

REPORTE CIENTÍFICO
No. Especial 19

CRECIMIENTO DE PLÁNTULAS EN RELACIÓN AL TAMAÑO DE
LAS SEMILLAS EN LA PARTE ÁRIDA DE AUSTRALIA

E. JURADO
M. WESTOBY



SD390
.5
.T44
J8

FACULTAD DE CIENCIAS FORESTALES

CRE

SD390

.5

.T44

J8



Portada: plántula de *Acacia* sp. G. Cuellar 1998

PUBLICACIÓN UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN

Universidad Autónoma de Nuevo León
Facultad de Ciencias Forestales
Campus Universitario, Carr. Nac. Km. 145
Apdo. Postal 41, C.P. 67700, Linares, N.L., México

SECRETARÍA GENERAL DE BIBLIOTECAS

REPORTE CIENTÍFICO
No. Especial 19

CRECIMIENTO DE PLÁNTULAS EN RELACIÓN AL TAMAÑO DE
LAS SEMILLAS EN LA PARTE ÁRIDA DE AUSTRALIA

E. JURADO
M. WESTOBY

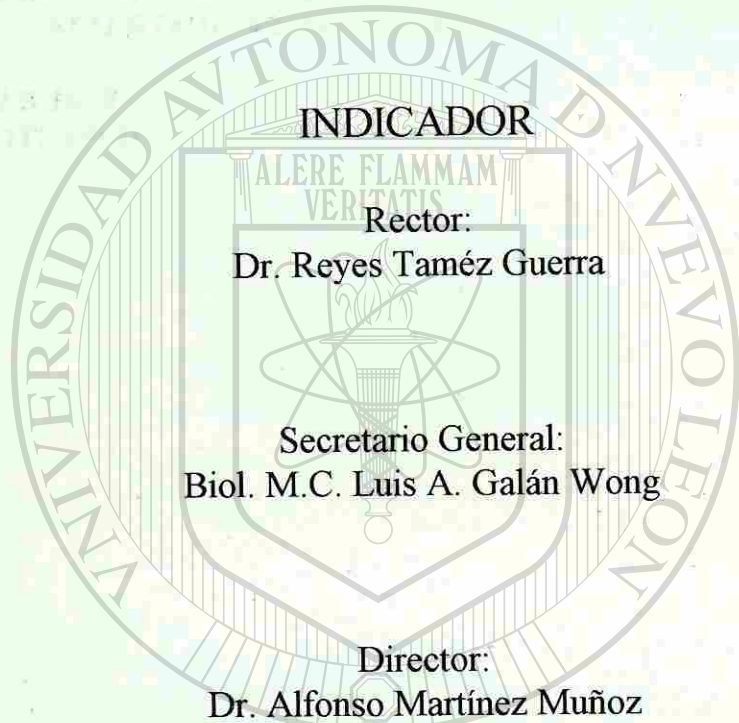
U A N L

FACULTAD DE CIENCIAS FORESTALES
LINARES, N.L., MÉXICO
MAYO DE 1999

975455

SD390

5
.744
J8



Comité Editorial:
Dr. José G. Marmolejo Monsivais (Coordinador)
Dr. Oscar A. Aguirre Calderón
Ing. Oscar Ramírez Rivas

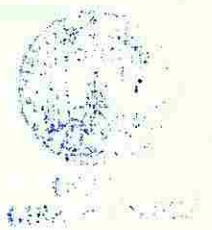


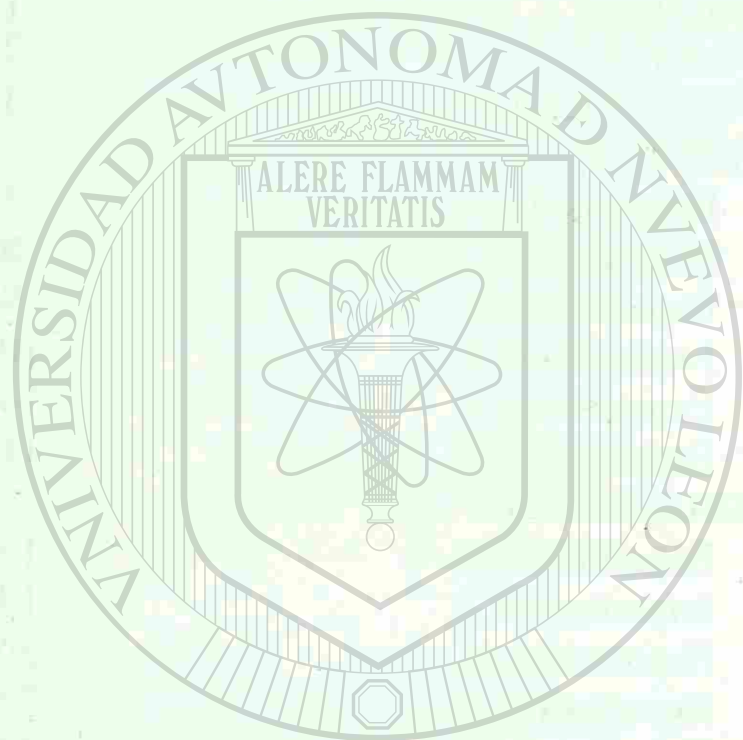
Ag. 13-04

CONTENIDO

1 RESUMEN	1
2 SUMMARY	2
3 INTRODUCCIÓN	3
4 METODOS	
Experimento 1	5
Experimento 2	8
Experimento 3	9
Experimento 4	10
Experimento 5	10
Experimento 6	11
5 RESULTADOS	
Experimentos 1-2	13
Experimento 3	19
Experimento 4	20
Experimento 5	20
Experimento 6	23
6 DISCUSIÓN	24
7 RECONOCIMIENTOS	30
8 LITERATURA CITADA	31
9 APÉNDICES	35

DIRECCION GENERAL DE BIBLIOTECAS





UNIVERSIDAD AUTÓNOMA

DIRECCIÓN GENERAL D

Crecimiento de plántulas en relación al tamaño de las semillas en la parte árida de Australia

E. Jurado y M. Westoby

Resumen

Se ha reportado que las especies en donde las plántulas están sujetas a sequías durante su establecimiento tienden a tener semillas más grandes. Una razón que se propone para esto es que las especies con semillas más grandes puedan dirigir una mayor cantidad de masa a las raíces en vez de a los tallos durante el crecimiento.

Se cultivaron plántulas de 32 especies del centro árido de Australia en arena gruesa en condiciones típicas de invernadero, que fueron cosechadas después de diez días posteriores a la germinación. Las plántulas de especies con semillas más pesadas no distribuyeron relativamente más recursos hacia las raíces que aquellas de especies con semillas menos pesadas. Experimentos complementarios confirmaron este resultado en plantas cultivadas en suelo franco-arenoso, en sustrato con sequía simulada, comparado con sustrato húmedo, y bajo condiciones de sombra.

Las plántulas de especies con semillas más pesadas tendieron a sobrevivir más que aquellas de semillas menos pesadas cuando se cultivaron en ausencia de nutrientes minerales además de los incluidos en la propia semilla.

Las plántulas de especies con semillas más pesadas tendieron a emerger de profundidades mayores que aquellas de especies con semillas menos pesadas.

Las plántulas de especies con semillas más pesadas tuvieron una tasa de crecimiento relativo más lento que aquellas de especies con semillas menos pesadas durante los primeros diez días posteriores a la germinación. Sin embargo, entre estas especies, el tamaño de la semilla fue más importante que la tasa de crecimiento relativo o la velocidad de germinación para determinar el tamaño de la plántula diez días después de que se mojaron las semillas.

Summary

2

It has been reported that species from environments where seedlings are prone to drought during establishment tend to have larger seeds. One proposed reason for this is that shoots during early growth.

Seedlings of 32 species from arid central Australia were grown in coarse sand under standard conditions in a glasshouse, and harvested 10 days after germination. Seedlings from heavier-seeded species did not allocate relatively more resources to roots than lighter seeded species. Complementary experiments confirmed this result for plants grown on sandy loam, in drying as compared to well-watered soil, and under shaded conditions.

Seedlings of heavier-seeded species tended to survive longer than seedlings from lighter-seeded species when grown in the absence of any mineral nutrients other than those in the seed.

Seedlings of heavier-seeded species tended to be able to emerge from greater depths in the soil than lighter-seeded species.

Seedlings from heavier-seeded species had a slower relative growth rate than lighter-seeded species during the first 10 days after germination. Nevertheless, among these species, seed size was more important than relative growth rate or germination speed in determining seedling size 10 days after seeds were wetted.

Traducido por Enrique Jurado con permiso del editor y del Comité Editorial del original publicado en *The Journal of Ecology* 1992

Introducción

3

Muchas fuerzas selectivas actúan sobre el tamaño de las semillas (Janzen 1969; Harper, Lovell y Moore 1970; Van der Pijl 1972; Howe y Smallwood 1982; Willson 1983; Fenner 1985; Sorensen 1986). Se supone que la influencia que la cantidad de la reserva alimenticia pueda tener en el establecimiento de plántulas es particularmente importante (e.g. Salisbury 1942; Grime y Jeffrey 1965; Baker 1972; Harper 1977; Grime 1979; Silvertown 1981; Mazer 1989). Generalmente se ha encontrado que las especies con semillas más grandes tienden a tener tasas de crecimiento relativo más lentas (Atkinson 1972; Grime y Hunt 1975; Fenner 1978, 1983; Gross 1984; Shipley y Peters 1990). En otras palabras los recursos excedentes disponibles a semillas más grandes no son totalmente convertidos en una ventaja de tamaño de las plántulas, en un cierto tiempo posterior a la germinación.

