de 35 y 40 cm de diámetro normal.

La relación hallada entre DN del árbol del cual se colectaron las semillas y el porcentaje de germinación, que fue semejante en los dos regímenes de temperatura probados, podría explicarse de la siguiente forma:

Cuando los árboles son jóvenes, con DN entre 12.5 y 17.5 cm, producen semilla con alta germinación. Posteriormente (DN de 25 a 30 cm) se destina más

energía a crecer (aunque para el presente trabajo no se cuenta con información de la cuantía de la semilla producida a diferentes tamaños y edades de los árboles), reduciéndose el porcentaje de germinación. Al estar más maduro el árbol, en torno a 35 cm de DN, se vuelve a incrementar el porcentaje de germinación, el árbol podría estar invirtiendo nuevamente más energía a la reproducción, probablemente para aprovechar claros que se puedan formar en la selva.

6.1.5 Prueba de germinación considerando el tamaño de la semilla y su color y la temperatura

Resultaron significativos los factores tamaño de la semilla ($p=0.0001$), color ($p=0.0001$), la interacción temperatura y color ($p=0.0480$), la interacción tamaño y color ($p=0.0047$), y la interacción entre los tres factores, temperatura, tamaño y color ($p=0.0001$) (Cuadro 5). Dado que las interacciones implican que los efectos de los factores individuales no son los mismos a distintos niveles de otros factores, para el presente análisis se tomó en cuenta solamente a la última interacción.

Cuadro 5. Significancia de factores individuales e interacción en la germinación de la semilla de *C. obtusifolia*.

Fuente de variación	F	P
Tam	18.12	0.0001
Col	23.69	<.0001
Tem	0.02	0.8764
Tem*Tam	1.65	0.2062
Tem*Col	3.29	0.0480
Tam*Col	6.21	0.0047
Tem*Tam*Col	12.94	<.0001

Donde: Tam= tamaño de la semilla, Col= color de la semilla, Tem= temperatura, Tem*Tam= interacción entre el temperatura y el tamaño de la semilla, Tem*Col= interacción entre la temperatura y el color de la semilla, Tam*Col= interacción entre el tamaño y el color de la semilla, Tem*Tam*Col= interacción entre la temperatura el tamaño y el color de la semilla.

Las semillas germinaron con valores muy semejantes en ambos regímenes de temperatura, con 33.5% en promedio para el régimen 30/25 y 31.3% para el régimen 25/20. En ambos regímenes de temperatura, las semillas grandes germinaron aproximadamente el doble que las semillas pequeñas (Figura 10), pues cuentan con más reservas y un embrión más vigoroso, sin embargo, respecto al color, se halló que en ambos casos las semillas café oscuro tuvieron los máximos valores de germinación (Figura 11).

Los colores de la semilla estudiados, pueden corresponder a mejores aptitudes para la germinar a diferentes temperaturas, es decir, se puede tratar de una

estrategia adaptativa entre las variaciones en temperatura en diferentes años. Primero, es conocido que la especie coloniza áreas perturbadas, requiere de radiación solar directa. Segundo, los colores oscuros absorben más radiación infrarroja, se calientan más, por lo que en este sentido se esperaría que a temperaturas menores (siempre dentro del intervalo de germinación de las temperaturas adecuadas para la semillas de la especie), las semilla oscuras tuviesen una mayor germinación, y las claras una menor germinación, y viceversa.

Dicha tendencia se comprobó en el presente trabajo, pues en el régimen 25/20 (el de menor temperatura), las semillas negras tuvieron casi el doble de germinación que en el régimen 30/25. En cambio, las semillas café claro germinaron casi el doble en el régimen más cálido que en el régimen más fresco. Por su parte, las semillas de color intermedio, café oscuro, germinaron igual en ambos regímenes sin diferencias estadísticamente significativas, son las semillas más plásticas ante las dos temperaturas probadas y las más abundantes. Dentro de un claro las partes más frescas pueden ser los bordes donde se encuentra vegetación que proporcione cierta sombra, Walter (1994) mostró que la germinación de *Cecropia schreberiana* era favorecida por la formación de manchones de helechos, sin embargo, estos efectos desaparecen a largo plazo, por lo que no siempre se requiere de luz para que germinen las semillas de *Cecropia*.

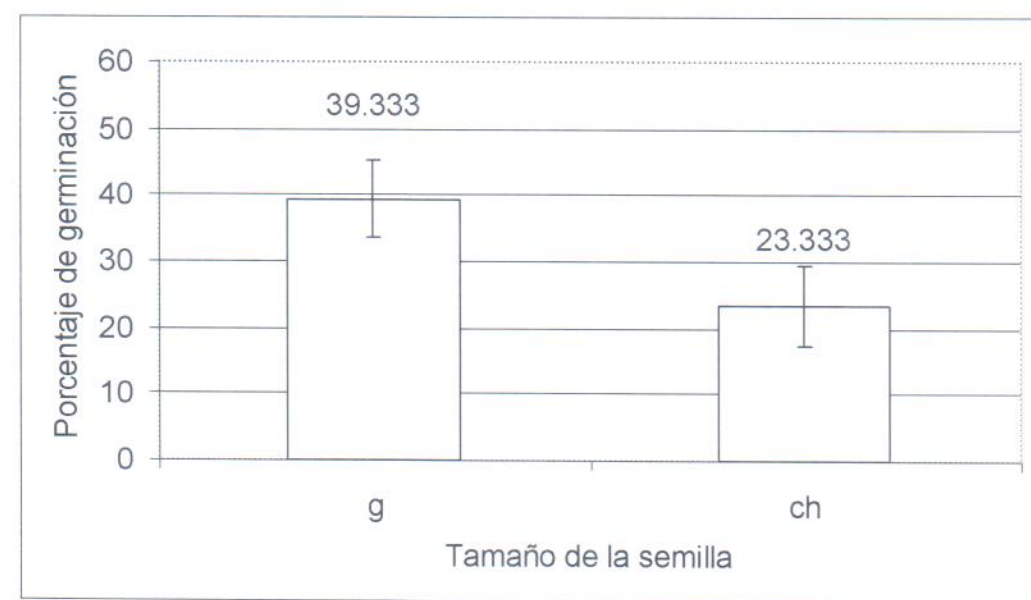
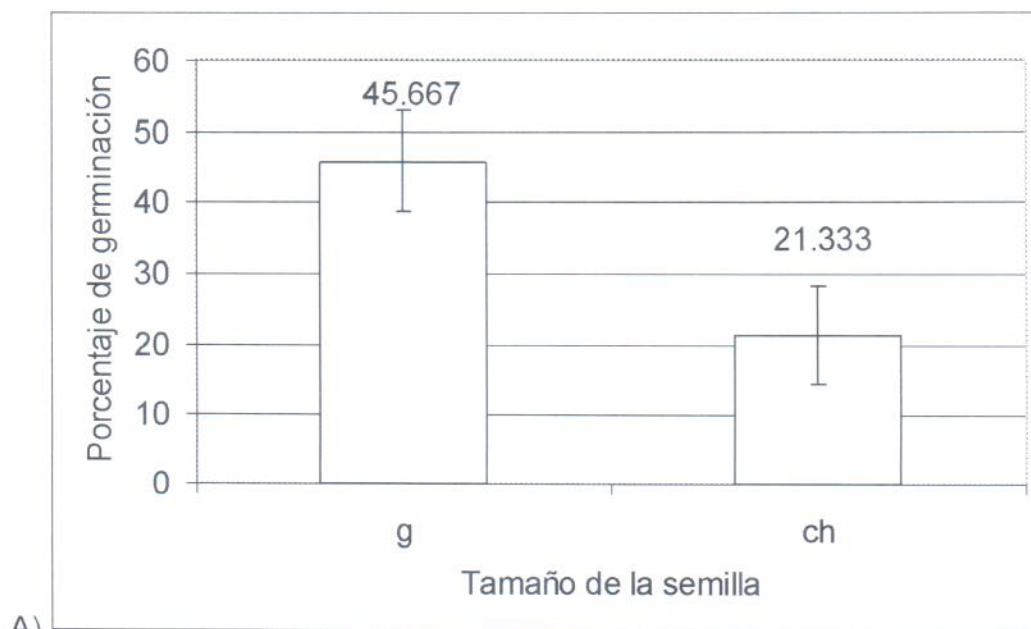


Figura 10. Efecto de la interacción tamaño de semilla y temperatura en la germinación de *Cecropia obtusifolia* correspondiente a los regímenes de temperatura 30/25 (A) y 25/20 (B). g=semilla grande, ch=semilla chica. Las barras de error representan diferencia mínima significativa.

La masa de la semilla es un importante factor biológico porque afecta la germinación, la elongación de las plántulas y el crecimiento (Cordazzo, 2002). El tamaño también está positivamente relacionado con el tamaño inicial de la planta dentro de una especie (Moegenburg, 1996; citado por Fenner, 2000), de tal forma que una semilla grande dará como resultado una plántula más grande y con mayores probabilidades de sobrevivir que una plántula pequeña. Black (1958) y Leishmann *et al.* (2000), reportaron que la supervivencia de plántulas está directamente relacionada con el tamaño de la semilla.

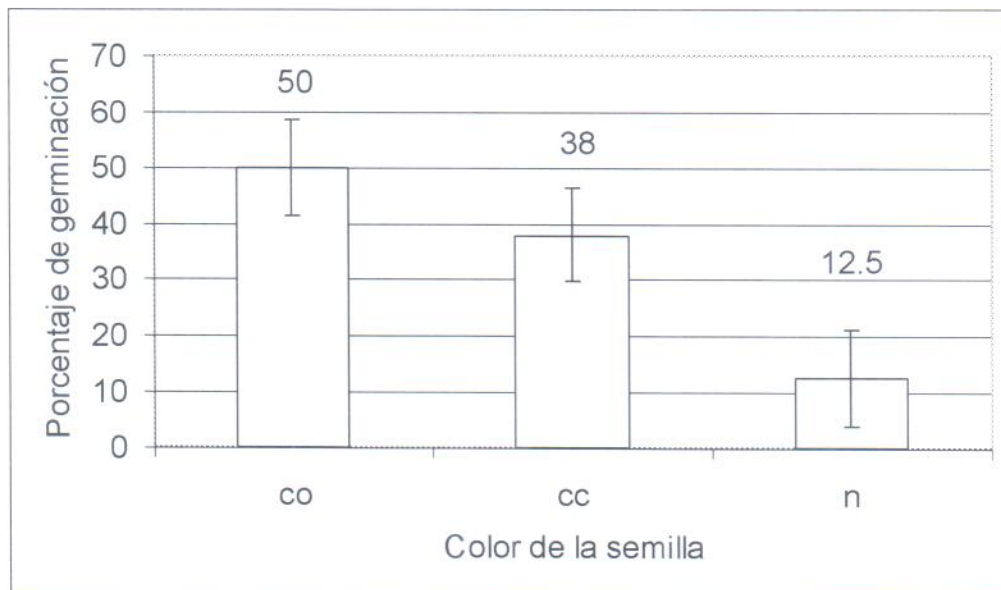
De acuerdo con Hendrix (1984) las semillas grandes frecuentemente tienen mayor porcentaje de germinación o emergencia que las semillas pequeñas, fenómeno que sucede en *Cecropia obtusifolia*, pues como muestra la figura 11, la semilla de tamaño grande germina casi el doble que la pequeña, esto para los dos rangos de temperatura ensayada. Resultados semejantes fueron encontrados por Cordazzo (2002), quien realizó pruebas a nivel interespecífico, del efecto de la masa de la semilla sobre la germinación y el crecimiento de plántulas de *Blutaparon portulacoides*, *Panicum racemosum*, y *Spartina ciliata*, el cual tuvo efectos significativos, además en todas las especies, la capacidad de elongación de las plántulas fue mayor en plántulas de semillas grandes. Es importante señalar que en cuanto al tamaño inicial de la plántula, éste puede persistir hasta la madurez (Weis, 1982) o iniciar a ser imperceptible con el tiempo (Zimmerman y Weis, 1983).

En *Nolina parviflora*, hay una relación en cuanto a tamaño de la semilla y germinación a diferentes temperaturas, de acuerdo con Reyes (2002); a una temperatura de 20°C, tanto semilla grandes como pequeñas logran germinar, pero a 25°C la germinación de semillas grandes es mayor y a 30°C la semilla pequeña germina en un más alto porcentaje que la semilla grande. Para *Cecropia obtusifolia* la germinación se vio favorecida por el tamaño de la semilla, existiendo relación entre tamaño de semilla y temperatura de germinación; probablemente también se favorezca el crecimiento de la plántula con el tamaño de la semilla, como sucede con las especies anteriores.

