



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
ECOLOGÍA

EFFECTO DEL TAMAÑO DE LA SEMILLA SOBRE LA TOLERANCIA AL
ESTRÉS HÍDRICO EN HIERBAS DE UN PASTIZAL SEMIÁRIDO

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

MARCELA MARTÍNEZ LÓPEZ

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS:

DR. CARLOS MARTORELL DELGADO, FACULTAD DE CIENCIAS UNAM

COMITÉ TUTOR:

DRA. CLARA TINOCO OJANGUREN, INSTITUTO DE ECOLOGÍA UNAM

DR. ALEJANDRO ZAVALA HURTADO, POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

MÉXICO, D.F.

SEPTIEMBRE 2014



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
ECOLOGÍA

EFFECTO DEL TAMAÑO DE LA SEMILLA SOBRE LA TOLERANCIA AL
ESTRÉS HÍDRICO EN HIERBAS DE UN PASTIZAL SEMIÁRIDO

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

MARCELA MARTÍNEZ LÓPEZ

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS:

DR. CARLOS MARTORELL DELGADO, FACULTAD DE CIENCIAS UNAM

COMITÉ TUTOR:

DRA. CLARA TINOCO OJANGUREN, INSTITUTO DE ECOLOGÍA UNAM

DR. ALEJANDRO ZAVALA HURTADO, POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

MÉXICO, D.F.

SEPTIEMBRE 2014



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

OFICIO FCIE/DEP/472/14

ASUNTO: Oficio de Jurado

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
P r e s e n t e

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **12 de mayo de 2014** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Ecología** del (la) alumno (a) **MARTÍNEZ LÓPEZ MARCELA** con número de cuenta **303120317** con la tesis titulada **“Efecto del tamaño de la semilla sobre la tolerancia al estrés hídrico en hierbas de un pastizal semiárido”**, realizada bajo la dirección del (la) **DR. CARLOS MARTORELL DELGADO**:

Presidente: DRA. ALMA DELFINA LUCÍA OROZCO SEGOVIA
Vocal: DR. ERICK DE LA BARRERA MONTPELLIER
Secretario: DR. JOSÉ ALEJANDRO ZAVALA HURTADO
Suplente: DR. JORDAN KYRIL GOLUBOV FIGUEROA
Suplente: DRA. CLARA LEONOR TINOCO OJANGUREN

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

Atentamente
“POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU”
Cd. Universitaria, D.F., a 02 de septiembre de 2014

Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga
Coordinadora del Programa



Agradecimientos Institucionales

Agradezco a:

- El Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México.
- El Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca otorgada durante el periodo 2011-2013.
- El programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT-DGPA UNAM) por el financiamiento otorgado para la realización de esta investigación a través del proyecto PAPIIT IN225511, dirigido por el Dr. Carlos Martorell Delgado.
- Los miembros de mi Comité Tutorial:
Al Dr. Carlos Martorell Delgado por su apoyo constante para la realización de esta investigación.

A la Dra. Clara Tinoco por sus valiosas aportaciones a este trabajo, por su apoyo para la realización de esta investigación, especialmente por su hospitalidad y ayuda durante mi estancia en el Instituto de Ecología, Unidad Hermosillo, Sonora.

Al Dr. Alejandro Zavala por sus valiosos comentarios y correcciones a este trabajo, y por su entusiasmo mostrado para mejorar este trabajo.

- A Marco Antonio Romero Romero por su constante apoyo técnico, su paciencia y ayuda con el equipo de cómputo.

Agradecimientos a título personal

A Carlos Martorell por ser un científico ejemplar y un tutor dedicado a sus estudiantes, por enseñarme el maravilloso mundo del pastizal de Concepción Buenavista. Especialmente le agradezco la paciencia y el apoyo constante para la realización de mi tesis, incluso antes de que fuera aceptada en el posgrado. Muchas gracias, querido Carlos.

A mis sinodales: Dra. Alma Orozco, Dr. Alejandro Zavala, Dr. Jordan Kyril, Dra. Clara Tinoco y al Dr. Erick de la Barrera, por el tiempo que dedicaron a revisar este trabajo, y por sus comentarios que ayudaron a mejorar esta tesis.

A Anabel Díaz y a José F. Martínez por su ayuda en la realización del experimento en el Instituto de Ecología, Unidad Hermosillo, Sonora.

Al Comisariado de Bienes Comunales de Concepción Buenavista, Oaxaca, y a toda su comunidad por las facilidades otorgadas para poder trabajar en su municipio, tanto a mí como a los estudiantes del laboratorio de Ecología de Ambientes Limitantes.

A todos los que me ayudaron en mis experimentos de campo: Carlos Martorell, Verónica Zepeda, Alejo Torres, Alba Navarrete, Luis Fernando Valdés Villarreal Boullosa, Erick García, Diego García, Elizabeth Montoya, Estefanía Lezama, Benito Vázquez, Melbi Ramos-Fabiel, Alejandra Martínez, Rubén Galicia, Fernanda Herce y Saúl Ulloa.

Agradezco especialmente a Simona Santiago (Nona) por consentirnos tanto en campo, por hacernos sentir como en casa, por darnos tanto cariño, alegría y palabras sabias, por hacer que el trabajo de campo sea tan agradable; especialmente por la comida tan rica e inolvidable. Muchas gracias, querida Nona.

Muchas gracias a Alba Navarrete y a Alejo Torres por su gran ayuda en el trabajo de campo, por su compañía y por las provisiones de alimento.

Agradezco mucho a Verónica Zepeda por su ayuda en campo, por hacer que el trabajo de campo fuera divertido y lleno de aprendizaje; sobre todo por la compañía y las anécdotas llenas de risas.

A Luis Fernando Valdés Villarreal, a quien conocí gracias a este trabajo de tesis, especialmente por su apoyo y cariño en momentos difíciles de la vida. También por hacer que el trabajo de campo fuera tan divertido y asombroso al asomarse al micromundo del pastizal, por las lecciones de fotografía, y por ser una persona crítica. Muchas gracias, querido Luis.

A todos los integrantes del laboratorio de Diversidad Vegetal y del laboratorio de Ecología de Ambientes Limitantes por los comentarios, sugerencias y palabras de apoyo que sirvieron para mejorar esta tesis, además de ayudarme en mi formación académica. En especial agradezco a Daniel S. Ochoa por sus comentarios para mejorar este trabajo y, sobre todo, por su apoyo y cariño en

momentos complicados. Muchas gracias, querido Daniel.

A Edgar González por sus atinados comentarios y aclaraciones constantes frente a dudas matemáticas, por el café y por escuchar atentamente, por ser honesto y crítico. Gracias, querido Edgar.

A Karla Soto, Gisela Durán, Yolotzin Bravo y Lorena Villanueva por su apoyo incondicional en esta etapa tan difícil. Agradezco mucho esta amistad tan valiosa, llena de aprendizaje y cariño sincero. También agradezco a muchos amigos que han estado ahí para apoyarme en diversos momentos de la vida.

A mis hermanos y a mis padres por el apoyo incondicional, las palabras sabias y por tanto cariño. Muchas gracias, familia.

Dedico este trabajo a mi gran amigo Carlos Enrique Chávez Solís y a Carlos Hesselbart Márquez.

"The world looks so different after learning science... These are beautiful things, and the content of science is wonderfully full of them. They are very inspiring, and they can be used to inspire others."
Richard Feynman (1966)

ÍNDICE

| | |
|---|-----------|
| RESUMEN..... | 3 |
| ABSTRACT | 5 |
| Introducción | 7 |
| <i>Relación entre el estrés y el tamaño de la semilla.....</i> | <i>7</i> |
| <i>Tamaño de la semilla y estrés hídrico.....</i> | <i>9</i> |
| <i>Indicadores de estrés hídrico usados en este estudio.....</i> | <i>11</i> |
| Hipótesis y predicciones..... | 12 |
| Objetivos:..... | 13 |
| <i>General</i> | <i>13</i> |
| <i>Particulares</i> | <i>13</i> |
| Métodos | 14 |
| <i>Sitio y especies de estudio</i> | <i>14</i> |
| <i>Diseño experimental.....</i> | <i>16</i> |
| <i>Análisis de datos</i> | <i>19</i> |
| Resultados..... | 29 |
| <i>Condiciones ambientales</i> | <i>29</i> |
| <i>Tolerancia al estrés en campo.....</i> | <i>32</i> |
| <i>Germinación en diferentes potenciales osmóticos</i> | <i>35</i> |
| <i>Análisis de Componentes Principales</i> | <i>36</i> |
| Discusión | 38 |
| <i>Estrés hídrico en condiciones de campo</i> | <i>38</i> |
| <i>Tolerancia al estrés hídrico en la germinación</i> | <i>39</i> |
| <i>Tolerancia al estrés hídrico en la supervivencia</i> | <i>42</i> |
| <i>Tolerancia al estrés hídrico en el crecimiento y la fecundidad</i> | <i>43</i> |
| <i>Desempeño y tolerancia al estrés hídrico</i> | <i>44</i> |
| Conclusiones..... | 47 |
| Literatura citada..... | 48 |
| ANEXO 1. Germinación en campo | 54 |
| Anexo 1.1. Germinación en campo. Valores de AIC. | 56 |
| Anexo 1.2. Germinación en campo. Gráficas. | 57 |
| ANEXO 2. Crecimiento y supervivencia | 59 |
| Anexo 2.1. Crecimiento. Valores de AIC. | 62 |
| Anexo 2.2. Supervivencia. Valores de AIC. | 63 |
| Anexo 2.3. Supervivencia. Gráficas. | 64 |
| ANEXO 3. Germinación en condiciones de laboratorio. Gráficas..... | 66 |

RESUMEN

El estrés afecta de manera diferente a distintas especies dependiendo de sus atributos, como por ejemplo el tamaño de la semilla. Hay evidencia de que el tamaño (peso) de la semilla tiene un efecto sobre la germinación y el establecimiento. Dicho efecto es más evidente en ambientes estresantes, ya que se ha documentado que las plántulas provenientes de semillas grandes tienen ventajas sobre las que provienen de semillas chicas. En ambientes con poca disponibilidad de agua, por ejemplo, se esperaría que las especies de semilla grande fueran más tolerantes al estrés hídrico. Aunque en la literatura se acepta la hipótesis de que las especies de semilla grande son más tolerantes al estrés hídrico que las de semilla chicas, la evidencia aún es limitada y contradictoria. Esto se debe a la discrepancia que hay entre los estudios realizados en condiciones naturales y los de invernadero, sobre todo en condiciones de poca disponibilidad de agua. Por ello, en este trabajo se realizaron experimentos en campo y en laboratorio para evaluar la resistencia al estrés hídrico en relación con el tamaño de la semilla en 12 especies diferentes. Debido a que en los ambientes áridos y semiáridos se ha visto que el sombreado y la profundidad del suelo influyen en el grado de estrés hídrico que experimenta una planta, usamos estos factores para tener un gradiente de estrés.