En la literatura se han considerado dos patrones principales de tamaño de semillas. Las especies de semillas más grandes tienden a encontrarse (i) en ambientes donde las plántulas se establecen en sombra, y (ii) en ambientes donde las plántulas son particularmente susceptibles a la sequía. El patrón en relación a sombra es mucho más fuerte y más firmemente establecido que el patrón con respecto a sequía. Las especies de vegetación cerrada tienden a tener semillas más grandes que las especies de vegetación abierta (Salisbury 1942; Baker 1972; Grime 1979; Mazer 1989). Dentro de los bosques, las especies con semillas más grandes tienen más probabilidades de establecerse bajo copas cerradas, mientras que las especies con semillas pequeñas tienden a requerir aperturas entre las copas (Foster y Janson 1985; Foster 1986).

El patrón en relación al riesgo de sequía es de especial interés en el contexto de la flora de las zonas áridas, el tema del presente artículo. Salisbury (1942, 1974) en Inglaterra y Baker (1972) en California encontraron una tendencia de las especies que ocurren en ambientes susceptibles a la sequía, tales como dunas costeras y desiertos, a tener semillas ligeramente más grandes que las especies presentes en otros tipos de vegetación abierta. Por otro lado, Mazer (1989) en las Dunas de Indiana, no encontró una relación significativa entre el tamaño de las semillas y la disponibilidad de agua en el hábitat. Salisbury (1942) y Baker (1972) sugirieron que las reservas alimenticias más grandes podrían permitir a las plántulas establecer un sistema radicular mayor, pronto, con mayor oportunidad de sobrevivir la sequía. Una dificultad con este argumento es que la capacidad de un sistema radicular para adquirir agua debe ser considerada en relación a las demandas evaporativas del tallo, así que no resulta claro que un sistema radicular más grande represente una ventaja si el tallo también es grande. De acuerdo con esto Baker (1972), siguiendo la sugerencia de Stebbins (1971), sugirió que en ambientes áridos las especies con semillas más grandes podrían ser capaces de cambiar la distribución raíz/tallo más a favor de la raíz que las especies con semillas pequeñas durante el establecimiento de plántulas.

En este artículo reportamos seis experimentos comparativos poniendo a prueba las hipótesis que surgen de la literatura antes resumida. Cuatro experimentos examinaron las hipótesis de que

1. las plántulas de especies con semillas más pesadas tienden a tener tasas de crecimiento relativo más lentas durante el inicio del crecimiento,

2. a pesar de las tasas de crecimiento relativo, las especies con semillas más pesadas producen plántulas más pesadas y

3. las especies con semillas más pesadas pueden favorecer más a las raíces con respecto a la distribución raíz/tallo durante el crecimiento inicial de las plántulas.

Consideramos los primeros diez días porque nuestro interés estribaba en el período en el que las reservas se convierten en una plántula en desarrollo. En dos experimentos posteriores se examinó

4. cuanto tiempo sobrevivieron las plántulas utilizando solo sus nutrientes minerales y

5. la capacidad de las plántulas de semillas más grandes para emerger de mayores profundidades en el suelo.

Métodos

EXPERIMENTO 1

Veintiocho especies nativas y cuatro naturalizadas (Apéndice 2) fueron colectadas en los bosques secos de Australia Central con una precipitación promedio anual de 200 a 300 mm. Las comunidades vegetales en la región varían de acuerdo a la geoforma (Foran 1984), pero tienen predominantemente una capa anual o perenne de zacates con una densidad variable de arbustos y árboles pequeños. Las 32 especies se cultivaron en arena natural (no lavada) de río en macetas individuales en un invernadero de Alice Springs (23° 42' S,

El patrón en relación al riesgo de sequía es de especial interés en el contexto de la flora de las zonas áridas, el tema del presente artículo. Salisbury (1942, 1974) en Inglaterra y Baker (1972) en California encontraron una tendencia de las especies que ocurren en ambientes susceptibles a la sequía, tales como dunas costeras y desiertos, a tener semillas ligeramente más grandes que las especies presentes en otros tipos de vegetación abierta. Por otro lado, Mazer (1989) en las Dunas de Indiana, no encontró una relación significativa entre el tamaño de las semillas y la disponibilidad de agua en el hábitat. Salisbury (1942) y Baker (1972) sugirieron que las reservas alimenticias más grandes podrían permitir a las plántulas establecer un sistema radicular mayor, pronto, con mayor oportunidad de sobrevivir la sequía. Una dificultad con este argumento es que la capacidad de un sistema radicular para adquirir agua debe ser considerada en relación a las demandas evaporativas del tallo, así que no resulta claro que un sistema radicular más grande represente una ventaja si el tallo también es grande. De acuerdo con esto Baker (1972), siguiendo la sugerencia de Stebbins (1971), sugirió que en ambientes áridos las especies con semillas más grandes podrían ser capaces de cambiar la distribución raíz/tallo más a favor de la raíz que las especies con semillas pequeñas durante el establecimiento de plántulas.

En este artículo reportamos seis experimentos comparativos poniendo a prueba las hipótesis que surgen de la literatura antes resumida. Cuatro experimentos examinaron las hipótesis de que

1. las plántulas de especies con semillas más pesadas tienden a tener tasas de crecimiento relativo más lentas durante el inicio del crecimiento,

2. a pesar de las tasas de crecimiento relativo, las especies con semillas más pesadas producen plántulas más pesadas y

3. las especies con semillas más pesadas pueden favorecer más a las raíces con respecto a la distribución raíz/tallo durante el crecimiento inicial de las plántulas.

Consideramos los primeros diez días porque nuestro interés estribaba en el período en el que las reservas se convierten en una plántula en desarrollo. En dos experimentos posteriores se examinó

4. cuanto tiempo sobrevivieron las plántula utilizando solo sus nutrientes minerales y

5. la capacidad de las plántulas de semillas más grandes para emerger de mayores profundidades en el suelo.

Métodos

EXPERIMENTO 1

Veintiocho especies nativas y cuatro naturalizadas (Apéndice 2) fueron colectadas en los bosques secos de Australia Central con una precipitación promedio anual de 200 a 300 mm. Las comunidades vegetales en la región varían de acuerdo a la geoforma (Foran 1984), pero tienen predominantemente una capa anual o perenne de zacates con una densidad variable de arbustos y árboles pequeños. Las 32 especies se cultivaron en arena natural (no lavada) de río en macetas individuales en un invernadero de Alice Springs (23° 42' S,

133° 52' E) en el invierno de 1989. Se utilizaron ocho especies en cada una de cuatro categorías de tamaño de semillas (<0.10 mg, 0.10-0.99 mg, 1.0 - 9.99 mg y >10.00 mg); el rango de masas de semillas fué 0.013-55.93 mg. En este estudio, el tamaño de la semilla se refiere a la cantidad de reserva alimenticia medida como el peso seco del embrión más el endospermo si se presenta (Jurado, Westoby y Nelson 1991). Es esta masa de reserva alimenticia, más que toda la semilla, la que mantiene el desarrollo inicial de la plántula.⁶

No fué posible variar el tamaño de las semillas sin que variaran algunas otras características vegetales (Apéndices 1 y 2). No se dispuso de ninguna gramínea con semillas muy grandes, y la única herbácea con semillas muy grandes no germinó en cantidad suficiente. Todas las especies leñosas fueron perennes.

La velocidad de germinación, medida como el número de días hasta obtener el 50% de la germinación total, varió entre las especies, y no fue independiente del tamaño de las semillas (Jurado y Westoby 1992). Por lo tanto, para los experimentos las semillas se pusieron a germinar a diferente tiempo, de tal manera que se obtuvieran suficientes semillas de todas las especies germinadas dentro de un mismo período de 24 horas. Las plántulas que germinaron antes y después de este período fueron desechadas. Las semillas se pusieron a germinar en papel filtro humedecido en cajas de Petri, a 20°C en la obscuridad. Se agregó agua desionizada conforme se requirió.

Las plántulas fueron plantadas en arena de río muy gruesa en macetas de plástico (19 cm de hondo, 8 cm de diámetro), utilizando un sistema de bloques al azar. Transcurrieron cuatro horas entre la plantación de la primer y última plántula. Las plántulas fueron cosechadas diez días después en el mismo orden en el que habían sido plantadas. El tiempo de cosecha fue de ocho horas. Las plántulas fueron plantadas y cosechadas a horas del día en que la temperatura ambiente fluctuó entre 4°C y 10°C (con los calentadores apagados). Se plantaron y cosecharon alternadamente especies de diferente categoría de tamaño de semillas para evitar sesgo. Se plantó una plántula por maceta, y se plantaron nueve plántulas por especie. Las plántulas se regaron diariamente con agua desionizada. Una hoja de aluminio reflejante se envolvió alrededor del perímetro de los bloques, para prevenir que las macetas periféricas absorbieran más luz solar y por ende se calentaran más que las del interior. La temperatura promedio en el invernadero fue de 27°C, con una media mínima de 15.9°C y una media máxima de 38.7°C.⁷

Las plántulas fueron cosechadas diez días posteriores a la plantación, sumergiendo cada maceta en agua y deslavando la arena. Se registraron largo de tallo y raíz al mm más cercano para cada plántula. El largo de la raíz se refiere a la línea recta de la raíz primaria; rara vez se presentaron raíces secundarias, y estas fueron comparativamente cortas. El largo de las plántulas se definió como la sumatoria de las longitudes de tallo y raíz. Se separaron las raíces de los tallos y se secaron en sobres de papel, a 80°C por 24 horas, posteriormente se pesaron al 0.01 mg más cercano.