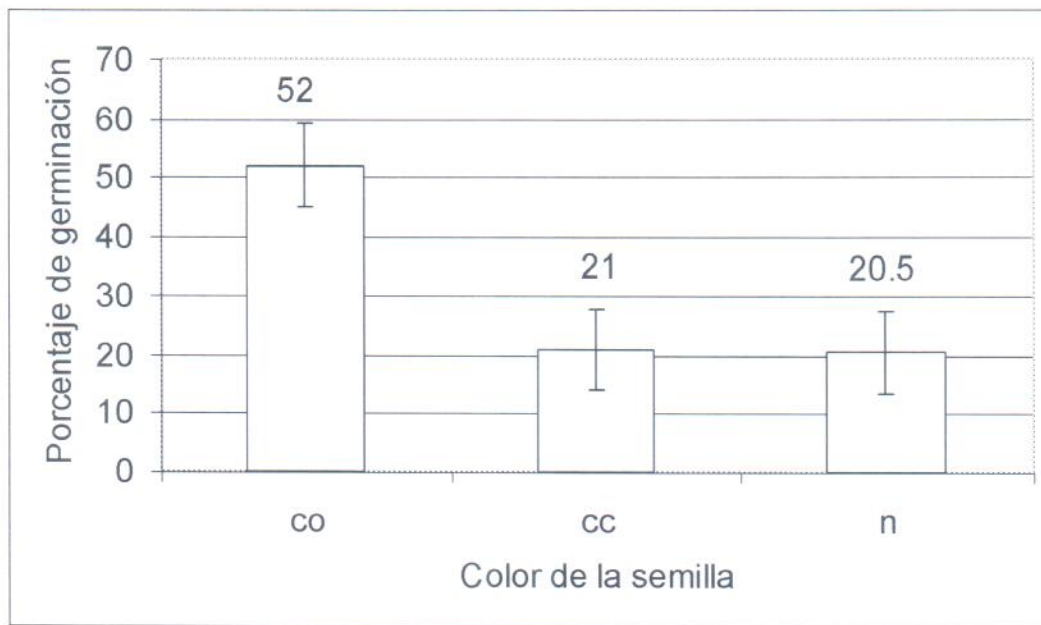
En cuanto a factores adversos, por ejemplo, la profundidad del suelo a las que las plántulas pueden emerger, las plántulas provenientes de una semilla grande pueden emerger de una mayor profundidad que aquellas que provienen de semillas pequeñas (Radford, 1977; citado por Baskin y Baskin, 2001). En condiciones de deficiencia de nutrientes, una plántula proveniente de una semilla grande tiene más posibilidad de sobrevivir que una plántula proveniente de una semilla pequeña, debido a que tiene una más alta cantidad de reservas, esto de acuerdo a los trabajos realizados por Jurado y Westoby (1992; citados por Fenner, 2000). Otro factor importante es la herbivoría, las plántulas pueden sufrir daños por remoción de hojas en sus primeras etapas de vida; en el caso de *Cecropia obtusifolia* la colonización por hormigas que fungen como una defensa en contra de depredadores no se da hasta que las plantas tienen una altura de unos 80 cm. En este caso, la capacidad de una plántula para sobrevivir cuando se le ha removido parte de sus hojas está positivamente

asociada con el tamaño de la semilla, tal como lo demuestran los trabajos de Armstrong y Westoby (1993; citados por Fenner, 2000) y el de Bonfil (1998).

La variación en el tamaño de la semilla de *Cecropia obtusifolia* se puede relacionar con la posición de la semilla en la infrutescencia; las semillas de la parte inferior y lateral de la infrutescencia son más pequeñas que las del centro, la causa por la cual las semillas distales son más pequeñas que aquellas en otras posiciones es porque los óvulos distales no son fertilizados sino hasta que aquellos en las otras partes de la fruta, por ejemplo el centro, han sido fertilizados. Así, las semillas distales no tienen mucho tiempo para desarrollarse como las otras (Mazer *et al.*, 1986).



A)



B)

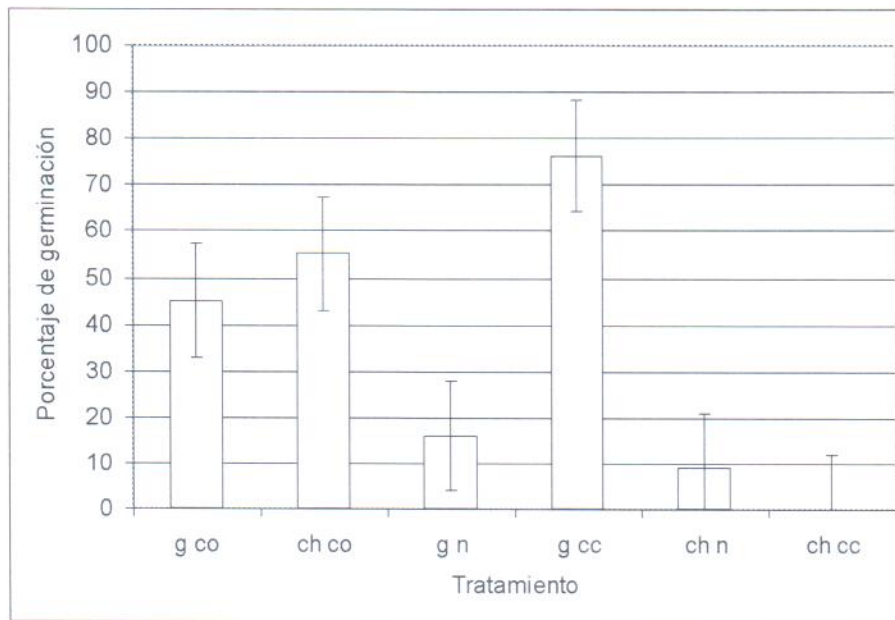
Figura 11. Efecto de la interacción color de la semilla y temperatura en la germinación de *Cecropia obtusifolia*, correspondiente a los regímenes de temperatura 30/5 (A) y 25/20 (B). co=semilla color café oscuro, cc=semilla café claro, n=semilla negra. Las barras de error representan diferencia mínima significativa.

El color de la testa es una característica muy importante ya que esta positivamente correlacionada con una restricción a la germinación, debido a los componentes fenólicos que se encuentran en la cubierta de la semilla en diversas especies (Debeajun *et al.*, 2000).

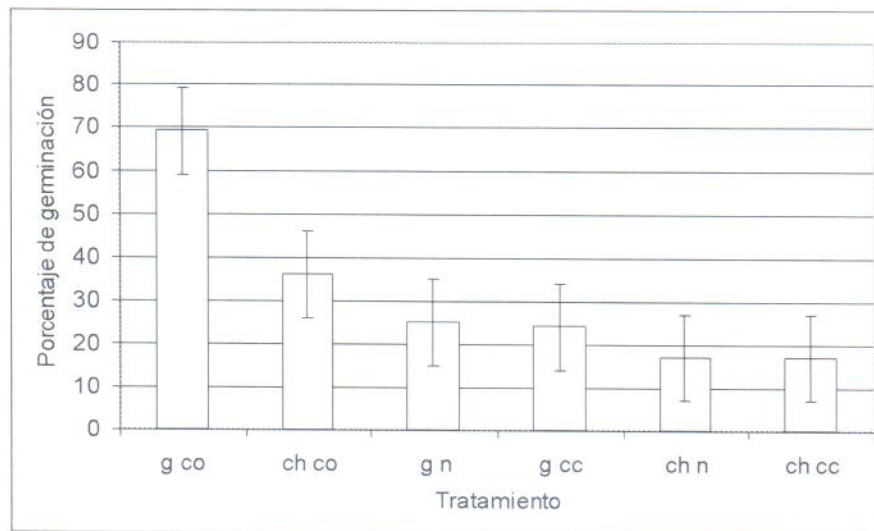
En algunas especies como *Sinapis arvensis*, existe una reducción de la dormancia en semillas de color rojo, comparadas con semillas de color negro

(Duran y Retamal, 1989). En las leguminosas, las semillas blancas se embeben más rápidamente que las semillas de color y germinan primero. En el trigo, la fuerte dormancia está asociada con una semilla de cubierta color rojo, mientras que las líneas con cubierta blanca no son dormantes o débilmente dormantes (Mares, 1994). Las semillas oscuras del mijo (*Panicum miliaceum* L.), tienen la cubierta de la semilla más pesada, se embeben y germinan más lentamente, y por lo tanto persisten mayor tiempo en el suelo que las semillas de colores claros (Khan *et al.*, 1996).

La variación en el color de la semilla se puede deber al contenido de pigmentos como las antocianinas; así el contenido y la distribución de antocianinas provocan cambios en el color de la cubierta de la semilla de soja (*Glycine max*) (Tood y Vadkin, 1996). En semillas de frijol, el color de la cubierta está determinado por la presencia y cantidad de glicósidos, flavonoides, antocianinas y taninos condensados. Éstos últimos se encuentran presentes en la cubierta de la semilla de *Cecropia obtusa*, *Cecropia palmata* y *Cecropia sciadophylla* (Lobova *et al.*, 2003). La cantidad y distribución de los flavonoides puede estar afectando el color de la cubierta de *Cecropia obtusifolia*, como sucede con las otras especies. La variación en color de la cubierta de la semilla se interpreta como una estrategia de la planta para producir semillas que pueden germinar en un más amplio rango de condiciones ambientales.



A)



B)

Figura 12. Efecto de la interacción tamaño de semilla, color y temperatura en la germinación de *Cecropia obtusifolia* correspondiente a los regímenes de temperatura 30/25 (A) y 25/20 (B). g=semilla grande, ch=semilla chica, cc=café claro, co=café oscuro, n=negro. Las barras de error representan diferencia mínima significativa.

Respecto a la interacción de los tres factores (Figura 12), los tratamientos grande café claro (g cc) y chico café oscuro (ch co), no tuvieron diferencias entre sí; y el tratamiento grande café oscuro (g co) es igual a el tratamiento chico café oscuro (ch co), y los tratamientos grande negro (g n), chico negro (ch n) y chico café claro (ch cc), son diferentes a los primeros. El más alto porcentaje de germinación corresponde al tratamiento grande café claro, con un 76% de germinación, seguido del tratamiento chico café oscuro y grande café oscuro, para los cuales no hubo diferencias significativas y tuvieron una germinación de 55 y 45%, respectivamente. Para los tratamientos grande negro, chico negro y chico café claro, se tuvo una germinación muy baja y nula, de apenas 16, 9 y 0%, respectivamente.

En general, se observa una más alta germinación para las semillas de tamaño grande (tratamientos: grande café claro, grande café oscuro, grande negro) que para las semillas más pequeñas (chico café oscuro, chico negro) con excepción del chico café oscuro, que también tiene un alto porcentaje de germinación. Varios trabajos señalan que las semillas más grandes tienden a germinar más que las semillas pequeñas (van Mólken *et al.*, 2005), probablemente porque las semillas más grandes tienen más reservas para proporcionar al embrión en el proceso de germinación y establecimiento que las semillas pequeñas.

Al cambiar el régimen de temperatura a 30/25 °C, sólo el tratamiento grande café oscuro, muestra diferencias estadísticamente significativas al resto de los

tratamientos (chico café oscuro, grande negro, grande café claro, chico negro, chico café claro) y es que el más alto valor de germinación presenta (69%). Para esta condición de un ambiente más fresco, todas las semillas germinan, incluso el tratamiento chico café claro, tiene un porcentaje de 17%, que no difiere estadísticamente de los tratamientos chico café oscuro (36% de germinación), grande negro, (25% de germinación), grande café claro, (24% de germinación), chico negro, (17% de germinación), a diferencia de la prueba anterior, que se apega más a las condiciones que se tienen en un bosque, como el mesófilo de montaña. En algunos casos las semillas de diferentes colores oscuros germinan en un más alto porcentaje que aquellas de colores más claros, como sucede en *Alysicarpus monilifer*, donde las semillas cafés germinan en un más alto porcentaje que las semillas de color amarillo y verde, también presentes en la especie (Nan, 1992). Lo anterior como una estrategia de las especies para producir semillas que puedan germinar en ambientes con diferentes condiciones.

6.1.6 Velocidad de germinación para un intervalo de temperatura de 30° C y 25° C y un fotoperiodo de 12 horas

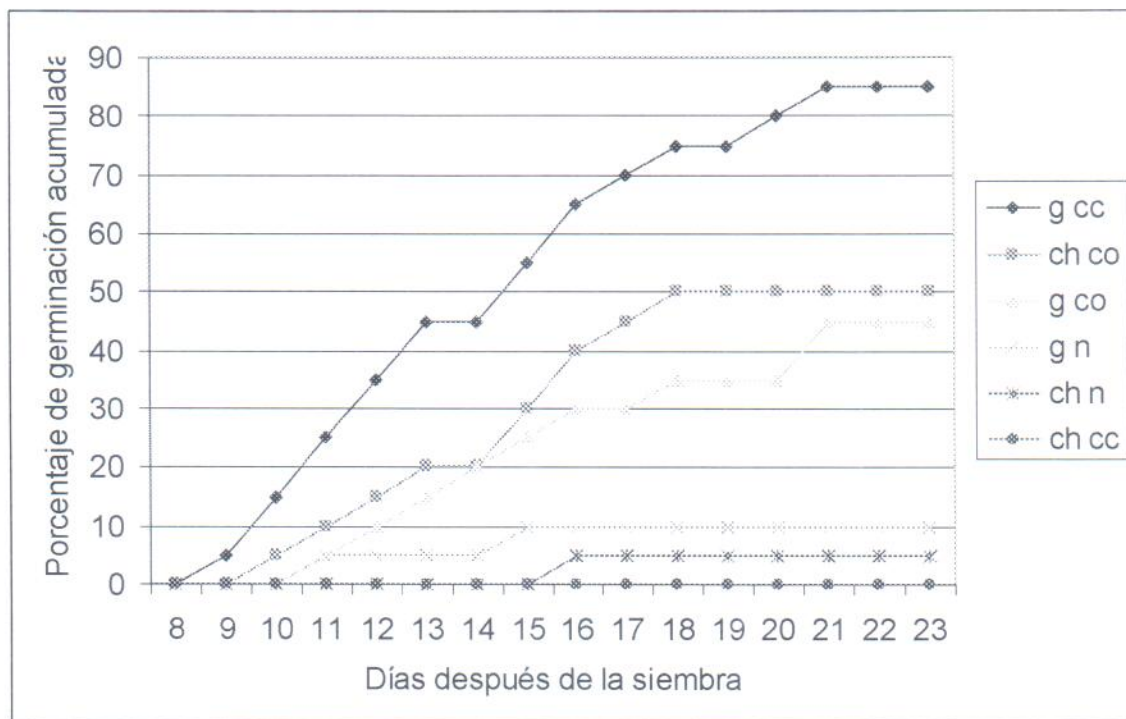


Figura 13. Germinación acumulada de la semilla de *Cecropia obtusifolia* para un régimen de temperatura de 30° C (día) y 25° C (noche) y un fotoperiodo de 12 horas.

Como se puede apreciar en la figura 13, el máximo en la germinación para los tratamientos grande café claro y grande café oscuro, se alcanza a los 21 días después de llevada a cabo la siembra. Sin embargo, las semillas del tratamiento grande café claro, inician más prontamente la germinación. Las semillas café oscuras tamaño grande, son las más abundantes y de las que más tiempo requirieron para iniciar la germinación, por lo que probablemente sean las que

constituyan en su mayor parte el banco de semillas, como en el caso de *Spergularia diandra*, donde las semillas que presenta un más alto porcentaje de dormancia (semillas de color amarillo), son las que constituyen en su mayor parte el banco de semillas a lo largo del tiempo (Guterman, 1996), si bien *Cecropia obtusifolia* no muestra mecanismo de dormancia alguno.