Los experimentos en condiciones naturales se llevaron a cabo en un pastizal semiárido de la Mixteca Alta en Oaxaca. Se seleccionaron 12 especies con semillas de diferente peso. Se evaluó la germinación, la supervivencia, el crecimiento y la fecundidad de las especies a lo largo de un gradiente de estrés hídrico relacionado con la profundidad del suelo y el sombreado en condiciones naturales. En el laboratorio se estudió cómo afecta el potencial osmótico a la germinación de especies con semillas de diferente tamaño. Se utilizaron modelos lineales generalizados de efectos mixtos para analizar la germinación, la supervivencia, el crecimiento y la fecundidad. Posteriormente, se calculó una medida de tolerancia al estrés hídrico comparable entre las especies para cada elemento del desempeño.

Se hicieron correlaciones de Pearson entre el tamaño de la semilla y la tolerancia al estrés hídrico separando las especies de monocotiledóneas y dicotiledóneas. Finalmente, las medidas de tolerancia al estrés hídrico fueron englobadas en un análisis de componentes principales (ACP). Se hizo una correlación con los puntajes (*scores*) obtenidos para cada especie y el tamaño de la semilla.

De acuerdo con la hipótesis planteada en este estudio, se encontró que las especies con semilla de mayor peso tienen una mayor tolerancia al estrés hídrico que las de menor peso en condiciones naturales. Este

patrón se encontró para la germinación y la supervivencia, pero no en términos del crecimiento y la fecundidad. Durante la germinación en condiciones naturales, el efecto de la sombra fue más marcado para las especies con semilla de menor peso. Para la supervivencia se observó un efecto del tamaño de la semilla únicamente en la etapa adulta, que fue la que experimentó un gradiente intenso de estrés hídrico. En contraste, en el experimento de laboratorio no se encontró una relación entre el tamaño de la semilla y la tolerancia al estrés hídrico. Aunque los resultados particulares (germinación, supervivencia, crecimiento) no concordaron totalmente con lo esperado, el resultado basado en el ACP permite confirmar la hipótesis ya que integra diversas medidas de tolerancia al estrés hídrico.

Con base en la correlación entre el peso de la semilla y los puntajes de cada especie (obtenidos del ACP), se confirma la hipótesis planteada: entre especies, hay una relación positiva entre el tamaño de la semilla y la tolerancia al estrés hídrico.

Palabras clave: tamaño de semilla, estrés hídrico, ambientes semiáridos, tolerancia al estrés, potencial hídrico.

ABSTRACT

Stress affects different species in a different way, depending on species traits such as seed size. There is evidence that seed size has an effect on germination and establishment. That effect is more evident in stressful environments because it has been reported that seedlings of large-seeded species have advantages over seedlings from small seeds. In environments with low availability of water, for example, large-seeded species would be expected to be more tolerant to water stress. However, in the literature, this hypothesis is generally accepted despite the fact that the evidence is limited. This is because of the discrepancy between experiments conducted in field, laboratory, and greenhouse conditions. Hence, in this study we performed experiments in field and controlled conditions to assess water-stress tolerance in relation to seed size of 12 different species. It has been reported in arid and semiarid environments that shade and soil depth influence water stress, so we used those factors as water stress gradient.

The experiments in field conditions were performed in a semiarid grassland in the Mixteca Alta region, Oaxaca, Mexico. Twelve species with different seed size were selected. Germination, survival, growth and reproductive output were evaluated along a water stress gradient related to soil depth and shade in field conditions. In laboratory conditions, the effect of osmotic potential on germination was evaluated.

Generalized Mixed Models were used to analyze germination, survival, growth and reproductive output. Then, a measure of water stress tolerance between species for each element of fitness was calculated.

Pearson correlation coefficients between seed size and water stress tolerance were calculated separating species in monocotyledons and dicotyledons. Finally, all measures of water stress tolerance were summarized through a principal components analysis (PCA). A correlation between the scores of each species and seed size was also calculated.

In accordance to the hypothesis in this study, we found that large-seeded species were more tolerant to water stress than species with small seeds. This pattern was founded for germination and survival, but not in terms of growth or reproductive output. For the germination under field conditions, the effect of shade was stronger for small-seeded species. For survival we observed an effect of seed size only in adult plants, because water stress was more intense at this stage. In contrast, under laboratory conditions there was no relation between seed size and water stress tolerance. Although particular components of fitness (growth and fecundity) did not match the patterns expected by theory, the result from the PCA allow us to confirm the hypothesis because it integrates different measures of water stress.

Based on the correlation between seed size and scores for each species (from the PCA) we can confirm the proposed hypothesis: between species, there is a positive relation with seed size and water stress tolerance.

Key words: seed size, water stress, semiarid environments, water stress tolerance, water potential.

Introducción

Relación entre el estrés y el tamaño de la semilla

El estrés en plantas puede ser definido como cualquier condición que afecte negativamente o bloquee el metabolismo, crecimiento o desarrollo de un individuo (Lichtenthaler 1998), es decir, afecta negativamente el desempeño. Existe una gran cantidad de formas de estrés, como la escasez de recursos (aridez, falta de nutrientes o luz), presencia de sustancias tóxicas (salinidad, metales pesados), o condiciones adversas (temperaturas extremas, iluminación excesiva) (Facelli 2008). El entorno biológico puede inducir estrés, por ejemplo o cuando los recursos se agotan por la competencia, o atenuarlo, como en el caso de la facilitación (Grime 1979, Franco y Nobel 1989).

El estrés afecta de manera diferente a distintas especies dependiendo de sus atributos (Grime 1977, Chapin 1980, Grubb 1998), como el tamaño de la semilla. Hay evidencia de que la variación en el tamaño (peso) de la semilla, dentro de una especie, tiene un efecto sobre la germinación y el establecimiento (Baker 1972, Buckley 1982, Foster 1986, Wulff 1986, Leishman y Westoby 1994, Caddick y Linder 2002, Khurana y Singh 2004). Dicho efecto, tanto intra como interespecíficamente, es más evidente en ambientes estresantes, ya que se ha documentado que las plántulas provenientes de semillas grandes tienen ventajas sobre las que provienen de semillas chicas (Leishman y Westoby 1994, Leishman *et al.* 2000, Facelli 2008, Khurana y Singh 2004). Las semillas grandes tienen una mayor cantidad de reservas que pueden emplear las plántulas, lo que favorece el establecimiento exitoso de las mismas al permitirles afrontar las condiciones ambientales adversas (Baker 1972, Moles y Westoby 2004, Leck *et al.* 2008, Facelli 2008, Beaton y Dudley 2010). Algunas reservas, como los carbohidratos, pueden conferir directamente cierta tolerancia a la desecación, servir como antioxidantes, como sustratos para la respiración durante el desarrollo del embrión y como protección contra el estrés (Bewley *et al.* 2013).

Milberg y Lamont (1997) mencionan que las semillas más grandes, al tener una mayor cantidad de carbohidratos en el endospermo que las semillas chicas, darán lugar a plántulas con un mejor inicio en su ciclo de vida.

Las plántulas de mayor talla en general tienen mejor desempeño que las pequeñas. Por ejemplo, hay una relación positiva entre el tamaño de la semilla y la supervivencia de las plántulas (Buckley 1982). Las semillas grandes dan lugar a plántulas más grandes que las provenientes de semillas pequeñas, por lo que pueden ser más tolerantes a las condiciones adversas. Sin embargo, esa ventaja de tamaño se mantiene por un periodo corto después de la germinación (Westoby *et al.* 1992). Asimismo, al comparar especies con semillas de diferente peso se ha encontrado que las plantas provenientes de semillas más grandes tienen un mejor desempeño en condiciones de competencia intra o interespecífica en comparación con las plántulas de semillas más pequeñas (Wulff 1986, Turnbull *et al.* 1999).

Por otro lado, una ventaja de las especies de semilla chica es que la tasa de depredación de semillas es menor para éstas en comparación con las especies de semillas grandes (Aarssen *et al.* 2006). Además de que en una lluvia de semillas, el peso de éstas está negativamente relacionado con la densidad, por lo que son más abundantes las semillas de menor peso (Moles y Westoby 2006). En cuanto a la resistencia al estrés, las semillas pequeñas suelen formar y permanecer en bancos de semillas con más frecuencia que las grandes hasta que las condiciones son favorables (Leck *et al.* 2008, Moles y Leishman 2008). Esto es una forma de evasión y no de tolerancia al estrés.

Hay entonces evidencia clara de que, en general, el tamaño de la semilla se relaciona con algunos componentes de tolerancia al estrés (Chapin *et al.* 1993, Grubb 1998, Facelli 2008). Sin embargo, cuando se trata de estrés hídrico, la hipótesis de que las especies de semilla grande tienen mayor tolerancia que las de semilla chica está en debate, y, como lo señalan Leishman *et al.* (2000) la evidencia es limitada y equívoca.

Tamaño de la semilla y estrés hídrico

Las plántulas de semillas grandes serían más tolerantes al estrés hídrico al producir, rápidamente, raíces con las que pueden acceder al agua contenida en los horizontes más profundos del suelo y almacenarla para afrontar la sequía. Entonces, tendrían una ventaja para establecerse en condiciones áridas (Baker 1972, Jurado y Westoby 1992, Leishman y Westoby 1994, Facelli 2008). Una mayor cantidad de reservas les permite a las plántulas desarrollar rápidamente, además de raíces, el tejido fotosintético para empezar a obtener recursos (Hewitt 1998).

Debido a su baja tolerancia al estrés, las semillas germinarían sólo en condiciones favorables que aseguren la supervivencia de la plántula (Flores y Jurado 2003, Facelli 2008). En ambientes áridos, la sensibilidad a la disponibilidad de agua y la latencia estacional son algunas adaptaciones que previenen la germinación si las condiciones no son adecuadas (Facelli 2008). Puesto que una mayor cantidad de reservas reduce el riesgo de morir durante el establecimiento (Facelli 2008), germinar en el momento adecuado es especialmente determinante para la supervivencia de las plántulas provenientes de semillas pequeñas (Venable y Brown 1988, Philippi 1993, Facelli 2008).

También hay evidencia de que los mecanismos de facilitación son importantes durante el establecimiento en zonas áridas, probablemente porque las plantas ya establecidas atenúan el estrés ambiental en su vecindario (Franco y Nobel 1989, Villarreal-Barajas y Martorell 2009). Entonces, en sitios áridos, las plántulas procedentes de semillas pequeñas, que serían menos resistentes, difícilmente podrían establecerse en ausencia de mecanismos que reduzcan el estrés al que están sometidas. En un pastizal semiárido Zepeda (2013) encontró que, en efecto, las especies con semilla chica se ven más facilitadas por sus vecinos que las especies con semilla grande.

De acuerdo con la teoría, se esperaría que las especies de semilla grande fueran más resistentes al estrés hídrico durante la germinación y el establecimiento en comparación con las especies de semilla

chica. Esto se ha observado bajo condiciones controladas en laboratorio o invernadero (Buckley 1982, Wulff 1986, Leishman y Westoby 1994, Khurana y Singh 2004). Sin embargo, en condiciones de campo no hay evidencia de que las especies de semilla grande sean las más tolerantes a la falta de agua en dichas etapas. Leishman y Westoby (1994) encontraron que no hay diferencia en la germinación ni en la tasa de supervivencia entre especies con semillas de diferente tamaño. Incluso, en algunos casos, las plántulas provenientes de semillas chicas tuvieron mayor supervivencia en estrés hídrico que las de semillas grandes (Wulff 1986, Hendrix y Trapp 1992). Se ha propuesto que las plántulas de semillas chicas podrían tener una ventaja sobre las de semilla grande al ser más resistentes al estrés hídrico. Esto se debe a que bajo condiciones de escasez de agua, las plántulas procedentes de semillas grandes tendrían una mayor área foliar que sostener, por lo que pierden más agua por evapotranspiración (Hendrix y Trapp 1992, Wulff 1986, Leishman y Westoby 1994).