EXPERIMENTO 2

En Otoño de 1990, se cultivaron 24 especies en suelo franco-arenoso, para confirmar que los resultados del experimento 1 no eran un resultado del sustrato utilizado. El suelo franco-arenoso está ampliamente distribuido en el área de estudio en donde fueron colectadas la mayoría de las semillas (Millington y Squires 1980). Un grupo testigo se cultivó en arena gruesa de río como en el experimento 1. La concentración total de nutrientes se determinó (Tabla 1) utilizando un espectrofotómetro de masa de fuente de plasma acoplado inducida (ICPS-MS) en la división de Agronomía Tropical de CSIRO (Commonwealth Scientific Industrial Research Organization) en Brisbane, de muestras preparadas de acuerdo a los métodos de Johnson *et al.* (1985).

Tabla 1. Concentración de nutrientes de los suelos utilizados en los experimentos 1-4

Nutriente	concentración (mg/g).	
	Arena	Suelo Franco-arenoso
P	0.1	0.7
K	1.2	7.0
Na	<0.1	<0.1
Ca	0.5	2.8
Mg	0.9	5.6
B	0.10	0.05
Cu	0.22	0.18
Zn	0.74	0.60
Mn	0.40	1.11
Al	20.80	68.80

Se utilizaron seis repeticiones por especie y seis especies en cada una de las categorías de tamaño de semillas. Solo dos especies de herbáceas (no gramíneas) germinaron en cantidad suficiente para incluirse en este experimento, pero el resto de las especies estuvieron bien distribuidas entre gramíneas y leñosas (Apéndice 1). Las plántulas se cultivaron dentro de tubos de plástico de 6 cm de diámetro y 40 cm de profundidad. En esta época del año el invernadero disponible se mantuvo fresco con un acondicionador de aire y cubriendo el techo con tela para sombra que permitía el paso del 20% de la luz. No se midió la radiación fotosintéticamente activa, pero se efectuaron mediciones de punto con un solarímetro hemisférico (Monteith 1959) a medio día para obtener una indicación de las condiciones de radiación en relación a la radiación exterior bajo un cielo despejado. La radiación dentro del invernadero fué un 20% de la radiación exterior con un cielo despejado, mientras que la radiación en un día nublado fué de 14% de la de un día despejado, así las condiciones dentro del invernadero fueron comparables a las de un día nublado. La temperatura media diaria fue de 17°C, y la media mínima y máxima de 12.9°C y 27.3°C respectivamente.

EXPERIMENTO 3

También en el Otoño de 1990, y bajo las mismas condiciones de invernadero del experimento 2, se probó la hipótesis de que cualquier capacidad que las especies de semillas más grandes para distribuir más recursos hacia la raíz pudiera solo manifestarse en un suelo en proceso de secado. Las plántulas fueron plantadas en arena. En un experimento preliminar, las plántulas que sólo se regaron dos días, murieron en siete días. Así, en este experimento las plántulas fueron regadas durante los primeros cinco días, después se les dejó crecer en un suelo secándose hasta que fueron cosechadas a los diez

días. Para cuatro especies, todas las repeticiones murieron dentro de los diez días. Una especie de la cual solo sobrevivieron tres repeticiones, fue incluida en el análisis.¹⁰

EXPERIMENTO 4

También en el Otoño de 1990 y bajo las mismas condiciones de invernadero que para los experimentos 2 y 3, se cultivaron plántulas en arena bajo tela de sombra (además de la tela de sombra de todo el invernadero). Así, las plántulas fueron expuestas alrededor de un 4% de la radiación exterior. El propósito en este ensayo fue proveer un nivel de sombra comparable al que las plántulas pueden encontrar en campo, y para ver si esto modificaba la distribución raíz/tallo. Mediciones de radiación de punto afuera, bajo zacate creciendo bajo *Acacia* spp. varió entre un 3 y un 17% de la luz directa. Así, el 4% de la radiación exterior que se aplicó en este experimento estuvo entre los rangos más severos de sombra que las plántulas pueden encontrar en campo.

Inevitablemente la tela de sombra afectó la temperatura. La temperatura de la superficie del suelo, medida durante la hora más caliente del día, fue de 1°C menos en las macetas sombreadas.

EXPERIMENTO 5

En el invierno de 1989, se cultivaron plántulas en un substrato artificial, libre de nutrientes minerales, con el fin de medir su supervivencia mantenida solo por su reserva de nutrientes minerales en la semilla. Plántulas germinadas durante el mismo período de 24 horas fueron plantadas en macetas de plástico llenas de vermiculita, y regadas diariamente. Las condiciones del invernadero fueron semejantes a las del experimento 1 (25.5°C, 13.2°C y 37.1°C fueron la temperatura media, mínima y máxima, respectivamente). Se

utilizaron 32 especies distribuidas en cuatro categorías de tamaño de semillas, como se muestra en el Apéndice 2. Se plantaron 16 plántulas por especie, cuatro plántula por maceta y cuatro macetas por especie. Las plántulas se regaron diariamente con agua desionizada.¹¹

La muerte de las plántulas pudo identificarse con facilidad. Las plántulas pasaron de un estado saludable a un estado flácido en un día. La supervivencia de las plántulas se midió como el número promedio de días de la germinación a la muerte de las plántulas.

Para mostrar que la muerte se atribuía a la ausencia de nutrientes minerales y no a otras causas tales como hongos, se mantuvo una repetición idéntica pero alimentada con solución nutritiva hortícola cada tercer día diluida a una cuarta parte de la dosis recomendada. Estas plántulas murieron en promedio cuatro días después que aquellas que solo se les agregó agua. Así, los nutrientes agregados incrementaron la longevidad, pero no fueron suficientes para mantener vivas a las plántulas indefinidamente. No se observaron síntomas de infección por hongos.

EXPERIMENTO 6

Plántulas de 24 especies (Apéndice 2), germinadas dentro del mismo período de 24 horas, fueron plantadas en suelo franco-arenoso a tres profundidades diferentes (2 mm, 20 mm y 40 mm). Se utilizaron dos charolas para cada profundidad, con cinco plántulas de cada especie plantadas en cada charola. El suelo se mantuvo húmedo durante todo el ensayo, toda la emergencia de plántulas se registró diariamente por un período de seis semanas. Las plántulas emergidas fueron removidas.

ANÁLISIS DE DATOS PARA LOS EXPERIMENTOS DE CRECIMIENTO Y DISTRIBUCIÓN RAÍZ / TALLO

El crecimiento fue caracterizado graficando el logaritmo de la masa de las plántulas después de diez días contra el logaritmo del tamaño de la semilla. Una pendiente de 1 en tal gráfica representaría la expectación nula de que la tasa de crecimiento relativa (RGR) no se relacionó con el tamaño de la semilla. La distribución raíz/tallo fue caracterizada graficando el logaritmo de la masa de los tallos contra el logaritmo de la masa de las raíces. Una pendiente de 1 en tal gráfica indicaría que el cociente raíz/tallo no tenía relación con el tamaño de la plántula. Para ambos tipos de gráfica cada punto representa una especie del experimento.

Para datos tales como estos, donde las variaciones en ambos ejes tienen errores de medición o variación real no controlada, el Modelo I de regresión puede subestimar considerablemente la pendiente de la relación, y es por lo tanto inadecuado. No existe una solución ideal a este problema a menos que se conozca el tamaño relativo del error en las dos variables. Utilizamos regresión de ejes mayores reducida, que en revisiones recientes (Harvey y Mace 1982; Rayner 1985; McArdle 1988) se considera el método con menos sesgo cuando se desconocen los errores.

Resultados

EXPERIMENTOS 1 - 2

El tiempo entre la plantación y la emergencia de plántulas fluctuó entre 1 y 9 días, y en general, no estuvo relacionado con la cantidad de reserva alimenticia. Sin embargo las últimas tres especies en emerger - *Acacia murrayana*, *Atalaya hemiglauca* y *Pittosporum phylliraeoides* - tienen semillas muy grandes; las últimas dos tienen cotiledones hipogeos. El día de aparición de las primeras hojas (en dicotiledóneas) y apertura de la primera hoja (en zacates) no mantuvo relación con la cantidad de reserva alimenticia, pero sí estuvo relacionada con el hábito de crecimiento de la planta. Sólo una de ocho herbáceas produjo hojas verdaderas durante los diez días del ensayo. Nueve de 12 leñosas produjeron verdaderas hojas para fines del ensayo.

La masa de las plántulas fue mayor en especies con mayores reservas alimenticias, como era de esperarse (Fig. 1). En el experimento 1, el cual incluyó más especies que los experimentos 2-4, fueron evidentes las relaciones positivas entre masa de plántulas y tamaño de semillas dentro de las especies leñosas y dentro de las herbáceas (Fig. 1a), y los puntos de todos los hábitos de crecimiento se encuentran aproximadamente sobre la misma línea. En el experimento 2 en suelo franco-arenoso (Fig. 1c) y en arena gruesa (Fig. 1b, una repetición del experimento 1) se observan los mismos patrones.