6.1.7 Velocidad de germinación para un intervalo de temperatura de 25° C y 20° C y un fotoperiodo de 12 horas

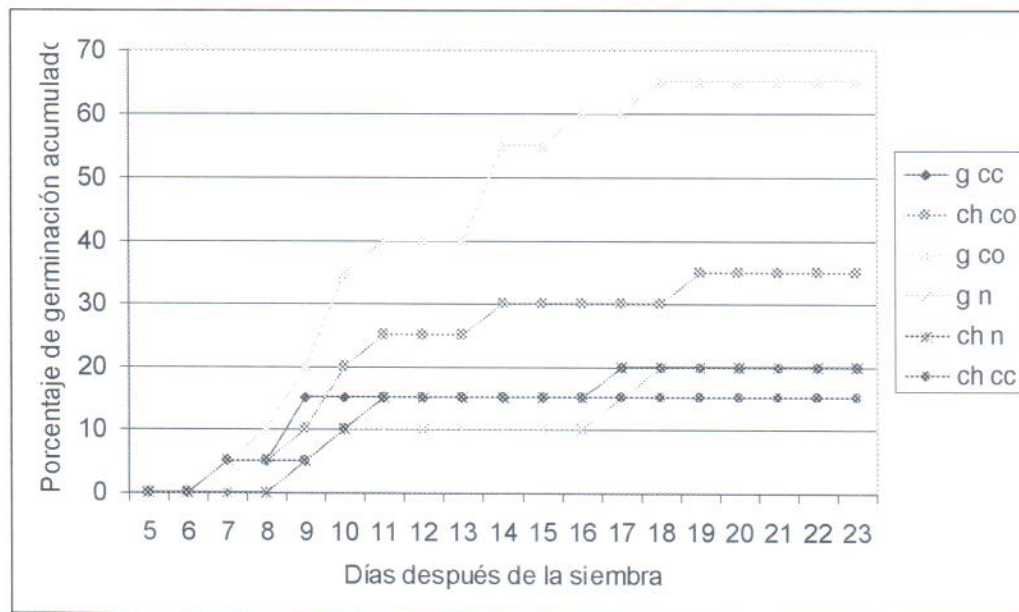


Figura 14. Germinación acumulada de la semilla de *Cecropia obtusifolia* para un rango de temperatura de 25° C (día) y 20° C (noche) y un fotoperiodo de 12 horas.

Para esta condición “más fresca”, el número de días requeridos para iniciarse la germinación es similar a la prueba anterior, condición “normal”. La germinación

se inicia en el día siete después de la siembra, la semilla grande café oscuro, y chico café oscuro, tiene un comportamiento similar en la velocidad de germinación (Figura 14), siendo mayor el porcentaje de germinación para la semilla grande café oscuro. Howell (1981), menciona que las semillas pequeñas pueden germinar más rápidamente que las semillas grandes, lo cual representa una ventaja en el momento de competir por recursos, pues las semillas grandes generalmente germinan en mayor porcentaje que las pequeñas.

6.2 Respuesta fotosintética de plántulas de *Cecropia obtusifolia* Bertol al crecimiento en distintos niveles de luz

6.2.1 Tasa de fotosíntesis

Los resultados obtenidos de la medición de fotosíntesis en plantas de *Cecropia obtusifolia* cultivadas en sol y en sombra, analizados mediante una prueba de t, no mostraron diferencias significativas, ni cuando se miden en sol ($p = 0.7724$), ni al ser medidas en sombra ($p = 0.7782$) (Figura 15). Sin embargo, cuando se comparan los valores de las plantas cultivadas en sol, en condiciones de sol y sombra, sí se encuentran diferencias significativas ($p = 0.0173$), lo mismo sucede con las plantas cultivadas en sombra ($p = 0.0422$).

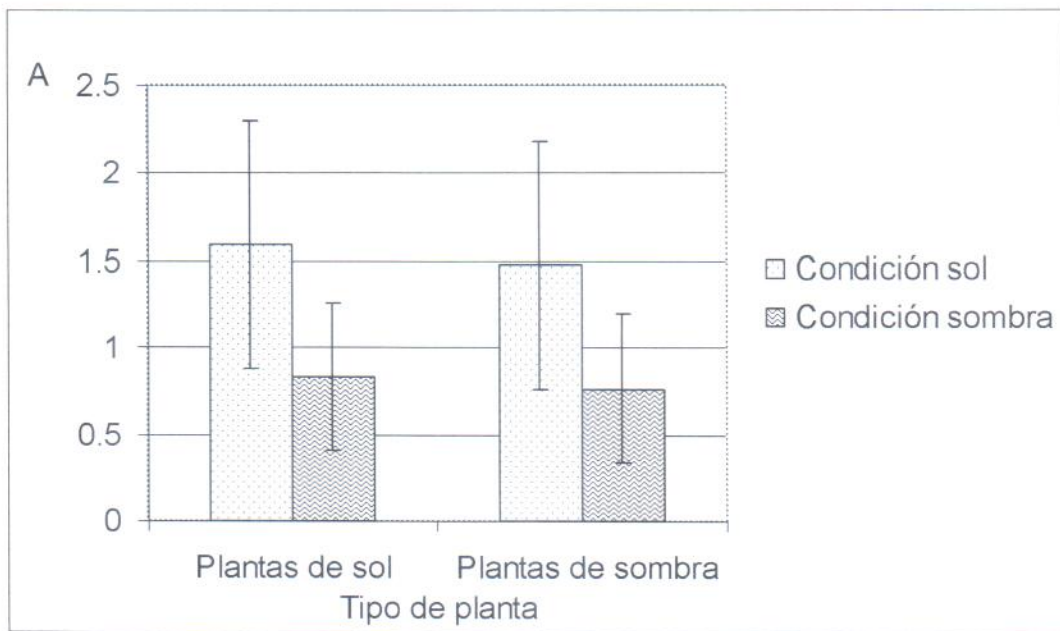


Figura 15. Valores de fotosíntesis (A, en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) para plantas de *Cecropia obtusifolia* cultivadas en sol y en sombra, en diferentes condiciones. Las barras de error representan diferencia mínima significativa.

Observando las hojas de plantas de *C. obtusifolia* cultivadas en sombra y las hojas de plantas cultivadas en sol, se aprecian las siguientes diferencias morfológicas: un color verde oscuro en las hojas de sombra y un verde más claro en las hojas de sol, las hojas de sol también fueron más hirsutas que las hojas de sombra. Abrams y Mostoller (1995), mencionan las siguientes diferencias entre hojas de sol y sombra de *Populus grandidentata*, *Prunus serotina*, *Fraxinus americana*, *Carya tomentosa*, *Acer rubrum* y *Cornus florida*: las hojas de sol fueron más gruesas y con una mayor masa por área y contenido de nitrógeno que las hojas de sombra, mientras que Weiser *et al.* (2003) mencionan que las hojas de sol tienen una baja área específica de la

hoja, así como un bajo contenido de pigmentos y una mayor capacidad del sistema antioxidativo que las hojas de sombra.

Cuadro 6. Valores promedio en las variables fisiológicas medidas para las plantas cultivadas en sol y en sombra en plántulas de *Cecropia obtusifolia* Bertol en diferentes condiciones.

Condición	Tipo de planta	A ($\mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	E ($\text{m mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	Ci (vpm = $\mu \text{ mol mol}^{-1}$)	gs ($\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
en sol	de sol	1.585	1.079	253.600	0.025
	de sombra	1.473	1.495	249.050	0.022
en sombra	de sol	0.829	0.867	276.057	0.017
	de sombra	0.761	0.960	276.150	0.014

Donde: A= tasa fotosintética, E= tasa de transpiración, Ci= CO_2 subestomatal, gs= conductancia estomática.

Se considera que el comportamiento de plantas cultivadas en sol y en sombra fue similar debido a que no fueron suficientes las diferencias en la radiación fotosintéticamente activa que recibían las hojas de las plantas ($206 \mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para las plantas de sol y $50.143 \mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para las plantas de sombra, en promedio).

Se observaron tendencias en los valores de las variables fisiológicas analizadas, sin llegar a ser estadísticamente significativas. Estas diferencias se encuentran en los valores mínimos y máximos para los tipos de plantas cultivadas y para las condiciones ensayadas (Cuadro 7).

Cuadro 7. Valores mínimos y máximos en las variables fisiológicas medidas en plantas de sol y sombra de *Cecropia obtusifolia* Bertol.

Condición						
Plantas de sol						
	A ($\mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	TEMP (°C)	RFA ($\mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	E ($\text{m mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	Ci (vpm= $\mu \text{ mol mol}^{-1}$)	gs ($\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
Mínima	0.11	20.5	936	0.33	55	0.00
Máxima	6.47	38.4	1444	2.58	355	0.09
Plantas de sombra						
Mínima	0.20	21.6	977	0.23	145	0.00
Máxima	4.86	38.2	1449	4.66	382	0.10
Condición						
Plantas de sol						
Mínima	0.09	20	79	0.15	149	0.00
Máxima	3.30	38.6	388	2.34	394	0.05
Plantas de sombra						
Mínima	0.1	23.3	64	0.25	176	0.00
Máxima	3.91	38.2	351	2.51	439	0.05

Donde: A= tasa fotosintética, TEMP= temperatura en ° C, RFA = radiación fotosintéticamente activa, E= tasa de transpiración, Ci= CO₂ subestomatal, gs= conductancia estomática.

Los valores de fotosíntesis para condición de sombra oscilaron entre 0.76 y 0.82 $\mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Strauss-Debenedetti y Bazzaz (1991), reportan valores de fotosíntesis iguales a 1.7 $\mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en plantas de *C. obtusifolia* creciendo niveles de luz baja (68 $\mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) a una temperatura de 27 °C y una humedad relativa de 75%. Los valores obtenidos son más bajos a los mencionados por los autores a pesar de que las plantas recibieron mayor RFA (200 $\mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Para condiciones de sol, los valores promedio de fotosíntesis van de 1.473 $\mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, en plantas de sombra y 1.585 $\mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, para plantas de sol, para niveles de luz altos (1, 600 $\mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) la tasa fotosintética de *C. obtusifolia* en condiciones alta radiación, se reporta de 9.9 $\mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Strauss-Debenedetti y Bazzaz ,1991). Nuevamente se encuentran valores bajos en la tasa fotosintética, por lo que se piensa existe algún factor que puede influir de forma negativa en la capacidad fotosintética de las plantas cultivadas, como se sabe la fotosíntesis depende de varios factores, como la temperatura, entre otros.

6.2.2 Tasa de transpiración y conductancia estomatal

La tasa de transpiración se comporta semejante a la tasa de fotosíntesis, es menor en condiciones de sombra, tanto para plantas cultivadas en sol como en sombra (Figura 16).

Al comparar las plantas de sol contra las plantas de sombra la tasa de transpiración no es distinta ($p= 0.1195$) para condiciones de sol, en condiciones de sombra tampoco hay diferencias ($p= 0.5239$). Al comparar plantas de sol contra plantas en distintas condiciones (sol y sombra) las diferencias son notables ($p=0.0476$), lo mismo sucede al comparar plantas de sombra en condiciones de sol y sombra, la diferencia nuevamente significativa ($p= 0.0615$). El aumento de radiación en las plantas provoca una mayor tasa de transpiración, puesto que la planta tiene que regular su temperatura con el ambiente.

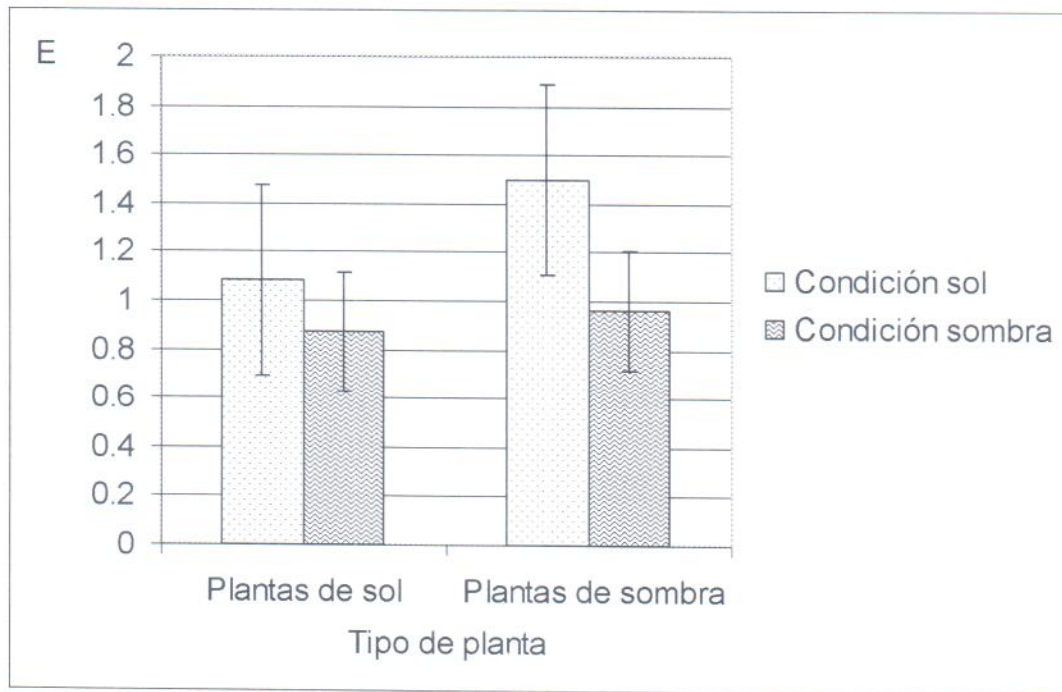


Figura 16. Valores de transpiración (E , $\text{m mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) para plantas de *Cecropia obtusifolia* cultivadas en sol y en sombra, en diferentes condiciones. Las barras de error representan diferencia mínima significativa.

