

# **Efectos del tamaño de la semilla y la herbivoría sobre el establecimiento de plántulas arbóreas en diferentes suelos**

## **Effects of seed size and herbivory on tree seedling establishment in different soils**

**Jorge. A. Sánchez Rendón, Laura A. Montejo Valdés  
y Luís Hernández Martínez**

### **Resumen**

Se determinaron los efectos del tamaño de la semilla, la remoción de la biomasa aérea (herbivoría simulada) y la disponibilidad de nutrientes del sustrato sobre la supervivencia y crecimientos de plántulas de 32 especies arbóreas del bosque siempreverde tropical de la Reserva de Biosfera Sierra del Rosario. Las plántulas crecieron durante 63 días sobre arena gruesa (sustrato muy pobre en nutrientes) y en dos suelos (de fertilidad media y alta) provenientes del sitio de distribución natural de las especies. Con el incremento de la intensidad del tratamiento de defoliación y del estrés de nutrientes se incrementó la dependencia de las plántulas, para crecer y sobrevivir, de las reservas seminales. La estrategia regeneración (árboles pioneros o no) y los tipos de plántulas también provocaron respuestas diferentes de las plántulas bajo las condiciones de estrés ensayadas. La tasa de crecimiento relativo de las plántulas intactas y crecidas bajo condiciones estrés de nutrientes se correlacionó negativamente con la masa seca de las reservas de las semillas; sin embargo, esta correlación fue positiva cuando se intensificó el tratamiento de defoliación. Los resultados indicaron que, en las especies con semillas grandes las plántulas jóvenes contaron con un gran soporte de nutrientes procedentes de las reservas seminales en lugar del suelo. Esto sugiere, que el rasgo de semilla grande pudiera ser una adaptación para incrementar el establecimiento en suelos pobres en nutrientes y bajo herbivoría.

**Palabras clave:** tamaño seminal, herbivoría, grupos funcionales.

### **Abstract**

The influence of seed size, removal of aboveground biomass (simulated herbivory) and soil nutrient availability on the survival and growth of tree seedlings (32 species) from tropical evergreen forest in the Biosphere Reserve "Sierra del Rosario", Cuba, was determined. Seedlings were grown during 63 days in coarse sand (nutrient-poor) and in two soil types (medium and high fertility respectively) obtained from their natural growing sites. As the intensity of defoliation and nutrient stress increased, plant dependence on seed reserves for growth and survival also increased. Under the stressing conditions of the tested, seedling responses varied in agreement with regeneration strategies (pioneer and non-pioneer trees) and seedling types. The rate of relative growth of intact seedlings grown under nutrient stress conditions was negatively correlated with the dry mass of seed reserves; however, this correlation became positive when the defoliation treatment was intensified. Results indicated that in large-seeded species, young seedlings counted on a large nutrient support from seed reserves instead of depending on the soil for their survival. This suggests that the trait "large

seed” could be an adaptation for increasing establishment in nutrient-poor soils and under herbivory conditions.

**Key words:** seed size, herbivory, functional groups.

## Introducción

El tamaño de la semilla (i.e., masa seminal) ocupa una posición pivotante en la ecología de las plantas. Se considera una dimensión que indica la variación ecológica entre las especies, al estar relacionado con la dispersión, la germinación, la emergencia y el crecimiento de las plántulas (1, 2). Este rasgo además, permite conocer los mecanismos de coexistencia de las comunidades vegetales y predice el comportamiento regenerativo de los árboles tropicales frente a diferentes gradientes ambientales (e.g., luz, temperatura y humedad del suelo) (3). De este modo, las amplias diferencias en el tamaño de las semillas entre las especies arbóreas se relacionan con las condiciones ecológicas en las cuales se establecen las plantas; así, especies características de sitios abiertos tienen como promedio semillas más pequeñas que aquellas que ocupan sitios cerrados (sombreados) (4, 5, 6). Igualmente, las especies que producen semillas grandes tienen ventajas competitivas cuando se someten a defoliación (7) o se establecen bajo condiciones de sequía, o bien en suelos pobres en nutrientes (ver e.g., Westoby *et al.*, 1); aunque este último escenario ecológico ha recibido muy poca atención y sólo algunos experimentos lo han evidenciado (8, 9, 10). Por otra parte, se conoce que las semillas grandes generalmente tienen más nutrientes y reservas de carbono que las semillas pequeñas (9, 10, 11).

Diversos estudios además, han establecido que los tipos de plántulas (o diferentes morfología funcional de los cotiledones) se correlacionan con el tamaño de la semilla, el síndrome de dispersión, la capacidad de germinación y el vigor y supervivencia de las plántulas (12, 13, 14, 15, 16). De este modo, el tamaño de la semilla determina la cantidad de recursos que inicialmente están disponibles para las plantas, pero la morfología funcional del embrión determina como estos recursos son usados durante el crecimiento y desarrollo inicial de las plántulas (12,17). Las plántulas con cotiledones fotosintéticos comienzan a usar la luz como una fuente de energía más rápida que aquellas con cotiledones de reservas (18). En consecuencia, la respuesta de las plántulas a la pérdida de las hojas y los cotiledones difiere de acuerdo al tipo de plántula o patrón de utilización de las reservas seminales (14). Desde un punto de vista funcional, se reconocen tres tipos de cotiledones: los cotiledones fotosintéticos, los cotiledones de reservas semi-fotosintéticos y los cotiledones de reservas. En los dos primeros, los cotiledones se alejan de la superficie del suelo por el crecimiento del hipocótilo y emergen fuera de la testa, pero el primero expande completamente los cotiledones finos para realizar funciones fotosintéticas, mientras que el segundo y tercer tipo de cotiledón realizan funciones de reservas, aunque esta última función es muy evidente en el tercer tipo de plántula (14).

También se conocen que los tipos de plántulas tienen diferentes requerimientos de luz para crecer y por consiguiente síndrome de regeneración (3). Las especies arbóreas pioneras o demandantes de luz para su establecimiento tienden a tener semillas pequeñas con cotiledones fotosintéticos y alta tasa de crecimiento relativo (TCR); en contraste, las especies no pioneras y tolerantes a la sombra tienden a presentar semillas grandes con cotiledones con altas reservas, e inherente lenta TCR (19, 20, 21). Por otra parte, está bien establecido

que en los ambientes con baja disponibilidad de recursos (e.g., sitios infértiles, hábitats sombreados), la selección natural favorece plantas de crecimiento lento con muchas defensas contra los herbívoros, y en condiciones de alta disponibilidad de recursos (e.g., sitios abiertos, claros en el bosque) se ven favorecidas especies de crecimiento rápido y con pocas defensas (e.g., plantas arbóreas pioneras) (22, 23). Cabe señalar, que la conducta de herbivoría es impredecible en el tiempo y el espacio (22), y la supervivencia de las plántulas frente a la herbivoría en el campo no sólo depende de los recursos maternos, además de las reservas seminales, influyen en el establecimiento de las plántulas, la temperatura, la luz, la características del suelo, la cantidad de agua disponible para la plántulas y la acción de los microorganismos patógenos (3).

En Cuba, la información que existe sobre los mecanismos de regeneración de las especies nativas es muy escasa (24), y nunca se han realizado estudios, a nivel especie o de comunidad, para determinar cómo el tamaño de las semillas y la herbivoría podría influir en el establecimiento de las plántulas arbóreas en suelos con diferentes disponibilidad de nutrientes. Aspectos que son decisivos para la vegetación del archipiélago cubano; dada la diversidad de tipos de suelos que existe (dentro de una misma vegetación), la fragilidad de algunos ecosistemas, la fragmentación del hábitat y la contingencia de los planes de reforestación y restauración que se realizan en el país (25). De hecho, sólo existe una investigación que exploró la importancia de tamaño de la semilla y su contenido de nutrientes sobre el crecimiento temprano de 32 plántulas arbóreas tropicales de la Reserva de la Biosfera Sierra del Rosario (RBSR) (10).

Probamos la hipótesis, a nivel interespecífico, que el crecimiento de las plántulas procedentes de semillas grandes sería menos afectado por niveles bajos de nutrientes del suelo y la herbivoría que el de las plántulas procedentes de semillas pequeñas. Este es un primer marco conceptual, para establecer la existencia de limitaciones en la tolerancia de la comunidad vegetal a disponibilidad de nutrientes del suelo y a la herbivoría, pero se aplica también cuando se analizan diferentes grupos funcionales de plantas (o estrategias de regeneración). Además, se conoce que frecuentemente el tamaño de la semilla está asociado negativamente con la velocidad de crecimiento relativo de las plántulas, y esta última variable también depende de las características morfofuncionales de las plántulas como ya mencionamos y de los patrones de distribución de biomasa (5, 26, 27). Para dilucidar la hipótesis anterior nos propusimos los siguientes objetivos: 1) determinar los efectos del tamaño de la semilla, la remoción de la biomasa aérea (herbivoría simulada) y la disponibilidad de nutrientes del sustrato sobre la supervivencia y crecimientos de plántulas de 32 especies árboles de un bosque siempreverde tropical de la RBSR; y 2) comparar cómo influyen la estrategia de regeneración y los tipos de plántulas en el comportamiento de las plántulas bajo condiciones de estrés de nutrientes y de herbivoría. Los resultados obtenidos, en la presente artículo, contribuyen directamente al conocimiento de aspectos ecofisiológicos de plántulas arbóreas típicas de sitios naturales, y de esta manera a la reconstrucción ecológica de paisajes boscosos con especies nativas. También permiten conocer la respuesta vegetal a la adversidad asociada al cambio global (e.g., cambio climático y de uso de la tierra); aspecto este último, muy poco explorado en nuestro país en especies de ecosistemas naturales.

## Materiales y Métodos

### Descripción del sitio, selección de especies y tamaño de la semilla

La RBSR se localiza en la parte más oriental de la Sierra del Rosario, Artemisa, Cuba (22° 45' N, 82° 50' O) y tiene una extensión de 25000 ha. Las alturas varían entre 100 m hasta 565 m. En la RBSR, la precipitación total anual es ca. 2300 mm; con una pronunciada estación seca desde diciembre hasta marzo. La flora, vegetación y geología de la RBSR se describieron ampliamente por Herrera *et al.* (28). Las semillas frescas se colectaron en la Estación Ecológica “El Salón” (sección central de la reserva); cubierta por un bosque tropical siempreverde submontano, con una dosel cerrado de 30 m de altura, donde se distinguen tanto árboles emergentes como dominantes, y con un 13% de árboles que pierden sus hojas durante los meses más secos (29).

Las plantas estudiadas son especies pioneras y clímax (no pioneras) de la flora primaria de los bosques de la RBSR (Tabla I) (30). Sólo *Albizia lebeck* es una especie naturalizada en la RBSR, como ocurre también en diferentes bosques del Archipiélago Cubano. El endemismo en el sitio de colecta es pobre (11%) (29); y sólo una especie de las 32 estudiadas es endémica (*Calophyllum pinetorum*). Las especies seleccionadas son las más características en el sitio de estudio y también las que ofrecieron mayor disponibilidad de semillas durante la colecta. La gran mayoría de las plantas estudiadas han sido usadas en la industria maderera en Cuba (31) y todas están propuestas para planes de reforestación en los trópicos (30). Los nombres de las familias botánicas se establecieron según *Angiosperm Phylogeny Group* (32). Las especies pertenecieron a 16 familias botánicas y la más representada fue Fabaceae (con 8 especies). Los taxones se llamaron por su nombre genérico, a través de todo el texto, después de su primera mención en la Tabla I, excepto *Calophyllum pinetorum* y *Calophyllum brasiliense*, que se describieron por su nombre genérico más los códigos sp. 1 y sp. 2, respectivamente. También, las plántulas se clasificaron de acuerdo a los tipos propuestos (12), siendo el tipo más frecuente el fanerocotilar epigea con cotiledones foliáceos (lo presentaron 13 especies).

En este estudio, el tamaño de la semilla se refirió a la cantidad de reservas nutrimentales que presentaron las simientes, medida como la masa seca del embrión más el endospermo (si está presente), siendo esta la mejor medida que refleja la cantidad de recursos con que cuentan las plántulas para su crecimiento inicial (8, 10, 21). Los valores de esta variable para las especies estudiadas se determinaron previamente (6) y se presentaron en la Tabla I. La masa seca de la reserva seminal presentó un rango de variación de 0.04 mg (*Muntingia*; árbol pionero) hasta 3749.6 mg (*Andira*, árbol no pionero).

### Crecimiento y supervivencia de las plántulas

Las semillas fueron germinadas sobre papel de filtro humedecido, tal como se describe por Sánchez *et al.* (33). Cuando fue necesario se aplicaron tratamientos pregerminativos (e.g., escarificación ácida o mecánica total) para eliminar dormancia seminal. Al día siguiente de la emergencia de la radícula, las plántulas fueron sembradas individualmente en potes plásticos de color blanco (capacidad: 0.85 dm<sup>3</sup>), que contenían arena gruesa de río (diámetro máximo del grano: 3.5 mm), o bien en dos tipos de suelos de áreas naturales de distribución de las especies en la RBSR. Los sustratos del bosque se recogieron a una profundidad de 20 cm, después de haber separado los fragmentos de hojarasca y de raíces muertas.

**Tabla I.** Nombre científico, familia botánica, tipo de plántula y masa seca de las reservas seminales de 32 especies arbóreas. Los tipos de plántulas: FEF, fanerocotilar epigea con cotiledones foliáceos; FER, fanerocotilar epigea con cotiledones de reservas; CHR, criptocotilar hipogea con cotiledones de reservas; CER, criptocotilar epigea con cotiledones de reservas. Las especies se ordenaron por la masa seca promedio de las reservas seminales dentro de cada estrategia de regeneración (pioneras/no pioneras).