ANÁLISIS DE DATOS PARA LOS EXPERIMENTOS DE CRECIMIENTO Y DISTRIBUCIÓN RAÍZ / TALLO

El crecimiento fue caracterizado graficando el logaritmo de la masa de las plántulas después de diez días contra el logaritmo del tamaño de la semilla. Una pendiente de 1 en tal gráfica representaría la expectación nula de que la tasa de crecimiento relativa (RGR) no se relacionó con el tamaño de la semilla. La distribución raíz/tallo fue caracterizada graficando el logaritmo de la masa de los tallos contra el logaritmo de la masa de las raíces. Una pendiente de 1 en tal gráfica indicaría que el cociente raíz/tallo no tenía relación con el tamaño de la plántula. Para ambos tipos de gráfica cada punto representa una especie del experimento.

Para datos tales como estos, donde las variaciones en ambos ejes tienen errores de medición o variación real no controlada, el Modelo I de regresión puede subestimar considerablemente la pendiente de la relación, y es por lo tanto inadecuado. No existe una solución ideal a este problema a menos que se conozca el tamaño relativo del error en las dos variables. Utilizamos regresión de ejes mayores reducida, que en revisiones recientes (Harvey y Mace 1982; Rayner 1985; McArdle 1988) se considera el método con menos sesgo cuando se desconocen los errores.

Resultados

EXPERIMENTOS 1 - 2

El tiempo entre la plantación y la emergencia de plántulas fluctuó entre 1 y 9 días, y en general, no estuvo relacionado con la cantidad de reserva alimenticia. Sin embargo las últimas tres especies en emerger - *Acacia murrayana*, *Atalaya hemiglauca* y *Pittosporum phylliraeoides* - tienen semillas muy grandes; las últimas dos tienen cotiledones hipogeos. El día de aparición de las primeras hojas (en dicotiledóneas) y apertura de la primera hoja (en zacates) no mantuvo relación con la cantidad de reserva alimenticia, pero sí estuvo relacionada con el hábito de crecimiento de la planta. Sólo una de ocho herbáceas produjo hojas verdaderas durante los diez días del ensayo. Nueve de 12 leñosas produjeron verdaderas hojas para fines del ensayo.

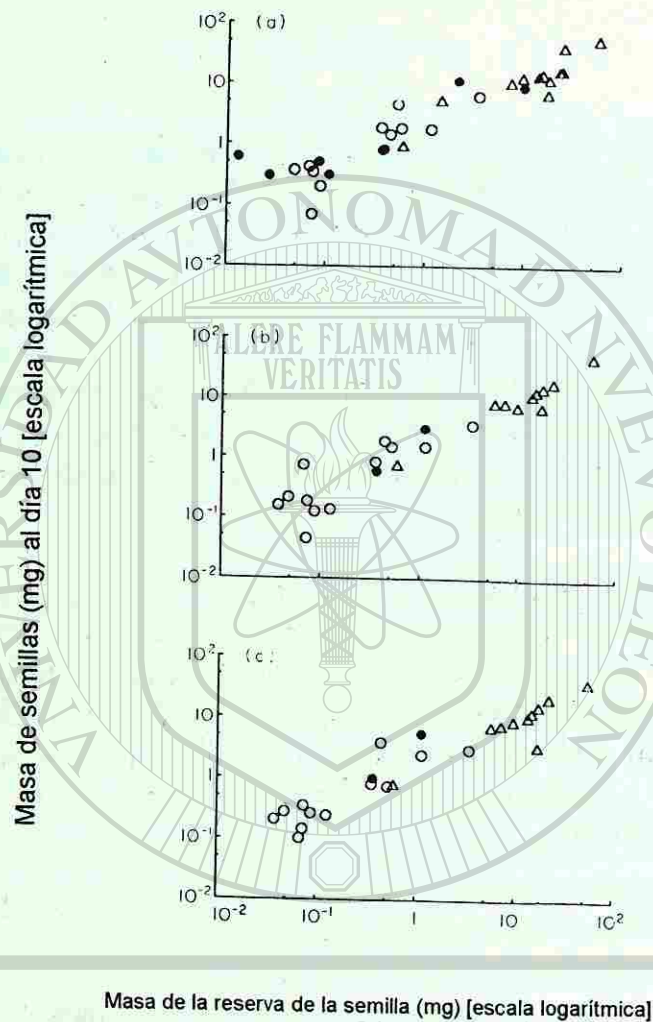
La masa de las plántulas fue mayor en especies con mayores reservas alimenticias, como era de esperarse (Fig. 1). En el experimento 1, el cual incluyó más especies que los experimentos 2-4, fueron evidentes las relaciones positivas entre masa de plántulas y tamaño de semillas dentro de las especies leñosas y dentro de las herbáceas (Fig. 1a), y los puntos de todos los hábitos de crecimiento se encuentran aproximadamente sobre la misma línea. En el experimento 2 en suelo franco-arenoso (Fig. 1c) y en arena gruesa (Fig. 1b, una repetición del experimento 1) se observan los mismos patrones.

Las relaciones entre el logaritmo de la masa de las plántulas diez días después de la germinación y el logaritmo de la masa de la reserva tuvieron una pendiente de ejes mayores reducidos menor de 1 (Fig. 1), en este caso las especies de semillas más pesadas tendieron a tener tasas de crecimiento relativo más lentas que las especies de semillas más pequeñas.

Bajo la hipótesis de Stebbins (1971), que las semillas grandes permiten una distribución mayor hacia el crecimiento de la raíz en un ambiente de establecimiento susceptible a sequía, se esperaba que las plántulas de semillas más grandes tuvieran un cociente menor tallo/raíz. Para el primer experimento se observó una pendiente no diferente de 1 (Fig. 2a), indicando que el cociente tallo/raíz no varió con el tamaño de la semilla. En el experimento 2, se observaron pendientes superiores a 1, tanto en arena (Fig. 2b) como en suelo franco-arenoso (Fig. 2c). No podemos explicar la diferencia entre los experimentos, excepto para observar que fue una diferencia muy pequeña. En cualquier caso, una pendiente significativamente menor a 1, indicando que el cociente tallo/raíz decrece con el tamaño de semilla - como requería la hipótesis de Stebbins - no se observó en ningún experimento. Así, para las condiciones de agua y luz abundante de los experimentos 1 y 2, se rechazó la hipótesis de que las especies de semillas más grandes en zonas áridas pueden distribuir relativamente más recursos al crecimiento de la raíz.

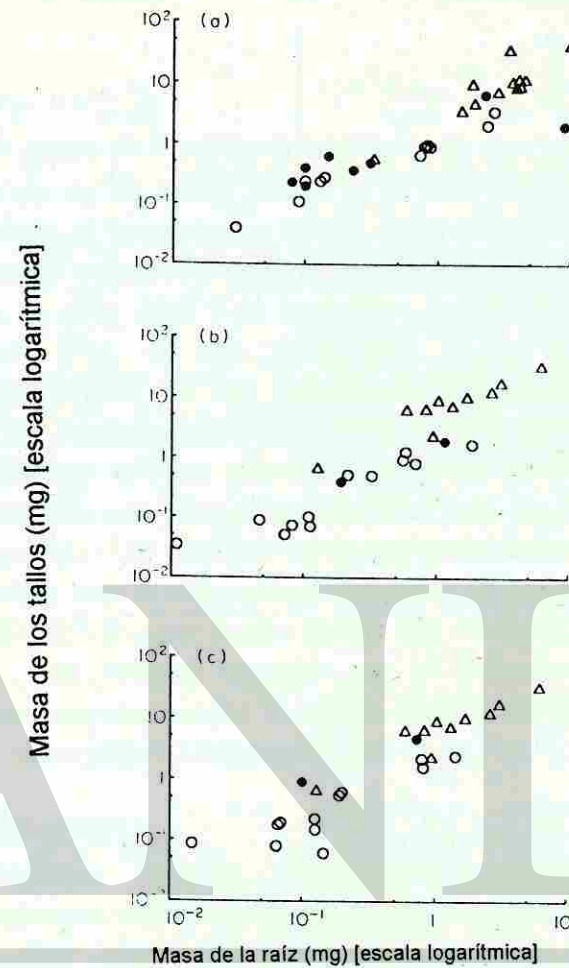
Se esperaba que la longitud de las plántulas fuera proporcional a un exponente de $1/3$ de la masa, a menos que las especies con semillas más pequeñas produjeran plántulas con un cociente diferente de longitud/peso, en promedio, que las especies con semillas más grandes. Así, se esperaba que las pendientes del logaritmo de la longitud de plántulas después de 10 días sobre el logaritmo de la masa de la reserva (Fig. 3) fueran $1/3$ de las pendientes del logaritmo de la masa de las plántulas sobre el logaritmo de la masa de la reserva (Fig. 1). Las pendientes no fueron significativamente diferentes de las esperadas.

Para las plántulas cultivadas en arena (Fig. 3a), los datos sugieren que las plántulas de semillas más pesadas eran más largas sólo hasta alrededor de 1 mg de masa de reserva (150-200 mm), la longitud no aumentó más con más masa. Puesto que esta tendencia no lineal no fue aparente en suelo franco-arenoso (Fig. 3b), un suelo que más probablemente represente las condiciones reales, no hemos intentado interpretarlo.