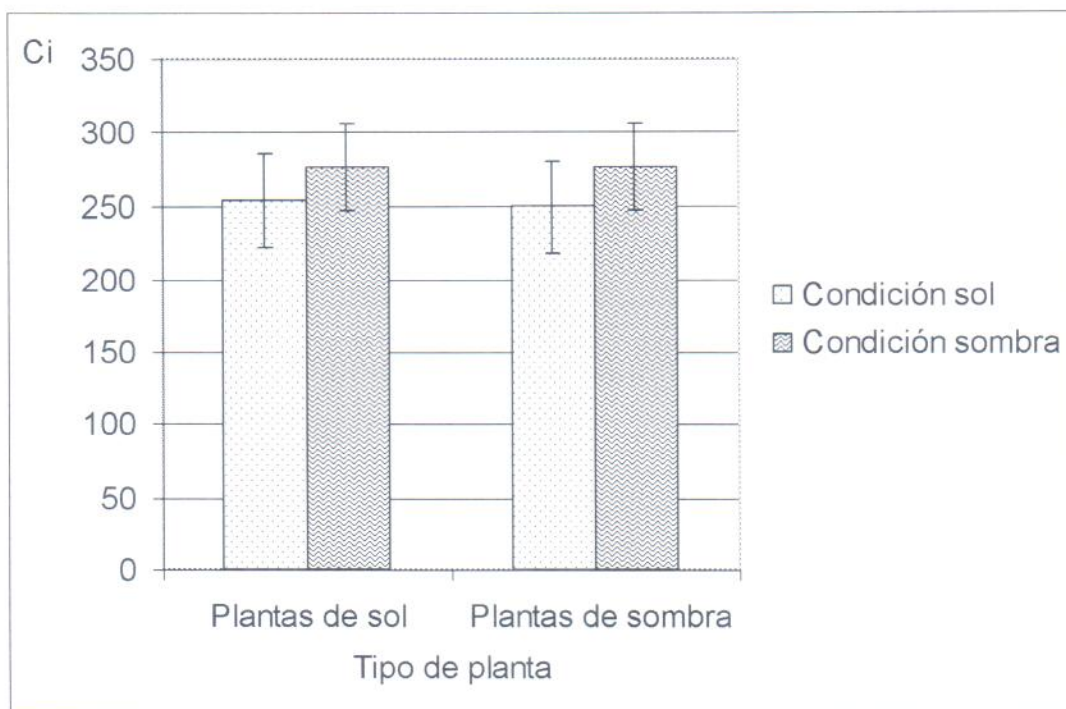


Figura 17. Valores de concentración de CO_2 (C_i , vpm= $\mu\text{mol mol}^{-1}$) para plantas de *Cecropia obtusifolia* cultivadas en sol y en sombra, en diferentes condiciones. Las barras de error representan diferencia mínima significativa.

Contrario a la tasa de fotosíntesis, la tasa transpiratoria y la conductancia de CO_2 , la concentración de CO_2 sub-estomatal incrementan en condiciones de sombra y disminuyen en condiciones de sol (Figura 17). El aumento de la concentración de CO_2 sub-estomatal se da debido a la reducción en la actividad fotosintética.

El nivel de CO_2 sub-estomatal en plantas de sol contra plantas de sombra en condiciones de sol, las diferencias no son significativas ($p = 0.7952$); en condiciones de sombra tampoco hay diferencias ($p = 0.9955$). En plantas de sol

contra plantas de sol la diferencia no es significativa ($p= 0.1281$), en plantas de sombra contra plantas de sombra tampoco hubo ninguna diferencia ($p= 0.1602$).

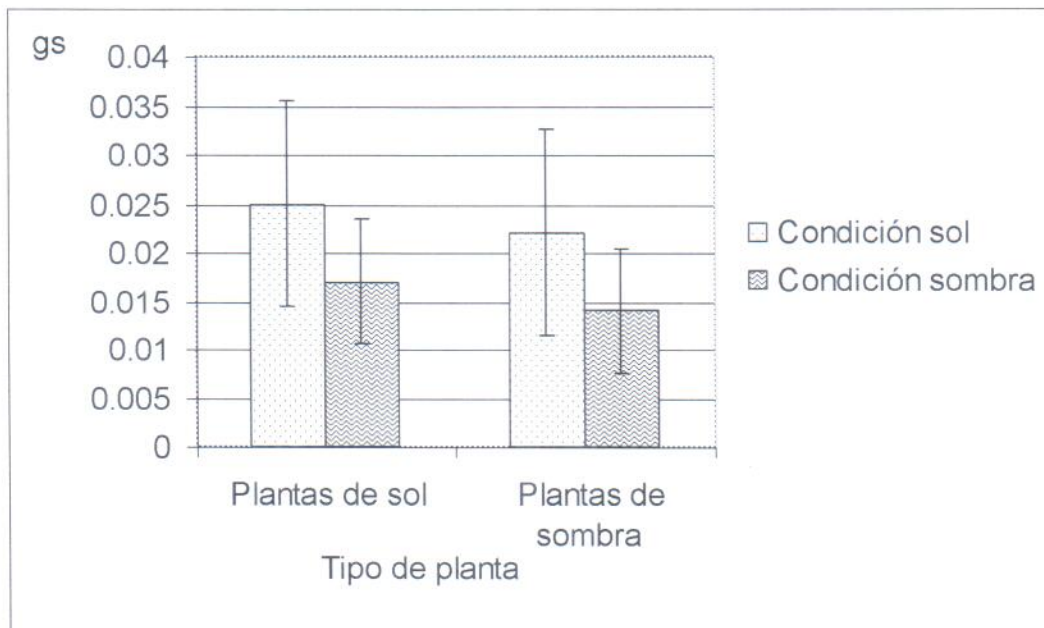


Figura 18. Valores de conductancia estomatal ($gs, \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) para plantas de *Cecropia obtusifolia* cultivadas en sol y en sombra, en diferentes condiciones. Las barras de error representan diferencia mínima significativa.

Harley *et al.* (1996) reporta que la conductancia estomatal disminuye con la sombra. Para el presente experimento se encontró que la conductancia estomática aumenta en condiciones de sol y disminuye en condiciones de sombra para ambos tipos de plantas (de sol y sombra) (Figura 18). El aumento en la conductancia del CO_2 está positivamente relacionado al aumento en la tasa de fotosíntesis, por lo que la especie no presenta limitaciones estomáticas para el intercambio gaseoso (López *et al.*, 2001). *C. obtusifolia*, es una especie

para la cual se reportan valores de conductancia de 0.01 hasta 0.07 mol m⁻² s⁻¹, aunque se encontraron en ocasiones valores de 0.00 mol m⁻² s⁻¹, también se registraron valores altos, con un máximo de 0.10 mol m⁻² s⁻¹, para plantas de sombra medidas en sol, lo que indica que las plantas cultivadas en sombra tienen una alta plasticidad fotosintética para adaptarse a condiciones de sol.

Las plantas de sol contra las plantas de sombra en condiciones de sol no muestran diferencias significativas ($p= 0.5496$), las plantas de sol contra las plantas de sombra en condiciones de sombra tampoco muestran diferencias significativas ($p= 0.3231$). Al comparar las plantas de sol en condición de sol contra las plantas de sol en condición de sombra se tuvo que el valor de p para la prueba de t es significativo ($p= 0.0478$), al comparar las plantas de sombra en condiciones de sol contra las plantas de sombra en condiciones de sombra, la diferencia no es significativa ($p= 0.1797$). Por lo tanto el valor de g_s no parece estar siendo afectado por los niveles de luz, manejados en el presente trabajo.

6.2.3 Tasa fotosintética a distintas temperaturas

La tasa fotosintética a diferentes temperaturas no mostró diferencias mediante una prueba de t , ni para plantas cultivadas en sol, ni para plantas cultivadas en sombra. Tampoco al comparar las tasas fotosintéticas a 20°C contra las tasas fotosintéticas a 40°C, en plantas de sol contra plantas de sol ($p= 0.3514$) y plantas de sombra contra plantas de sombra ($p=0.7774$). Las pruebas de T

tampoco muestran que haya diferencias entre plantas a 35° C, contra tasa de fotosíntesis a 40° C, en plantas de sol contra plantas de sol ($p= 0.3890$) y plantas de sombra contra plantas de sombra ($p=0.9285$). Una comparación entre fotosíntesis a 20°C y fotosíntesis a 35°C, resulta en que no hay diferencias, en plantas de sol contra plantas de sol ($p=0.1627$) y plantas de sombra contra plantas de sombra ($p=0.7223$).

Las pruebas de t, tampoco muestran que exista diferencia entre plantas de sol contra plantas de sombra a una temperatura de 20°C ($p=0.4779$), ni a una temperatura de 35° ($p=0.4781$), ni a una temperatura de 40°C ($p=7923$). En general bajo las condiciones de estudio, los cambios en temperatura no afectaron la tasa fotosintética, ni en plantas cultivadas en sol (Figura 19), ni en plantas cultivadas en sombra (Figura 20).

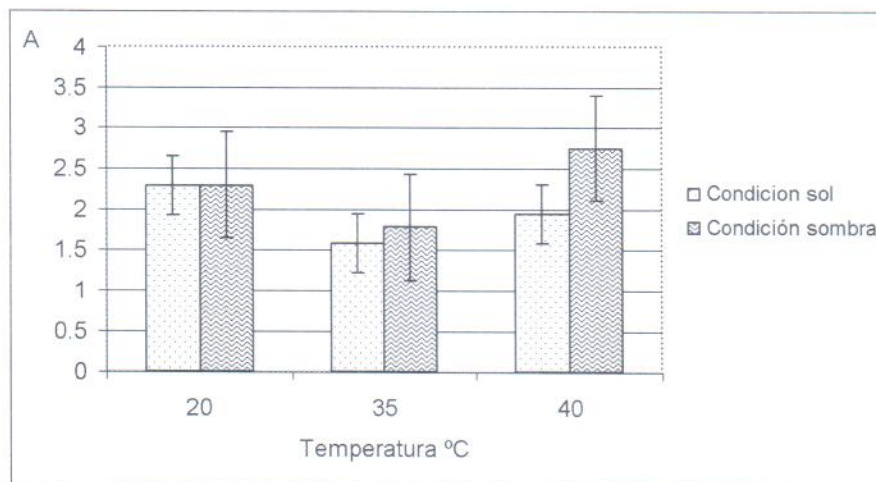


Figura 19. Tasa de fotosíntesis (A , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) a diferentes temperaturas para plantas de *Cecropia obtusifolia* de sol en condiciones de sol y sombra. Las barras de error representan diferencia mínima significativa.

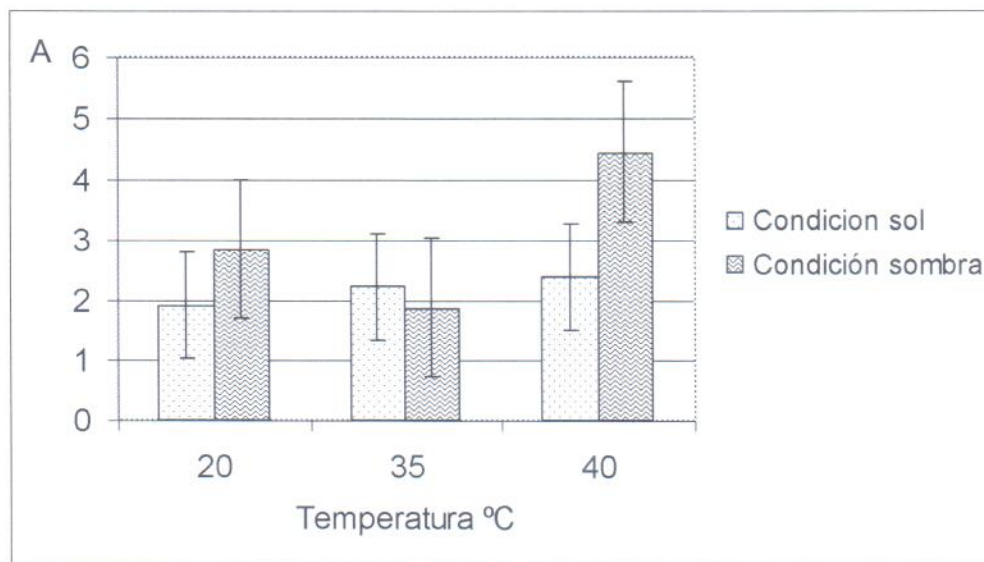


Figura 20. Tasa de fotosíntesis (A, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) a diferentes temperaturas para plantas de *Cecropia obtusifolia* de sombra en condiciones de sol y sombra. Las barras de error representan diferencia mínima significativa.

6.2.4 Transpiración y conductancia estomática

Las distintas temperaturas afectaron la tasa de transpiración, que en plantas de sol medidas a 20°C resultan diferentes de las tasas de transpiración medidas a 40°C, para las mismas plantas ($p=0.0366$). En condiciones de sombra, esta tendencia se mantiene ($p=0.0473$). Es de esperarse que a una mayor temperatura las plantas transpiren en mayor cantidad. Incluso cuando se comparan las tasas de transpiración en plantas de sol a 20°C y a 35°C, se encuentran diferencias ($p=0.0706$), sin embargo, en condiciones de sombra esta diferencia se reduce hasta no ser significativa ($p=0.1791$) (Figura 21).

Para plantas cultivadas en sombra, la tasa de transpiración no resulta diferente para 20° C contra 40°C, en condiciones de sol ($p= 0.1335$). En condiciones de sombra estas diferencias son marcadas ($p=0.05$). La tasa de transpiración a 20°C comparada con la tasa de transpiración a 35°C, en condiciones de sol resulta en tasas diferentes ($p= 0.0888$), lo mismo para condiciones de sombra ($p= 0.009$) (Figura 22).

En la mayoría de los casos, la tasa de transpiración tiene una diferencia marcada a 20°C con respecto a 40°C, incluso existe diferencias con solamente 5° C más. Es de esperarse que a mayores temperaturas las plantas transpiren más para establecer un equilibrio térmico con el ambiente. En condiciones de sombra y en estas mismas temperaturas se atenúa un poco esta diferencia, pues la sombra puede aminorar la tasa transpiratoria, aún a temperaturas elevadas (40°C).