<b>Especies/Estrategia regeneración</b>	<b>Familia</b>	<b>Tipo plántula</b>	<b>Reserva seminal (mg)</b>
<b>Pioneras</b>			
<i>Muntingia calabura</i> L.	Elaeocarpaceae	FEF	0.04 ± 0.04
<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume	Ulmaceae	FEF	0.24 ± 0.02
<i>Cecropia peltata</i> Miq.	Urticaceae	FEF	0.31 ± 0.71
<i>Ficus maxima</i> Mill.	Moraceae	FEF	0.51 ± 0.00
<i>Trichospermum mexicanum</i> (DC.) Baill	Malvaceae	FEF	0.54 ± 0.02
<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	Malvaceae	FEF	1.88 ± 0.43
<i>Hibiscus elatus</i> (Sw.)	Malvaceae	FEF	10.1 ± 0.19
<i>Ceiba pentandra</i> (L.) Gaertn.	Malvaceae	FEF	22.9 ± 0.36
<b>No pioneras</b>			
<i>Ehretia tinifolia</i> L.	Boraginaceae	FEF	2.05 ± 0.21
<i>Colubrina arborescens</i> (Mill.) Sarg.	Rhamnaceae	FEF	4.86 ± 0.28
<i>Lysiloma sabicu</i> L. Benth.	Fabaceae	FER	8.50 ± 0.30
<i>Poeppigia procera</i> C. Presl.	Fabaceae	FER	11.7 ± 0.46
<i>Allophylus cominia</i> (L.) Sw.	Sapindaceae	FER	16.0 ± 0.64
<i>Cordia collococca</i> L.	Boraginaceae	FEF	17.2 ± 0.66
<i>Alchornea latifolia</i> Sw.	Euphorbiaceae	FEF	28.0 ± 0.70
<i>Psychotria grandis</i> Sw.	Rubiaceae	FEF	31.7 ± 0.62
<i>Trichilia hirta</i> L.	Meliaceae	CER	47.8 ± 1.07
<i>Matayba apetala</i> Radlk.	Sapindaceae	CHR	68.2 ± 1.99
<i>Albizia lebbek</i> (L.) Benth.	Fabaceae	FER	70.1 ± 2.42
<i>Gliricidia sepium</i> (Jacq.) Walp.	Fabaceae	FER	74.1 ± 3.42
<i>Caesalpinia violacea</i> (Mill.) Standl.	Fabaceae	FER	78.8 ± 2.03
<i>Chrysophyllum cainito</i> L.	Sapotaceae	FER	80.2 ± 4.52
<i>Samanea saman</i> (Jacq.) Merr.	Fabaceae	FER	85.5 ± 3.71
<i>Ocotea leucoxylo</i> (Sw.) Laness.	Lauraceae	CHR	115.3 ± 4.08
<i>Cupania americana</i> L.	Sapindaceae	CHR	138.9 ± 5.79
<i>Pseudolmedia spuria</i> (Sw.) Griseb.	Moraceae	CHR	168.4 ± 9.04
<i>Bauhinia purpurea</i> L.	Fabaceae	FER	293.0 ± 11.5
<i>Sideroxylon foetidissimum</i> Jacq.	Sapotaceae	CER	334.7 ± 29.0
<i>Calophyllum pinetorum</i> Bisse	Clusiaceae	CHR	525.5 ± 19.6
<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess	Clusiaceae	CHR	973.3 ± 34.4
<i>Cerasus occidentalis</i> (Sw.) Dum. Cours	Rosaceae	FER	1406.8 ± 55.1
<i>Andira inermis</i> (Wright) DC.	Fabaceae	CHR	3749.6 ± 251

Los suelos del bosque se clasificaron como Cambisol Mólico Eutricto y Cambisol Mólico Calcárico con fertilidad media y alta, respectivamente (34). Las muestras se analizaron en el Instituto de Suelos, La Habana, Cuba. Dichos sustratos presentaron diferencias en su textura, contenidos de nutrientes y de micorrizas arbusculares (Tabla II). El suelo calcáreo tuvo un contenido superior de nutrientes y micorrizas que el suelo eutricto. Por su parte, el

suelo eutrigo tiene una alta proporci3n de arcilla y limo, lo cual parece ser el responsable de la compactaci3n de este suelo durante el experimento. La humedad suelo en saturaci3n fue de 36.7% y 31.1% para el suelo eutrigo y calc3rico, respectivamente (determinado por gravimetría). La arena gruesa de río tuvo < 0.5% de materia orgánica oxidable y < 2% de f3sforo asimilable, y no presentaron micorrizas arbusculares. Debido a las diferencias en el contenido de nutrientes de los sustratos empleados, estos se refirieron a lo largo del trabajo como: a) contenido bajo de nutrientes (arena gruesa de río); b) contenido medio de nutrientes (Cambisol M3lico Eutrigo); y c) contenido alto de nutrientes (Cambisol M3lico Calc3rico).

**Tabla II.** Características edáficas de los suelos de la RBSR y de la arena gruesa de río. DN = datos no disponibles.

Variables edáficas	Tipos de sustratos		
	Cambisol m3lico eutrigo	Cambisol m3lico calc3rico	Arena gruesa río
Arcilla (%)	26.5	45.7	0.0
Limo (%)	38.0	13.0	0.0
Arena (%)	33.5	41.3	0.0
Densidad aparente (g/cm <sup>3</sup> )	1.1	1.0	DN
F3sforo asimilable (µg.g <sup>-1</sup> )	10.4	13.0	1.6
Nitr3geno total (%)	0.26	0.52	0.04
Materia orgánica oxidable (%)	5.1	10.6	0.43
pH (H <sub>2</sub> O)	6.6	7.1	7.2
Cationes intercambiables			
Na (cmol.Kg <sup>-1</sup> )	0.40	0.40	0.0
K (cmol.Kg <sup>-1</sup> )	0.05	0.40	0.0
Ca (cmol.Kg <sup>-1</sup> )	12.5	20.7	1.4
Mg (cmol.Kg <sup>-1</sup> )	2.2	2.9	0.1
Micorrizas arbusculares			
Micelio externo (mg. dm <sup>-3</sup> )	12.6	31.8	0.0
Esporas (número. dm <sup>-3</sup> )	1300	16600	0.0

Los experimentos de establecimiento se realizaron en condiciones de vivero en áreas del Instituto de Ecología y Sistemática, La Habana, Cuba (23° 01'N, 82° 21'O). Las condiciones experimentales fueron similares a las que se presentan en los viveros comerciales en Cuba, i.e., a temperatura ambiente (entre 23°C y 30°C) y bajo luz natural (aproximadamente entre 30 y 40% de la radiaci3n fotosintéticamente activa). El diseño utilizado fue completamente aleatorizado con arreglo factorial de los tratamientos para conocer los efectos combinados de la disponibilidad de nutrientes de sustrato (3 niveles ya mencionados) y de la remoci3n de la biomasa foliar (0, 50 y 100%, respectivamente). Estos niveles de herbivoría son frecuentemente observados en la naturaleza. El 50% de herbivoría implic3 la remoci3n de la mitad del área foliar y el 100% signific3 el corte total de la biomasa foliar (incluy3 las hojas verdaderas y el tallo por encima del peciolo). La remoci3n de la biomasa aérea se realiz3 en una misma etapa de desarrollo para todas las especies; en este estudio dicha etapa se correspondi3 con la total expansi3n de las primeras hojas verdaderas, y se alcanz3 a las cuatro semanas. El riego se realiz3 diariamente con agua destilada (pH 6.8) y se utiliz3 25 réplicas por tratamiento, que represent3 225 réplicas por especie. Los experimentos se llevaron a cabo durante la estaci3n lluviosa, entre el 1 de agosto del 2009 y el 30 de noviembre del propio año (finales de la estaci3n lluviosa para la RBSR).

Las plántulas se cosecharon en dos momentos, previo a los tratamientos de defoliación (28 días) y 5 semanas después de haber practicado los tratamientos de herbivoría (a los 63 días, tiempo final del experimento). La obtención total de la plántula se realizó por inmersión de cada pote en agua; y posteriormente se limpiaron cuidadosamente las raíces, removiendo la arena y el suelo con agua. Las hojas, el tallo y las raíces, se secaron separadamente a 70°C por 48 horas y seguidamente se pesaron. Sobre la base de los datos de biomasa seca, se calcularon los siguientes rasgos de crecimiento: masa total de la plántula (MTP, excluyendo los cotiledones gruesos del peso de la plántula, expresado en mg), relación raíz/vástago (R/V, total raíz/total tallo más hojas, mg/mg) y la tasa de crecimiento relativo (TCR, mg. mg<sup>-1</sup>.día<sup>-1</sup>) de la biomasa total de las plántulas (35). Este índice se calculó según la siguiente fórmula:  $TCR = (\ln W_2 - \ln W_1) / (t_2 - t_1)$ ; donde: Ln = logaritmo neperiano, W<sub>1</sub> = biomasa de las plántulas a los 28 días; W<sub>2</sub> = biomasa de las plántulas a los 63 días; t<sub>1</sub> = tiempo inicial y t<sub>2</sub> = tiempo final del experimento. Todas las variables de crecimiento se expresaron según las unidades establecidas en protocolos internacionales para la caracterización morfofuncional de las plantas (36). El porcentaje de supervivencia de las plántulas se determinó a las 5 semanas después de la aplicación de los tratamientos de remoción.

## **Análisis estadísticos**

Las variables se transformaron por log<sub>10</sub> para corregir la falta de homogeneidad de varianza y de normalidad de los datos. En las tablas aparecieron los datos no transformados. Se empleó análisis de varianza multivariado (MANOVA) de dos vías (nutrientes x herbivoría) para determinar diferencias a nivel de la comunidad, por estrategias de regeneración y tipos de plántulas. No se aplicaron pruebas de comparaciones múltiples de medias *a posteriori*, debido a que las variables independientes representaron combinaciones de tratamientos cuantitativos (cantidad de nutrientes e intensidad de herbivoría) (37). La asociación entre la masa seca de la reserva de la semilla y las variables de establecimiento se determinaron mediante el coeficiente de correlación lineal de Pearson y análisis de componentes principales (ACP). El ACP se realizó a partir de una matriz de correlación y para ello se empearon los datos provenientes de las condiciones más extremas a que estuvieron expuestas las plántulas (siembra en sustrato pobre en contenido de nutrientes y sometidas las plántulas a herbivoría simulada).

## **Resultados**

### **Crecimiento y supervivencia de las plántulas**

Los niveles de nutrientes del sustrato y la herbivoría simulada provocaron una gran variabilidad en el crecimiento y supervivencia de las plántulas de las especies estudiadas (Tabla III). Este comportamiento dependió significativamente de la interacción que se estableció entre el tratamiento de nutriente del sustrato y la herbivoría, tanto a través de todas las especies como por estrategias de regeneración (Tabla IV). Sin embargo, en las especies pioneras los factores ensayados afectaron de forma más significativa su supervivencia y crecimiento con relación a las especies no pioneras. La herbivoría fue el factor más importante de los dos analizados. Igualmente, cada especie manifestó una respuesta especie-específica (Tabla III), que se evidenció también en la gran variabilidad que existió en los rasgos estudiados para todas las especies y por grupos ecológicos (Tabla V).

**Tabla III.** Medias de rasgos de crecimiento de especies arbóreas crecidas en sustratos con diferentes niveles de nutrientes y tratamientos de defoliación. Tipos de sustratos: bajo nivel de nutrientes (arena gruesa de río); nivel medio y alto de nutrientes (suelos del bosque de la RBSR). Símbolos: MTP, masa total de la plántula (mg); R/V, relación raíz/vástago (mg/mg); TCR, tasa de crecimiento relativo (mg/mg<sup>-1</sup>día<sup>-1</sup>) y SP, supervivencia de la plántula (%). Las especies se ordenaron según la masa seca de las reservas seminales (mg) dentro de cada grupo funcional.