16

Fig. 1. La masa de las plántulas 10 días después de la germinación en relación a la masa de la reserva en la semilla de especies de la zona árida australiana: zacates (círculo claro), herbáceas (círculo obscuro) y leñosas (triángulo). Cada punto es la media de cada especie. (a) Experimento 1 en arena gruesa, 32 especies, $n = 9$ por especie; (b) experimento 2 en arena gruesa, 24 especies, $n = 6$ por especie; (c) experimento 2 en suelo franco-arenoso, 24 especies, $n = 6$ por especie. Las pendientes de los ejes mayores reducidos al $\pm 95\%$ de límite de confiabilidad son (a) 0.72 ± 0.10 (GL = 30); (b) 0.82 ± 0.11 (GL = 22); (c) 0.76 ± 0.11 (GL = 22).



17

Fig. 2. La masa del tallo en relación a la masa de la raíz, diez días posteriores a la germinación de especies de la zona árida Australiana: zacates (círculo claro), herbáceas (círculo obscuro) y leñosas (triángulo). Cada punto es la media de cada especie. (a) Experimento 1, sobre arena, Invierno de 1989, $n = 9$ por especie; (b) controles para el experimento 2, en arena, Otoño de 1990, $n = 6$ por especie; (c) experimento 2 tratamiento en suelo franco-arenoso, Otoño de 1990, $n = 6$ por especie. Las pendientes de los ejes mayores reducidos al $\pm 95\%$ de límite de confiabilidad son (a) 1.09 ± 0.16 (GL = 30); (b) 1.23 ± 0.15 (GL = 22); (c) 1.26 ± 0.22 (GL = 22).

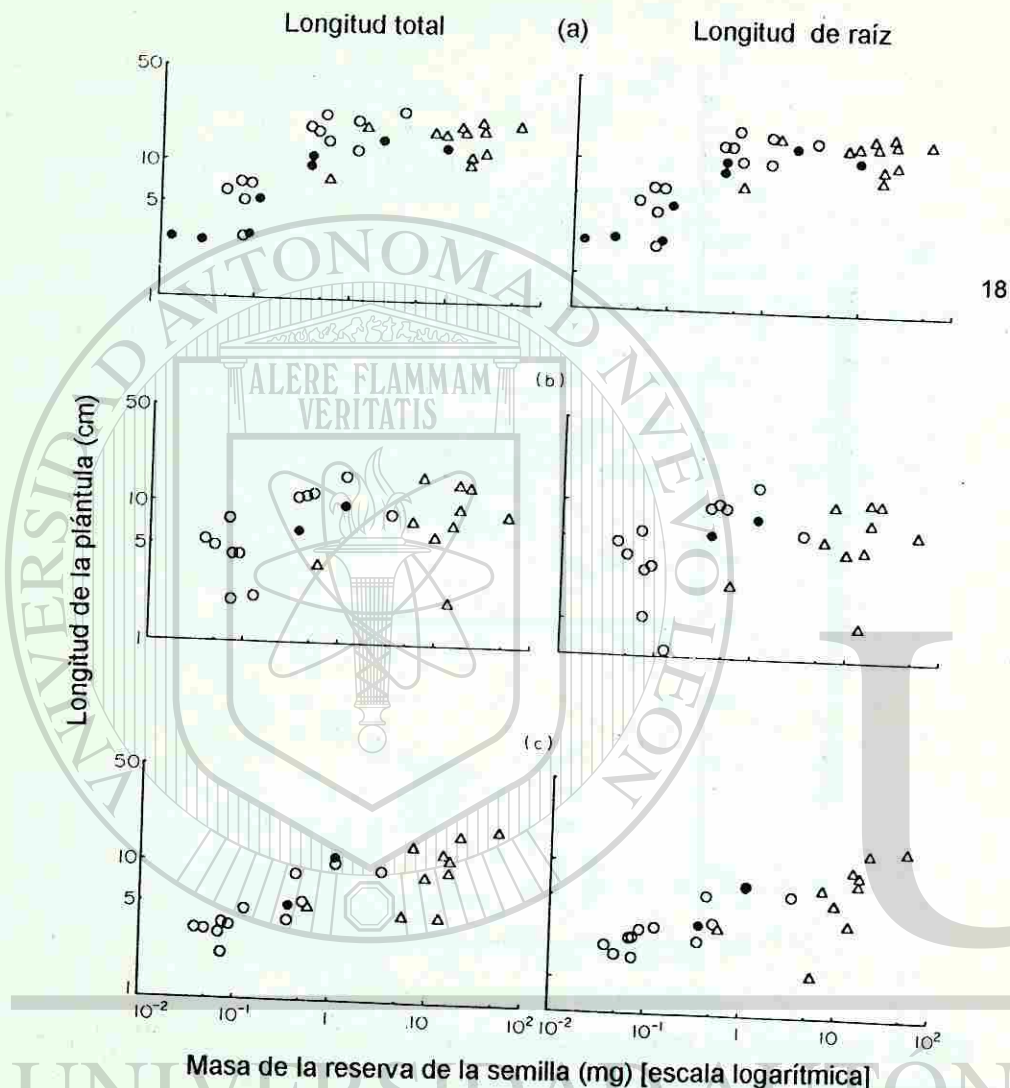


Fig. 3. La longitud total de las plántulas (a la izquierda) y la longitud radicular (a la derecha) de especies de la zona árida australiana diez días después de la germinación, en relación a la masa de la reserva: zacates (círculo claro), herbáceas (círculo oscuro) y leñosas (triángulo). Cada punto es la media de cada especie. (a) Experimento 1, sobre arena, Invierno de 1989, $n = 9$ por especie; (b) controles para el experimento 2, en arena, Otoño de 1990, $n = 6$ por especie; (c) experimento 2 tratamiento en suelo franco-arenoso, Otoño de 1990, $n = 6$ por especie. Las pendientes de los ejes mayores reducidos $\pm 95\%$ LC son (a) 0.28 ± 0.07 , GL = 30 (izquierda), 0.27 ± 0.11 , GL = 22 (derecha); (b) 0.26 ± 0.07 , GL = 22 (izquierda), 0.30 ± 0.07 , GL = 30 (derecha); (c) 0.35 ± 0.15 , GL = 22 (izquierda), 0.30 ± 0.09 , GL = 22 (derecha).

Desde el punto de vista de la hipótesis de que un tamaño de semilla más grande en las zonas áridas sirve para permitir una distribución mayor hacia el crecimiento inicial de la plántula, resulta interesante examinar la relación entre el logaritmo de la longitud radicular después de diez días y el logaritmo de la masa de reserva. Estas relaciones (Fig. 3) son semejantes a las encontradas con las longitudes totales de las plántulas. En particular, las pendientes fueron de aproximadamente 0.33 o un poco menos, lo cual concuerda con que las raíces de plántulas de semillas más grandes no tienen diferente forma comparadas con las especies de semillas más pequeñas. Las pendientes de aproximadamente 0.33 pueden ser comparadas con la alternativa extrema: si las especies de semillas más grandes hubieran puesto todos sus recursos hacia la longitud de la raíz, sin ningún aumento en el diámetro de la raíz, estas relaciones exponenciales hubieran tenido pendientes del orden de 0.7-0.8, semejantes a las pendientes en la Fig. 1.

EXPERIMENTO 3

Las plántulas regadas durante los primeros cinco días y posteriormente sometidas a sequía por los últimos cinco (Fig. 4a) no se desviaron significativamente de la relación tallo/raíz encontrada en el suelo bien irrigado (las líneas en la Fig. 4, corresponden a los ejes mayores reducidos de la Fig. 2b). Así, no se encontró evidencia para la hipótesis de que en un suelo que se seca, a diferencia de un suelo muy húmedo, las especies de semillas más grandes tenderían a distribuir relativamente más hacia las raíces que las especies con semillas más pequeñas.

EXPERIMENTO 4

Bajo sombra más intensa (Fig. 4b), tal como en los experimentos 1 y 2 (Fig. 2), no se encontró evidencia de que la distribución raíz/tallo variara sistemáticamente en relación al tamaño de la semilla. Mientras que los datos en la Fig. 4b se refieren a las condiciones sombreadas, la línea es la ajustada para las condiciones de control (Fig. 2). Los datos tienden a distribuirse arriba de la línea porque las proporciones tallo/raíz tendieron a ser mayores bajo condiciones de sombra, tal como se esperaría (prueba de t apareada, $t_{38} = -2.31$, $P = 0.026$).

EXPERIMENTO 5

Las plántulas de semillas más grandes tendieron a sobrevivir más tiempo (Fig. 5) cuando fueron privadas de fuentes externas de nutrientes minerales. La pendiente de la regresión del eje mayor reducido del logaritmo de la supervivencia de plántulas contra el logaritmo de la masa de la reserva alimenticia fue de 0.22 (Fig. 5); un aumento de diez veces en la reserva resultó en un aumento de aproximadamente 65% en el tiempo de supervivencia.