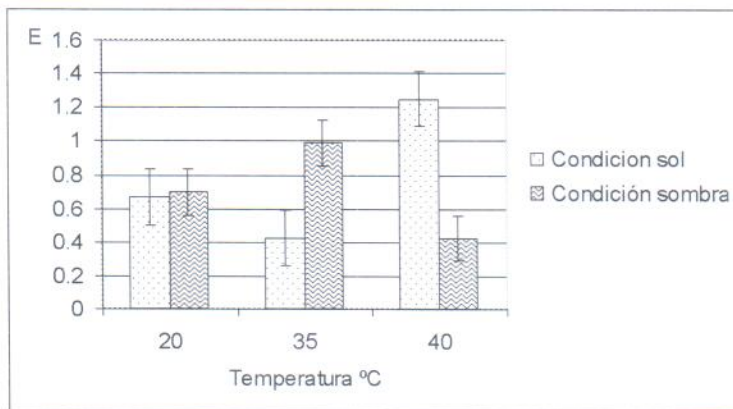


Figura 21. Tasa de transpiración (E , $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) para las plantas de *Cecropia obtusifolia* de sol en diferentes condiciones. Las barras de error representan diferencia mínima significativa.

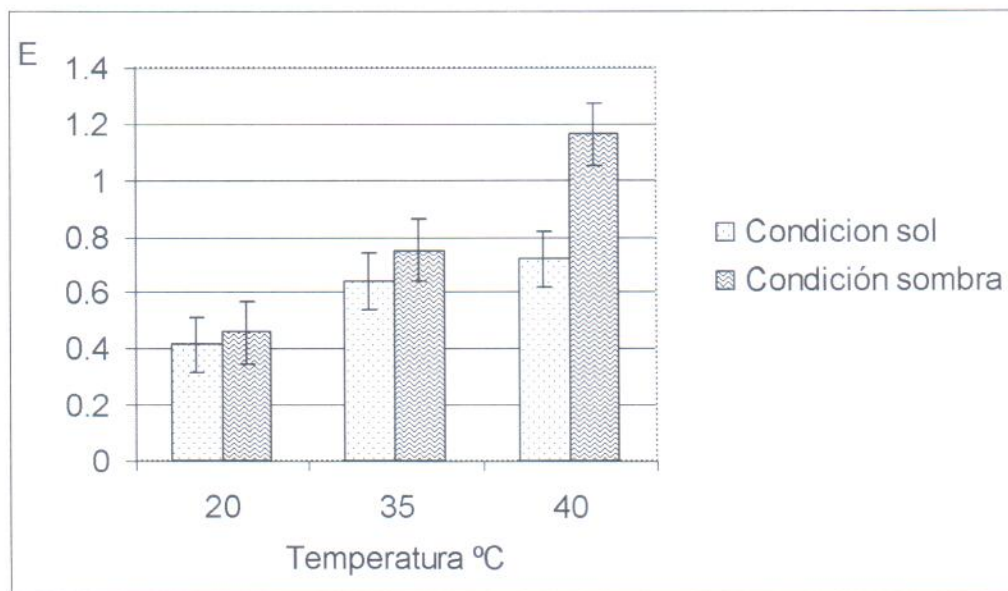


Figura 22. Tasa de transpiración ($E \text{ m mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) para las plantas de *Cecropia obtusifolia* de sombra en diferentes condiciones. Las barras de error representan diferencia mínima significativa.

Las altas temperaturas provocan una mayor tasa de transpiración en las plantas, la sombra disminuye el efecto de la temperatura en la transpiración y por tanto los resultados son similares (Lambers *et al.*, 1998).

La concentración de CO_2 sub-estomatal para plantas cultivadas en sol a 20°C contra 40°C, en condiciones de sol resulta significativa ($p= 0.0033$). En condiciones de sombra sigue siendo significativo ($p= 0.0169$). Comparando los valores obtenidos a 20°C y 35°C para plantas de sol, en condiciones de sol las diferencias son significativas aún ($p=0.0398$) y en condiciones de sombra la diferencia continúa ($p= 0.0566$) (figura 23).

El nivel de CO₂ subestomatal en plantas cultivadas en sombra en condiciones de sol, con temperaturas de 20° C y 40°C, mostró diferencia significativa ($p=0.004$); en condiciones de sombra esta diferencia no fue significativa ($p=0.7393$). Al comparar los datos de 20°C contra 35°C en condiciones de sol, la diferencia fue significativa ($p=0.0025$); en condición de sombra esta diferencia se reduce y no es significativa ($p=0.4408$). La temperatura afectó el nivel de CO₂ subestomatal (figura 24). De acuerdo con Flexas y Medrano (2002), la concentración del CO₂ sub-estomatal decremento conforme la conductancia estomatal inicia a ser menor; Raven *et al.* (2003) señala que el sombreado aumenta las concentraciones de CO₂ en el cloroplasto, por un incremento en la conductancia, al menos para árboles de cítricos jóvenes. Para el presente experimento, la sombra no parece aumentar el valor de la concentración de CO₂, aunque la sombra solo tiene un efecto positivo en la conductancia a temperaturas altas (40° C), donde si aumenta la conductancia, pero no la concentración de CO₂ sub-estomatal. Apple *et al.* (2000), menciona que la conductancia estomatal y la transpiración en acículas de *Pseudotsuga menziesii* (cultivadas en cámaras de ambiente controlado, con altas elevaciones de CO₂ y a una temperatura 4° arriba de la del ambiente) incrementa con temperaturas elevadas. Por otro lado, una disminución en temperatura puede no afectar el flujo de CO₂, Aalto (1998), probó un modelo para el intercambio de dióxido de carbono en brotes de pino Scots (*Pinus sylvestris*), el cual sugería que a bajas temperaturas existe un bajo flujo de CO₂, pero las lecturas no mostraron ningún decremento.

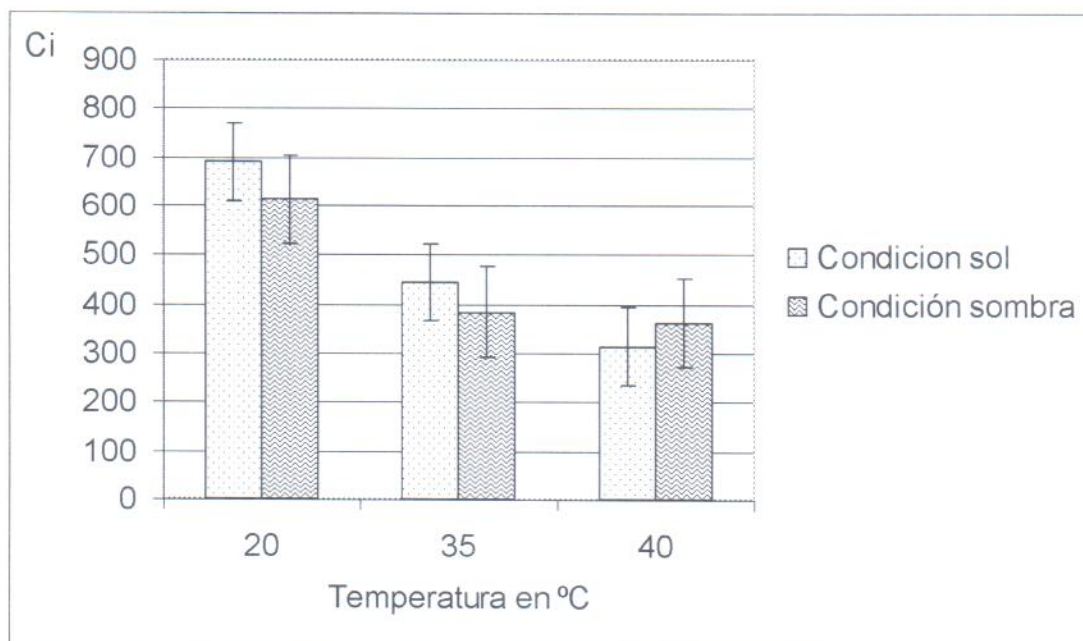


Figura 23. CO₂ sub-estomatal (Ci, vpm= $\mu\text{mol mol}^{-1}$) para plantas de *Cecropia obtusifolia* de sol en diferentes temperatura y condiciones. Las barras de error representan diferencia mínima significativa.

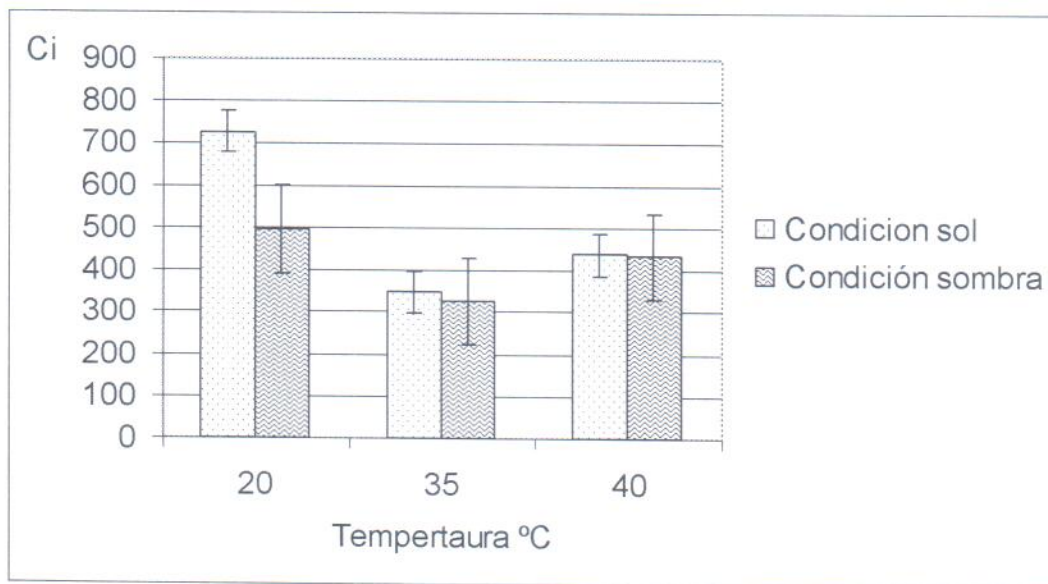


Figura 24. CO₂ sub-estomatal (Ci, vpm= $\mu\text{mol mol}^{-1}$) para plantas de *Cecropia obtusifolia* de sombra en diferentes temperatura y condiciones. Las barras de error representan diferencia mínima significativa.

Finamente, la conductancia del CO₂ para plantas cultivadas en sol comparando 20°C y 40°C, en condiciones de sol, resulta significativa ($p=0.0516$), y en condiciones de sombra esta diferencia se reduce y no es significativa ($p=0.7184$). Al comparar los datos de 20°C y 35°C, la diferencia sigue siendo significativa ($p=0.0179$), pero en condiciones de sombra nuevamente se reduce ($p=0.2731$) (Figura 25).

En el caso de plantas cultivadas en sombra, la conductancia del CO₂ para 20°C contra 40°C, en condiciones de sol, resulta significativa ($p=0.03$), y en condiciones de sombra la diferencia se mantiene ($p=0.0453$); al comparar los datos de 20°C y 35°C en condiciones de sol la diferencia se reduce ($p=0.1783$), y en condiciones de sombra la diferencia tampoco es significativa ($p=1.0000$) (Figura 26).

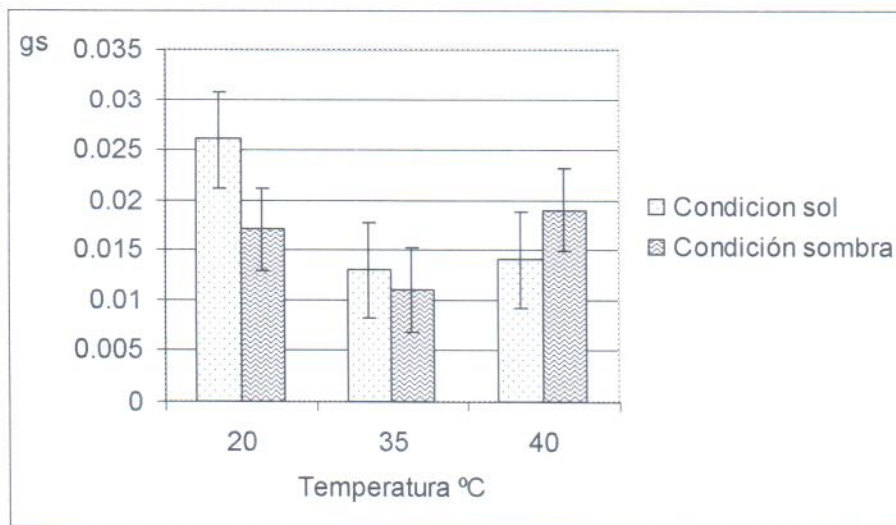


Figura 25. Conductancia estomática (gs, mol m⁻² s⁻¹) para plantas de *Cecropia obtusifolia* de sol en diferentes condiciones de temperatura y luz. Las barras de error representan diferencia mínima significativa.

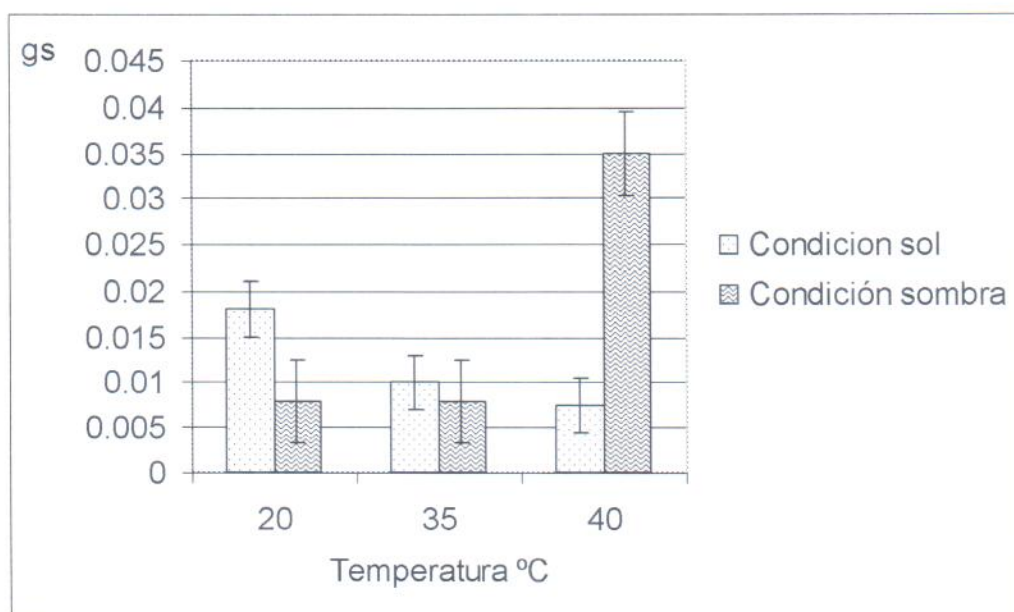


Figura 26. Conductancia estomática ($gs, \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) para plantas de *Cecropia obtusifolia* de sombra en diferentes condiciones de temperatura y luz. Las barras de error representan diferencia mínima significativa.