Especies/Sustratos	Tratamientos de herbivoría simulada											
	Intactas				Defoliación parcial				Defoliación total			
	MTP	R/V	TCR	SP	MTP	R/V	TCR	SP	MTP	R/V	TCR	SP
<b>Pioneras</b>												
<i>Muntingia</i> (0.036)												
Bajo nutrientes	2.3	0.76	0.077	45	— <sup>1</sup>	—	—	0	—	—	—	0
Medio nutrientes	453.2	0.29	0.023	95	62.2	0.27	0.030	60	—	—	—	0
Alto nutrientes	1281.7	0.25	0.023	100	993.1	0.29	0.016	70	—	—	—	0
<i>Trema</i> (0.24)												
Bajo nutrientes	43.0	0.49	0.019	80	56.0	1.20	0.0026	70	22.2	2.75	0.0018	35
Medio nutrientes	742.4	0.41	0.023	85	397.1	0.36	0.0054	85	130.3	0.28	0.0030	40
Alto nutrientes	2050.7	0.25	0.023	100	524.3	0.64	0.015	85	383.9	0.23	0.0042	40
<i>Cecropia</i> (0.31)												
Bajo nutrientes	8.27	0.44	0.023	80	6.38	0.72	0.015	65	—	—	—	0
Medio nutrientes	833.9	0.38	0.029	90	416.2	0.37	0.0094	80	103.0	0.70	0.0020	35
Alto nutrientes	1390.3	0.48	0.023	100	1421.0	0.54	0.023	85	250.7	0.89	0.0015	40
<i>Ficus</i> (0.51)												
Bajo nutrientes	11.05	0.61	0.017	90	7.76	1.51	0.0071	60	—	—	—	0
Medio nutrientes	538.4	0.28	0.023	100	611.0	0.80	0.026	75	—	—	—	0
Alto nutrientes	1589.1	0.38	0.023	100	645.3	0.37	0.0025	75	—	—	—	0
<i>Trichospermum</i> (0.54)												
Bajo nutrientes	16.6	0.70	0.021	95	19.9	1.51	0.026	50	—	—	—	0
Medio nutrientes	183.7	0.27	0.020	100	84.3	0.30	0.014	80	64.3	0.30	0.0018	40
Alto nutrientes	849.2	0.41	0.024	100	237.2	0.28	0.018	90	132.8	0.32	0.0020	50
<i>Guazuma</i> (1.88)												
Bajo nutrientes	89.8	1.38	0.020	100	36.9	1.74	0.0042	60	37.8	1.27	0.0037	35
Medio nutrientes	484.3	0.79	0.032	100	201.8	0.74	0.0074	60	60.7	0.71	0.0026	40
Alto nutrientes	1480.9	1.12	0.018	100	877.0	1.17	0.0062	70	188.8	0.52	0.0040	45
<i>Hibiscus</i> (10.1)												
Bajo nutrientes	124.1	0.93	0.013	100	134.3	0.97	0.015	70	82.25	1.61	0.0011	40
Medio nutrientes	353.8	0.69	0.022	100	182.8	0.52	0.004	70	134.7	0.73	0.004	55
Alto nutrientes	1486.6	0.45	0.025	100	449.8	0.44	0.0085	85	144.2	0.87	0.005	60
<i>Ceiba</i> (22.9)												
Bajo nutrientes	101.1	0.46	0.012	100	109.7	0.74	0.014	70	77.1	0.65	0.0025	50
Medio nutrientes	1280.7	0.35	0.023	100	503.2	0.45	0.0034	85	374.4	0.46	0.0012	65
Alto nutrientes	4375.1	0.30	0.032	100	1458.6	0.45	0.0082	85	883.6	0.30	0.0020	65
<b>No pioneras</b>												
<i>Ehretia</i> (2.05)												
Bajo nutrientes	41.2	0.75	0.020	60	49.4	1.24	0.015	50	20.3	1.56	0.0003	35
Medio nutrientes	803.2	0.41	0.017	80	420.8	0.64	0.008	55	—	—	—	0
Alto nutrientes	1790.6	0.65	0.020	90	1510.8	0.52	0.025	90	205.2	0.80	0.0005	35
<i>Colubrina</i> (4.86)												
Bajo nutrientes	42.6	0.98	0.016	90	45.5	0.66	0.018	45	25.2	1.21	0.0011	40
Medio nutrientes	44.0	0.19	0.012	100	127.4	0.13	0.020	60	—	—	—	0
Alto nutrientes	1799.2	0.19	0.019	100	1435.5	0.16	0.013	80	—	—	—	0
<i>Lysiloma</i> (8.50)												
Bajo nutrientes	140.4	0.78	0.023	100	87.2	1.12	0.094	80	50.8	1.02	0.0060	40
Medio nutrientes	494.5	0.25	0.023	100	206.0	0.26	0.0020	90	69.0	0.22	0.0033	50
Alto nutrientes	752.7	0.21	0.022	100	252.4	0.25	0.0060	95	39.2	0.56	0.0060	60
<i>Poeppigia</i> (11.7)												
Bajo nutrientes	104.2	0.43	0.021	100	74.5	0.63	0.017	70	43.2	0.52	0.009	30
Medio nutrientes	177.5	0.36	0.0017	100	85.8	0.44	0.018	60	50.2	0.42	0.014	40
Alto nutrientes	864.5	0.26	0.023	100	146.0	0.28	0.027	60	61.8	0.30	0.018	40
<i>Allophylus</i> (16.0)												
Bajo nutrientes	89.0	0.73	0.021	100	72	0.94	0.015	90	38.7	1.84	0.0022	50
Medio nutrientes	122.4	0.40	0.021	100	55.9	0.57	0.008	100	—	—	—	0
Alto nutrientes	131.8	0.28	0.013	100	59.4	0.57	0.009	100	—	—	—	0
<i>Cordia</i> (17.2)												
Bajo nutrientes	278.6	0.67	0.022	85	259.1	0.67	0.020	100	121.9	0.57	0.0011	90
Medio nutrientes	1412.7	0.28	0.021	100	1220.0	0.20	0.016	100	803.4	0.25	0.0048	85
Alto nutrientes	2582.0	0.31	0.021	100	2072.6	0.19	0.014	100	1632.3	0.20	0.0080	90
<i>Alchornea</i> (28.0)												
Bajo nutrientes	283.9	0.47	0.023	100	88.7	0.56	0.0094	80	44.5	0.55	0.0072	35
Medio nutrientes	392.1	0.30	0.037	100	150.9	0.27	0.020	84	82.3	0.52	0.0096	40
Alto nutrientes	2136.0	0.30	0.024	100	190.2	0.27	0.045	80	88.9	0.48	0.022	40
<i>Psychotria</i> (31.7)												
Bajo nutrientes	68.1	0.58	0.021	100	85.9	0.54	0.008	70	34.3	1.06	0.0028	65
Medio nutrientes	164.9	0.54	0.020	100	91.8	0.28	0.003	90	55.7	0.31	0.010	70
Alto nutrientes	228.6	0.39	0.018	100	164.9	0.45	0.020	100	71.8	0.50	0.014	70

Tabla III. Continuación.

Especies/Sustratos	Tratamientos de herbivoría simulada											
	Intactas			Defoliación parcial				Defoliación total				
No pioneras	MTP	R/V	TCR	SP	MTP	R/V	TCR	SP	MTP	R/V	TCR	SP
<i>Trichilia</i> (47.8)												
Bajo nutrientes	208.2	0.75	0.019	100	165.4	0.61	0.012	100	75.7	0.69	0.0094	90
Medio nutrientes	311.17	0.27	0.012	100	571.4	0.21	0.029	100	118.9	0.54	0.015	95
Alto nutrientes	1124.0	0.31	0.018	70	970.0	0.26	0.014	100	126.8	0.28	0.043	85
<i>Matayba</i> (68.2)												
Bajo nutrientes	135.4	0.66	0.022	100	82.2	0.45	0.008	90	27.6	0.78	0.02	90
Medio nutrientes	193.3	0.20	0.023	100	172.3	0.21	0.019	100	75.8	0.28	0.0037	95
Alto nutrientes	235.1	0.17	0.021	100	179.1	0.26	0.010	100	89.3	0.64	0.0065	100
<i>Albizia</i> (70.1)												
Bajo nutrientes	780.9	0.50	0.034	100	582.3	0.64	0.028	100	328.3	0.73	0.009	100
Medio nutrientes	2225.1	0.31	0.035	100	1453.3	0.43	0.024	95	894.3	0.25	0.008	95
Alto nutrientes	2903.3	0.40	0.035	100	1938.4	0.40	0.030	100	1123.4	0.28	0.010	95
<i>Gliricidia</i> (74.1)												
Bajo nutrientes	1144.1	0.53	0.034	100	956.9	0.65	0.029	100	566.0	0.48	0.014	95
Medio nutrientes	2037.7	0.28	0.033	100	1935.5	0.51	0.028	100	1348.0	0.25	0.015	95
Alto nutrientes	2837.6	0.26	0.032	100	2380.2	0.25	0.022	100	1532.4	0.30	0.016	100
<i>Caesalpinia</i> (78.8)												
Bajo nutrientes	369.8	1.43	0.018	100	165.1	0.49	0.0051	100	119.8	1.28	0.014	100
Medio nutrientes	753.5	0.49	0.013	100	864.0	0.23	0.017	100	392.5	0.91	0.0048	100
Alto nutrientes	2233.8	0.33	0.040	100	1044.8	0.25	0.018	100	400.3	0.36	0.0091	100
<i>Chrysophyllum</i> (80.2)												
Bajo nutrientes	305.5	0.56	0.019	100	107.7	0.49	0.010	100	64.0	0.75	0.025	90
Medio nutrientes	468.4	0.31	0.024	100	307.7	0.27	0.010	100	43.2	0.62	0.020	80
Alto nutrientes	621.7	0.21	0.021	100	345.2	0.20	0.045	100	85.1	0.54	0.050	80
<i>Samanea</i> (85.5)												
Bajo nutrientes	463.3	0.66	0.018	100	222.3	0.56	0.0028	90	199.0	0.78	0.0060	90
Medio nutrientes	518.1	0.53	0.13	100	293.0	0.43	0.0032	95	223.0	0.66	0.0080	100
Alto nutrientes	927.1	0.36	0.20	100	442.8	0.58	0.0043	100	274.0	0.81	0.0083	100
<i>Ocotea</i> (115.3)												
Bajo nutrientes	145.0	0.48	0.0062	100	78.3	0.38	0.0054	90	69.3	0.27	0.0056	80
Medio nutrientes	182.8	1.07	0.010	100	103.3	0.88	0.0090	95	96.4	0.80	0.009	95
Alto nutrientes	334.8	0.94	0.012	100	152.4	0.90	0.009	100	109.3	0.83	0.010	95
<i>Cupania</i> (138.9)												
Bajo nutrientes	180.4	0.44	0.022	100	150.8	0.49	0.017	100	27.6	0.60	0.003	100
Medio nutrientes	179.3	0.23	0.0068	100	138.3	0.44	0.020	100	83.4	0.43	0.008	100
Alto nutrientes	245.5	0.19	0.012	100	173.4	0.43	0.024	100	103.5	0.44	0.008	100
<i>Pseudolmedia</i> (168.4)												
Bajo nutrientes	154.2	0.37	0.0042	100	128.7	0.34	0.0048	100	75.7	0.51	0.0012	100
Medio nutrientes	208.8	0.18	0.0091	100	147.6	0.17	0.0080	100	97.7	0.22	0.0020	100
Alto nutrientes	412.9	0.21	0.022	100	166.5	0.21	0.0037	100	103.4	0.24	0.0025	100
<i>Bauhinia</i> (293.0)												
Bajo nutrientes	283.7	0.91	0.023	100	770.3	0.82	0.0040	100	532.3	0.53	0.0020	100
Medio nutrientes	2180.8	0.64	0.022	100	1313.5	0.81	0.0082	100	1077.6	0.59	0.0025	100
Alto nutrientes	2524.7	0.32	0.023	100	1391.2	0.27	0.0065	100	933.5	0.23	0.0046	100
<i>Sideroxylon</i> (334.7)												
Bajo nutrientes	363.0	1.30	0.027	100	206.3	1.20	0.011	90	—	—	—	0
Medio nutrientes	393.0	1.05	0.018	90	267.8	1.14	0.010	95	—	—	—	0
Alto nutrientes	407.3	0.87	0.012	95	250.4	1.05	0.002	95	—	—	—	0
<i>Calophyllum</i> sp. 1 (525.5)												
Bajo nutrientes	1221.0	0.53	0.024	100	544.4	0.45	0.011	100	451.3	0.58	0.017	100
Medio nutrientes	1328.5	0.35	0.026	100	800.4	0.21	0.013	100	703.9	0.28	0.007	95
Alto nutrientes	1955.2	0.33	0.024	100	1066.6	0.30	0.019	100	732.9	0.30	0.003	95
<i>Calophyllum</i> sp. 2 (973.3)												
Bajo nutrientes	1866.0	0.81	0.027	100	1617.5	1.08	0.023	100	1463.3	1.80	0.020	100
Medio nutrientes	1919.0	0.41	0.024	100	1846.8	0.76	0.023	100	1483.2	1.64	0.017	100
Alto nutrientes	2097.4	0.44	0.020	100	1741.6	1.33	0.015	100	1581.0	1.42	0.012	100
<i>Cerasus</i> (1406.8)												
Bajo nutrientes	1243.3	0.51	0.021	100	661.0	0.57	0.0030	95	362.0	0.53	0.014	95
Medio nutrientes	2620.8	0.91	0.022	100	1162.0	0.18	0.0070	95	634.5	0.20	0.018	100
Alto nutrientes	2915.2	0.22	0.022	100	2245.0	0.22	0.012	100	1090.3	0.30	0.022	100
<i>Andira</i> (3749.6)												
Bajo nutrientes	3020.7	0.49	0.013	100	2621.7	0.61	0.0094	100	1608.4	0.64	0.0045	100
Medio nutrientes	4156.0	0.44	0.018	100	3363.1	0.51	0.0128	100	1740.0	0.40	0.006	100
Alto nutrientes	3232.6	0.44	0.011	100	3127.5	0.48	0.0102	100	1597.6	0.55	0.008	100

1: Datos no disponibles.

**Tabla IV.** MANOVA de dos vías (nutrientes y herbivoría) en los rasgos de crecimiento estudiados para todas las especies y por estrategia de regeneración.  $n$  = número de especies. Símbolos: \*,  $P < 0.05$ ; \*\*,  $P < 0.01$ ; \*\*\*,  $P < 0.0001$

Fuente de variación	F	P
<b>Todas las especies (n = 32)</b>		
Nutrientes	7.21	<0.001
Herbivoría	18.70	<0.0001
Nutrientes x herbivoría	4.68	<0.01
<b>Pioneras (n = 8)</b>		
Nutrientes	10.90	<0.001
Herbivoría	25.10	<0.0001
Nutrientes x herbivoría	3.96	<0.05
<b>No pioneras (n = 24)</b>		
Nutrientes	3.39	<0.05
Herbivoría	6.34	<0.01
Nutrientes x herbivoría	3.01	<0.05

**Tabla V.** Valores promedio y coeficiente de variación (%) para cada rasgo de crecimiento según las combinaciones de tratamientos y las estrategias de regeneración. Para el significado de las variables y unidades ver la Tabla III. Tratamientos de herbivoría simulada: I, intactas; DF, defoliación parcial; DT, defoliación total.