Estos resultados contradictorios pueden deberse a diferencias en los estudios en términos de los métodos empleados, como son (1) Las condiciones en las que se desarrolló el estudio (laboratorio o campo). Si bien en campo las especies de semilla chica sobreviven más que las de semilla grande (Wulff 1986, Hendrix y Trapp 1992), lo contrario sucede en el laboratorio (Khurana y Singh 2004). (2) La variable en la que se midió la tolerancia al estrés. Por ejemplo, en un mismo experimento se encontró que el estrés redujo más fuertemente la velocidad de germinación de las semillas con mayor peso, pero afectó de la misma manera a la tasa relativa de crecimiento (RGR, por sus siglas en inglés: *relative growth rate*) en todas las especies independientemente del tamaño de su semilla (Khurana y Singh 2004). (3) La etapa del ciclo de vida. Metz *et al.* (2010) mencionan que hace falta información de la relación entre el tamaño de la semilla y la supervivencia en etapas posteriores al establecimiento bajo condiciones de estrés. Por ejemplo, las plantas de semilla grande, que putativamente pueden invertir más en raíces largas, podrían tener mayor acceso al agua en etapas relativamente tardías de su ciclo de vida (Hewitt 1998, Facelli 2008). Además, los

estudios de etapas tempranas del ciclo de vida son escasos. En consecuencia, para entender la relación entre el tamaño de la semilla y la tolerancia al estrés, es necesario realizar los experimentos en condiciones naturales, tomar en cuenta diferentes variables del desempeño de las plantas (germinación, supervivencia, crecimiento) y distintas etapas del ciclo de vida.

En este trabajo, pongo a prueba la hipótesis de que las especies de semilla grande son más tolerantes al estrés hídrico que las especies de semilla chica en condiciones naturales. Para ello se usaron 13 especies con diferente tamaño de semilla en un pastizal semiárido de Oaxaca, México. Algunas especies se monitorearon a lo largo de todo su ciclo de vida, y evalué su tolerancia al estrés a través de diferentes medidas de desempeño. Asimismo, se puso a prueba la hipótesis bajo condiciones controladas tomando en cuenta únicamente la germinación.

Indicadores de estrés hídrico usados en este estudio

Para poner a prueba la relación entre el tamaño de la semilla y la tolerancia a la escasez de agua, se tomaron en cuenta dos factores que determinan el estrés hídrico en condiciones naturales en el sitio de estudio: la sombra y la profundidad del suelo.

Los suelos someros pueden contener gran cantidad de agua después de una lluvia, aunque en general la pierden más rápidamente que los suelos profundos, y en consecuencia son más secos que éstos (Belcher *et al.* 1995). El sitio de estudio se caracteriza por tener suelos muy delgados sobre una plancha de toba volcánica. Hay una gran heterogeneidad en la profundidad del suelo, y conforme esta última aumenta, hay mayor disponibilidad de agua (Villarreal-Barajas y Martorell 2009, Martorell y Martínez-López 2014). Por lo tanto, la profundidad del suelo es un indicador de estrés hídrico local. La sombra disminuye la temperatura del aire, del suelo y de las hojas, previene el sobrecalentamiento de la planta, reduce las tasas de evaporación y evapotranspiración, y mantiene la humedad del aire y del suelo (Valiente-

Banuet y Ezcurra 1991, Holmgren *et al.* 1997, Callaway 2007), por lo que aumenta la disponibilidad de agua (Flores y Jurado 2003).

Para poner a prueba la hipótesis bajo condiciones controladas se utilizó el potencial osmótico como indicador de estrés hídrico. El polietilenglicol (PEG) se ha utilizado frecuentemente para evaluar la germinación en condiciones de estrés hídrico (McWilliam y Phillip 1970). Cada disolución con PEG puede tener un peso molecular diferente, y por lo tanto, un nivel de potencial osmótico distinto. De esta forma se puede inducir estrés hídrico a través de diferentes potenciales osmóticos (medidos en MPa; Hardegree y Emmerich 1990).

Hipótesis y predicciones

El estrés reduce el desempeño, pero lo hace menos en las especies tolerantes que en las vulnerables. Por lo tanto, si la hipótesis de que las especies de semilla grande son más tolerantes al estrés hídrico que las especies de semilla chica es cierta, esperamos que se verifiquen las siguientes predicciones:

- 1) El desempeño (germinación, supervivencia, crecimiento o fecundidad) de las especies de semilla grande cambia poco a lo largo del gradiente de profundidad del suelo, mientras que las de semilla pequeña sufren reducciones importantes en su desempeño en los suelos someros y estresantes.
- 2) Los altos niveles de radiación tienen un efecto más negativo sobre el desempeño de las especies de semilla chica que sobre el de las especies de semilla grande.
- 3) Las semillas de menor tamaño (peso) germinan en potenciales osmóticos cercanos a cero, mientras que las semillas de mayor peso germinan en intervalos más amplios de potenciales osmóticos.

4) Si se consideran en conjunto varias medidas de tolerancia basadas en los diferentes componentes del desempeño (germinación, supervivencia, crecimiento o fecundidad), la tolerancia al estrés aumenta con el tamaño de la semilla.

Objetivos:

General

Comparar el desempeño de especies con diferente tamaño de semilla bajo diferentes niveles de estrés hídrico, en condiciones naturales y en condiciones de laboratorio.

Particulares

1. Caracterizar las variaciones en la temperatura y el potencial hídrico a lo largo de un gradiente de profundidad del suelo en condiciones de sol y sombra.
2. Determinar la tasa de germinación, supervivencia, crecimiento y reproducción de especies con semillas de diferente tamaño a lo largo de un gradiente de estrés hídrico relacionado con la profundidad del suelo y la condición de sombra.
3. Evaluar la germinación de las semillas dependiendo de su tamaño y la intensidad del estrés en condiciones naturales y de laboratorio.

Métodos

Sitio y especies de estudio

El sitio de estudio se localiza en el municipio de Concepción Buenavista, en la Mixteca Alta, Oaxaca. El clima es semiárido (BS1kw(w)igw”) con una precipitación media anual de 530.3 mm y temperatura media anual de 16 °C. Debido a que es un sistema semiárido, el agua es uno de los factores más limitantes en el sistema. Generalmente, las lluvias ocurren en pulsos breves pero tempestuosos, de mayo a septiembre (Almanza-Celis y Martorell 2008). La época de canícula se presenta entre julio y agosto (Magaña *et al.*, 1999), y puede presentar una gran variación interanual en intensidad y/o en duración (Santini 2009).

El sitio está cubierto principalmente por pastizales que se desarrollan sobre una toba volcánica. De acuerdo con Cruz-Cisneros y Rzedowski (1980), la vegetación se caracteriza como pastizal de *Bouteloua* en el que se encuentran especies endémicas como *Mammillaria herandezii* y *Sedum oteroi*, así como orquídeas terrestres propias de pastizales naturales. Este pastizal se compone en su mayoría de plantas de 3 a 6 cm de altura y es muy diversa: se han encontrado más de 135 especies en el sitio (espermatofitas) y más de 22 especies en una superficie de 0.01 m² (Martorell y Feckleton 2014). El suelo es de tipo aridisol, el que de acuerdo con Tan (2009) es característico de zonas áridas y semiáridas. En los aridisoles los largos periodos de sequía favorecen la acumulación de sales, aunque puede haber deficiencia de algunos micronutrientes (como Fe, Cu, Zn y Mn). Este sitio presenta una alta heterogeneidad de profundidades en áreas muy pequeñas; los suelos son someros y sólo ocasionalmente rebasan los 30 cm de profundidad (Almanza-Celis y Martorell 2008). Debido a que hay mayor disponibilidad de agua en el pastizal conforme aumenta la profundidad del suelo, este factor es un indicador de estrés hídrico local (Villarreal-Barajas y Martorell 2009, Martorell y Martínez-López 2014).

Se seleccionaron 13 especies que tienen semillas de diferente peso. Estas especies (siete

monocotiledóneas y seis dicotiledóneas) se utilizaron en tres experimentos diferentes (Tabla 1). No se utilizaron las mismas especies para todos los experimento ya que algunas tuvieron tasas de germinación muy bajas, por lo que se sustituyeron con otras. El peso de las semillas se consultó en el trabajo de Zepeda (2013). Para cada especie se pesaron 50 semillas, se obtuvo la media y la desviación estándar del peso. Las semillas más pequeñas se pesaron en grupos de 50 porque la balanza tenía una resolución en gramos, lo que impidió pesar una sola semilla. Por ello, en la Tabla 1 se muestran sólo las desviaciones estándar de las especies con semillas más grandes.

Las semillas fueron colectadas de alrededor de al menos 20 individuos de cada especie elegidos al azar en el pastizal. Se eligieron solamente las semillas maduras y éstas fueron mezcladas. Para el experimento de 2011 (experimento uno) se utilizaron semillas colectadas en 2010, y para los experimentos de 2012 (dos y tres) se utilizaron semillas colectadas en 2011.

Tabla 1. Características de las especies usadas en cada experimento. Las familias a las que pertenecen se indican de la siguiente forma: A: Asteraceae; C: Cyperaceae; P: Poaceae; Pl: Plantaginaceae. Con un guión (-) se indica si la especie no fue utilizada para un experimento; con un (*) se indica el peso de las semillas sin incluir la desviación estándar, que se obtuvo solamente para las semillas más grandes. Los encabezados indican el año en el que se hizo el experimento (2011, 2012) o si se trata del experimento de laboratorio (lab.)

| Familia | Especie | Peso (mg) \pm DE | Ciclo de vida | 2011 | 2012 | Lab. |
|---------|--|--------------------|---------------|------|------|------|
| C | <i>Cyperus seslerioides</i> Kunth | ~ 0.03 * | Perenne | ✓ | - | ✓ |
| P | <i>Sporobolus tenuissimus</i> (Mart. ex Schrank) Kuntze | 0.064 * | Perenne | ✓ | ✓ | ✓ |
| P | <i>Tripogon spicatus</i> (Nees) Ekman | 0.065 * | Perenne | ✓ | ✓ | ✓ |
| P | <i>Muhlenbergia peruviana</i> (P. Beauv.) Steud. | 0.128 * | Anual | - | ✓ | ✓ |
| P | <i>Microchloa kunthii</i> Desv. | 0.131 * | Perenne | ✓ | ✓ | ✓ |
| A | <i>Thymophylla aurantiaca</i> (Brandege) Rydb. | 0.146 * | Anual | ✓ | ✓ | ✓ |
| A | <i>Florestina pedata</i> (Cav.) Cass. | 0.250 * | Anual | ✓ | - | - |

Continuación tabla 1

| Familia | Especie | Peso (mg) \pm DE | Ciclo de vida | 2011 | 2012 | Lab. |
|---------|--|--------------------|---------------|------|------|------|
| A | <i>Stevia ephemera</i> Grashoff | 0.352 * | Anual | ✓ | ✓ | ✓ |
| A | <i>Tagetes micrantha</i> Cav. | 0.367 \pm 0.128 | Anual | ✓ | ✓ | ✓ |
| P | <i>Aristida adscensionis</i> L. | 0.376 * | Facultativa | ✓ | ✓ | ✓ |
| P | <i>Bouteloua chondrosioides</i> (Kunth) Benth. ex S. Watson | 0.492 \pm 0.104 | Perenne | ✓ | ✓ | - |
| A | <i>Heterosperma pinnatum</i> Cav. | 1.043 \pm 0.349 | Anual | ✓ | ✓ | ✓ |
| Pl | <i>Plantago nivea</i> Kunth | 1.878 \pm 0.307 | Facultativa | ✓ | ✓ | ✓ |

Diseño experimental

Se desarrollaron dos experimentos en condiciones naturales y uno más en el laboratorio. El experimento uno, de junio a noviembre de 2011, en el que se evaluó la germinación, el crecimiento y la supervivencia. El experimento dos, en junio y julio de 2012, en donde sólo se evaluó la germinación. El experimento tres se realizó en laboratorio a finales de 2012, y se evaluó la germinación en diferentes potenciales osmóticos (Tabla 1).