El efecto de la temperatura en la conductancia del CO_2 no parece estar claro, en ocasiones se ve afectada por la temperatura, como es el primer caso para plantas de sombra, sin embargo, para plantas de sol no parece alterar este valor. En el cuadro 8, se muestra un resumen de los datos promedio obtenidos para las plantas de sol y en sombra en diferentes condiciones y temperaturas.

Cuadro 8. Valores promedio en las variables fisiológicas medidas en plantas de sol y sombra de *Cecropia obtusifolia* Bertol., en distintos rangos de temperatura.

Condición	TEMP (°C)	Tipo de planta	A (μ mol m ⁻² s ⁻¹)	RFA (μ mol m ⁻² s ⁻¹)	E (m mol m ⁻² s ⁻¹)	Ci (vpm= μ mol mol ⁻¹)	gs (mol m ⁻² s ⁻¹)
En sol	20	Sol	2,274	140.229	0.666	689.143	0.026
		Sombra	1.903	131.250	0.413	726.250	0.018
En sombra	20	Sol	2.287	27.286	0.694	611.000	0.017
		Sombra	2.838	25.750	0.458	195.750	
En sol	35	Sol	1.586	125.714	0.424	444.857	0.013
		Sombra	2.225	128	0.673	347.75	0.01
En sombra	35	Sol	1.773	26.286	0.984	384.143	0.011
		Sombra	1.883	25.750	0.748	324.500	0.008
En sol	40	Sol	1.949	123.714	1.247	314.286	0.014
		Sombra	2.385	122.75	0.715	437.5	0.007
En sombra	40	Sol	2.741	25.286	0.423	362.286	0.019
		Sombra	4.443	25.000	1.160	431.250	0.035

Donde: Donde: A= tasa fotosintética, TEMP= temperatura en ° C, RFA = radiación fotosintéticamente activa, E= tasa de transpiración, Ci= CO₂ subestomatal, gs= conductancia estomática.

6.2.5 Anatomía de las hojas

La anatomía de las hojas de sol, mostró una sola capa de células del parénquima, más desarrollado que el de las hojas de sombra (Figura 27 y 28). Las hojas de sol fueron más gruesas (710.90 μm de grosor) que las hojas de sombra (451.0007 μm de grosor) debido a una longitud mayor de las células del parénquima: 297.24 μm para las hojas de sol y 166.658 μm para las hojas de sombra. Las células de la cutícula también fueron más gruesas en las hojas de sol (221.19 μm) que en las hojas de sombra (135.38 μm); Combs *et al.* (1985), menciona que las hojas que se encuentran recibiendo una mayor cantidad de luz, son dos o tres veces más gruesas que aquellas que están sombreadas; así mismo, tienen más de una capa de células en el parénquima en empalizada. De encontrarse más diferencias en el tejido fotosintético probablemente sea a nivel de cloroplasto, como en el caso de *Chenopodium album*, el cual después de haber sido expuesto a dos régimen de radiación fotosintéticamente activa (60 y 360 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) sus hojas no desarrollaron diferencias en el tejido en empalizada, pero sí se encontraron diferencias en el grana de los cloroplastos (Yano y Terashima, 2001). Los cloroplastos de las hojas de sol suelen tener un grana delgado, y las hojas de sombra un grana grueso. Estas estructuras no pudieron ser visualizadas en los cortes de hojas realizados.

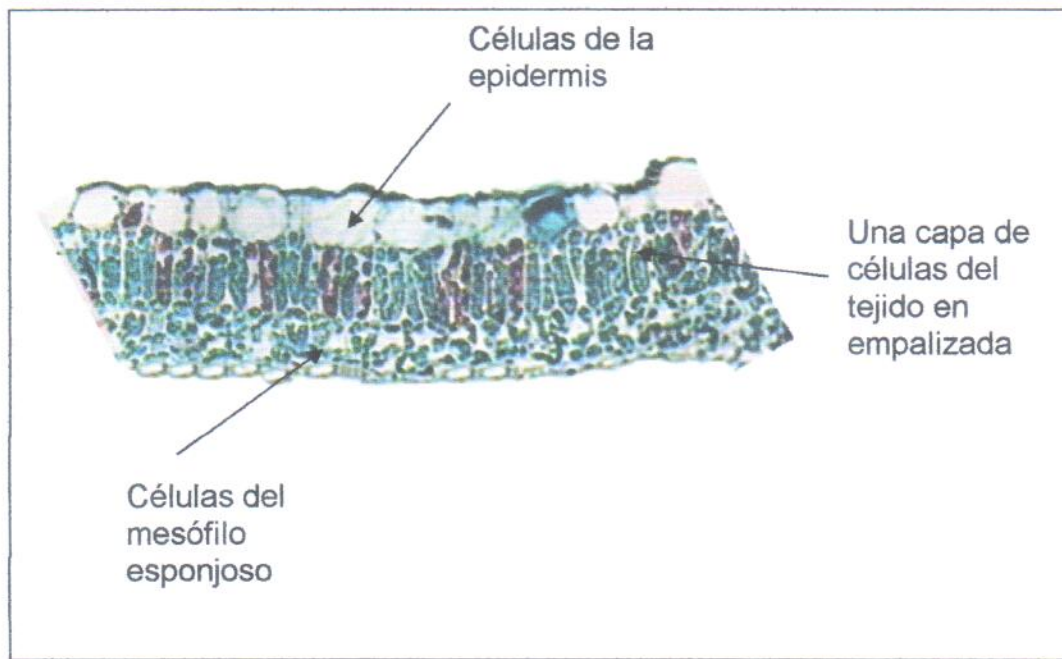


Figura 27. Corte transversal de hoja de sol de *Cecropia obtusifolia*. Aumento 10X .

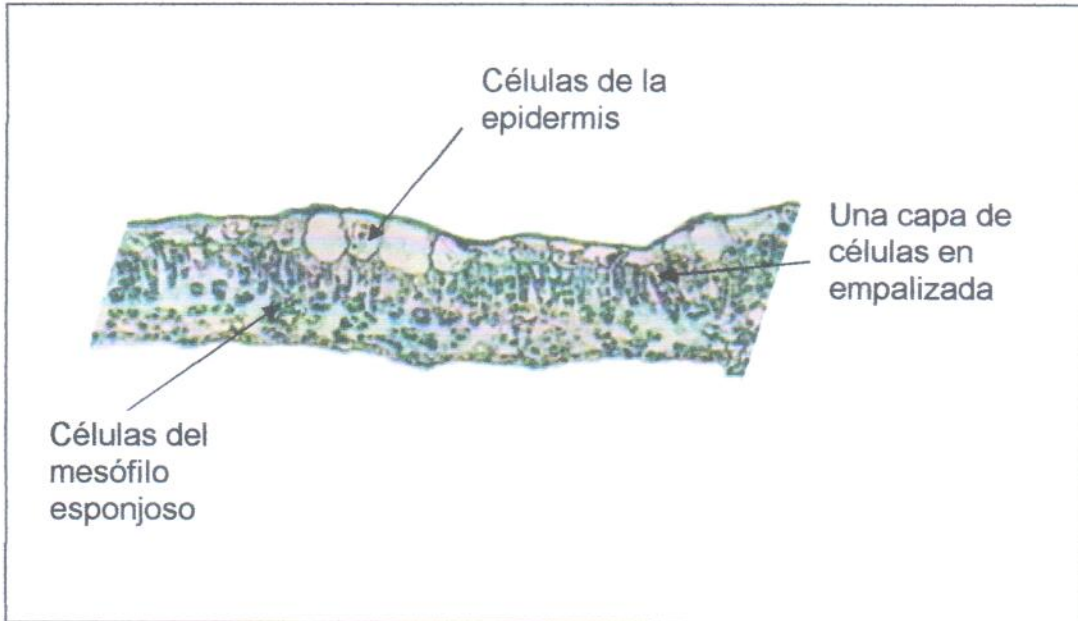


Figura 28. Corte transversal de hoja de sombra *Cecropia obtusifolia*. Aumento 10 X.

7. Conclusiones

7.1. Semilla

Cecropia obtusifolia Bertol, es una especie que presenta heteromorfismo en su semilla, produciendo semilla de tamaños y colores diferentes. La producción de diferentes tipos de semillas es una estrategia de la especie para tener un más amplio rango de cobertura en el ambiente. Las semillas con color negro germinan en mayor proporción en un ambiente con temperatura un poco fresco (25/20° C) que en un ambiente con una temperatura más alta (30/25° C); por el contrario, las semilla de color café claro germinan mejor en ambientes más cálidos. Las semillas de color café oscuro son las más abundantes y las más plásticas en términos de germinación, por lo que es de esperarse que sean las que constituyan preponderantemente el banco de semillas de la especie.

La variación en el tamaño de la semilla se debe principalmente a la posición que ocupa ésta en el fruto, la semilla del centro es más grande, mientras que la semilla de los lados es más pequeña. Un tamaño mayor de la semilla dará como resultado mejores aptitudes para competir por recursos o para sobrevivir en caso de que exista alguna limitante en éstos, o en disponibilidad de luz, así como lograr plántulas que puedan emerger de una mayor profundidad. El tamaño predominante en la semilla de *Cecropia obtusifolia* es grande, por lo que la planta esta produciendo semilla que tenga mayores posibilidades de sobrevivir en ambientes competitivos.

7.2 Fotosíntesis

Las diferencias en el tejido fotosintético entre hojas de sol y sombra radican principalmente en el número de capas de células del tejido en empalizada que puedan presentar, así como el desarrollo del parénquima esponjoso. Las diferencias en las hojas cultivadas en sol y sombra de *Cecropia obtusifolia* correspondieron a una mayor longitud de las células del parénquima y un mayor grosor de las células de la cutícula en las hoja de sol. Al medir la fotosíntesis en condiciones de sol y sombra no hubo diferencias. Las restantes variables fisiológicas: tasa de transpiración, concentración de CO₂ subestomatal y conductancia tampoco difirieron entre plantas cultivadas en sol y en sombra, se cree que el comportamiento de plantas cultivadas en sol y en sombra fue similar debido a que no fueron suficientes las diferencias en la radiación fotosintéticamente activa que recibían las hojas de las plantas.

8. LITERATURA CITADA

AALTO T. 1998. Carbon dioxide exchange of Scots pine shoots as estimated by a biochemical model and cuvette field measurements. *Silva Fennica*, 32, 4:321-337.

ABRAMS M., D. 1994. Genotypic and phenotypic variation as stress adaptations in temperate tree species: a review of several case studies. *Tree physiolo.* 14:833-842.

ABRAMS M., D. AND S. A. MOSTOLLER. 1995. Gas exchange, leaf structure and nitrogen in contrasting successional tree species growing in open and understory sites a drought. *Tree Physiology*, 15:361-370.

ÁLVAREZ – BUYLLA, E. R. 1986. Demografía y dinámica poblacional de *Cecropia obtusifolia* Bertol (Moraceae) en la selva de los Tuxtlas, México. Tesis maestría Facultad de Ciencias, UNAM, México. D. F.

ÁLVAREZ – BUYLLA, E. R. AND M. MARTINEZ – RAMOS. 1990. Seed bank versus seed rain in the regeneration of a tropical pioneer tree. *Oecología* 84:314-325.

ALVAREZ – BUYLLA, E. R. AND M. MARTINEZ – RAMOS. 1992. Demography and allometry of *Cecropia obtusifolia* a Neotropical pioneer tree: an evaluation of the climax-pioneer paradigm for tropical forest. *Journal Ecology*, 80:275-290.

ALVAREZ – BUYLLA, E. R. AND R. GARCÍA-BARRIOS. 1991. Seed bank and forest dynamics: a theoretical framework and a example from the neotropics. *Amer. Naturalist* 137:133-154.

AMSTRONG D., P. AND WESTOBY M. 1993. Seedling from large tolerate defoliation better: a test using phylogenically independent contrast. *Ecology* 74, 1092-1100.

ANÓNIMO. 1988. Los Municipios de Hidalgo. Col. Enciclopedia de los municipios de México. Talleres Gráficos de la Nación. 99. 99 – 101.

APPLE M. E., OLSZYK D. M., ORMROD D. P. LEWIS J., SOUTHWORTH D., TINGEY D. T. 2000. Morphology and stomatal function of Douglas fir needles exposed to climate change: elevated CO₂ and temperature.

ARMSTRONG, D. P. y WESTOBY, M. 1993. Seedlings from large seeds tolerate defoliation better: a test using phylogenetically independent contrasts. *Ecology*, 74, 1092-1100.

BAKER H., G. 1972. Seed weight in relation to environmental conditions in California. *Ecology*, 53:997-1010.

BASKIN C., C. AND BASKIN M., J. 2001. Seeds, ecology, and evolution of dormancy and germination. Academic Press. U.S.A. 666 p.

BAZZAZ F., A. 1979. The physiology ecology of plant succession. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10:351-371.

BAZZAZ F., A. y R. W. CARLSON 1982. Photosynthetic acclimation to variability in the Light enviroment of early ald late successional plants. *Oecologia* 54:313-316.

BLACK J., N. 1958. Competition between plants of different initial seed sizes in swads of subterranean clover (*Trifolium subterraneum*) with particular reference to leaf area and the light microclimate. *Australian Journal of Agricultural Research*, 9:299- 318.

BENINGER, C. W. AND HOSFIELD, G.L. 2003. Antioxidant Activity Of Extracts, Condensed Tannin Fractions, And Pure Flavonoids From Phaseolus Vulgaris L. Seed Coat Color Genotypes. *Journal Of Agricultural And Food Chemistry*. 51(27):7879-7883.

BONFIL, C. 1998. The effects of seed size, cotyledon reserves, and herbivory on seedlings survival and growth in *Quercus rugosa* and *Quercus laurina* (Fagaceae). *American Journal of Botany*, 85:79-87.