Nutriente/Herbivoría	MT	R/V	TCR	SP
<b>Todas las especies</b>				
Bajo nutrientes				
I	416.5 (155.7)	0.68 (40.7)	0.02 (54.0)	94.5 (13.3)
DP	337.3 (165.3)	0.76 (51.1)	0.02 (108.2)	80.7 (28.5)
DT	205.2 (186.4)	0.79 (78.9)	0.01 (108.4)	61.7 (60.2)
Medio nutrientes				
I	904.9 (107.7)	0.43 (55.3)	0.02 (86.3)	98.2 (4.79)
DP	620.5 (120.8)	0.44 (56.4)	0.01 (61.2)	87.7 (17.1)
DT	345.0 (142.3)	0.41 (83.7)	0.01 (61.2)	62.9 (60.9)
Alto nutrientes				
I	1584.5 (142.3)	0.39 (56.8)	0.02 (29.6)	98.6 (5.6)
DP	920.4 (88.4)	0.45 (65.4)	0.02 (71.5)	92.0 (12.2)
DT	448.9 (128.3)	0.42 (74.9)	0.01 (122.9)	65.1 (56.1)
<b>Pioneras</b>				
Bajo nutrientes				
I	49.5 (97.6)	0.71 (46.3)	0.03 (84.1)	86.2 (21.6)
DP	46.3 (108.9)	1.05 (53.5)	0.01 (81.6)	55.6 (42.2)
DT	27.4 (127.9)	0.77 (133.3)	0.001 (115.4)	20.0 (109.3)
Medio nutrientes				
I	608.8 (55.8)	0.43 (45.7)	0.02 (16.4)	96.2 (6.0)
DP	307.3 (65.8)	0.48 (41.6)	0.01 (82.1)	74.3 (13.6)
DT	108.4 (110.0)	0.40 (74.83)	0.0019 (73.8)	34.3 (67.9)
Alto nutrientes				
I	1812.9 (59.9)	0.47 (59.2)	0.02 (16.2)	100
DP	825.7 (54.0)	0.52 (55.1)	0.01 (56.5)	80.6 (9.6)
DT	248.0 (115.3)	0.39 (87.1)	0.0024 (78.8)	37.5 (66.0)
<b>No pioneras</b>				
Bajo nutrientes				
I	538.8 (131.7)	0.68 (39.6)	0.02 (32.5)	97.2 (8.9)
DP	434.3 (141.7)	0.67 (39.6)	0.02 (108.7)	89.1 (17.8)
DT	264.5 (161.4)	0.80 (57.1)	0.01 (88.4)	75.6 (39.9)
Medio nutrientes				
I	1003.6 (109.4)	0.43 (59.1)	0.02 (100.1)	98.9 (4.2)
DP	724.9 (128.1)	0.41 (87.8)	0.01 (78.2)	74.4 (52.3)
DT	423.8 (128.1)	0.41 (87.8)	0.01 (78.2)	72.4 (52.3)
Alto nutrientes				
I	1508.3 (73.8)	0.36 (55.3)	0.02 (33.4)	98.1 (6.5)
DP	952.0 (95.5)	0.42 (70.0)	0.02 (71.8)	95.8 (10.0)
DT	515.9 (123.1)	0.43 (72.8)	0.01 (106.3)	74.3 (47.7)

La máxima producción de biomasa total la alcanzaron las plántulas de *Andira* (independientemente de la cantidad del contenido de nutrientes del sustrato y del tratamiento de defoliación); mientras que la menor producción de biomasa la exhibieron las plántulas intactas de *Muntingia* en sustrato de contenido bajo de nutrientes. Cuando se aplicaron los tratamientos de defoliación parcial y total la mínima producción de biomasa total la obtuvieron las plántulas de *Cecropia* y *Trema*, respectivamente, en sustrato bajo en nutrientes. Las plántulas de *Muntingia* no sobrevivieron a esta condición de estrés. Con los tratamientos de defoliación, la mayor producción de biomasa total se alcanzó al incrementarse el contenido de nutrientes del sustrato. Además, la máxima producción de biomasa en todas las especies, excepto en *Bauhinia* en defoliación total y en *Andira* en defoliación parcial y total, se logró con el tratamiento de mayor contenido de nutrientes del sustrato. En este sentido, las mayores diferencias entre tratamientos de nutrientes se presentaron en las especies pioneras bajo cualquier tratamiento de defoliación (Tabla V).

La distribución de biomasa a las raíces en el presente estudio se expresó, como la fracción raíz/vástago (R/V). Dentro de cada tratamiento de defoliación, todas las especies, excepto *Ocotea*, tuvieron una clara tendencia a distribuir más biomasa a las raíces cuando crecieron en sustrato pobre en nutrientes, siendo más evidente este fenómeno cuando se incrementó el tratamiento de defoliación (Tabla III). Aunque sólo unas cuantas especies mostraron un  $R/V > 1$ ; tres especies procedentes de plántulas intactas (*Guazuma*, *Caesalpinia* y *Sideroxylon*), ocho de plántulas sometidas a defoliación parcial (*Trema*, *Ficus*, *Trichospermum*, *Guazuma*, *Ehretia*, *Lysiloma*, *Sideroxylon* y *Calophyllum* sp.1) y 10 procedentes del tratamiento de defoliación total (*Trema*, *Guazuma*, *Hibiscus*, *Ehretia*, *Colubrina*, *Lysiloma*, *Allophylus*, *Psychotria*, *Caesalpinia* y *Calophyllum* sp.2). La máxima producción de raíces la alcanzaron las plántulas de *Trema* ( $R/V = 2.75$ ) cuando crecieron en arena gruesa y fueron sometidas a defoliación total, y el valor más pequeño de esta variable apareció en plántulas de *Pseudolmedia* ( $R/V = 0.14$ ) que crecieron en sustrato de contenido medio de nutrientes y fueron sometidas a defoliación parcial. También este comportamiento fue similar cuando se realizó el análisis para todas las especies y por estrategia de regeneración (Tabla V), siendo muy evidente en las plántulas pioneras sembradas en sustrato pobre en nutrientes, independientemente del tratamiento de defoliación aplicado.

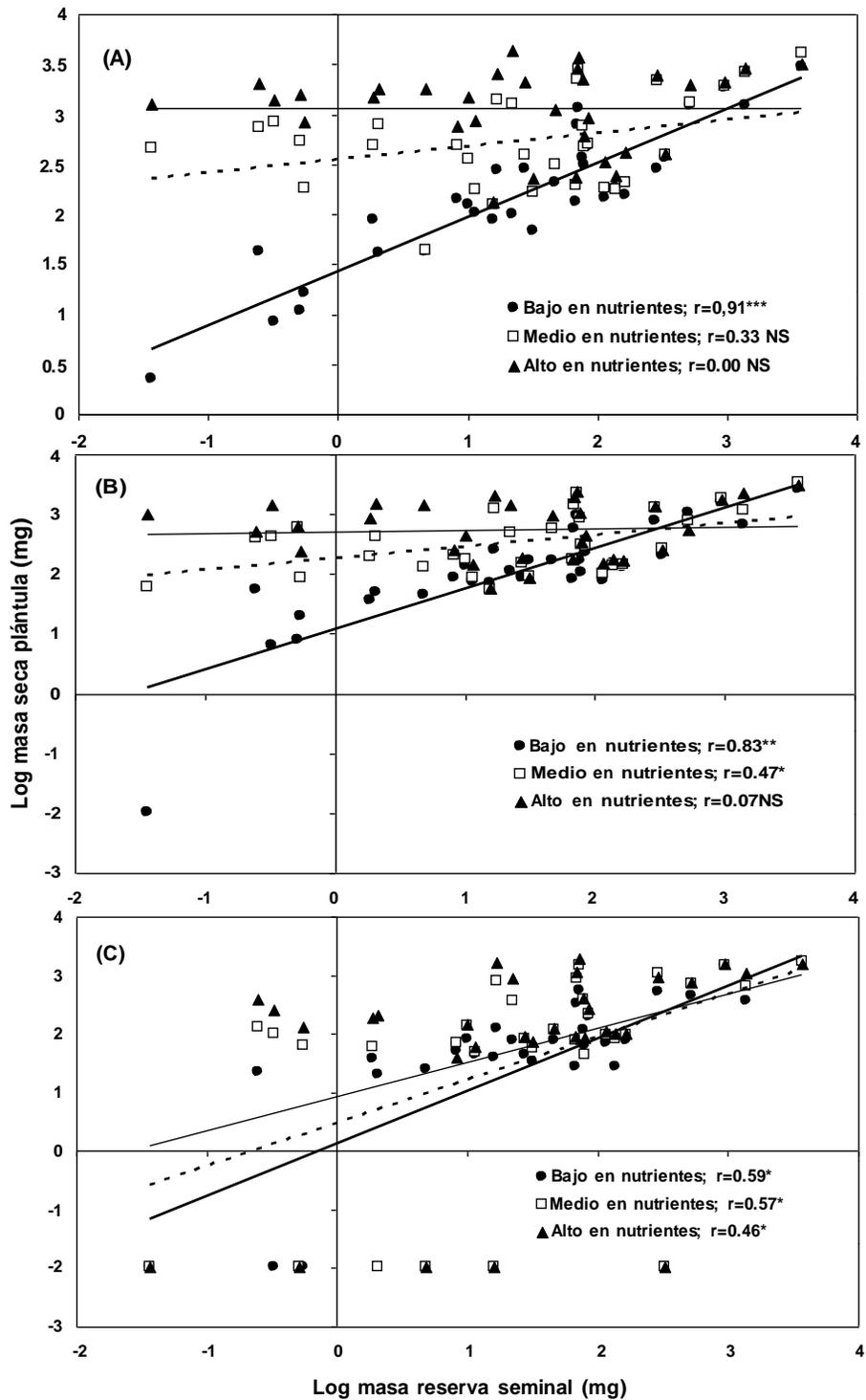
La tasa de crecimiento relativo (TCR) de las plántulas varió ampliamente dentro cada especie, por tipo de suelo y tratamiento de defoliación (Tabla III). No existió una tendencia clara a incrementarse la TCR con la disponibilidad de nutrientes del sustrato, aunque para algunas especies este comportamiento fue evidente en una condición particular de siembra (e.g., *Trema*, *Ceiba*, *Samanea*, *Trichilia*). La máxima TCR la obtuvieron las plántulas intactas de *Samanea* cuando crecieron en sustrato con disponibilidad media de nutrientes ( $TCR = 0.20 \text{ mg. mg}^{-1} \cdot \text{día}^{-1}$ ) y los menores valores se obtuvieron en plántulas de *Ehretia* que fueron sometidas a defoliación total en sustrato pobre en nutrientes ( $TCR = 0.0003 \text{ mg. mg}^{-1} \cdot \text{día}^{-1}$ ). En el análisis a través de todas las especies y por estrategia regeneración se apreció que las diferencias comentadas no fueron tan evidentes, posiblemente debido a la gran variabilidad que mostró este rasgo por tratamiento (Tabla V). Aunque, la TCR disminuyó significativamente al incrementarse la herbivoría, siendo muy evidente en las plantas pioneras, que al mismo tiempo fueron las que mostraron como promedio ( $\pm$  EE) menos reservas seminales ( $4.56 \pm 2.86 \text{ mg}$ ) para crecer comparado a las plantas no pioneras ( $347.0 \pm 163.0 \text{ mg}$ ).

El porcentaje de supervivencia de las plántulas cambió por tipo de suelo y tratamiento de herbivoría, pero los resultados demostraron que el efecto del tratamiento de herbivoría sobre la supervivencia de las plántulas fue mayor, y este se hizo muy evidente en las plántulas procedentes de semillas pequeñas (pioneras y no pioneras) y sembradas en sustrato pobre en nutrientes (Tabla IV y V). En las plántulas intactas la supervivencia se mantuvo casi estable a través de todas las especies; los principales cambios se apreciaron en las semillas pequeñas, donde aumentó este rasgo con el contenido de nutrientes del sustrato. En tres especies (*Muntingia*, *Ficus* y *Sideroxylon*), la mortalidad de las plántulas fue máxima con el tratamiento de defoliación total, independiente del nivel de nutrientes del sustrato, y este tratamiento de defoliación también provocó una gran mortalidad en 11 especies procedentes de semillas pequeñas o medianas (*Trema*, *Cecropia*, *Trichospermum*, *Guazuma*, *Hibiscus*, *Ceiba*, *Ehretia*, *Colubrina*, *Lysiloma*, *Poeppegia*, *Allophylus* y *Alchornea*). Resultados que también se obtuvieron cuando se realizó el análisis por estrategia de regeneración (Tabla V).