Experimento en campo

Para evaluar en condiciones naturales si hay una relación entre el tamaño de la semilla y la resistencia al estrés hídrico se realizó en 2011 el experimento uno con 12 especies, dos niveles de radiación solar, y diferentes profundidades de suelo. A principios de la época de lluvias, en junio, se seleccionaron 12 bloques al azar, cada uno con 6 m² de área aproximadamente. A seis bloques elegidos al azar se les colocó una malla sombra que dejaba pasar el 50 % de la luz. En cada bloque se seleccionaron cinco sub-bloques de profundidad más o menos homogénea de aproximadamente 2, 4, 8, 15 y más de 30 cm. Cada sub-bloque se dividió en 12 parcelas de 10 \times 10 cm, se colocaron en la superficie del suelo diez

semillas de una sola especie elegida al azar excepto para *Bouteloua chondrosioides*, de la que se sembraron ocho cariopsis debido al número limitado de las mismas. Para tomar la variable profundidad del suelo como continua, se midió la profundidad en cada parcela.

En cada parcela se removió la vegetación. Los aquenios de las Asteraceae fueron sembrados sin estructuras de dispersión, y las cariopsis de las Poaceae sin glumas. Para aminorar los efectos de la competencia intraespecífica, las semillas fueron distribuidas uniformemente dentro de la parcela. Ya que varias especies son fotoblásticas positivas (Zepeda 2013), las semillas se colocaron en pequeñas depresiones y sobre la superficie del suelo.

Para verificar cómo la malla (que reduce la luz en un 50 %) y la profundidad del suelo modifican la humedad, ésta se midió por un periodo de tres a cinco días cada quincena. Para ello se utilizaron cilindros de yeso GB-1 de 2.5 cm de altura. Se colocaron tres cilindros de yeso en cada bloque a 2 cm por debajo de la superficie (a la altura de las raíces de las plantas); estos se monitorearon con un medidor de humedad KS-D1 (Delmhorst Instrument Co., Towaco, USA). Durante todo el experimento se monitoreó la temperatura del suelo (2 cm por debajo de la superficie) y del aire circundante a las plantas a través de aparatos que registraron la temperatura cada 15 min (HOBO Water Temp Pro v2, modelo U23-001).

Cada 15 días, la germinación se registró como la emergencia de la radícula y se evaluó visualmente la supervivencia de cada planta. Cada mes se midió el tamaño de los individuos. Para las Asteraceae, que son forbias erectas, se midió la altura de la planta desde la base del tallo al ápice, el diámetro máximo alcanzado por las hojas en un plano horizontal, y un segundo diámetro perpendicular al primero. Para las Poaceae perennes, que crecen de forma cespitosa, y la Cyperaceae, que forma una roseta, se registró un diámetro máximo del individuo en un plano horizontal y un segundo diámetro perpendicular al primero. Para *Aristida adscensionis*, que crece formando unos pocos culmos delgados y erectos, se registró el número de culmos y la longitud del culmo basal. Para *Plantago nivea*, que crece en roseta erecta, se midió el

número de hojas y la longitud de la hoja más larga a partir de la base. Estas mediciones se hicieron con vernieres digitales (resolución: 0.01 mm; marca Truper). Para medir la fecundidad se contó el número de semillas que produjo cada individuo aproximadamente cinco meses después de la siembra (octubre 2011). Para las especies perennes se registró también el número de semillas producidas al año siguiente. Este experimento se realizó de junio a noviembre de 2011 con el fin de seguir el ciclo de vida completo de las plantas anuales, desde la germinación hasta la reproducción.

Se hizo otro experimento de germinación durante la época de lluvias de 2012, solamente en junio y julio (experimento dos). Debido a los bajos porcentajes de germinación de *Florestina pedata* y *Cyperus seslerioides* en el experimento de 2011, en este experimento no se emplearon dichas especies y se utilizó en cambio *Muhlenbergia peruviana*. En este experimento se utilizaron las mismas parcelas de 2011, aunque se excluyeron los suelos de 2 cm de profundidad, ya que al anegarse, son sitios en los que se pierden las semillas.

Experimento de laboratorio (experimento tres)

Se seleccionaron seis diferentes potenciales osmóticos (0.00, -0.4, -0.8, -1.2, -1.6 y -2.00 MPa) que se definieron con base en los datos de humedad obtenidos bajo condiciones naturales desde el inicio de la época de lluvias hasta el final del experimento en 2011. Para tener diferentes potenciales osmóticos se ha utilizado el polietilenglicol (PEG). La concentración de este polímero en la disolución determina la disponibilidad de agua. Las cantidades de PEG utilizadas para las diferentes disoluciones se calcularon con el programa de Michel y Radcliffe (1995, *A computer program relating solute potential to solution composition for five solutes*). Se estimó la cantidad de PEG utilizada para cada solución para una temperatura de 25 °C. Se colocaron cinco cajas Petri por cada potencial osmótico por especie.

Para evitar contaminación por hongos, las semillas de todas las especies se desinfectaron en un

solución de hipoclorito de sodio al 5 %, durante 90 s. Debido a los bajos porcentajes de germinación de *Cyperus seslerioides* en pruebas anteriores y con el fin de escarificar la testa, antes de ser sembradas las semillas de esta especie fueron sumergidas en ácido clorhídrico durante 30 s y después enjuagadas con agua.

En cada caja se colocaron 4 ml de solución de PEG y se sembraron diez semillas de una especie. Las cajas fueron selladas con plástico y se colocaron en una cámara de germinación a temperatura constante de 25 °C. Se registró el número de semillas que germinaron en cada tratamiento cada 24 horas durante 10 días (del 8 al 17 de diciembre de 2012). La germinación de una semilla se registró una vez que la radícula había emergido. Con una balanza de sensibilidad 0.00001 mg se hicieron registros periódicos del peso de las cajas para verificar que no hubiera pérdida de agua en las mismas. Este experimento se llevó a cabo en el Laboratorio de Ecología, de la UNAM, Unidad Hermosillo, Sonora.

Análisis de datos

Para analizar como se relacionan el tamaño de la semilla y la tolerancia al estrés, seguí la siguiente estrategia: (1) obtuve varias funciones que describen la relación del desempeño con la profundidad del suelo y la radiación. (2) A partir de esas funciones, calculé algunas medidas de tolerancia al estrés. (3) Correlacioné estas medidas (o un índice único que las sintetiza) con el tamaño de la semilla.

Análisis del desempeño en campo

El experimento de campo tiene un diseño de parcelas divididas. Esto significa que hay unidades experimentales diferentes para la radiación (bloque) y la profundidad (parcela). Como resultado, no hay independencia entre todas las parcelas de un bloque. Más aún, el bloque es un factor aleatorio. En consecuencia, se utilizaron modelos lineales generalizados de efectos mixtos (GLMM). Si bien el análisis

del desempeño varió en algunos detalles dependiendo de la variable involucrada (ver abajo), a continuación se describen las características generales del análisis.

Como factores fijos se tomaron la profundidad del suelo, la radiación (sol o sombra), el tamaño de la planta, y, en su caso, el año del experimento. El tamaño de la planta se introdujo en el análisis ya que en general es un factor que tiene una gran influencia en su desempeño (Metcalf *et al.* 2003, Fenner y Thompson 2005). Como factores aleatorios se usaron el individuo, la parcela y el bloque, anidados en ese orden. La fecha de medición también se tomó como un factor aleatorio para incorporar las fluctuaciones ambientales que afectan a todos los individuos en un periodo dado y por lo tanto introducen una falta de independencia en los datos. El tiempo estuvo cruzado con los demás factores. Los modelos se ajustaron en R (R Development Core Team 2012) utilizando el paquete lme4 (Douglas *et al.* 2012).

Ya que hay varios factores involucrados en el análisis, es posible plantear un gran número de modelos que incluyen distintos factores y sus interacciones. Puesto que los métodos de selección de modelos por eliminación de factores no significativos pueden generar resultados espurios (Whittingham *et al.* 2006, Burnham *et al.* 2011), se planteó un conjunto de modelos y se seleccionó el mejor modelo para cada especie siguiendo el criterio de información de Akaike (AIC, por sus siglas en inglés). Esto se hizo para cada especie por separado.

El conjunto de modelos que se puso a prueba para el análisis de germinación incluía, en primer lugar, el modelo nulo en el que ninguna variable tiene efecto. Otros modelos incluyeron la profundidad, la radiación o el año, ya sea como única variable explicativa o bien combinando dos o tres de ellas. En los casos que incluían profundidad del suelo, se pusieron a prueba modelos con y sin la profundidad al cuadrado para saber si una curva se ajustaba mejor a los datos en lugar de una relación lineal, lo que sería de esperarse si el desempeño es mejor en una profundidad intermedia. A partir de los modelos que incluían dos o más variables explicativas se generaron nuevos modelos con la interacción entre un par de

ellas. Finalmente, ya que me interesan en especial los factores asociados al estrés (profundidad y año) y su posible interacción, se incluyeron modelos en los que se evaluó si dicha interacción cambia en el tiempo (Ver Anexo 1). En los casos en que se tenían dos o tres modelos igualmente válidos (no diferían en dos puntos en su valor de AIC), se eligió de entre estos el modelo con AIC más bajo y que incluía el efecto de la profundidad del suelo, ya que se buscaba describir el efecto de ese factor sobre el desempeño. Debe notarse que en este procedimiento no se busca poner a prueba ninguna hipótesis, sino solamente extraer de los datos descriptores de la tolerancia al estrés a partir de las regresiones. Estos descriptores se usaron posteriormente para poner a prueba la hipótesis de esta tesis, es decir, la relación entre tolerancia al estrés y tamaño de la semilla. Para crecimiento y supervivencia se siguió un procedimiento análogo. El conjunto de modelos incluyó al modelo nulo, y los modelos que incluyen radiación y/o profundidad (con y sin término cuadrático) y sus posibles interacciones. A partir de estos, se generaron cuatro nuevos subconjuntos de modelos al incorporar el tamaño, el tamaño y su interacción con la radiación, el tamaño y su interacción con la profundidad, y el tamaño y su interacción con radiación y profundidad (Ver Anexo 1).