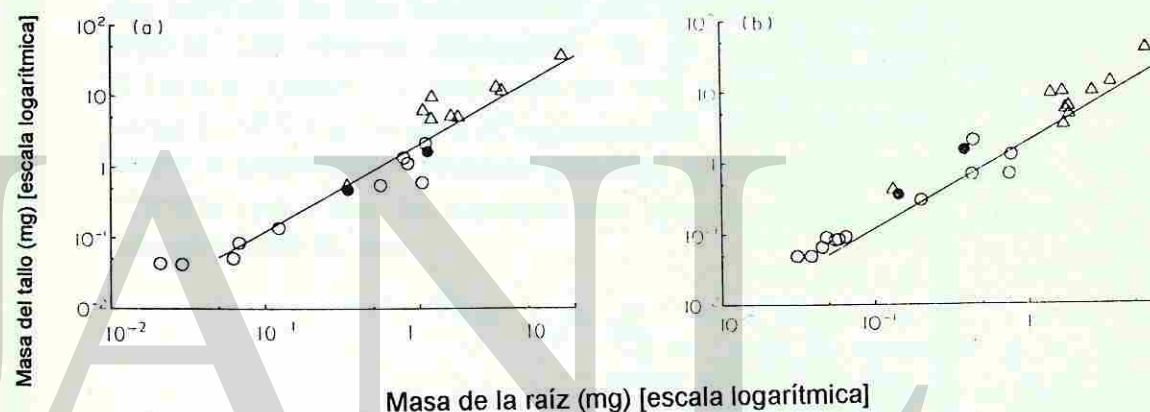


Fig. 4. La masa del tallo en relación a la masa de la raíz (a) para 20 especies de la zona árida australiana, cultivadas en un suelo secándose (experimento 3) y (b) para 24 especies cultivadas bajo condiciones de sombra (experimento 4): zacates (círculo claro), herbáceas (círculo obscuro) y leñosas (triángulo). Cada punto es la media de cada especie ($n = 6$ para la mayoría de las especies). Las pendientes de los ejes mayores reducidos al $\pm 95\%$ de límite de confiabilidad son 1.29 ± 0.11 para (a) ($GL = 18$) y 1.27 ± 0.12 para (b) ($GL = 22$). Las líneas muestran la relación ajustada de la Fig. 2b, para su comparación. Note que la mayoría de los puntos en (b) están sobre la línea.

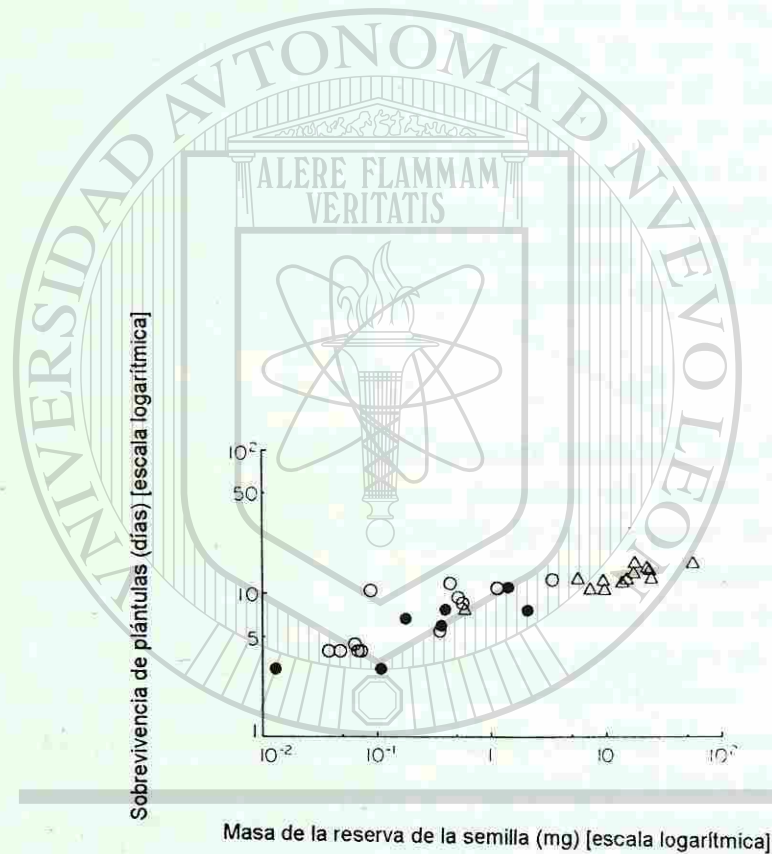


Fig. 5. Número promedio de días antes de la muerte de las plántulas ($n = 16$) de 33 especies de la zona árida australiana cultivadas sin nutrientes minerales, excepto los encontrados en la masa de reserva: zacates (círculo claro), herbáceas (círculo oscuro) y leñosas (triángulo). La pendiente del eje mayor reducido al $\pm 95\%$ de límite de confiabilidad es de 0.22 ± 0.04 (GL = 31).

EXPERIMENTO 6

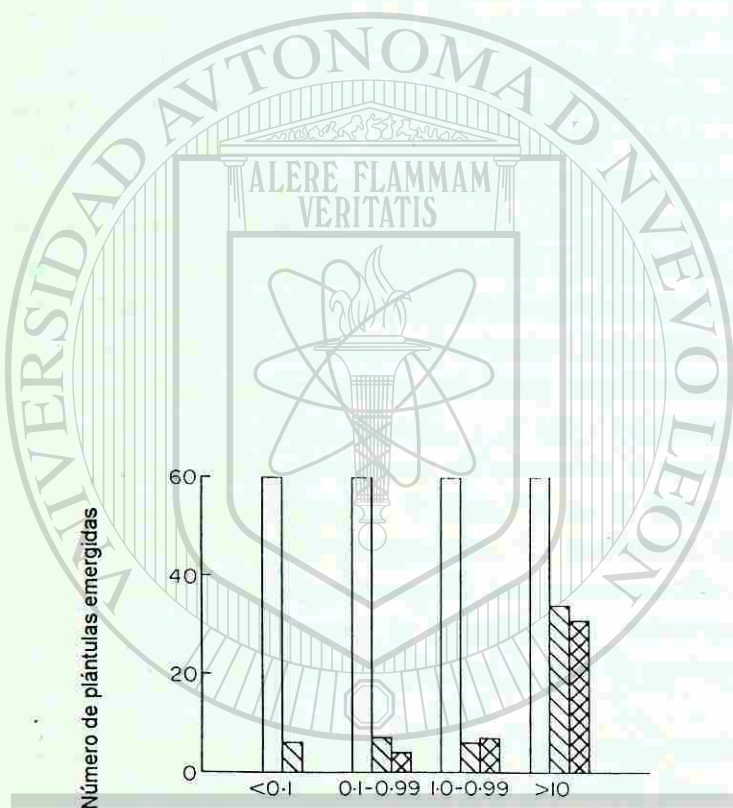
Las plántulas de especies con semillas más pesadas fueron capaces de emerger de profundidades mayores en el suelo (Fig. 6). Todas las especies emergieron cuando fueron cubiertas por 2 mm de suelo. Las plántulas de especies de semillas más pesadas tendieron a tener más individuos emergiendo de profundidades de 20 mm y 40 mm (Fig. 6). Ninguna plántula de especies con reserva alimenticia < 0.5 mg emergió de una profundidad del suelo de 40 mm. Sólo una especie con reserva alimenticia en el rango de 0.1-0.99 mg (*Cenchrus ciliaris*) y tres especies con reserva alimenticia en el rango 1.0-9.9 mg (*Acacia tetragonophylla*, *Aristida biglandulosa* y *Brassica tournefortii*) tuvieron plántulas que emergieron de 40 mm, mientras que todas las especies con reserva alimenticia > 10 mg emergieron de 40 mm.

Discusión

Tres factores afectan el tamaño de la plántula a un tiempo dado posterior a la lluvia: tamaño de la semilla, velocidad de germinación y tasa de crecimiento relativo (RGR). Los resultados aquí reportados, aunados a las velocidades de germinación reportadas en Jurado y Westoby (1992), proveen estimaciones de estos tres componentes. Sus efectos combinados se muestran en la Fig. 7, utilizando la tasa de crecimiento relativo del experimento 1 para las 32 especies incluidas en el experimento. Cada especie se representa por dos puntos conectados por una línea. La distancia entre el punto a la izquierda, para cada especie, y el eje y representa la velocidad de germinación para esa especie. El punto de la izquierda es la masa de la reserva, y el punto a la derecha es la masa de la plántula después de diez días de crecimiento. La pendiente de la línea entre ambos puntos representa la tasa de crecimiento relativos de los diez primeros días posteriores a la germinación: mientras mayor sea la pendiente de la línea más rápida será la tasa de crecimiento relativo.

Es evidente (Fig. 7) que la variable más importante que afecta el tamaño de las plántulas durante las primeras fases de éstas es la diferencia entre especies en el tamaño de la reserva. Aún cuando las plántulas de especies con semillas más pequeñas tuvieron una tasa de crecimiento más rápida y (en algunos casos) germinaron más pronto que las especies de semillas más pesadas, dentro de un período de veinte días las especies de semillas más ligeras tuvieron más probabilidades de tener una masa menor.

Así, las especies de semillas más grandes en general tienen más probabilidades de tener plántulas más grandes en un tiempo dado posterior a la lluvia, al menos dentro de los primeros 15-20 días; posterior a esto, se esperaría que la tasa de crecimiento relativo fuera progresivamente más importante. Este patrón ha sido generalmente supuesto en la literatura, pero hasta donde nosotros sabemos la única demostración previa de este punto en un ambiente árido fue hecha por Buckley (1982). El comparó tres especies de semillas grandes y cuatro de semillas pequeñas de los desiertos "Great Sandy" y "Gibson", 15 días posteriores a la plantación, y encontró raíces más largas para las especies con semillas más grandes.