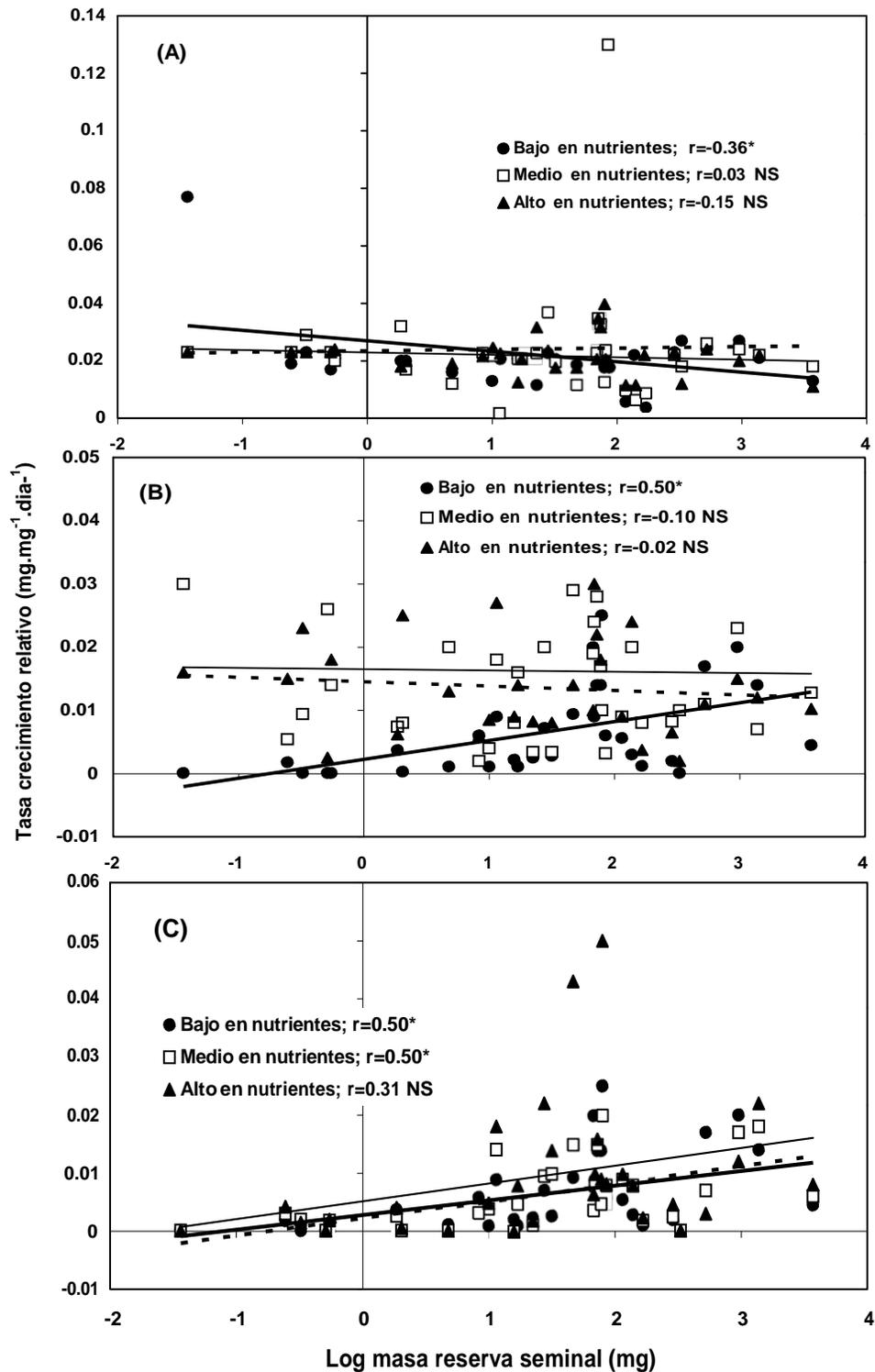
### **Correlaciones entre rasgos**

La masa seca de las reservas seminales (MSR) se correlacionó positivamente con la masa seca total que alcanzaron las plántulas (MTP) en sustrato con baja disponibilidad de nutrientes para todos los tratamientos de defoliación, en contenido medio de nutrientes para aquellas plántulas sometidas a defoliación parcial y total, y para las plántulas que fueron sometidas a defoliación total en sustrato de alto contenido en nutrientes (Figura 1A, B y C). Por tanto, la biomasa que alcanzaron las plántulas en el sustrato muy pobre en nutrientes dependió significativamente de la reservas de las semillas sobre todo para las plántulas intactas donde la correlación fue muy alta ( $r = 0.91$  \*\*\*;  $P < 0.001$ ). Sin embargo, este resultado parece que tuvo un ligero cambio con el tratamiento de defoliación parcial y más pronunciado con el tratamiento de defoliación total (i.e., disminuyó considerablemente el coeficiente de correlación), posiblemente debido a una disminución de la biomasa que alcanzaron las plántulas, principalmente aquellas procedentes de semillas pequeñas. No obstante, cuando el contenido de nutrientes del sustrato fue alto esta correlación no existió para las plántulas intactas y sometidas a defoliación parcial, y tampoco hubo correlación para las plántulas intactas bajo sustrato de contenido medio; pero sí para aquellas sometidas a defoliación total. Por su parte, la MSR no se correlacionó con la relación raíz/vástago (R/V) para ninguno de las condiciones de siembra que se ensayaron (datos no mostrados); aunque como ya mencionamos, esta relación fue mayor en las plántulas que procedieron de semillas pequeñas y que fueron sometidas a la máxima remoción de la biomasa aérea bajo sustrato pobre en nutrientes.

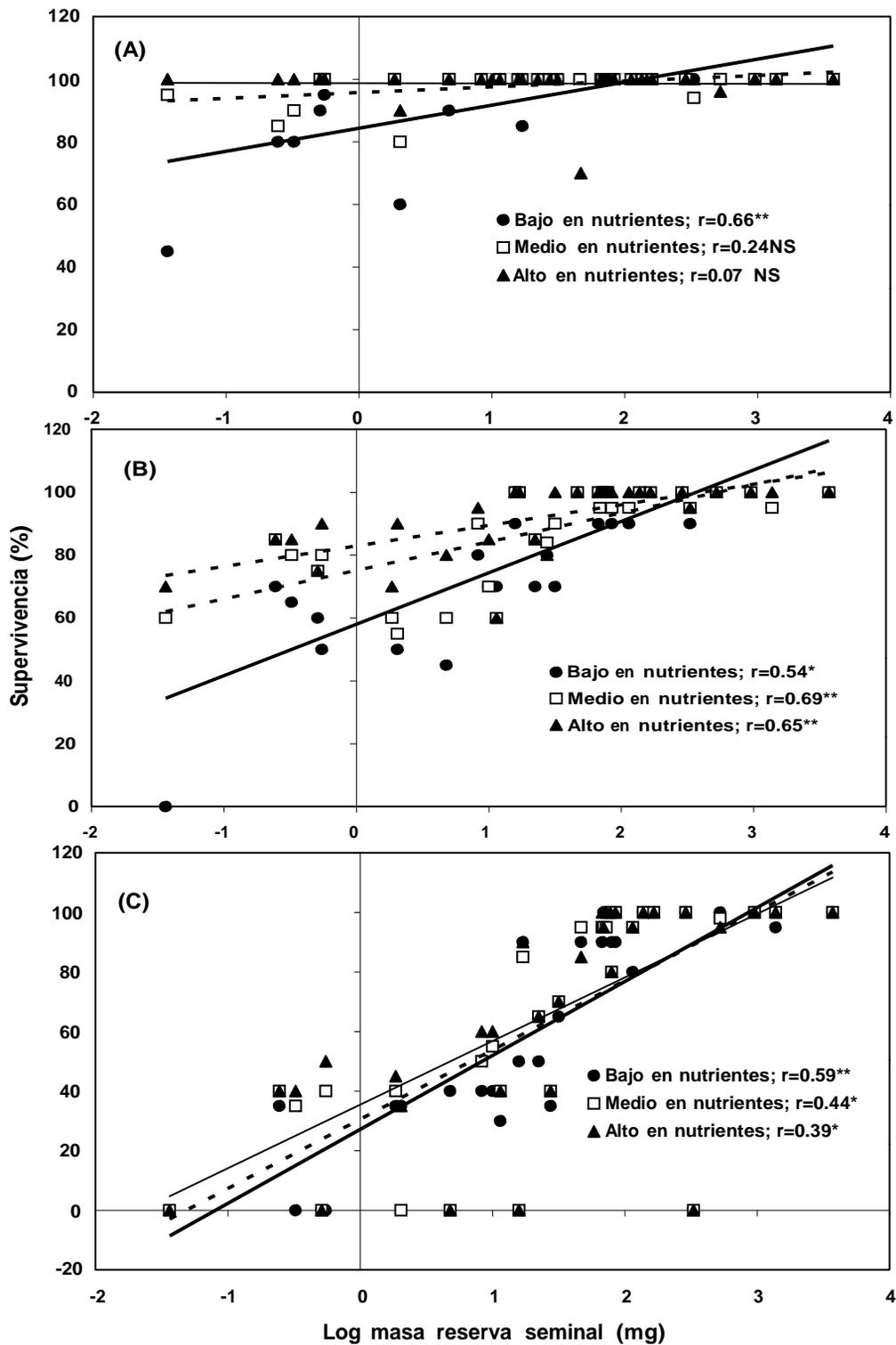
La TCR de las plántulas intactas se correlacionó negativamente con la MSR cuando las plántulas crecieron en sustrato pobre en nutrientes (Figura 2A), pero esta correlación cambió su dirección y magnitud cuando las plántulas fueron sometidas a tratamientos de defoliación (Figura 2B y C). Esto se debió, a un decremento de la TCR de las plántulas procedentes de semillas pequeñas y a un incremento en aquellas provenientes de semillas grandes. Por último, no existió correlación alguna entre la TCR y la MRS de las plántulas que sembraron en contenido alto de nutrientes para cualquiera condición de herbivoría. El porcentaje de supervivencia de las plántulas (SP) intactas se relacionó positivamente con la MSR de la semilla cuando la siembra se realizó en sustrato pobre en nutrientes (Figura 3 A), pero no cuando aumentó el contenido de nutrientes del sustrato. No obstante, esta relación siguió siendo positiva, en todas las condiciones de nutrientes del sustrato, cuando las plántulas se sometieron a los tratamientos de defoliación (Figura 3B y C).



**Fig. 1.** Relación entre la masa seca de la reserva de la semilla vs. la masa total plántula de 32 especies arbóreas según los niveles de nutrientes del sustrato y los tratamientos de herbivoría simuladas. A: plántulas intactas; B: defoliación parcial; C: defoliación total.



**Fig. 2.** Relación entre la masa seca de la reserva de la semilla vs. la tasa de crecimiento relativo de 32 especies arbóreas según los niveles de nutrientes del sustrato y los tratamientos de herbivoría simuladas. A: plántulas intactas; B: defoliación parcial; C: defoliación total.



**Fig. 3.** Relación entre la masa seca de la reserva de la semilla vs. el porcentaje de supervivencia de 32 especies arbóreas según los niveles de nutrientes del sustrato y los tratamientos de herbivoría simuladas. A: plántulas intactas; B: defoliación parcial; C: defoliación total.

Por su parte, el análisis de componentes principales (ACP) demostró, que todas las variables analizadas jugaron un papel significativo ( $P < 0.05$ ) en el experimento según el círculo de correlación interno (38) (datos no mostrados) en el espacio bidimensional definido por los dos primeros componentes principales, que explicaron más del 75% de la variación total de los datos (Figura 4). Las relaciones multivariantes que se establecieron bajo condiciones de estrés de nutrientes (i.e., siembra en arena gruesa del río), también se modificaron al cambiar el tratamiento de defoliación al cual estuvieron sometidas las plántulas; aunque algunos rasgos siguieron igual tendencia de correlación independiente del tratamiento de herbivoría. Este fueron los casos de la MSR, la MTP y el SP, que siempre se correlacionaron positivamente entre sí y negativamente con el primer componente principal. Demostrándose de este modo, que las especies arbóreas con más recursos iniciales para crecer (i.e., MSR) fueron las que produjeron las plántulas más vigorosas bajo cualquier escenario de defoliación.

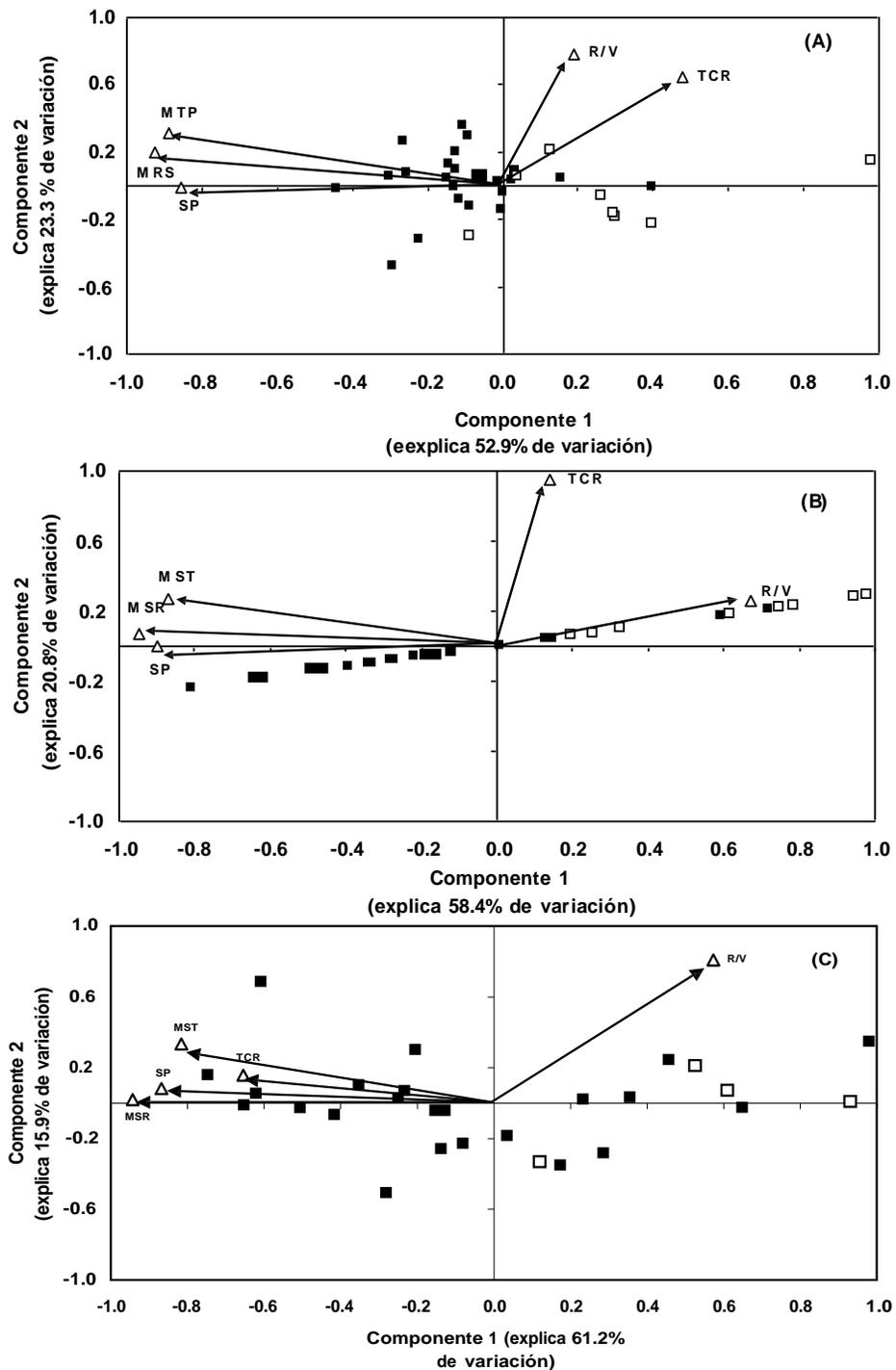
El ACP aplicado al ensayo de las plántulas intactas (Figura 4A) probó además, que la TCR estuvo correlacionado negativamente con el SP ( $r = -0.44$ ;  $P < 0.05$ ) y tiende a mostrar una relación negativa con el MTP y el MRS y positiva con la relación R/V. En este análisis las especies pioneras y no pioneras de semillas pequeñas se ubicaron en el sentido donde aumentaron y se obtuvieron los máximos valores para las variables TCR y R/V, y las especies no pioneras procedentes de semillas grandes se agruparon donde se consiguieron los máximos valores de SP, MRS y MTP como ya se comentó.