Para analizar la germinación, se especificó un error binomial con una función de enlace logit. La variable de respuesta fue la probabilidad de germinación por parcela registrada durante las dos primeras semanas del experimento. En consecuencia, este análisis no incorporó el tiempo, individuo ni parcela. Puesto que son las semillas las que germinan, tampoco se incluyó el tamaño del individuo en el análisis (Ver Anexo 1).

Para analizar la supervivencia se usó una función de enlace logit y error binomial. Ya que se analizó la supervivencia por individuo, sí se incluyeron tanto este factor como la parcela y el logaritmo del tamaño de la planta al inicio de cada quincena en el conjunto de modelos a probar. El crecimiento se analizó de un modo semejante, pero utilizando un error normal (Ver Anexo 2). La variable de respuesta fue el

logaritmo del tamaño de la planta. Este modelo es el más adecuado para describir el crecimiento en las especies estudiadas (Zepeda 2013).

El tamaño de los individuos se calculó siguiendo los procedimientos empleados por Zepeda (2013). Para las forbias erectas se utilizó la fórmula de un cono elíptico:

$$T = \frac{\pi d_1 d_2 h}{12}$$

donde T es el tamaño del individuo, d_1 es el diámetro máximo del individuo en un plano horizontal, y d_2 el diámetro del individuo perpendicular al primero, y h es la altura de la planta desde la base del tallo al ápice. Para las gramíneas, se calculó el tamaño del individuo a través de su cobertura:

$$T = \pi \frac{d_1 d_2}{4}$$

Para *Plantago nivea* el tamaño se calculó como $T = n \times l$ donde n es el número de hojas y l es la longitud de la hoja más larga. Para *Aristida adscensionis* se usó la fórmula $T = c \times L$ donde c es el número de culmos y L es la longitud del culmo central.

Medición de la tolerancia al estrés hídrico para los datos de campo

Los modelos mostraron que las respuestas del desempeño al estrés fueron muy diferentes entre especies (figura 1). En consecuencia, comparar la tolerancia al estrés requiere de una medida que pueda ser comparable entre especies independientemente de las particularidades de su comportamiento. Para ello, se calculó el centroide C en el eje de profundidad del suelo para cada medida de desempeño como:

$$C = \frac{\int_2^{40} f(p)p \, dp}{\int_2^{40} f(p) \, dp}$$

Donde p es la profundidad y $f(p)$ es la función que describe cómo cambia el desempeño con la profundidad del suelo. Las funciones $f(p)$ son las que se obtuvieron por GLMM a través del procedimiento

descrito en la sección *Análisis del desempeño en campo*. La integral va de 2 a 40 cm porque este es el intervalo de profundidades en el que se encuentran las parcelas en que se desarrolló el experimento.

El centroide puede concebirse como el centro de gravedad de la función (Figura 2). Lo que es importante aquí es que el centroide de las especies menos tolerantes al estrés se ubicará en profundidades mayores de suelo, por lo que en este estudio, el centroide es utilizado como una medida de vulnerabilidad al estrés hídrico para cada especie. Para obtener una medida de tolerancia al estrés calculé el inverso multiplicativo del centroide, es decir, $1/C$. Para cada elemento del desempeño se calculó un centroide por especie. Para la germinación se obtuvo un centroide por cada condición de radiación y año. Ya que se ha reportado que el estrés afecta más al establecimiento, y que la tolerancia cambia a lo largo de la ontogenia, en el caso de la supervivencia y crecimiento se calculó un centroide para plántulas y otro para adultos. Definí el tamaño de las plántulas como el tamaño a la primera medición, ya que no se registró en qué momento las plantas se volvieron fisiológicamente independientes de los cotiledones (Harper 1977). Para definir el tamaño de los adultos se tomó el tamaño máximo en condición de sol. Para el crecimiento y la fecundidad se obtuvo un centroide por cada condición de radiación.

Como otra medida de la tolerancia al estrés hídrico se calculó Δ_s , la diferencia en el área bajo las curvas de germinación en condición de sombra y de sol (figura 3), con la siguiente fórmula:

$$\Delta_s = - \frac{\int_2^{40} f_{som}(p) dp - \int_2^{40} f_{sol}(p) dp}{\int_2^{40} f_{som}(p) dp}$$

donde, $\int_2^{40} f_{som}(p) dp$ es la función que describe cómo cambia la germinación con la profundidad en la condición de sombra, y $\int_2^{40} f_{sol}(p) dp$ es la función que describe cómo cambia la germinación en condición de sol. Para estandarizar Δ_s y poder comparar entre especies, la diferencia se dividió entre la germinación máxima $\int_2^{40} f_{som}(p) dp$. Δ_s expresa una medida del efecto de la sombra sobre la germinación de una especie dada. Si la sombra atenúa el estrés hídrico, se esperaría que la germinación

fuera mayor en condiciones sombreadas que bajo el sol, pero sólo en aquellas especies que son vulnerables al estrés. En una especie tolerante, el efecto de la sombra sería muy pequeño. Puesto que mientras más grande es la diferencia entre las curvas de sombra y sol la vulnerabilidad aumenta, fue necesario introducir un signo de menos en la ecuación anterior para convertir Δs en una medida de tolerancia al estrés.

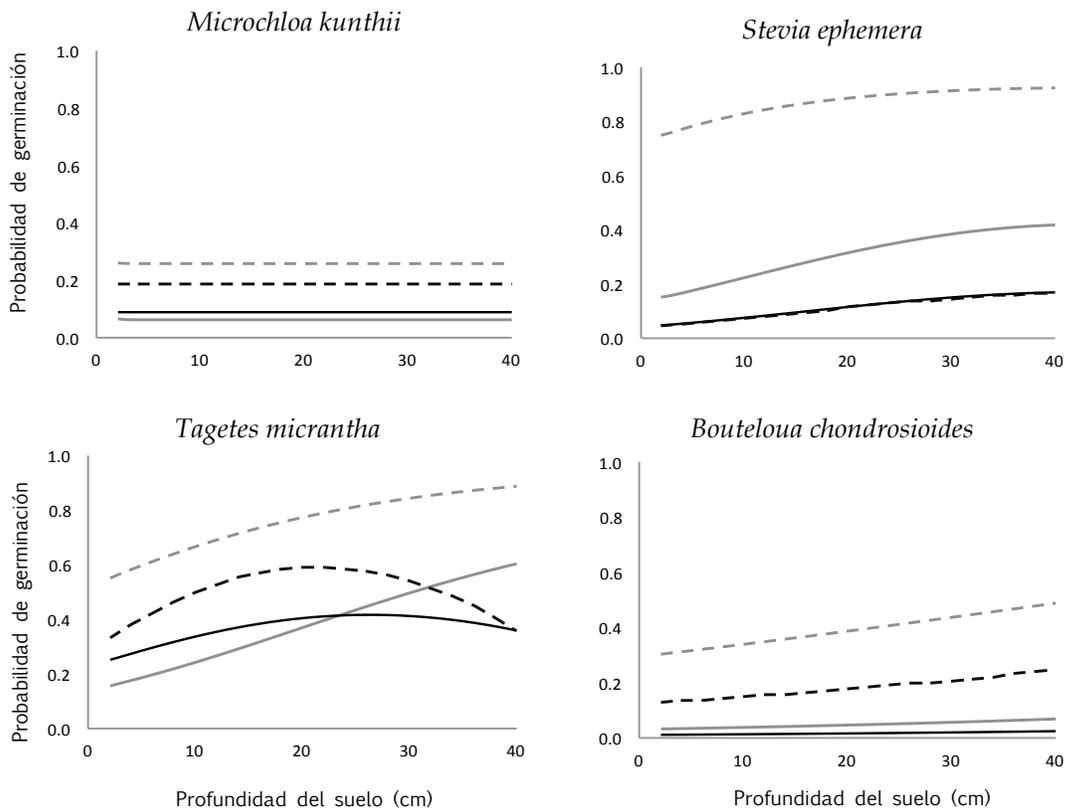


Figura 1. Respuestas germinativas de algunas especies de este estudio. Cada línea representa la condición bajo sombra (línea punteada) o a cielo descubierto (línea continua) y el año del experimento (2011 en gris y 2012 en negro). Para ver la respuesta germinativa de las otras especies ver Anexo 1.2.

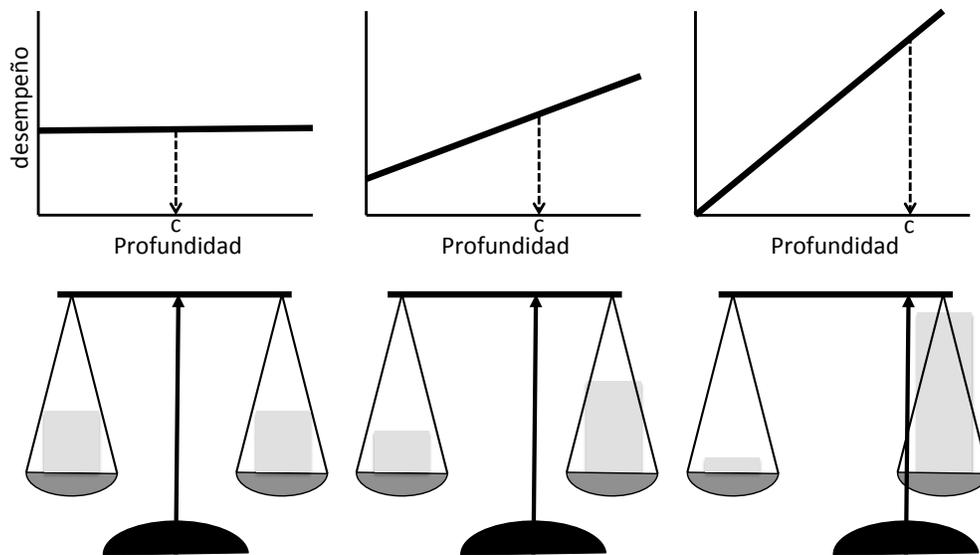


Figura 2. El centroide (C) como centro de gravedad. Cada gráfica representa el desempeño de una especie respecto a la profundidad del suelo; los cuadros grises representan qué tanto mejor o peor es el desempeño en suelos someros (izquierda de la balanza) o profundos (derecha de la balanza). Por ejemplo, para la primera especie el desempeño no se ve afectado por la profundidad, por lo que es una especie sumamente tolerante al estrés hídrico y su centroide está a la mitad del gradiente de profundidad de suelo. En la tercera especie el desempeño es muy malo en suelos someros, mientras que en profundidades mayores el desempeño es mucho mejor. El fuerte impacto negativo de crecer en suelos someros indica que es una especie muy poco tolerante al estrés. Puesto que el fulcro de la balanza debe estar hacia la derecha para conservar el equilibrio, el centroide de esta especie se ubica en suelos profundos.