Categorías de la masa de la reserva de la semilla (mg)

Fig. 6. Emergencia de las plántulas de diferentes profundidades del suelo en relación a la masa de la reserva de 24 especies de la zona árida australiana. Cada categoría de tamaño de semillas incluyó seis especies, con 10 plántulas por especie. Profundidad del suelo: 2 mm (barras blancas); 20 mm (barras con líneas diagonales simples); 40 mm (barras con líneas diagonales cruzadas).

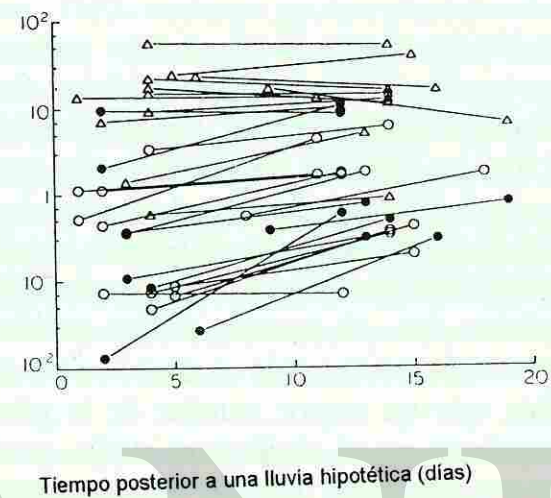


Fig. 7. Crecimiento de plántulas posterior a una lluvia hipotética para 32 especies de la zona árida australiana, utilizando la tasa de crecimiento relativo del experimento 1, además de información de la masa de la semilla y velocidad de germinación. Cada especie se representa por un par de puntos conectados por una línea: zacates (círculo claro), herbáceas (círculo oscuro) y leñosas (triángulo). El punto izquierdo para cada especie representa la masa de la reserva alimenticia y el tiempo promedio entre el contacto con agua y la germinación. La pendiente de la línea representa la tasa de crecimiento relativo, expresada en 10 días; el punto hacia la parte superior derecha por lo tanto representa la masa de la plántula 10 días posteriores a la germinación. La variación entre especies en el tamaño de las plántulas (puntos a la derecha) es influida principalmente por el tamaño de la reserva alimenticia en el momento de la germinación (puntos a la izquierda), siendo la velocidad de germinación y la tasa de crecimiento relativo durante los primeros 10 días de importancia secundaria.

En el trabajo aquí reportado se investigaron las posibles ventajas de adaptación de las semillas grandes en los ambientes áridos. Dentro de la flora de la parte árida de Australia Central, nuestros resultados rechazan la hipótesis de que las especies de semillas más pesadas distribuyen más recursos a las raíces en relación a los tallos durante el crecimiento inicial, siendo por lo tanto más tolerantes al secado del suelo durante el establecimiento. Los cocientes raíz/tallo no aumentaron sistemáticamente con el tamaño de la semilla en ninguno de los experimentos 1-4, bajo varias condiciones experimentales. Es posible que un mayor tamaño de la plántula como tal, sin ningún incremento en el cociente raíz/tallo, sea una ventaja, para sobrevivir en un suelo que se seca durante el establecimiento, pero hace falta demostrar esto experimentalmente.

Las especies con semillas más pesadas fueron capaces de emerger de mayores profundidades en el suelo, como podría esperarse, y como previamente se demostró en la zona árida por Buckley (1982). No resulta claro si la habilidad para emerger de la profundidad sea más ventajoso en zonas áridas que en otra parte. Buckley (1982) arguyó que las semillas en niveles de suelo más profundo tendrían menos riesgo de desecarse conforme se secaba el suelo superficial durante el establecimiento. Sin embargo, para que este efecto representara una ventaja para las semillas grandes, necesitarían estar enterradas a mayor profundidad (en promedio) que las semillas pequeñas. No existe evidencia de que esto ocurra, y de hecho parece más probable que las semillas pequeñas se entierren al caer en grietas superficiales.

Atkinson (1972) encontró que las plántulas de especies con semillas más grandes se mantuvieron independientes de los nutrientes minerales del suelo por un tiempo mayor que las especies con semillas más ligeras. De la misma forma, nuestros resultados en vermiculita indicaron que las especies de semillas más pesadas sobrevivieron más tiempo sin nutrientes minerales que las especies de semillas más ligeras. El aumento en tiempo de supervivencia no fue proporcional a las reservas alimenticias disponibles; para sobrevivir el doble de días, en promedio, las especies necesitaron semillas diez veces más pesadas (Fig. 5).

La habilidad para emerger de una profundidad mayor, y la habilidad para sobrevivir más antes de requerir nutrientes minerales del suelo son potencialmente relevantes para explicar por qué algunas especies dentro de una flora tienen semillas más grandes que otras. Sin embargo, no parece haber una razón para esperar que estas habilidades sean más importantes en las zonas áridas que en otros ambientes. Se esperaría que fueran más importantes en ambientes en donde las semillas estén típicamente enterradas - por ejemplo ambientes susceptibles a incendios - o en suelos con pocos nutrientes, respectivamente. Si las floras de las zonas áridas en realidad tienden a tener semillas más grandes que las floras mésicas de vegetación abierta, éstas no parecen ser posibles explicaciones.

Reconocimientos

D. Nelson y el Dr. Ch. Zammit dieron consejos prácticos en el diseño experimental. El Dr. M. Stafford Smith, M. Leishman, el Dr. N Reid, el Dr. B. Shipley y un arbitro anónimo hicieron útiles comentarios a versiones preliminares de este manuscrito. El personal de CSIRO en Alice Springs, en particular P. Masters, la Dra. M. Friedel y el Dr. S. Morton, aportaron benéficas discusiones así como apoyo logístico. El grupo del Dr. A. Johnson en CSIRO "Division of Tropical Agronomy" realizaron los análisis de nutrientes del suelo. E.J. fue apoyado por una beca de investigación de postgrado de la Universidad de Macquarie y complementada por CONACYT/UANL. Esta es la contribución número 124 de la Unidad de Biodiversidad y Biorecursos, Universidad de Macquarie.

Literatura citada

- Atkinson, D. 1972. Some general effects of phosphorus deficiency on growth and development. **New Phytologist**. 72:101-111.
- Baker H.G. 1972. Seed weight in relation to environmental conditions in California. **Ecology**,. 53:997-1010.
- Buckley, R.C. 1982. Seed size and seedling establishment in tropical arid dunecrest plants. **Biotropica**. 14:314-315.
- Dunlop, C.P. (Ed.). 1987. Checklist of the vascular plants of the Northern Territory. Conservation Commission of the Northern Territory. Technical report No. 26. Darwin. 87 pp.
- Fenner, M. 1978. A comparison of the abilities of colonizers and closed-turf species to establish from seeds in artificial swards. **Journal of Ecology**, 66:953-963.
- Fenner, M. 1983. Relationships between seed weight, ash content and seedling growth in 24 spp. of Compositae. **New Phytologist**. 95:697-706.
- Fenner, M. 1985. Seed Ecology. NY: Chapman & Hall. 151 pp.
- Foran, B.D. 1984. Central arid woodlands. Management of Australia's Rangelands (eds G. Harrington, A.D. Wilson & M.D. Young), pp. 299-315. CSIRO [®] Melbourne.
- Foster, S.A. 1986. On The adaptive value of large seeds for tropical moist forest trees: A review and synthesis. **The Botanical Review**,. 52:260-299.

- Foster, S.A. & Janson, C.H. 1985. The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. **Ecology**. 66:773-780.
- Grime, J.P. 1979. Plant strategies and vegetation processes. Chichester, Wiley. 222 pp.
- Grime, J.P. & Hunt, R. 1975. Relative growth rate: its range and adaptive significance in a local flora. **Journal of Ecology**. 63:393-422.
- Grime, J.P. and Jeffrey, D.W. 1965. Seedling establishment in vertical gradients of sunlight. **Journal of Ecology**. 53:621-642.
- Gross, K.L. 1984. Effects of seed size and growth form on seedling establishment on six monocarpic perennial plants. **Journal of Ecology**. 72:369-387.
- Harper, J.L. 1977. The Population Biology of Plants. NY: Academic. 892 pp.
- Harper, J.L. Lovell, D.H. and Moore, K.G. 1970. The shapes and sizes of seeds. *Annual Review of Ecology and Systematics*,. 1:327-351.
- Harvey, P.H. and Mace, G.M. 1982. Comparisons between taxa and adaptive trends: Problems of methodology. In Kings College sociobiology group (eds.). Current problems in sociobiology. Cambridge University Press. Cambridge. 343-361.
- Howe, H.F. and Smallwood, J. 1982. Ecology of seed dispersal. **Annual Review of Ecology and Systematics**,. 13:201-228.
- Janzen, D.H. 1969. Seed eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. **Evolution**,. 23:1-27.