En las plántulas sometidas al tratamiento de defoliación parcial (Figura 4B) cambió la relación entre la TCR y R/V; la primera variable, fue la más importante del componente principal dos y no mostró correlación con ninguno de los rasgos empleados. En cambio, la relación R/V evidenció una correlación negativa con la MTP, la MRS y el SP, i.e., en este ensayo el crecimiento y supervivencia de las plántulas dependieron más de las reservas seminales, que de la distribución de biomasa hacia las raíces. De hecho, la ubicación de las especies a lo largo del primer plano de ordenamiento siguió un comportamiento casi lineal y de similar tendencia a la ya comentada.

Por último, la TCR en las plántulas sometidas a la máxima condición de estrés (siembra en sustrato pobre en nutrientes más defoliación total) mostró un comportamiento diferente (Figura 4C), pues bajo estas condiciones experimentales dicha variable se correlacionó positivamente con la MTP, la MRS y la SP, y demostró una tendencia negativa con la relación R/V, al igual que esta última con el resto de las variables. En esta condición de siembra, cuatro especies pioneras (*Muntingia*, *Cecropia*, *Ficus* y *Trichospermum*) y una no pionera (*Sideroxylon*) no sobrevivieron al tratamiento de defoliación total, por tanto, no se incluyeron en el ACP.

### **Efecto del tipo de plántula en el crecimiento y supervivencia de las plántulas**

Los rasgos estudiados mostraron una gran variabilidad cuando se agruparon por tipos de plántulas (Tabla VI), y esta variación fue muy significativa para las plántulas de tipo fanerocotilar epigea con cotiledones foliáceos (FEF) donde la interacción de factores (nutrientes y herbivoría) fue altamente significativa y también los efectos principales. El factor herbivoría igualmente fue significativo para las variables de crecimiento y la supervivencia del tipo de plántula fanerocotilar epigea de reserva (FER) y criptocotilar de reserva (CHR), aunque en estas dos clases de plántulas la interacción de factores y los niveles de nutrientes



**Fig. 4.** Gráfico dual de las variables ( $\Delta$ ) y las especies en el primer plano bidimensional de ordenamiento del Análisis de Componentes Principales. Árboles pioneros ( $\blacksquare$ ) y árboles no pioneros ( $\square$ ). A: plántulas intactas; B: defoliación parcial; C: defoliación total. Significado de las variables: MTP, masa seca total plántula; MSR, masa seminal de la reservas; TCR, tasa de crecimiento relativo; R/V, relación raíz/vástago; SP, porcentaje de supervivencia.

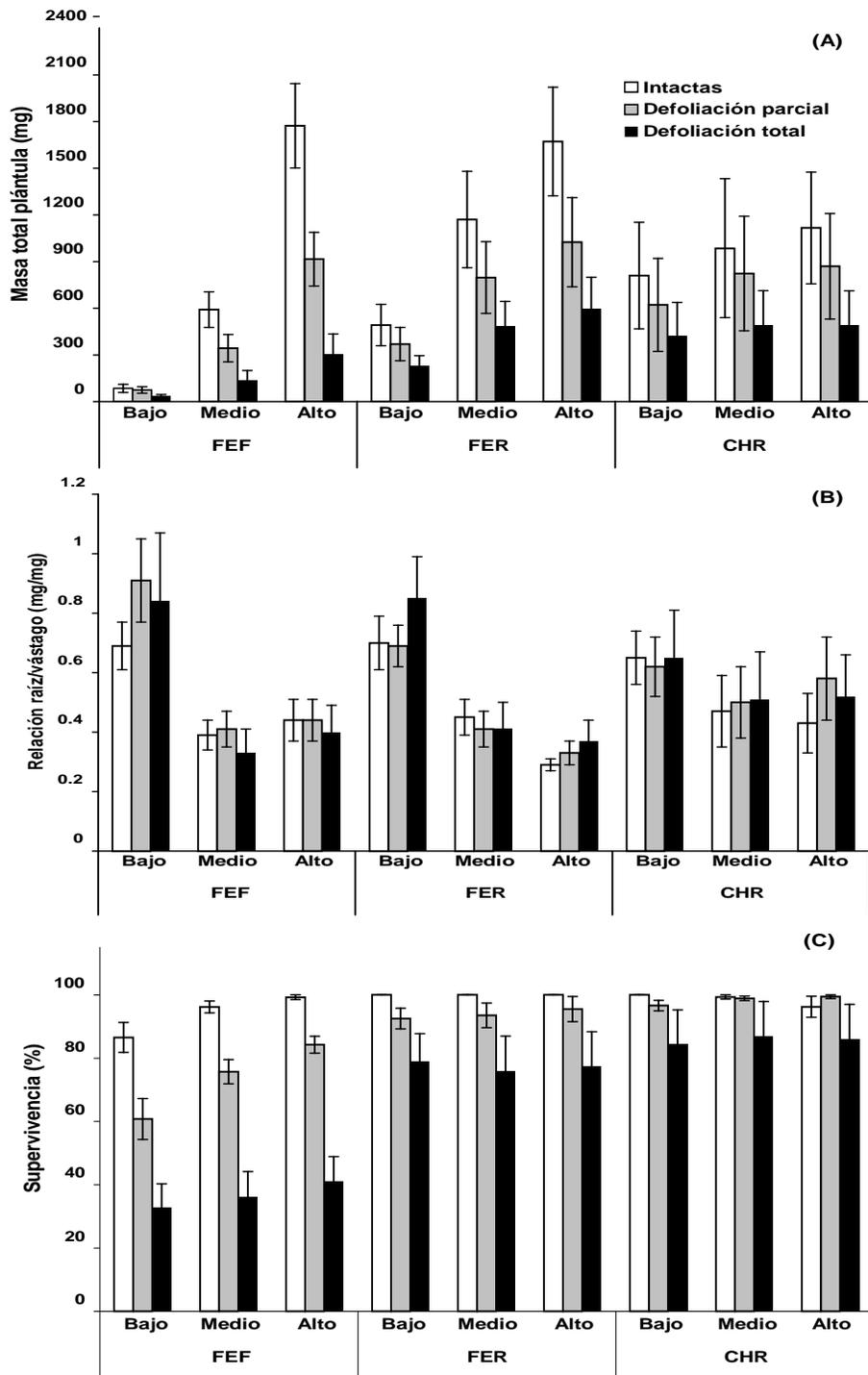
**Tabla VI.** MANOVA de dos vías (nutrientes y herbivoría) en los rasgos de crecimiento estudiados por tipo de plántula. FEF, fanerocotilar epigea con cotiledones foliáceos; FER, fanerocotilar epigea con cotiledones de reservas; CHR, incluyó la criptocotilar hipogea con cotiledones de reservas, y las especies con CER (criptocotilar epigea con cotiledones de reservas). *n* = número de especies por tipo de plántula. Símbolos: NS: no significativo; \*,  $P < 0.05$ ; \*\*,  $P < 0.01$ ; \*\*\*,  $P < 0.0001$

<b>Fuente de variación</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
<b>FEF (n = 13)</b>		
Nutrientes	2.94	<0.01
Herbivoría	16.60	<0.0001
Nutrientes x herbivoría	2.37	<0.01
<b>FER (n = 10)</b>		
Nutrientes	0.04	NS
Herbivoría	2.70	<0.05
Nutrientes x herbivoría	0.50	NS
<b>CHR (n = 9)</b>		
Nutrientes	0.46	NS
Herbivoría	2.84	<0.01
Nutrientes x herbivoría	0.99	NS

del sustrato no provocó una respuesta significativa cuando se analizaron las variables en su conjunto. Por su parte, un análisis de componentes de principales, aplicado a una matriz de datos que involucró todos los tipos de plántulas y factores independientes probados, demostró que la MTP y el SP fueron los rasgos que más contribuyeron a la formación del primer componente principal ( $r = -0.93$  y  $r = -0.85$ , respectivamente), y la relación R/V fue el rasgo que más aportó a la formación de los componentes 2 ( $r = -0.81$ ); por tanto, dichas variables fueron la que presentaron mayor variación en esta estructura de datos. De hecho, este resultado se demostró también cuando se compararon la MTP, la R/V y el SP por tipo de plántula, nivel de nutrientes del sustrato y por tratamiento de remoción de biomasa aérea (Figura 5).

La MTP en el sustrato pobre en nutrientes se incrementó con el aumento de las reservas contenidas en los cotiledones, situación que se hizo muy evidente bajo cualquier tratamiento de herbivoría simulada (Figura 5A). De este modo, cuando las plántulas del tipo CHR crecieron en arena gruesa del río presentaron como promedio mayor producción de biomasa que las del tipo FEF. Las plántulas que crecieron en sustrato de contenido medio en nutrientes siguieron una tendencia similar a la anterior entre los tipos de plántulas fanerocotilar, pero no se observaron diferencias entre los tipos FER y CHR, y tampoco entre los tres tipos de plántulas cuando crecieron en alto contenido de nutrientes y fueron sometidos a tratamientos de defoliación parcial y total. Sin embargo, este comportamiento cambió para las plántulas intactas que crecieron en el sustrato más rico en nutrientes; los tipos FEF y FER presentaron los valores más altos de la MTP, que difieren de los alcanzados por las plántulas CHR. En general, nuestros resultados demostraron que las reservas de los cotiledones fueron más importantes para el crecimiento de las plántulas cuando crecieron en situación de estrés de nutrientes y de herbivoría.

También la relación R/V mostró diferencias entre tipos de plántulas, aunque las variaciones fueron menores dentro de un mismo nivel de nutrientes y por clase de plántula (Figura 5B). Las plántulas que más recursos asignaron a la formación de raíces fueron los tipos FEF y FER cuando se desarrollaron en sustrato pobre en nutrientes, pero como tendencia este



**Fig. 5.** Efectos de los niveles de nutrientes del sustrato (bajo, medio y alto) y de la herbivoría sobre la masa seca total (A), la relación raíz/vástago (B) y la supervivencia (C) según los tipos de plántulas. FEF, fanerocotilar epigea con cotiledones foliáceos; FER, fanerocotilar epigea con cotiledones de reservas; CHR, criptocotilar hipogea con cotiledones de reservas. Las líneas verticales representaron el error estándar de las medias.

comportamiento también se apreció en las plántulas de tipo CHR, aunque en menor magnitud. Por tanto, la mayor MTP que alcanzaron las plántulas del tipo FEF y FER cuando

crecieron en sustrato de alto contenido de nutrientes se debió fundamentalmente a una mayor distribución de recursos a la biomasa aérea, situación que fue contraria cuando crecieron en sustrato bajo en nutrientes.

Finalmente, el SP varió con el tipo de plántula, pero sus cambios se evidenciaron con la aplicación del tratamiento de defoliación. Las plántulas intactas que se desarrollaron en sustrato pobre en nutrientes no presentaron diferencias en la supervivencia por tipo de plántula, aunque esta variable disminuyó para las plántulas FEF. El tratamiento de defoliación total provocó una gran mortalidad en las plántulas FEF, pero en los tipos FER y CHR su efecto fue significativamente menor, principalmente en las plántulas CHR.

## **Discusión**

El crecimiento de las plántulas en sustrato muy pobre en nutrientes se correlacionó fuertemente con el tamaño de las semillas (i.e., masa seca de las reservas seminales) y bajo estas condiciones de siembra este comportamiento fue muy similar entre tratamientos de herbivoría. Diversos estudios han demostrado que el tamaño inicial de las plántulas se asocia positivamente con el tamaño de las semillas (5, 8, 10, 20, 26, 39). De este modo, se sugiere que una gran cantidad de energía y de nutrientes almacenados en las reservas de las semillas le permite a las especies procedentes de semillas grandes producir plántulas más grandes (9, 17) y con alta tolerancia a una gran diversidad de condiciones de estrés (e.g., competencia intra e interespecífica, sequía, sombra profunda, herbivoría y establecimiento en sitios pobres en nutrientes) que aquellas procedentes de semillas pequeñas (1, 3, 21, 27).

Cabe señalar, que en el presente estudio la influencia de las reservas de las semillas sobre la masa seca total de las plántulas intactas no existió con el incremento de la disponibilidad de nutrientes del sustrato (Figura 1A), pero sí con el incremento de la intensidad del tratamiento de defoliación (Figura 1B y C). Esto indica, que es sólo bajo condiciones extremas de disponibilidad de nutrientes y/o de herbivoría que las reservas de las semillas ejercen una gran influencia en el funcionamiento de las plántulas. En este sentido, esta asociación positiva no se observó cuando las plántulas intactas crecieron en sustrato de contenido medio o rico en nutrientes, o bien cuando las sometidas a defoliación parcial se desarrollaron en alto contenido de nutrientes; lo cual se debió al incremento de biomasa que presentaron las especies de semillas pequeñas (fundamentalmente las pioneras). Se conoce que las especies pioneras (o demandantes de luz) tienen una alta producción de biomasa y velocidad de crecimiento cuando crecen en sitios donde los recursos no están limitados (e.g., suelos ricos en nutrientes, condiciones de alta iluminación, etc.) (26, 39, 40, 41). Lo cual, se debe a su alta plasticidad fenotípica o norma de reacción para reconocer cambios en la cobertura del dosel (i.e., apertura de un claro en el bosque), o bien cambios en la disponibilidad recursos (39, 42).

Bajo condiciones de estrés nutrientes, la mayoría de las especies tuvieron una tendencia clara a distribuir más biomasa a la producción de raíces que a la producción de biomasa aérea. Este comportamiento de distribución de la biomasa, bajo condiciones de escasez de nutrientes, se ha comprobado en múltiples investigaciones que involucran plantas de regiones templadas y tropicales (26, 43, 44); proponiéndose que la distribución de más biomasa a las raíces se debe fundamentalmente a mecanismos de ajustes morfológicos que incrementan la capacidad de absorción agua y de nutrientes en asociación probablemente con las micorrizas (45, 46). Sin embargo, Aerts y Chapin (45) consideran que las relaciones

de distribución de biomasa a las raíces son sólo pobres indicadores de la captura de recursos. Así, ellos sugieren que el significado adaptativo de los patrones de repartición de biomasa a las raíces es probablemente menos importante que la morfología de las raíces (i.e., longitud específica de la raíz) en explicar las adaptaciones de las especies a los sitios con diferentes disponibilidades de nutrientes.