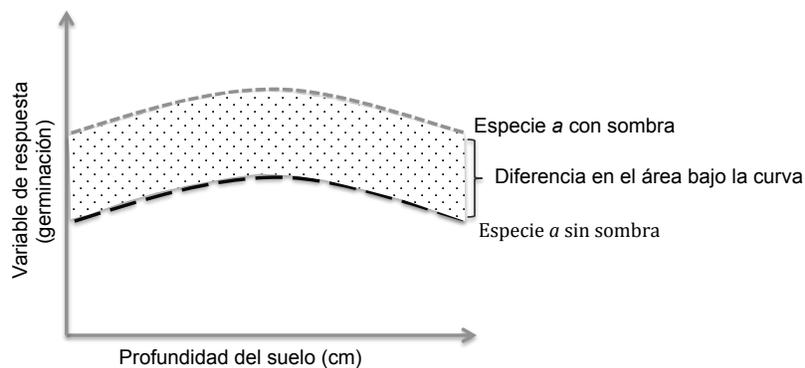


Figura 3. Diferencia en el área debajo de la curva de una especie en diferentes condiciones de radiación solar (con y sin sombra).

Análisis de datos de laboratorio

Para evaluar cómo afecta el potencial osmótico a la germinación se usó el procedimiento propuesto por Martínez-Pérez *et al.* (2006). Éste se basa en regresiones logísticas de la probabilidad condicional de que una semilla germine dado que no ha germinado antes. Con esta regresión y utilizando el teorema de Bayes se calcula posteriormente la probabilidad de que una semilla germine en un momento dado. La regresión se hizo con un GLMM con función de enlace logit y error binomial. Se tomaron como factores fijos el potencial osmótico φ y el tiempo transcurrido desde la siembra t ; como factor aleatorio se usó la caja de Petri, y como variable de respuesta el número de semillas que germinaron por caja. Se pusieron a prueba tres modelos. Uno incluía el potencial osmótico y el tiempo transcurrido desde la siembra, otro la interacción entre estos dos factores, y un tercero con el tiempo al cuadrado y su interacción con el potencial osmótico. El factor del tiempo al cuadrado permite saber si la germinación es máxima en un momento intermedio del tiempo. Con base en el AIC, se eligió el mejor modelo, que para todas las especies fue:

$$\eta_G = \beta_0 + \beta_1\varphi + \beta_2t + \beta_3t^2 + \beta_4\varphi t + \beta_5\varphi t^2$$

donde η_G es el logit de la probabilidad de germinación y las betas son los parámetros a estimar en la regresión. Para tener una medida de la resistencia al estrés hídrico entre las especies se usó el φ_{50} , es decir, el potencial osmótico en el que se reduce la germinación al 50 % de su valor máximo. Esperaríamos que el φ_{50} fuera más negativo para las especies más resistentes al estrés hídrico.

Relación entre tolerancia y tamaño de la semilla

Puesto que el inverso del centroide mide qué tanto se reduce el desempeño en los suelos someros con respecto a los profundos (Figura 2), éste índice se puede emplear para poner a prueba la predicción 1.

Se hicieron correlaciones entre el tamaño de la semilla y el inverso del centroide para los diferentes componentes del desempeño. Para evaluar el efecto de la radiación solar (Predicción 2) se correlacionó el peso de la semilla y la diferencia en el área bajo la curva de germinación entre sol y sombra (Δs ; Figura 3). Todas estas correlaciones deben ser positivas de acuerdo con la hipótesis de este estudio.

El valor de φ_{50} es una medida del intervalo en el cual la germinación está por arriba del 50 % de su valor máximo. Para poner a prueba la predicción 3, se correlacionó este valor con el tamaño de la semilla. Esta correlación debe ser negativa, puesto que las especies más tolerantes tienen valores más negativos de φ_{50} .

Para cada especie se obtuvieron diferentes medidas de tolerancia al estrés hídrico bajo condiciones naturales: el inverso del centroide de la germinación con y sin sombra para el año 2011 y 2012, la diferencia en el área bajo la curva para germinación de 2011, el inverso del centroide de la supervivencia con y sin sombra para diferentes etapas de los individuos (plántula, adulto). Estas medidas de tolerancia se estandarizaron con base en la desviación estándar y la media de cada medida de tolerancia para cada especie.

Con los datos estandarizados se hizo un análisis de componentes principales (ACP) no centrado y se tomaron sólo los pesos (*loadings*) del primer componente con base en el criterio de Frontier (1976). Finalmente, para poner a prueba la predicción 4, se hizo una correlación entre los puntajes (*scores*) de cada especie sobre el primer componente principal y el peso de las semillas.

En todas las correlaciones, los datos fueron transformados a una distribución normal bivariada (transformación Box-Cox) para satisfacer los supuestos del coeficiente de correlación de Pearson (normalidad bivariada y homocedasticidad). Esto se hizo con el programa R y el paquete *car* (Fox y Weisberg 2011). En todos los casos se analizó el conjunto de todas las especies, y separando las monocotiledóneas de las dicotiledóneas, ya que podría haber un componente de la tolerancia al estrés que

no se deba solamente al tamaño de la semilla, sino a características compartidas por un grupo de especies emparentadas (Leck 2008).

Resultados

Condiciones ambientales

En general, el potencial hídrico fue igual en las diferentes profundidades del suelo durante julio y agosto de 2011. Sin embargo, dicho potencial fue disminuyendo desde septiembre en adelante. A partir de dicho mes, los suelos someros tuvieron potenciales muy negativos y los suelos más profundos tuvieron potenciales más cercanos a cero (figura 4). Por el contrario, en el periodo correspondiente a julio de 2012, el potencial hídrico difirió entre las profundidades del suelo; los suelos más someros tuvieron potenciales más negativos, mientras que los suelos más profundos tuvieron un potencial cercano a cero. Los suelos someros se secaron rápidamente al presentarse un periodo sin lluvia (figura 5). Por otra parte, en los sitios con malla sombra el potencial hídrico fue menos negativo en comparación con los sitios a cielo descubierto (figura 6a y 6b).

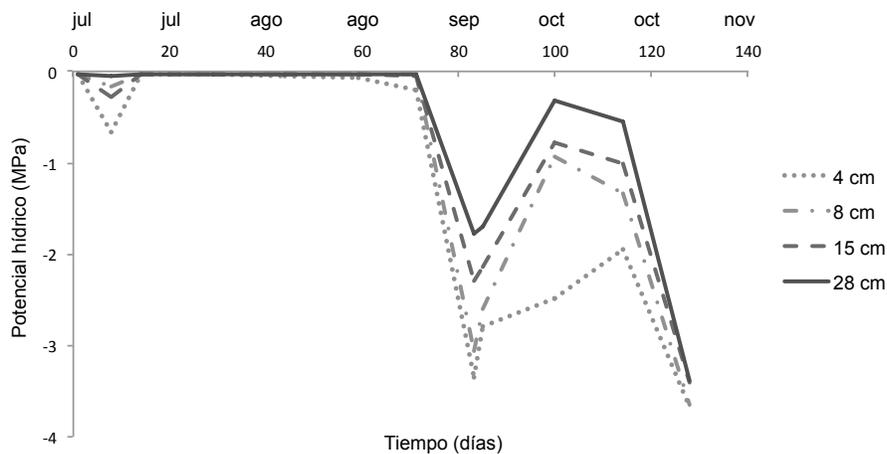


Figura 4. Potencial hídrico en suelos sin sombra a lo largo del experimento uno de 2011, donde se siguió todo el ciclo de vida de las plantas anuales.

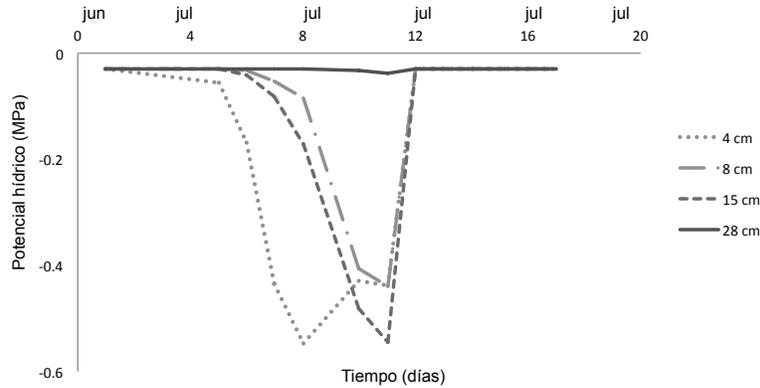


Figura 5. Potencial hídrico en suelos sin sombra a lo largo del experimento dos de 2012, donde sólo se siguió la germinación de las especies.

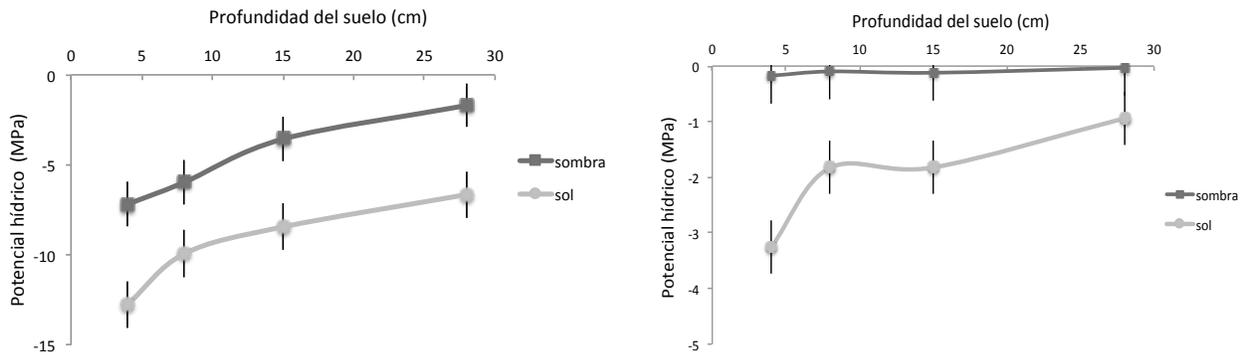


Figura 6. a) Potencial hídrico promedio en sitios con malla sombra y sitios a cielo descubierto (sol) del experimento uno (junio a noviembre de 2011). b) Potencial hídrico promedio en sitios con malla sombra y sitios a cielo descubierto (sol) de julio del experimento dos en campo en 2012, cuando sólo se monitoreó la germinación. Las barras indican la desviación estándar.

La temperatura del suelo varió entre sitios con malla sombra y sin ella. Las temperaturas fueron menos extremas bajo la sombra. Por ejemplo, la temperatura máxima promedio en los suelos a cielo descubierto alcanzó los 44 °C, mientras que en los suelos con malla sombra fue de aproximadamente 30 °C (figura 7a); y la temperatura mínima promedio en los suelos con malla sombra fue unos tres grados superior a la registrada en los suelos a cielo abierto (figura 7b). Las temperaturas del aire

mostraron patrones semejantes, pues bajo la sombra la temperatura máxima fue hasta 6 °C menor que en los sitios son a cielo descubierto (figura 8a), mientras que la temperatura mínimas fueron ligeramente menos extremas en los sitios cubiertos con malla sombra (figura 8b). La temperatura no cambió tanto a lo largo del gradiente de profundidad, aunque en suelos profundos las temperaturas máximas fueron menores que en los más someros (Figs 7-8).