BONNER F.T. 1974. Seed testing. In: C.S. SCHOPMEYER (TECH. COORD). Seeds of woody plants in the United States. Agriculture Handbook No. 450. Forest Service, United States Department of Agriculture, Washington, D. C. pp. 136-152.

BOSH R., y VÁZQUEZ-YANES. 1985. Estudio preliminar de la viabilidad natural de las semillas de *Cecropia obtusifolia* y de los factores ambientales que la modifican. In: Regeneración de selvas. INIREB, México, pp. 255.

BORTHWICK, H. A., HENDRICKS, S.B., TOOLE, E. H. AND TOOLE, V. K. 1954. Action of light on lettuce seed germination. *Botanical Gazette* 115: 205-225.

BUCKLEY, R. C. 1982. Seed size and seedling establishment in tropical arid dunecrest plants. *Biotropica* 14:314-315.

CONE, J. W. AND KENDRICH, R. F. 1986. Photocontrol of seed germination. In: Kendrick, R. E. y Kronenberg, G.H.M. Photomorphogenesis in plants. Martinus Nijhoff, Dordrecht, pp. 443-465.

COOMBS J., HALL D. O., LONG S. P., Y J. M. O. SCURLOCK. 1988. Técnicas en fotosíntesis y productividad. Futura, México. 258 p.

CORDAZZO C. V. 2002. Effect of seed mass on germination and growth in three dominant species in southern Brazilian coastal dunes. *Brazilian Journal of Botany*, 62:3.

CORDERO A., R. 1999. Ecophysiology of *Cecropia schreberiana* saplings in two wind regimes in an elfin cloud forest: growth, gas exchange, architecture and stem biomechanics. *Tree Physiology*, 19:153-163.

CLOUGHT, B. F. AND SIM, R. G. 1989. Changes in gas exchange characteristics and water use efficiency of mangroves in response to salinity and vapour pressure deficit. *Oecologia*, 79, 38-44.

DAVIS, R. B. 1970. Seasonal differences in internodal lengths in *Cecropia* trees; a suggested method for measurement of past growth in height. *Turrialba* 20:100-104.

DEBEAJUN I., LEÓN-KLOOSTERZIEL M., AND KOORNNEEF M. 2002. Influence of the testa on seed dormancy, germination, and longevity in *Arabidopsis*. *Plant. Physiol.* 122:304-414.

DOUGHERTY, P.M. y HINCKLEY, T. M. 1981. The influence of a severe drought on the net photosynthesis of white oak (*Quercus alba*). *Can. J. Bot.* 59, 335-341.

De LUCIA, E. H. 1986. Effect of low root temperature on net photosynthesis, stomatal conductance and carbohydrate concentration in Engelmann spruce (*Picea engelmanni* Parry ex Engelm) seedlings. *Tree Physiology*, 2, 143-154.

De LUCIA, E. H., AND SMITH, W. K. 1987. Air and soil temperature limitations on photosynthesis in Engelmann spruce during summer. *Can. J. For. Res.*, 17, 527-533.

DURAN J. M., RETAMAL N. 1989. Coat structure and regulation of dormancy in *Sinapis arvensis* L. seeds. *J. Plant. Physiol* 135: 218-222

EDWARDS, W. R. N., JARVIS, P. G., LANDSBERG, J. J., y TALBOT, H. 1986. A dynamic model for studying flow of water in single trees. *Tree Physiol.* 1, 309-324.

ELLSWORTH, D. S. AND P. B. REICH. 1992. Leaf mass per area, nitrogen content and photosynthetic carbon gain in *Acer sacharum* seedlings in contrasting forest light environments. *Funct. Ecol.* 6:423-235.

ERICKSON, A. AND ERICKSON, O. 1997. Seedling recruitment in semi-natural pastures; the effects of disturbances, seed size, phenology and seed bank. *Nordic Journal of Botany*, 17:469-482.

ESTRADA, A., R. COATES – ESTRADA AND C. VÁZQUEZ-YAÑES. 1984. Observations of fruiting and dispersers of *Cecropia obtusifolia* at Los Tuxtlas, México. *Biotropica*, 16:315-318.

FANJUL, L., AND JONES, H. G. 1982. Rapid stomatal responses to humidity. *Planta*. 154, 135-138.

FENNER, M. 2000. Seeds the ecology of regeneration in plant communities. 2nd. Edition. CABI publishing. Schhol of Biological Sciences. University of Southampton, U. K. 410 p.

FLEXAS J. y MEDRANO H. 2002. Drought inhibition of photosynthesis in C3 plants: stomatal and no stomatal limitations revisited. *Ann. Bot.* 89(2):183-189.

FLINT, L. H. AND Mc ALLISTER, E. D. 1937. Wavelengths of radiation in the visible spectrum promoting the germination of light sensitive lettuce seeds. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 96, 1-8.

FRANKLAND, B. 1976. Phytochrome control of seed germination in relation to the light environment. In: Smith, H. (ed.) *Light and plant development*. Butterworths. Londres, pp. 447-491.

FRANKLAND, B. 1986. Perception of light quantity, In: Kendrick, R. E. y Kronenberg, G. H. M. (eds) *Photomorphogenesis in plants*. Martinus Nijhoff Publishers, Dordrecht, pp. 219-235.

FRYER, J. H., AND LEDIG, F. T. 1972. Microevolution of the photosynthetic temperature optimum in relation to the elevational complex gradient. *Can. J. Bot.* 50, 1231-1235.

FRANKTON, C., AND BASSETT, I. J. 1968. The genus *Atriplex* (Chenopodiaceae) in Canada. I. Three introduced species: *A. heterosperma*, *A. oblongifolia*, and *A. hortensis*. *Can. J. Bot.* 46:1309-1313.

GIBSON, T. A. y HUMPHREYS, L. R. 1973. The influence of nitrogen nutrition of *Desmonium uncinatum* on seed production. *Aust. J. Agric. Res.* 24, 667-676.

GODOY, S., AND M., TAKAKI. 2004. Effects of Light and temperature on seed germination in *Cecropia hololeuca* Miq. (Cecropiaceae). *Brazilian Archives of biology and Technology*, 47:2.

GÓMEZ-POMPA, A. AND VÁZQUEZ-YANES, C. 1974. Studies on the secondary succession of tropical lowlands: the life cycle of secondary species.

Proc. First International Congress of Ecology. Dr. W. Junk Publ. La Haya. Pp. 336-342.

GRIME, J. P. AND JEFFREY, D. W. 1965. Seedling establishment in vertical gradients of sunlight. *Journal of Ecology*, 53:621-642.

GRUBB, P. J. y METCALFE, D. J. 1996. Adaptation in inertia in the Australian tropical lowland rain forest flora: contradictory trends in intergeneric and intrageneric comparisons of seed size in relation to Light demand. *Functional Ecology*. 10, 512-520.

GUTTERMAN, Y. 1996. Enviromental influences during seed maturation, and storage affecting germinability in *spergularia diandra* genotypes inhabiting the Negev Desert, Israel. *Journal of arid environments* 34, 313-323.

HALLE, F., R. A. A. OLDEMAN AND P. B: TOMLINSON. 1978 Tropical trees and forest: an architectural analysis. Springer – Verlag, Berlin.

HAND, D. J., CRAIG, G., TAKAKI, M. AND KENDRICK, R. E. 1982. Interaction of light and temperature on seed germination of *Rumex obtusifolius* L. *Planta* 156:457-460.

HARMS, K. E. AND DALLING, J. W. 1997. Damage and herbivory tolerance through resprouting as an advantage of large seed size in tropical trees lianas. *Journal of Tropical Ecology*, 13:617-621.

HARLEY P., GUENTHER A. AND P. ZIMMERMAN. 1996. Effects of light, temperature and canopy position on net photosynthesis and isoprene emission from sweetgum (*Liquidambar styraciflua*) leaves. *Tree Physiology*, 16:25-32.

HARTSHORN, G. S. 1978. Tree falls and tropical forest dynamics. In: Tomlinson, B. y Zimmermann, M. H. (eds) *Tropical tree as living systems*. Proc. 4th. Cabot Symp. Harvard Forest (1976) Cambridge University Press. Cambridge, Massachusetts. Pp. 617-638.

HENDRIX, S. D., 1984, Variation in seed weight and its effects on germination in *Pastinaca sativa* L. (Umbelliferae). *Am. J. Bot.*, 71: 795-802.

HERRERA A. A., AGUILAR S. L., HERNÁNDEZ G. B., TORRES N. P. y TORTORIELLO J. 2004. Clinical trial of *Cecropia obtusifolia* and *Marrubium vulgare* leaf extracts on blood glucosa and serum lipids in type 2 diabetics. *Phytomedicine* 11, 561-566.

HOWELL, N., 1981, The effect os seed size and relative emergence time on fitness in a natural population of *Impatiens capensis* Meerb. (Balsaminaceae). *Am. Midl. Naturalist*, 105: 312-320.

HEWITT, N. 1998. Seed size and shade- tolerance: a comparative analysis of North American temperate trees. *Oecologia*, 114:432-440.

HUREWITZ, J., AND JANES, H. W. 1987. The relationship between the activity and the activation state of the RuBP carboxylase and carbon exchange rate as affected by sink and developmental changes. *Photosynth. Res.* 12, 105-117.

HUTCHINSON, T. C. 1967. Comparative studies of the ability of species to withstand prolonged periods of darkness. *Journal of Ecology*, 55:291-299.

ISEBRANDS, J. G., CEULEMANDS, R. AND WIARD, B. 1988. Genetic variation on the photosynthetic traits among *Populus* clones in relation to yield. *Plant Physiol. Biochem.* 26, 427-437.

INEGI. 1997. Cuaderno Estadístico Municipal. Huehuetla. Estado de Hidalgo. INEGI. Aguascalientes, Aguascalientes. México. 129 p.

INEGI.1992. Síntesis geográfica del Estado de Hidalgo. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. Aguascalientes, Aguascalientes. México. 134 p.

JURADO, E. AND WESTOBY, M. 1992. Seedling growth in relation to seed size among species of arid Australia. *Journal of Ecology*, 80:407-416.

KHAN, M. A. AND UGAR, I. A. 1984. the effect of salinity and temperatura on the germination of polymorphic seeds and growth of *atriplex triangularis* Will. *Am. J. Bot.*, 71:841-489.

KAHN M, CAVERS P. B., KANE M, AND THOMPSON K. 1996. Role of the pigmented seed coat of proso millet (*Panicum miliaceum* L.) in imbibition, germination and seed persistence. *Seed Sci Res* 7: 21-25

KELLY K. M, VAN STADEN J., BELL W., E. 1992. Seed coat structure and dormancy. *Plant Growth Regul.* 11: 201-209

KIDD, F., AND WEST, C., 1918. Physiological pre-determination: The influence on the physiological condition of the seed upon the course of subsequent growth and upon the yield. II. Review of literature. *Ann. Appl. Biol.* 5:112,142.

KRANNITZ, P.G., AARSEN, L. W. AND DOW, J. M. 1991. The effect of genetically based differences in seed size on seedling survival in *Arabidopsis thaliana* (Brassicaceae). *American Journal of Botany*, 78:446-450.

KOZLOWSKI, T. T. AND G., S. PALLARDY. 1997. Physiology of woody plants. Second edition. Academic Press. San Diego California. 411. pag.

KOZLOWSKI, T. T., KRAMER, P. J. AND PALLARDY, S. G. 1991. The Physiological Ecology of woody plants. San Diego, California: Academic Press. 657p.

KUBISKE, M. E. AND M. D. ABRAMS. 1993. Stomatal and nonstomatal limitations of photosynthesis in 199 temperate tree species on contrasting sites during wet and dry years. *Plant Cell Environ.* 16:1123-1129.

KUBISKE, M. E. AND M. D. ABRAMS. 1994. Ecophysiological analysis of temperate woody species on contrasting sites during wet and dry years. *Oecologia* 98:303-312.

KLOEPPEL, B. D., M. D. ABRAMS, AND M. E. KUBISKE. 1993. Seasonal ecophysiology and leaf morphology of four successional Pennsylvania barrens species in open versus understory environments. *Can. J. For. Res.* 23:181-189.

LAMBERS, H. CHAPIN, S., F. AND T., L. PONS. 1998. Plant physiological ecology. Springer. New York. U.S.A. 540 p.

LANGE, O., SCHULZE, E. – D., EVENARI, M., KAPPEN, L. AND BUSCHBOM, U. 1974. The temperature-related photosynthetic capacity of plants under desert conditions. I. Seasonal changes in the photosynthetic response to temperature. *Oecologia*, 17, 97-110.

LAWLOR D. W., 1987. Photosynthesis: metabolism, control and physiology. Logman Singapore Publishers. Singapore.

LEE, W. G. AND FENNER, M. 1989. Mineral nutrient allocation in seed and shoots of twelve *Chionochloa* species in relation to soil fertility. *Journal of Ecology*, 77:704-716.

LEISHMANN, M. R. AND WESTOBY, M. 1994 b. The role of large seeds in seedlings establishment in dry soil conditions-experimental evidence from semi-arid species. *Journal of Ecology*, 83:517-530.

LEISHMANN, M. R., WESTOBY, M. AND JURADO, E. 1995. Correlates of seed size variation: a comparison among five temperate floras. *Journal of Ecology*, 83:517-530.

LEISHMAN M. R., WRIGHT I. J., MOLES A. T. AND WESTOBY M. 2000. The evolutionary ecology of seed size. In: *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities* (ed. M. Fenner) pp. 31– 57. CAB International, Wallingford, UK.

LOBOVA, A.; L. MORI A.; S. BLANCHARD F., PECKHAM H.; CHARLES-DOMINIQUE P. 2003. *Cecropia* as food resource for bats in French Guiana and

the significance of fruits structure in seed dispersal and longevity. American Journal of Botany 90(3):388-403.

LÓPEZ C. J., RIAÑO M. N., Y LÓPEZ F. Y. 2001. Características fotosintéticas de cinco especies forestales. Simposio internacional: Medición y monitoreo de la captura de carbono en ecosistemas forestales.