Sin embargo, en nuestro estudio esta distribución de biomasa hacia las raíces fue mayor ( $R/V > 1$ ) en algunas especies pioneras o no pioneras de semillas pequeñas (excepto en *Calophyllum* sp.2) cuando crecieron en sustrato pobre en nutrientes y sus plántulas estuvieron sometidas a la máxima remoción de biomasa aérea; lo cual probablemente incrementó la adquisición de agua y nutrientes bajo esta condición extrema de estrés. De hecho, se conoce que las especies adaptadas a suelos ricos en nutrientes muestran una alta plasticidad fenotípica en la distribución de recursos hacia las raíces (45), por consiguiente, cambian rápidamente su distribución de recursos hacia las raíces para minimizar los daños. También se conoce que, en especies con pocos recursos seminales los cambios en la asignación de recursos ocurren fundamentalmente entre el tallo y las raíces (39), más que de las reservas seminales; mientras que en plántulas procedentes de grandes semillas la distribución de recursos ocurre principalmente de las reservas seminales, tal como se ha informado para muchas taxones tolerantes a la sombra (9, 11). Aunque recientemente Myers y Kitajima (47) determinaron que los carbohidratos almacenados en el tallo y en las raíces fueron los que incrementaron la supervivencia de especies tropicales a la sombra y la herbivoría, más que los carbohidratos no estructurales presentes en los cotiledones.

También, los sustratos de contenido medio y alto de nutrientes (i.e. suelos del bosque) presentaron un gran número de esporas de micorrizas arbusculares. Así, es muy posible que las plántulas de semillas pequeñas hayan aumentando la absorción de nutrientes (fundamentalmente fósforo) gracias a la simbiosis que se establece entre las raíces y las micorrizas (30, 46, 48, 49). Herrera *et al.* (30) determinaron que la dependencia micorrízica es mayor y más rápida en los árboles de estadios tempranos de la sucesión (i.e., pioneros), de bosques de la RBSR, que para aquellas especies con semillas grandes de estadios más maduro del bosque. En este sentido, Sánchez *et al.* (10) obtuvieron para este mismo grupo de especies, que la producción de raíces secundarias (i.e., raíces laterales) disminuyó significativamente con el aumento de las reservas seminales, independientemente del contenido de nutrientes del sustrato. Esto confirmó, que las plántulas procedentes de semillas pequeñas distribuyen más recursos a la formación de raíces secundarias, lo cual posiblemente incrementó la adquisición de nutrientes. La producción de raíces secundarias no se determinó en el presente estudio, pero no existió correlación entre la masa seca de las reservas de las semillas y la relación  $R/V$ , tal como se informó también por Sánchez *et al.* (10). Esto significa que las variaciones interespecíficas en la masa de las reservas seminales no estuvieron asociadas a las variaciones interespecíficas de distribución en la raíz, como se ha propuesto por varios autores (e.g., Reich *et al.*, 50). Sin embargo, cuando analizamos las relaciones multivariantes entre los rasgos estudiados observamos que esta dependieron del escenario ambiental al cual estuvieron sometidas las plántulas (Figura 4B y C). De este modo, el ACP sugiere que la relación  $R/V$  presentó una asociación negativa con la MTP, la MRS, y el SP cuando las plántulas se sometieron a defoliación parcial, y en la condición extrema de estrés (siembra en sustrato pobre en nutrientes y defoliación total) estas relaciones se mantuvieron, pero también la  $R/V$  se relacionó negativamente con la TCR. De este modo, las plántulas pequeñas podrían presentar una mayor mortalidad a corto plazo, pero al tener una mayor  $R/V$  le confiere una mayor capacidad competitiva en escenarios

pobres en nutrientes y por tanto mayor supervivencia a largo plazo. Por su parte, tener mayor asignación de biomasa a las hojas bajo este escenario extremo (a las plantas procedentes de semillas grandes) implicaría mayor capacidad para captar luz y dióxido de carbono y por consiguiente mayor TCR. En consecuencia, esta gran diversificación del nicho de regeneración (o nicho multidimensional) podría contribuir junto con la heterogeneidad espacio-temporal a la coexistencia de las especies y el mantenimiento de la diversidad de los bosques tropicales (51, 52).

El porcentaje de supervivencia de las plántulas (SP) se incrementó significativamente con el incremento de las reservas seminales de las semillas y esta relación fue más consistente al incrementarse la intensidad de los tratamientos de defoliación, y también bajo cualquier escenario ambiental sometido al análisis multivariantes de los datos. Resultado, que coincide con los informados por diversos autores sobre el incremento de la supervivencia de las plántulas a la herbivoría por el incremento del tamaño de la semilla (7, 21, 27). Esta correlación, incluso se ha encontrado a nivel intraespecífico en especies arbóreas (13, 53). Sin embargo, los resultados obtenidos en las plántulas intactas en contenido medio y alto de nutrientes (Figura 3) demostraron que este postulado, en nuestras circunstancias ambientales, sólo se cumplió bajo condiciones extremas, tal como se ha comentado sobre el papel del tamaño de la semilla en diferentes escenarios de estrés. Por su parte, las plántulas de *Sideroxylon* y *Calophyllum* sp. 2 mostraron un ligero incremento de la mortalidad con el aumento del contenido de nutrientes del sustrato, pero estos efectos no fueron tan evidentes como los obtenidos para las semillas grandes por Sánchez *et al.* (10). Por tanto, la respuesta negativa de las plántulas procedentes de semillas grandes a la disponibilidad de nutrientes del suelo no se observó en la presente investigación. Estas diferencias entre estudios, con las mismas especies y condiciones experimentales, podría deberse al tiempo de cosecha que difiere entre ensayos, dado que se conoce que los requerimientos para la regeneración pueden cambiar durante la ontogenia y frente a un conjunto particular de interacciones ecológicas (49, 54). Más investigación se necesita para dilucidar esta hipótesis en las especies estudiadas.

La tasa de crecimiento relativo (TCR) de las plántulas intactas se correlacionó negativamente con la masa seca de las reservas seminales cuando las plántulas crecieron en sustrato pobre en nutrientes, pero este comportamiento cambió con el incremento de nutrientes del sustrato y con el tratamiento de herbivoría. El primer resultado era esperado, dado que se ha informado en una gran cantidad de estudios que involucran especies de diferentes formas de vida crecidas bajo distintas condiciones ambientales por todas las regiones del mundo (3, 5, 8, 26, 50), y significa que las plántulas procedentes de semillas grandes (generalmente no pioneras) tiende a crecer más lentamente que las originadas a partir de semillas pequeñas (pioneras y no pioneras). En correspondencia con esto se postula, que las diferencias en la TCR se relacionan con el hábitat que ocupan las plantas: especies de rápido crecimiento se encuentran en ambientes con altos niveles de disponibilidad de recursos; mientras que especies de crecimiento lento ocurren en toda clase de ambientes adversos (45).

Esta conducta, también se apreció cuando se determinaron las relaciones multivariantes entre los rasgos estudiados para este escenario experimental (Figura 4A), y nos permitió corroborar la hipótesis del compromiso (*trade-off*) entre el crecimiento y la supervivencia (o entre el crecimiento y la defensa) (22, 23, 49), que para el tamaño de la semilla predice que la velocidad de crecimiento y de mortalidad de las plantas (o plántulas) disminuye con el aumento del tamaño de la semilla (52). Postulado que se comprobó recientemente para

árboles adultos de cinco bosques del Neotrópico (52), pero también se ha encontrado en estudios de plántulas o plantas jóvenes de bosques tropicales (49, 55). Nuestros resultados evidenciaron que las plántulas procedentes de semillas pequeñas (generalmente pioneras) se ubicaron en el sentido donde aumentó la TCR y la relación R/V y las procedentes de semillas grandes hacia donde aumentó la SP, la MTP y MRS; aunque es válido aclarar que también se apreció un gran número de especies cerca del centroide del espacio bidimensional del ACP, que pudieran denotar un *continuum* entre las pioneras/no pioneras. En general, estos síndromes de regeneración extremos (entre especies de diferentes historia de vida) en los bosques tropicales presentan plantas con las siguientes características: las especies pioneras o demandantes de luz para su establecimiento tienden a tener semillas pequeñas con cotiledones fotosintéticos, e inherente rápida TCR vía alta área foliar específica (SLA, siglas del inglés "specific leaf area"), fracción del área foliar (LAR, siglas del inglés "leaf area ratio") y fracción masa a la hojas (FMH); en contraste, las especies no pioneras y tolerantes a la sombra tienden a tener semillas grandes con cotiledones con altas reservas, e inherente lenta TCR vía baja SLA, LAR y FMH (3, 19, 20, 21). Otras características de las plantas pioneras, es que por lo general pueden formar banco de semillas o bien germinan rápido para escapar de los depredadores, y son tolerantes a la desecación. De este modo, la rápida germinación se puede correlacionar con una alta TCR, y así escapar de los herbívoros y de otros factores adversos del ambiente (49). Este último resultado se obtuvo por Sánchez *et al.* (55) para el grupo de especies estudiadas, pero otros autores no lo han encontrado, ver e.g., Soriano *et al.*, (27).

Sin embargo, no siempre las variables que favorecen un rápido crecimiento pueden tener igual respuestas o asociación entre rasgos en escenarios diferentes o sometidos bajo condiciones de estrés (e.g., estrés hídrico, fuerte presión de herbivoría, pobres en nutrientes) (56). De hecho, tener por ejemplo un rápido crecimiento en tales escenarios ambientales puede provocar efectos contraproducentes para la supervivencia. De este modo, si las especies presentan una plasticidad fenotípica alta aumentaría su posibilidades de sobrevivir a las nuevas condiciones ambientales que se generan tras una perturbación natural (57); y esto parece que sucede cuando las plántulas se sometieron a la máxima condición estrés que se ensayaron (i.e., siembra en sustrato pobre en nutrientes y sometidas a defoliación total) (Figura 4C). De hecho, las especies pioneras que sobrevivieron y las no pioneras de semillas pequeñas distribuyeron más recursos a la formación de biomasa subterránea como vía posiblemente para aumentar la absorción de nutrientes. En cambio, bajo este escenario de estrés las plántulas no pioneras de semillas grandes o tolerantes a la sombra presentaron los mayores valores de biomasa aérea, masa seca total, supervivencia y velocidad de crecimiento.

En efecto, para este mismo grupo de especies arbóreas estudiadas Sánchez *et al.*, (10, 55) determinaron que existe una correlación negativa entre el tamaño de la semillas (i.e., masa de las reservas de la semilla) y la plasticidad fenotípica media determinada para cada especie a partir de los rasgos de crecimiento de las plántulas en respuesta a la disponibilidad de nutrientes del sustrato. También dichos autores establecieron, en su análisis por estrategia de regeneración, que las especies pioneras fueron más plásticas que las no pioneras, tal como ha sido encontrado en estudios que contienen especies de diferentes estrategias de regeneración o estatus sucesional (57, 58). Diversos investigadores (39, 59, 60) proponen que las especies de estadios tempranos de la sucesión (i.e., pioneras) experimentan ambientes más heterogéneos que las especies de estadios más maduros; en consecuencia para estos autores, las especies pioneras suelen ser fenotípicamente más

plásticas. Así, plantas de estadios tempranos de la sucesión, generalmente tienen una amplia norma de reacción sobre una gran diversidad de gradientes ambientales (e.g., humedad del suelo, luz y nutrientes) (39). Por su parte, Lortie y Aarssen (61) proponen que ambientes desfavorables o extremos para el desarrollo de las comunidades vegetales se favorece la selección de genotipos especialistas de baja plasticidad fenotípica, tal como es el caso de las plantas tolerantes a la sombra que proceden de semillas grandes (49).

Nuestros resultados también demostraron que el crecimiento y supervivencia de las plántulas dependieron significativamente del tipo de plántula (o de las reservas en sus cotiledones), como se ha determinado para especies de bosques tropicales (12, 49). De hecho, se conoce que existe una asociación entre los tipos de plántulas, el tamaño de la semilla (o masa), la capacidad de germinación, el síndrome de dispersión, el vigor y la supervivencia (14, 15, 16, 49). También se sabe que existe una inercia filogenética en la evolución de la morfología de las plántulas, aunque diferentes taxones tiende a mostrar similares tipos de plántulas sugiriendo que hay un alto grado de convergencia evolutiva (o síndromes de regeneración) entre taxones distantes para maximizar la adaptabilidad en ambientes con interacciones ecológicas particulares (15). Tal como se discutió anteriormente para las especies pioneras o demandantes de luz y las tolerantes a la sombra (20).

Sin embargo, a pesar de lo comentado, nuestros resultados también demostraron que las reservas en los cotiledones fueron más importantes para el desarrollo y supervivencia de las plántulas cuando estas estuvieron sometidas a condiciones de estrés. En este sentido, para la masa seca de la plántula y la supervivencia no existieron diferencias significativas entre los tipos FER y CHR. Las plántulas procedentes del tipo CHR tiene como promedio ( $\pm$  EE) una mayor reserva seminal ( $686.19 \pm 396.1$ ) que las plántulas FER ( $212.4 \pm 135.1$ ), pero en estas últimas los cotiledones también pueden fotosintetizar por corto tiempo y de este modo contribuyen a la ganancia de carbono (12). En un estudio comparativo Kitajima (14), no encontró diferencias para la supervivencia de las plántulas entre tipos o clases de cotiledón cuando la sometieron a tratamiento de remoción foliar y de cotiledones, pero se conoce que este efecto depende de momento de aplicación, del tamaño de la semilla y de la fertilidad del suelo (62).

## **Conclusiones**

En el presente estudio se demostró que, el crecimiento y supervivencia temprana de las especies arbóreas estudiadas dependieron significativamente de sus reservas seminales sobre todo cuando crecieron en sustrato muy pobre en nutrientes y sometidas a tratamientos de herbivoría simulada; evidenciándose además, una relación positiva entre el tamaño seminal (i.e., reservas seminales) y la masa seca total de las plántulas y su supervivencia. También en condiciones de estrés de nutrientes (y sin remoción foliar) obtuvimos el tradicional comportamiento negativo entre la masa seminal y la velocidad de crecimiento relativo de las plántulas. Este último comportamiento, se ha informado en un gran número de especies sometidas a diferentes condiciones experimentales (49), aunque cabe señalar que cuando aumentaron la condiciones de estrés este comportamiento cambió, tal como se ha informado (39). En este sentido, el análisis multivariantes de todos los rasgos apoyó los resultados ya comentados, y también evidenciaron síndromes de establecimiento relacionado con el tamaño de las semillas, la supervivencia de la plántula, la velocidad de crecimiento y tipos de plántulas, que se corresponden con los obtenidos en estudios interespecíficos realizados con especies de bosques tropicales. No obstante, ensayos que involucren más

especies, formas de vida y control filogenético son necesarios para tener mayor seguridad en las conclusiones establecidas.