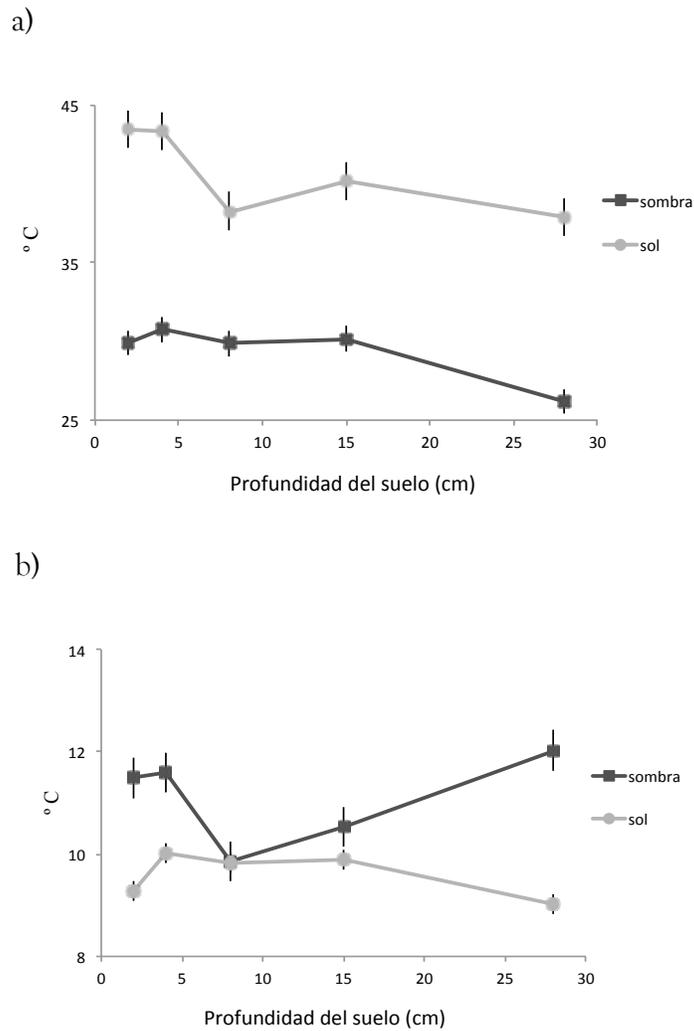


Figura 7. Temperatura máxima (a) y mínima (b) a diferentes profundidades del suelo durante el experimento de 2011, de junio a noviembre. Las barras indican la desviación estándar.

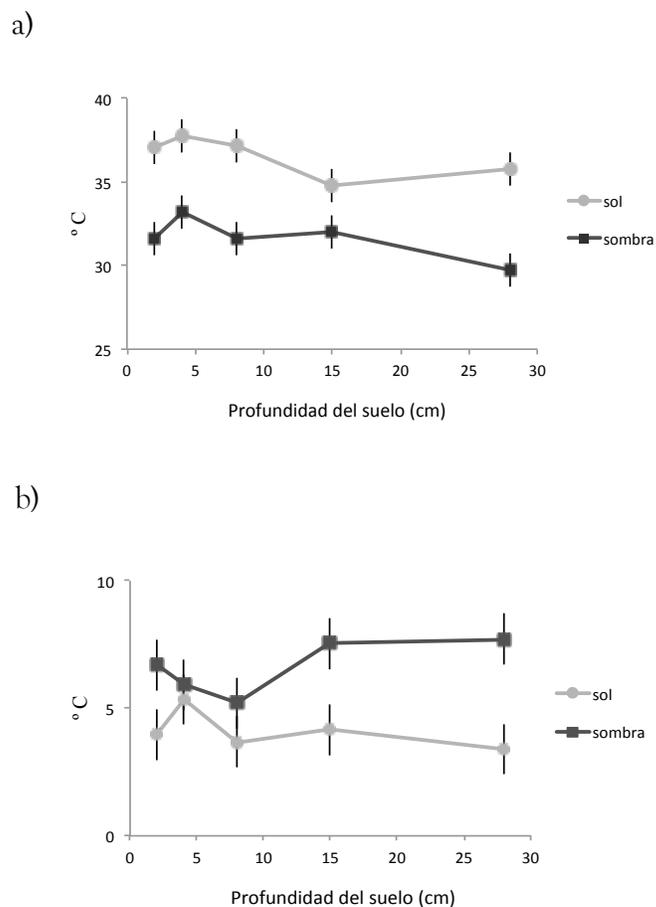


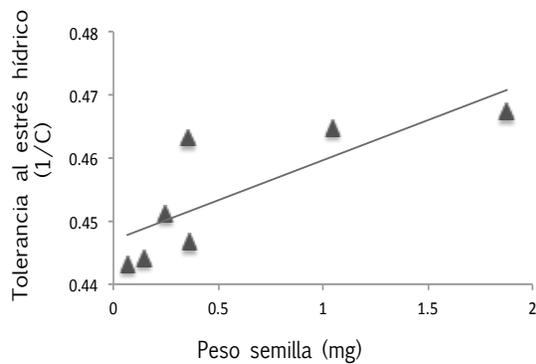
Figura 8. Temperatura máxima (a) y mínima (b) del aire a diferentes profundidades del suelo durante el experimento de 2011, de junio a noviembre. Las barras indican la desviación estándar.

Tolerancia al estrés en campo

Del conjunto de modelos que se probaron para la germinación, los que más frecuentemente resultaron mejores incluyeron los factores profundidad, año, radiación y la interacción entre radiación y año. Como se esperaba, en general la probabilidad de germinación aumentó con el sombreado y con la profundidad del suelo, aunque para dos especies la máxima germinación se registró en profundidades intermedias, y en una especie no hubo efecto de la profundidad (Anexo 1.2). En las especies *B. chondrosioides*, *F. pedata* y *H. pinnatum*, se tuvieron varios modelos igualmente válidos, por lo que elegí el modelo que incluyera el factor profundidad, ya que me interesan los efectos de este factor

sobre el desempeño de las especies (Anexo 1.1). Cuando se midió la tolerancia al estrés durante la germinación como el inverso del centroide, no hubo una correlación con el tamaño de la semilla para el conjunto completo de especies. Sin embargo, para el experimento de 2011, la correlación positiva esperada se detectó en los sitios cubiertos con la malla sombra sólo para las dicotiledóneas ($r = 0.86$, $p = 0.014$) (figura 8a, tabla 2), y en 2012 sucedió lo mismo entre las monocotiledóneas a cielo descubierto ($r = 0.72$, $p = 0.035$) (Figura 8b, tabla 2). Como se esperaba, la diferencia en la germinación entre sol y sombra fue mayor para las especies de semilla pequeña (correlación entre el valor de Δs y tamaño de la semilla: $r = -0.56$, $p = 0.023$; Figura 8c, tabla 2).

a)



b)

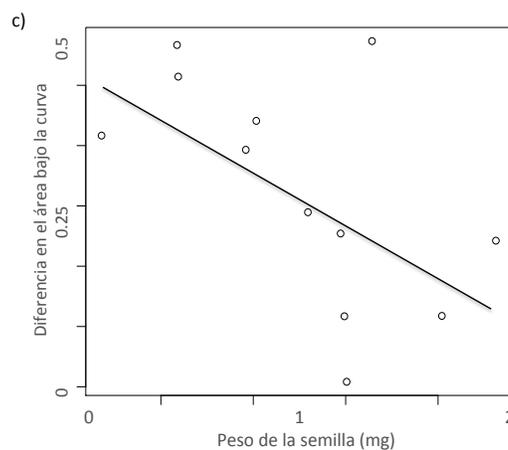
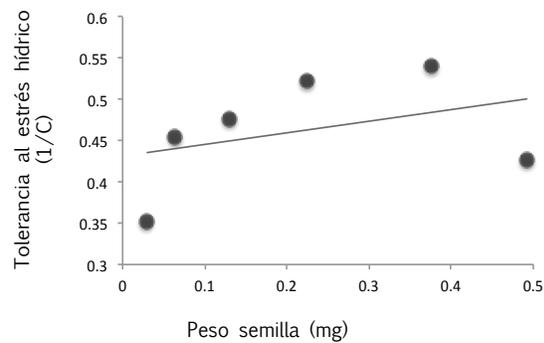


Figura 8. Relación entre el peso de la semilla y la tolerancia al estrés durante la germinación. (a) dicotiledóneas bajo malla sombra en 2011. (b) monocotiledóneas sin malla en 2012. (c) Relación entre Δs y tamaño de la semilla en todas las especies.

Para la supervivencia, los mejores modelos para cada especie siempre induyeron el tamaño de la planta (con excepción de *T. spicatus*), el cual tuvo un impacto fuerte y positivo sobre la supervivencia. Con la excepción de *S. tenuissimus* y *S. ephemera*, todos incluyeron asimismo la radiación. En seis de las especies, la supervivencia fue mayor en el sol y sólo en tres se observó que el desempeño fuera mejor bajo la malla sombra (Anexo 2 y 2.1). Con excepción del modelo 5, que fue el mejor para tres de las 12 especies, la profundidad tuvo un efecto positivo en la supervivencia (Anexos 2.1 y 2.2). *T. micrantha* tuvo una supervivencia de casi 1 bajo cualquier condición. No hubo una correlación significativa entre el inverso del centroide y el tamaño de la semilla para las etapas más jóvenes (plántulas), pero para las plantas en una etapa adulta la correlación sí fue significativa ($r = 0.52$, $p = 0.041$; Figura 9, tabla 2); es decir que en las etapas adultas (al alcanzar altura máxima a cielo descubierto, después de cuatro meses) las especies que tienen mayor tamaño de semilla tuvieron mayor tolerancia al estrés hídrico. Al separar los datos en monocotiledóneas y dicotiledóneas no se encontraron patrones en los datos.

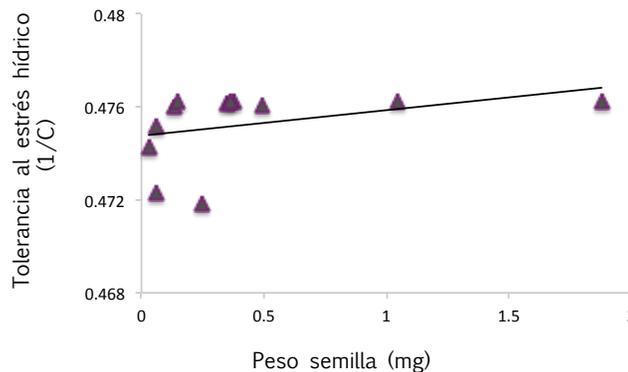


Figura 9. Relación entre el peso de la semilla y la tolerancia al estrés hídrico para las especies estudiadas medida en términos de la supervivencia (etapa adulta).

Para el crecimiento y la fecundidad, el modelo que consistentemente fue seleccionado fue el que consideraba únicamente al tamaño. Es decir, el tamaño del individuo fue lo único que influyó en el crecimiento y la fecundidad. Ni la profundidad ni la radiación afectaron dichas variables (excepto para *Heterosperma pinnatum* y *Plantago nivea*; Anexo 2 y 2.1). No se calculó el inverso del centroide (sería el mismo valor para todas las especies) ni su correlación con el tamaño de la semilla, pues el estrés no tuvo efecto sobre el crecimiento o la fecundidad.