LORD, J., WESTOBY, M. AND LEISHMANN, M. R. 1995. Seed size and phylogeny in six temperate floras: constraints, niche –conservatism and adaptation. The American Naturalist, 146:349-364.

MARES D., J. 1994. Mechanism and genetic control of dormancy in wheat (symposium abstract 39). In Proceedings 1st. International Symposium on Plant Dormancy, Corvallis, O. R., August 4-6, 1994

MAZER, S. J., SNOW, A. A. AND STANTON, M. L. 1986. Fertilization dynamics and parental effects upon fruit development in *Raphanus raphanistrum*: Consequences for seed size variation. Am. J. Bot. 73: 500-511.

METCALFE, D. J. AND GRUBB, P. J. 1997. The responses to shade of seedlings of very small-seeded tree and shrub species from tropical rain forest in Singapore. Functional Ecology, 11:215-221.

MOEGENBURG, S. M. 1996. *Sabal palmetto* seed size – causes of variation, choices of predators, and consequences for seedlings. Oecologia, 106:539-543.

MONTEALEGRE Q., DOMÍNGUEZ A., A. 2004. Fenología de cuatro especies dominantes de vegetación secundaria en el municipio de Tezonapa, Veracruz. Boletín técnico no. 33. División de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, México. 69 p.

MOLES T. A., WARTON I. D. AND M. WESTOBY. 2003. Seed size and survival in the soil in arid Australia. Austral Ecology, 28:575-585.

MUCHENA S. C., AND GROGAN, C. O. 1977. Effects of seed size on germination of corn (*Zea mays*) under simulated water stress conditions. Can. J. Plant. Sci. 57:921-923.

McGINLEY, M. A., AND CHARNOV, E. L. 1988. Multiple resources and the optimal balance between size and number of offspring. Evol. Ecol. 2:77-84.

NAN, X. 1992. Comparison of some aspects of the Ecological life history of an annual and a perennial species of *Senna* (Leguminosae: Section Chamaefistula), with particular reference to seed dormancy. M. S. thesis. University of Kentucky, Lexington.

NUÑEZ FARFÁN, J. S. 1985. Aspectos ecológicos de especies pioneras en una selva húmeda de México. Tesis Facultad de Ciencias. UNAM, México. D.F.

ODUM P., E. 1999. Ecología. Compañía Editorial Continental, S. A. México., D.F. 295 p.

ONO, S., KUDO, K., AND DAITO, H. 1978. Studies on the photosynthesis and productivity of satsumas (*Citrus unshiu*), I. Effects of environmental factors on photosynthetic activity. Bull. Shikoku Agric. Exp. Stn. 31, 147-157.

PAOLINI R., P. BÁRBERI AND C. ROCCHI. 2001. The effect of seed mass, seed colour, pre-chilling and Light on the germination of *Sinapsis arvensis* L. Ital. J. Agron., 5, 1-2, 39-46.

PENNINGTON, T. D. y J. SARUKHAN. 1968. Manual para la identificación de campo de los principales árboles tropicales de México. INIF. FAO. México. 413 p.

PERCHOROWICZ, J. T., RAYNES, D. A., AND JENSEN, R. G. 1981. Light limitation of photosynthesis and regulation of ribulose biphosphate carboxylase in wheat seedlings. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 78, 2895-2899.

PORTER, L., OBERBAUER, S. F., AND CLARK, D. B. 1995. Leaf optical properties along a vertical gradient in a tropical rain forest Canopy in Costa Rica. Am. J. Bot. 82: 1257-1263.

PROBERT, R. J. 1992. The role of temperature in germination ecophysiology. In: Fenner, m. (ed.) Seeds: The ecology of regeneration in plant communities. CAB International, Wallingford, UK, pp. 285-325.

RADFORD, B. J. 1977. Influence of size of achenes sown and depth of sowing on growth and yield of dryland oilseed sunflowers (*Helianthus annuus*) on the Darling Downs. Aust. J. Exp. Agri. Anim. Husb. 17:489-494.

RAVEN, J. A. 1999. The minimum size of seeds and spores in relation to ontogeny of homolohydric plants. Functional Ecology, 13:5-14.

RAVEH E., COHEN S., RAZ T., YAKIR D., GRAVA A. and e. e. Goldschmidt. 2003. Increased growth of young citrus trees under reduced radiation load in semi-arid climate. Journal of experimental botany. 54, 81:365-373.

REYES B., Z. 2002. Ecología de la semilla de *Nolina parviflora* (H.B.K.) Hemsl. (Nolinaceae). Tesis profesional. División de Ciencias Forestales. Universidad Autónoma Chapingo, Chapingo, Edo. de Méx. 51 p.

RICE, E. L. 1974. Allelopathy. Academic Press. Nueva Cork, 353 p.

RICHTER G. 1972. Fisiología del metabolismo de las plantas. Compañía Editorial Continental, S. A. México, D. F. 417 p.

ROBERTS, E. H. 1998. Temperature and seed germination. In: Long, S. P. y Woodward, E. I. (eds) Plants and Temperature. Symposin of the Society of Experimental biology. Company of Biologists, Cambridge, pp. 109-132.

RODRÍGUEZ Z., C. 1986. Fotosíntesis, transpiración, eficiencia en el uso del agua, análisis de cuatro cultivares de frijol. Tesis de Maestría. Colegio de Posgraduados, Montecillo, Méx.

RUTER, J. M. e INGRAM, D. L. 1992. High root-zone temperatures influence RuBisCo activity and pigment accumulation in leaves of "Rotundifolia" golly. J. Am. Soc. Hortic. Sci. 117. 154-157.

SALVUCCI, M. E., PORTIS, A. R., AND OGREN, W. L. 1986. Light and CO response of ribulose 1, 5-biphosphate carboxylase/oxygenase activation in Arabidopsis leaves. Plant Physiol. 80. 655-659.

SALISBURY, E. J. 1975. Seed size and mass in relation to environment. Proceedings of the Royal Society, London B. 186:83-88.

SALISBURY B., F. AND C. ROSS W. 1994. Fisiología Vegetal. Grupo Editorial Iberoamérica. México, D. F. 759 p.

SÁNCHEZ R., J. A. 2000. Estrategias regenerativas de las principales especies arbóreas pioneras de la Sierra de Rosario, bajo condiciones ecológicas adversas. Ministerio de Ciencia, Tecnología y Medio Ambiente. Instituto de Ecología y Sistemática. La Habana, Cuba. 47 p.

SANTOS, F. 2000. Growth and leaf demography of two *Cecropia* species. Brasil Bot. 23:2, 133-141.

SEZTAK, Z., CATSKY, J., AND JARVIS, P. G. 1971. Plant photosynthetic production. Manual of Methods, W. Junk. N. Y. Publisher. The Hague. 343 – 341 pp.

STOCK, W. D., PATE, J. S. AND DELFS, J. 1990. Influence of seed size and quality on seedling development under low nutrient conditions in five Australian and South African members of the Proteacea. Journal of Ecology, 78:1005-1020.

STROMBERG, J. C., AND PATTEN, D. T. 1990. Variation in seed size of southwestern riparian tree, Arizona walnut (*Juglans major*). Am. Midl. Nat. 124:269-277.

SHARKEY, T. D., AND OGAWA, T. 1987. Stomatal response to light. In "Stomatal function" (E. Zeiger, G. D. Farquhar, y I. R. Cowan, eds.), pp 159-208. Stanford Univ. Press, Stanford, California.

SLATYER, R. O. AND FERRAR, P. J. 1977. Altitudinal variation in the photosynthetic characteristics of snow gum, *Eucalyptus pauciflora* Sieb. ex Spreng. V. Rate of acclimation to an altered growth environment. Aust. J. Plant. Physiol. 4, 595-609.

STRAUSS – DEBENEDETTI AND F. A. BAZZAZ. 1991. Plasticity and acclimation to light in tropical Moraceae of different sucesional positions. Oecologia, 87:3, 377-387.

TESTER, M. AND MORRIS, C. 1987. The penetration of light through soil. Plan cell and environment, 10:281-286.

TESKEY, R. D. AND R. B. SHRESTHA. 1985. A relationship between carbon dioxide, photosynthetic efficiency and shade tolerance. Physiology Plant, 63:126-132.

TOOD J., J. AND L. O. VODKIN. 1996. Duplications that suppress and deletions that restore expression from a Chalcone syntrase multigene family. The Plant Cel. 8, 4:687-699.

TURNER, N. C., SCHULZE, E. –D., AND GOLLAND, T. 1984. The responses of stomata and leaf gas exchange to vapour pressure deficits and soil water content. I. Species comparisons at high soil water contents. Oecologia 63, 338-342.

THOMPSON, K. 1990 Genome size, seed size and germination temperature in herbaceous angiosperms. Evol. Trends Plants, 4:113-116.

van ULF L., H. 2004. The effect of seed mass ad gap size on seed fate of tropical rain forest tree species in Guyana. Plan Biology, 6:214-221.

van MÖLKEN T. JORRITSMA-WIENK D., van HOEK P., H. W. AND HANS de KROON. 2005. Only seed size matters for germination in different populations of the dimorphic *Tragopogon pratensis* subsp. *prantensis* (Asteraceae). American Journal of Botany, 92:432-437.

VANCE, N. C. AND J. B. ZAERR. 1991. Influence of drought stress and low irradiance on plant water relations and structural constituents in leedles of *Pinus ponderosa* seedlings. Tree Physiology, 8:175-184.

VÁZQUEZ-YANES, C. AND OROZCO-SEGOVIA, A. 1982 a. Seed germination of a tropical rain forest pioneer tree *Heliocarpus donnell-smithii* in response to diurnal fluctuation of temperature. Physiol. Plan. 56:295-298.

VÁZQUEZ-YANES, C. AND OROZCO-SEGOVIA, A. 1982 b. Germination of a tropical rain forest shrub *Piper hispidum* Sw. (Piperaceae) under different qualities of light. *Phyton*. 42(2).

VÁZQUEZ-YANES, C. AND OROZCO-SEGOVIA, A. 1992. Effects of litter from a tropical rainforest on tree seed germination and establishment under controlled conditions. *Tree Physiology*, 11:391-400.

VÁZQUEZ-YANES, C. AND OROZCO-SEGOVIA, A. 1985. Posibles efectos del microclima de los claros de la selva, sobre la germinación de tres especies de árboles pioneros, *Cecropia obtusifolia*, *Heliocarpus donnell smithii* y *Piper auritum*. In: Regeneración de selvas. INIREB, México, pp. 191.

VÁZQUEZ-YANES, C., ROJAS-ARÉCHIGA, M., SÁNCHEZ-CORONADO, M. E., AND OROZCO-SEGOVIA, A. 1996. Comparación of Light-regulated seed germination in *Ficus* spp. *Cecropia obtusifolia*: ecological implications. *Tree Physiology*, 16:871-875.

VILLIERS, T. A. 1974. Seed aging: Chromosome stability and extend viability of seed stored fully imbibed. *Plant Physiol.* 53:875-878.

VILLIERS, T. A. y EDGUMBE, D. J. 1975. On the cause of seed deterioration in dry storage. *Seed Sci. and Technol.* 3:761-774.

WALTER, L. R. 1994. Effects of fern thickets on woodland development on landslides in Puerto Rico. *Journal of Vegetation Science* 5:525-532.

WAREING, P. F., VAN STADEN, J. AND WEBB, D. P. 1973. Endogeneous-hormone in the control of seed dormancy. In: Heydecker, W. (ed.) *Seed ecology*. Butterworths, Londres. pp. 145-155.

WARDLAW, I. F. 1970. The early stages of grain development in wheat response to light and temperature in a single variety. *Aust. J. Biol.* 8:33-34.

WEIS, M. I., 1982, The effects of propagule size on germination and seedling growth in *Mirabilis hirsuta*. *Can. J. Bot.*, 60: 1868-1874.

WEBER H., BORISJUK L. AND WOBUS U. 1996. Controlling seed development and seed size in *Vicia faba*: a role for seed coat-associated invertases and carbohydrate state. *Plant J.* 10: 823-834

WENTAD, F. W. y STARK, N. 1968. The biological and mechanical role of soil fungi. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 60:497-504.

WIDELL, K. O. AND VOLGELMANN, T. C. 1988. Fibre optics studies of light gradients and spectral regime within *Lactuca sativa* achenes. *Physiologia Plantarum* 72:706-912.

WIESER G., HECKE K., TAUSZ M., KARL-HEINZ H., THORSTEN E. E. AND MATYSSECK R. 2003. The influence of microclimate and tree age on the defense capacity of European beech (*Fagus sylvatica* L.) against oxidative stress. *Ann. For. Sci.* 60:131-135.

WHITMORE, T. C. 1975. Tropical rain forest of the far east. Oxford Clarendon Press. Londres. 282 p.

WHITMORE, T. C. 1978. Gaps in the forest canopy. In: Tomlinson, P. B. y Zimmerman, M. H. (eds.) Tropical trees as living systems. Proc. 4th. Cabot Symp. Harvard Forest (1976), Cambridge University Press. Cambridge. pp. 639-655.

WHITEHEAD, D. R. y JARVIS, P.G. 1981. Coniferous forest plantations. In: "Water Deficits and Plant Growth" (T. T. Kozlowski, ed.), Vol. 6, pp. 49-152. Academic Press, New York.

WRIGHT, I. J. AND WESTOBY, M. 1999. Differences in seedling growth behavior among species: trait correlations across species, and trait shifts along nutrient compared to rainfall gradients. *Journal of Ecology*, 87: 85-97.

WULF, R. 1973. Intrapopulation variation in the germination of seeds in *Hyptis suaveolens*: the response to irradiance and mixed red-far-red sources. *Ecology*, 54:646-649.

YANO S. AND TERASHIMA I. 2001. Separable localization of light signal perception for sun or shade type chloroplast and palisade tissue differentiation in *Chenopodium album*. *Plant and Cell Physiology*, 42:12, 1303-1310.

ZELAWSKI, W., AND GORAL, I. 1966. Seasonal changes in the photosynthetic rate of Scots pine seedlings grown from seed of various provenances. *Acta Soc. Bot. Pol.* 35, 587-598.

ZIMMERMAN, J. K. y WEIS, M. I., 1983, Fruit size variation and its effects on germination and seedling growth in *Xanthium strumarium*. *Can. J. Bot.*, 61: 2309-2315.