### **Agradecimientos**

Esta investigación fue financiada por la Fundación Internacional para la Ciencia (D/3536-2) a J. A. Sánchez. También los estudios se realizaron en el marco del proyecto “Ecofisiología de semillas y plántulas de árboles y arbustos de la Sierra del Rosario” del Programa Ramal de Diversidad Biológica de Cuba.

## REFERENCIAS

- [1] Westoby M, Falster DS, Moles AT, Vesk PA, Wright IJ. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 2002; 33: 125-159.
- [2] Poorter L, Rose SA. Light-dependent changes in the relationship between seed mass and seedling traits: a meta-analysis for rain forest tree species. *Oecologia.* 2005; 142: 378-387.
- [3] Kitajima K, Fenner M. Ecology of seedling regeneration. En: Fenner M, ed. *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities.* Wallingford: CAB International, 2000: 331-360.
- [4] Foster SA, Janson CH. The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. *Ecology.* 1985; 66: 773-780.
- [5] Rose SA, Poorter L. 2003. The importance of seed mass for early regeneration in tropical forest: a review. En: TerSteege H, ed. *Long term changes in tropical tree diversity: studies from the Guyana Shield, Africa, Borneo and Melanesia.* Wageningen: Tropenbos series 22, Tropenbos International, 2003: 19-35.
- [6] Sánchez JA, Muñoz BC, Montejo L. Rasgos de semillas de árboles en un bosque siempreverde tropical de la Sierra del Rosario, Cuba. *Pastos y Forrajes.* 2009; 32:141-164.
- [7] Armstrong DP, Westoby M. Seedlings from large seed tolerate defoliation better: A test using phylogenetically independent contrasts. *Ecology.* 1993; 74:1092-1100.
- [8] Jurado E, Westoby M. Seedling growth in relation to seed size among species of arid Australia. *J. Ecol.* 1992; 80: 407-416.
- [9] Milberg P, Pérez-Fernández MA, Lamont BB. Seedling growth response to added nutrient depends on seed size in three woody genera. *J. Ecol.* 1998; 86: 624-632.
- [10] Sánchez JA, Muñoz BC, Montejo L, Lescaille M, Herrera, RA. Tamaño y nutrientes de semillas en 32 especies arbóreas de un bosque tropical siempreverde de Cuba y su relación con el establecimiento de las plántulas. *Revista Jard. Bot. Nac. Univ. Habana.* 2011-2012; 33-34 (En prensa).
- [11] Milberg P, Lamont BB. Seed/cotyledon size and nutrient content play a major role in early performance of species on nutrient-poor soils. *New Phytol.* 1997; 137: 665-672.
- [12] Garwood NC. Functional morphology of tropical tree seedlings. En: Swaine MD, ed. *The ecology of tropical tree seedlings.* New York: Parthenon, 1996: 59-130.
- [13] Harms KE, Dalling, JW. Damage and herbivory tolerance through resprouting as an advantage of large seed size in tropical trees and lianas. *J. Trop. Ecol.* 1997; 13: 617-621.
- [14] Kitajima K. Impact of cotyledon and leaf removal on seedling survival in three species with contrasting cotyledon functions. *Biotropica.* 2003; 35: 429-434.
- [15] Ibarra-Manríquez G, Martínez-Ramos M, Oyama K. Seedling functional types in a lowland rain forest in Mexico. *Am. J. Bot.* 2001; 88: 1801-1812.
- [16] Zanne AE, Chapman CA, Kitajima K. Evolutionary and ecological correlates of early seedling morphology in East African trees and shrubs. *Am. J. Bot.* 2005; 92: 972-978.
- [17] Kitajima K. Cotyledon functional morphology, patterns of seed reserve utilization and regeneration niches of tropical tree seedling. En: Swaine MD, ed. *The ecology of tropical forest tree seedling.* New York: Parthenon, 1996: 193-210.
- [18] Kitajima K. Do shade-tolerant tropical seedlings depend longer on seed reserves? Functional growth analysis of three Bignoniaceae species. *Funct. Ecol.* 2002; 16:433-444.
- [19] Poorter H, Remkes C. Leaf area ratio and assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate. *Plant, Cell Environ.* 1990; 15: 221-229.
- [20] Cornelissen JHC, Castro-Díez P, Carnelli AL. Variation in relative growth rate among woody species. Lambers H, Poorter H. Van Vuuren MMI, eds. *Inherent variation in plant growth. Physiological mechanisms and ecological consequences.* Backhuys, Leiden, 1998: 363-392.
- [21] Leishman MR, Wright IJ, Moles AT, Westoby M. The evolutionary ecology of seed size. ***Revista Anales de la Academia de Ciencias de Cuba. Vol.3, No.2, Año 2013***

En: Fenner M, ed. Seeds: The ecology of regeneration in plant communities. Wallingford: CAB International, 2000: 31-57.

- [22] Coley PD, Bryant JP, Chapin FSIII. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science*. 1985; 230: 895-899.
- [23] Endara MJ, Coley PD. The resource availability hypothesis revisited: a meta-analysis. *Funct. Ecol.* 2010; DOI: 10.1111/j.1365-2435.2010.01803.x
- [24] Sánchez JA, Suárez AG, Muñoz BC, Montejo L. El cambio climático y las semillas de las plantas nativas cubanas. *Acta Bot. Cub.* 2011; 214: 38-50.
- [25] Capote RP, Mitrani I, Suárez AG. Conservación de la biodiversidad cubana y cambio climático en el archipiélago cubano. *Anales de la Academia de Ciencias.* 2011; 1: 1-25.
- [26] Huante P, Rincón E, Acosta I. Nutrient availability and growth rate of 34 woody species from a tropical deciduous forest in Mexico. *Funct. Ecol.* 1995; 9: 849-858.
- [27] Soriano D, Orozco-Segovia A, Márquez-Guzmán J, Kitajima K, Gamboa-de Buen A, Huante, P. Seed reserve composition in 19 tree species of a tropical deciduous forest in Mexico and its relationship to seed germination and seedling growth. *Ann. Bot.* 2011; 107: 939-951.
- [28] Herrera RA, Menéndez L, Rodríguez ME, García EE. Ecología de los bosques siempreverdes de la Sierra del Rosario, Cuba. Proyecto MAB No. 1, 1974-1987. Montevideo: ROSTLAC, 1988: 741.
- [29] Capote RP, García EE, Sánchez C. La vegetación de la Estación Ecológica de Sierra del Rosario. *Revista Jard. Bot. Nac. Univ. Habana.* 1983; 4: 97-143.
- [30] Herrera RA, Ulloa DR, Valdés-Lafont O, Priego AG, Valdés AR. Ecotechnologies for the sustainable management of tropical forest diversity. *Nature & Resources.* 1997; 33: 2-17.
- [31] Betancourt A. *Selvicultura especial de árboles maderables tropicales.* La Habana: Editorial Científico-Técnica, 1987:424.
- [32] Angiosperm Phylogeny Group, APG. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Bot. J. Linn. Soc.* 2003; 141:399-346.
- [33] Sánchez JA, Muñoz BC, Montejo L. Dormancy and nutrient contents in seeds and their relation with the establishment of tropical trees. Final Report of the International Foundation for Science (D/3536-1), Stockholm. 2007: 97.
- [34] Driessen PO, Deckers J, Spaar C, Nachtergeehe F. Lecture notes on the mayor soil. Rome: FAO, Resources Report, 2001:335.
- [35] Hunt R, Causton DR, Shipley B, Askew P. A modern tool for classical plant growth analysis. *Ann. Bot.* 2002; 90: 485-488.
- [36] Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P. et al. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.* 2013; 61: 167-234.
- [37] Blanco FA. Métodos apropiados de análisis estadísticos subsiguientes al análisis de varianza (ANDEVA). *Agronomía Costarricense.* 2001; 25: 53-60.
- [38] Fariñas MR. Análisis de la vegetación y sus relaciones con el ambiente mediante métodos de ordenamiento. Mérida Centro de Investigaciones Ecológicas de los Andes (CIELAT), 1996: 256.
- [39] Bazzaz FA. *Plants in changing environments: linking physiological, population, and community ecology.* Cambridge: Cambridge University Press, 1996:320.
- [40] Brokaw NVL. *Cecropia schreberiana* in the Luquillo Mountains of Puerto Rico. *Bot. Rev.* 1998; 64: 91-120.
- [41] Bloor JM, Grubb PJ. Growth and mortality in high and low light: trends among 15 shade-tolerant tropical rain forest tree species. *J. Ecol.* 2003; 91: 77-85.
- [42] Valladares F. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante.* Madrid: Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, 2004: 583.

- [43] Lambers H, Poorter, H. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. *Adv. Ecol. Res.* 1992; 23:187-261.
- [44] Kozlowski TT, Pallardy SG. Acclimation and adaptive responses of woody plants to environmental stresses. *Bot. Rev.* 2002; 68: 270-334.
- [45] Aerts R, Chapin FSIII. The mineral nutrition of wild plants revisited: A re-evaluation of processes and patterns. *Adv. Ecol. Res.* 2000; 30:1-67.
- [46] Herrera RA, Furrázola E, Ferrer L, Fernández-Valle R, Torres-Arias Y. Functional strategies of root hairs and arbuscular mycorrhizae in an evergreen tropical forest, Sierra del Rosario, Cuba. *Revista CENIC Cienc. Biol.* 2004; 35: 113-123.
- [47] Myers JA, Kitajima K. Carbohydrate storage enhances seedling shade and stress tolerance in a neotropical forest. *J. Ecol.* 2007; 95: 383-395.
- [48] Coomes DA, Grubb PJ. Colonization, tolerance, competition and seed-size variation within functional groups. *Trends Ecol. Evol.* 2003; 18: 283-291.
- [49] Kitajima K. Seed and seedling ecology. En Pugnaire FI, Valladares F, eds. *Functional plant ecology*. 2 ed. London: CRC Press, 2007: 549-579.
- [50] Reich PB, Tjoelker MG, Walters MB, Vanderklein DW, Buschena C. Close association of RGR, leaf and root morphology, seed mass and shape tolerance in seedling of nine boreal tree species grown in high and low light. *Funct. Ecol.* 1998; 12: 327-338.
- [51] Wright SJ, Muller-Landau HC, Condit R, Hubbell SP. Gap-dependent recruitment, realized vital rates, and size distributions of tropical trees. *Ecology*. 2003; 84: 3174-3185.
- [52] Poorter L, Wright SJ, Paz H, Ackerly DD, Condit R, Ibarra-Manríquez G, et al. Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five neotropical forest. *Ecology*. 2008; 89: 1908-1920.
- [53] Bonfil C. The effects of seed size, cotyledon reserves, and herbivory on seedling survival and growth in *Quercus rugosa* and *Q. laurina* (Fagaceae). *Am. J. Bot.* 1998; 85: 79-87.
- [54] Agrawal AA, Fishbein M. Plant defences syndromes. *Ecology*. 2006; 87:132-149.
- [55] Sánchez JA, Muñoz BC, Montejo L, Herrera RA. Ecological grouping of tropical trees in an evergreen forest of the Sierra del Rosario, Cuba. *Acta Bot. Cub.* 2009; 204: 14-23.
- [56] Villar R, Ruiz-Robledo J, Quero JL, Poorter H, Valladares F, Marañón T. 2004. Tasas de crecimiento en especies leñosas: aspectos funcionales e implicaciones ecológicas. En: Valladares F, ed. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Madrid: EGRAF, 2004: 191-227.
- [57] Valladares F, Aranda I, Sánchez-Gómez D. La luz como factor ecológico y evolutivo para las plantas y su interacción con el agua. En: Valladares F, ed. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Madrid: EGRAF, 2004: 335-369.
- [58] Strauss-Debenedetti S, Bazzaz FA. Photosynthetic characteristics of tropical trees along successional gradients. En: Mulkey SS, Chazdon R, Smith AP, ed. *Tropical forest plant ecophysiology*. New York: Chapman & Hall, 1996: 162-186.
- [59] Sultan SE, Bazzaz FA. Phenotypic plasticity in *Polygonum persicaria*. III. The evolution of ecological breadth for nutrient environment. *Evolution*; 1993; 47: 1050-1071.
- [60] Valladares F.. Light and plant evolution: adaptation to the extremes versus phenotypic plasticity. En: Greppin H, Penel C, Broughton WJ, Strasser R, eds. *Integrated plant systems*. Geneva: University of Geneva, 2000: 341-355.
- [61] Lortie CJ, Aarssen LW. The specialization hypothesis for phenotypic plasticity in plants. *Int. J. Plant Sci.* 1996; 157: 484-487.
- [62] Mulligan DR, Patrick JW. Carbon and phosphorus assimilation and deployment in *Eucalyptus pilularis* Smith seedling with special reference to the role of the cotyledons. *Aust. J. Bot.* 1985; 33: 485-496.

**Autores:**

**Dr.C. Jorge. A. Sánchez Rendón**

Investigador Auxiliar

**Ms.C. Laura A. Montejo Valdés**

Investigador Agregado

**Ms.C. Luís Hernández Martínez**

Investigador Agregado

Instituto de Ecología y Sistemática.

Ministerio de Ciencia, Tecnología y Medio Ambiente

Carretera de Varona Km 3 ½ Capdevila, Boyeros,

C.P. 11900, La Habana 19, Cuba

E-mail: [jasanchez@ecologia.cu](mailto:jasanchez@ecologia.cu)

*Presentado: 3 de julio de 2012*

*Aprobado para publicación: 29 de octubre de 2013*