- Johnson, A.D., Simons, J.G. & Daniel, R.A. 1985. Chemical procedures for the analysis of plant material: multielement, oil, sugars and gum. CSIRO Division of Tropical Agronomy Technical Memorandum No. 40.
- Jurado, E., Westoby, M. y Nelson, D. 1991. Diaspore weight, dispersal, growth form and perenniality of Central Australian plants. **Journal of Ecology**, 79: 811-830.
- Jurado, E. y Westoby M. 1992. Germination biology of selected central Australian Plants. **Australian Journal of Ecology**. 17:341-348
- Mazer, S.J. 1989. Ecological, taxonomic, and life history correlates of seed mass among Indiana Dune Angiosperms. **Ecological Monographs**,. 59:153-175.
- McArdle, B.H. 1988. The structural relationship: regression in biology. **Canadian Journal of Zoology**, 66:2329-2339.
- Millington, R.W. and Squires, V.R. 1980. A screening of selected pasture species for the floodplains of central Australia. CSIRO. Division of Land Resources Management. Technical Memorandum No. 80/4.
- Monteith, J.L. 1959. Solarimeter for field use. **Journal of Scientific Instrumentation**, 36:341-346.
- Rayner, J.M.V. 1985. Linear relations in biomechanics: the statistics of scaling functions. **Journal of Zoology, London**, A206:415-439.
- Salisbury, E.J. 1942. The reproductive capacity of plants. Bell. London. 244 pp.

- Salisbury, E.J. 1974. Seed size and mass in relation to environment. **Proceedings of the Royal Society of London**, B186:83-88.
- Shipley, B. & Peters, R.H. 1990. The allometry of seed weight and seedling relative growth rate. **Functional Ecology**, 4:523-529.
- Silvertown, J.W. 1981. Seed size, lifespan and germination date as coadapted features of plant life history. **American Naturalist**. 118:860-864.
- Sorensen, A.E. 1986. Seed dispersal by adhesion. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 17:443-463.
- Stebbins, G.L. 1971. Adaptive radiations of reproductive characteristics in angiosperms, II: Seeds and Seedlings. **Annual Review of Ecology and Systematics**. 2:237-260.
- Van der Pijl, L. 1972. **Principles of dispersal in higher plants**. Berlin: Springer. 162 pp. 2d ed.
- Willson, M.F. 1983. **Plant Reproductive Ecology**. Wiley, New York.

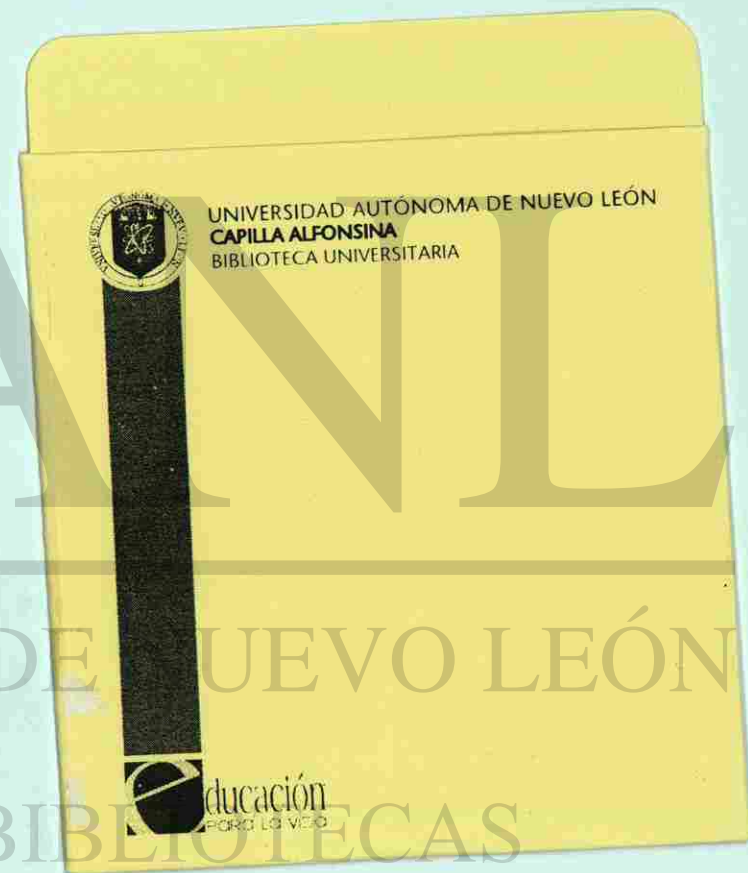
Apéndice 1. Tabla de contingencia de masa de reserva en las semillas con hábito, y longevidad de las especies utilizadas en el experimento 1.

Masa de reserva en las semillas (mg)	Hábito			Longevidad		
	Zacates	Herbáceas	Leñosas	Anuales	Semiperennes	Perennes
<0.1	5	3	0	5	2	1
0.1-0.99	4	3	1	4	0	4
1.0-9.9	3	2	3	1	0	7
>10	0	0	8	0	0	8

Apéndice 2. Características de las especies utilizadas en los experimentos 1-6. La nomenclatura se tomó de Dunlop (1987). Simbología: * especie introducida; F, herbácea; G, gramínea; W, leñosa; A, anual; P, perenne (>5 años); S/P semi-perenne (<5 años). Se indican los experimentos en los que se utilizó cada especie.

Especies	Hábito	Longevidad	Peso de Reserva (mg)	Experimento
Reserva alimenticia < 0.1 mg				
ASTERACEAE				
<i>Calocephalus platycephalus</i> (F. Muell.) Benth			F A	0.027 1
CHENOPODIACEAE				
<i>Dysphania glomulifera</i> (Ness) Paul Wilson			F A	0.013 1,5
<i>Dysphania rhadinostachya</i> (F. Muell.) A.J. Scott			F A	0.085 1
POACEAE				
* <i>Eragrostis barrelieri</i> Daveau	G	A	0.048	1-6
<i>Eragrostis dielsii</i> Pilger	G	S/P	0.068	1-6
<i>Eragrostis leptocarpa</i> Benth.	G	A	0.038	2-6
<i>Sporobolus caroli</i> Mez	G	P	0.088	1-6
<i>Tripogon loliiformis</i> (F. Muell.) E. Hubbard	G	S/P	0.073	1-6
<i>Triaphis mollis</i> R.Br.	G	A	0.074	1-6
Reserva alimenticia de 0.1-0.99 mg				
AMARANTHACEAE				
<i>Alternanthera angustifolia</i> R. Br.			F A	0.368 1-6
<i>Amaranthus mitchellii</i> Benth.			F A	0.400 5
ASTERACEAE				
<i>Vittadina eremaea</i> N. Burb			F A	0.384 1

CRUCIFERAE				
* <i>Sisymbrium erysimoides</i> Desf.	F	A	0.108	1,5
CHENOPODIACEAE				
<i>Chenopodium melanocarpum</i> (J.M. Black)	F	A	0.178	5
J.M. Black				
MYRTACEAE				
<i>Eucalyptus socialis</i> F. Muell. ex Miq.	W	P	0.591	1-6
POACEAE				
<i>Aristida inaequiglumis</i> Domin	G	P	0.565	1,5
* <i>Cenchrus ciliaris</i> L.	G	P	0.517	1-6
<i>Chloris pectinata</i> Benth.	G	A	0.127	2-4,6
<i>Dactyloctenium radulans</i> (R.Br.) Beauv.	G	A	0.439	1-6
<i>Enneapogon avenaceus</i> (Lindl.) C.E. Hubbard	G	S/P	0.358	1-6
Reserva alimenticia 1.0-9.9 mg				
BRASSICACEAE				
* <i>Brassica tournefortii</i> Gouan	F	A	9.663	1-6
CAESALPINACEAE				
<i>Cassia nemophila</i> A. Cunn. ex Vogel	W	P	9.409	1,5
MALVACEAE				
<i>Malvastrum americanum</i> (L.) Torr.	F	P	2.077	1,5
MIMOSACEAE				
<i>Acacia aneura</i> F. Muell. ex Benth.	W	P	5.669	2,6
<i>Acacia kempeana</i> F. Muell.	W	P	1.411	1-6
<i>Acacia tetragonophylla</i> F. Muell.	W	P	7.192	1-6
POACEAE				
<i>Aristida biglandulosa</i> J.M. Black	G	P	3.402	1-6
<i>Astrelia pectinata</i> (Lindl.) F. Muell. ex Benth.	G	P	1.131	1-6
<i>Cymbopogon oblectus</i> S.T. Blake	G	P	1.133	1,5
Reserva alimenticia > 10 mg				
MIMOSACEAE				
<i>Acacia estrophiolata</i> F. Muell.	W	P	14.945	1-6
<i>Acacia farnesiana</i> (L.) Willd	W	P	55.932	1-6
<i>Acacia ligulata</i> A. Cunn. ex Benth.	W	P	13.675	1-6
<i>Acacia murrayana</i> F. Muell. ex Benth.	W	P	23.470	1,5
<i>Acacia victoriae</i> Benth.	W	P	22.205	1,6
PITTOSPORACEAE				
<i>Pittosporum phylliraeoides</i> DC	W	P	17.09	1-6
PROTEACEAE				
<i>Hakea leucoptera</i> R. Br.	W	P	7.476	1-6
SAPINDACEAE				
<i>Atalaya hemiglauca</i> (F. Muell.) F. Muell. ex Benth.	W	P	24.439	1,5





U A N

IDAD AUTÓNOMA DE NUEVO

CCIÓN GENERAL DE BIBLIOTEC