Tabla 2. Correlaciones de Pearson entre el tamaño de la semilla y el inverso del centroide (1/C) para cada elemento del desempeño. Los números entre paréntesis corresponden a la significancia. Se resaltan en negritas aquellas correlaciones que fueron significativas.

| | | Todas las especies | Monocotiledóneas | Dicotiledóneas |
|-----------------------------------|-----------------------|---------------------|--------------------|--------------------|
| Germinación en campo | sin malla sombra 2011 | 0.30 (0.160) | 0.55(0.099) | 0.64(0.084) |
| | con malla sombra 2011 | -0.18 (0.721) | -0.62(0.933) | 0.86(0.014) |
| | sin malla sombra 2012 | 0.43 (0.070) | 0.72(0.035) | 0.67(0.072) |
| | con malla sombra 2012 | -0.09 (0.616) | -0.73(0.970) | 0.61(0.100) |
| Germinación en laboratorio | | 0.15 (0.325) | 0.32(0.671) | 0.06(0.539) |
| Supervivencia | jóvenes | -0.25 (0.216) | -0.19(0.721) | -0.16(0.758) |
| | adultas | 0.52 (0.041) | 0.48(0.333) | 0.30(0.564) |

Germinación en diferentes potenciales osmóticos

Las semillas de todas las especies germinaron menos en potenciales muy negativos, donde, en algunos casos, hubo además una menor velocidad de germinación. Se esperaba que los valores de φ_{50} fueran más negativos para las especies más resistentes al estrés hídrico; es decir, aquellas con semilla

grande. Contrario a esto, no hubo una correlación entre el tamaño de la semilla y el φ_{50} . Tampoco se encontró una relación entre el retraso en la germinación y el tamaño de la semilla.

Análisis de Componentes Principales

El primer componente principal explica el 40 % de la variación de nuestros datos. El segundo y tercer componente explican el 20 y el 13 %, respectivamente. Sólo utilizamos los datos del primer componente para el análisis final puesto que fue el único significativo según la prueba de la vara partida (Frontier 1976). De las medidas de tolerancia al estrés que se introdujeron al ACP, es necesario destacar que la mayoría tiene pesos positivos, lo que indica que guardan una relación positiva con el primer componente principal. Hubo unos cuantos valores negativos que corresponden a medidas de tolerancia tomadas en sitios con malla sombra (Tabla 3). La correlación entre el primer componente principal y el tamaño de la semilla fue positiva y significativa ($r = 0.60$, $p = 0.020$; figura 10).

Tabla 3. Pesos (*loadings*) para las diferentes medidas de tolerancia al estrés hídrico

| Medida de tolerancia | Pesos del componente 1 |
|--|-------------------------------|
| Germinación 2011 | |
| Inverso del centroide sin malla sombra | 0.325 |
| Inverso del centroide con malla sombra | -0.325 |
| Inverso de la diferencia entre condición de sombra y sol | 0.264 |
| Germinación 2012 | |
| Inverso del centroide sin malla sombra | 0.426 |
| Inverso del centroide con malla sombra | -0.317 |
| Supervivencia | |
| Inverso del centroide para individuos chicos sin malla sombra | 0.007 |
| Inverso del centroide para individuos grandes sin malla sombra | 0.447 |
| Inverso del centroide para individuos chicos con malla sombra | -0.208 |
| Inverso del centroide para individuos grandes con malla sombra | 0.441 |

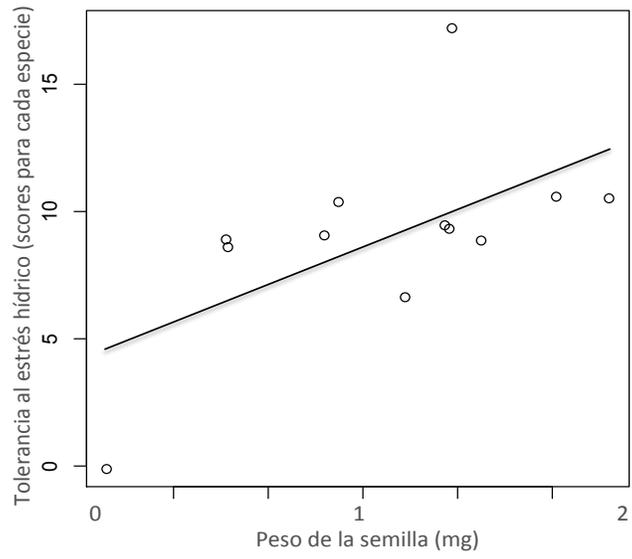


Figura 10. Relación entre el peso de la semilla y los puntajes de tolerancia al estrés de cada especie ($r = 0.60$ $p = 0.020$).

Discusión

En concordancia con la hipótesis planteada en este estudio, se encontró que las especies con semilla de mayor peso tienen una mayor tolerancia al estrés hídrico que las pequeñas en condiciones naturales, aunque el patrón parece variar entre años y grupos de especies. Este patrón se encontró para la germinación y la supervivencia, pero no en términos del crecimiento y la fecundidad. Durante la germinación en condiciones naturales, el efecto de la sombra fue más marcado para las especies con semilla de menor peso. Para la supervivencia, se observó un efecto del tamaño de la semilla sobre la tolerancia al estrés únicamente en la etapa adulta, probablemente porque las plántulas (es decir, de acuerdo con la definición usada aquí, los individuos de tamaño más pequeño) no experimentaron un estrés hídrico intenso. En contraste, en el experimento de laboratorio no se encontró una relación entre el tamaño de la semilla y la tolerancia al estrés hídrico. Aunque los resultados particulares (germinación, supervivencia, crecimiento) no concordaron totalmente con lo esperado, el resultado basado en el ACP permite confirmar la hipótesis ya que integra diversas medidas de tolerancia al estrés hídrico.

Estrés hídrico en condiciones de campo

Como esperábamos, la profundidad del suelo y la malla sombra fueron factores que atenuaron el estrés hídrico: en los suelos más profundos el potencial hídrico fue más cercano a cero; es decir, hubo más disponibilidad de agua que en los suelos someros. Asimismo, los sitios con malla sombra fueron más húmedos que los sitios a cielo descubierto, aunque en el año 2011 el efecto de la malla fue casi nulo. En los sitios con malla sombra también se aminoró el estrés porque otros factores, como la temperatura del aire y del suelo, fueron menos extremos.

A partir de septiembre de 2011 y durante algunos días de julio de 2012 se formó un gradiente de

estrés hídrico muy marcado que permitió observar diferencias entre las profundidades del suelo. En 2012, de hecho, la desecación fue más rápida en los suelos someros, mientras que los suelos profundos permanecieron saturados de agua por muchos días más. Esto implica que en los suelos someros las plantas experimentan condiciones adversas por más tiempo, y que las condiciones apropiadas para el crecimiento se presentan durante un periodo más breve del año que en los suelos profundos. Otra diferencia entre los suelos someros y profundos puede ser el vapor de agua que se libera en la superficie. El vapor de agua pudo tener un efecto en la germinación de las semillas (Bewley *et al.* 2013) aunque, para detectar tal efecto, sería necesario medir la cantidad de vapor que se genera de manera adicional a los bloques de yeso que se utilizaron para medir el potencial hídrico.

Tolerancia al estrés hídrico en la germinación

La tolerancia al estrés hídrico durante la germinación fue mayor para las especies con semillas más grandes. Sin embargo, este efecto solamente fue evidente cuando se analizaron las especies separándolas en monocotiledóneas y dicotiledóneas, lo que concuerda con la idea de que la filogenia es un factor importante a considerar. La tolerancia fue mayor para las dicotiledóneas de semilla más grande en 2011 y para las monocotiledóneas de semilla más grande en 2012. De igual modo, García-Meza (2014), que desarrolló su trabajo en el mismo sitio de estudio, encontró que la germinación está menos limitada por micrositios (condiciones ambientales) en las especies de semilla grande, pero sólo en las dicotiledóneas. En otros trabajos se ha destacado la importancia de analizar el efecto del tamaño de la semilla tomando en cuenta el factor filogenético (Mazer 1990, Kelly y Purvis 1993, Westoby *et al.* 1996, Armstrong y Westoby 1993, Thompson y Hodkinson 1998), lo que concuerda con mis resultados. Es posible que diversos atributos no asociados al tamaño le confieran tolerancia a las semillas, y que éstos se conserven filogenéticamente (Fenner y Thompson 2005, Leck *et al.* 2008) explicando las diferencias observadas

entre monocotiledóneas y dicotiledóneas. Se sabe que en un mismo hábitat la vulnerabilidad de un taxón a cierto tipo de estrés difiere de otro taxón debido a la filogenia, pues algunos taxa son más susceptibles que otros (Leck 2008). La filogenia puede explicar las diferencias en tolerancia al estrés hídrico entre años y taxones. Un análisis filogenético podría tomar estos factores en consideración, pero no se realizó en esta tesis ya que para el momento de su conclusión aún se estaban haciendo los análisis moleculares para las especies del sitio de estudio.

Por otro lado, las variaciones en las condiciones ambientales afectan de forma diferente a las plantas anuales y a las plantas perennes (Leck 2008), lo que implicaría que el ciclo de vida pudo haber influido en los resultados. Hay que tener en mente que casi todas las dicotiledóneas en este estudio son anuales, y las monocotiledóneas son perennes (tabla 1), por lo que las diferencias entre ambos grupos taxonómicos podrían reflejar diferencias en el ciclo de vida. Sin embargo, se ha encontrado que, dentro de las grupos de perennes o anuales, cada especie tiene un patrón de respuesta específico ante alguna condición ambiental (como la disponibilidad de agua), por lo que el ciclo de vida no sería un buen indicador para hacer generalizaciones con respecto a la tolerancia al estrés (Fay y Schultz 2009). En este estudio, el ciclo de vida no habría sido de utilidad para analizar la tolerancia al estrés ya que hay especies que pueden ser perennes o anuales (*A. adscensionis* y *P. nivea*), lo que podría complicar la separación de las especies de acuerdo al ciclo de vida.

El efecto del tamaño de la semilla en la tolerancia al estrés, que difiere entre grupos taxonómicos y años, puede deberse a la variación temporal en la humedad del suelo. Se ha encontrado que la variación intraanual en la precipitación promueve diferentes respuestas germinativas entre las especies, permitiendo la coexistencia de plantas anuales en zonas áridas (Holt y Chesson 2014). En este estudio, la humedad del suelo fue muy diferente entre los dos años del experimento. En el primer año, el potencial hídrico no difirió entre profundidades ni entre sol y sombra durante el periodo de germinación; de hecho, fue muy

cercano a cero (figura 4). En cambio, durante el mismo periodo del segundo año, los suelos con sombra permanecieron saturados mientras que en los sitios a cielo descubierto los suelos delgados estuvieron mucho más secos que los profundos (figura 5). En consecuencia, no hubo efecto de la malla sombra durante el primer año, mientras que al año siguiente se observó el patrón esperado: un efecto de la sombra y de la profundidad.

No se había encontrado evidencia en campo de que las especies de semilla grande fueran más tolerantes al estrés que las de semilla pequeña (Mazer 1989, Leishman y Westoby 1994), e incluso lo opuesto se encontró en un experimento desarrollado en invernadero (Khurana y Singh 2004). Mis resultados contrastan con lo anterior e indican que, bajo condiciones naturales, las especies de semilla chica son menos tolerantes al estrés hídrico, ya que éste afecta más negativamente su desempeño que a las especies de semilla grande.

Aunque encontramos una relación positiva entre la tolerancia al estrés y el tamaño de la semilla, es importante mencionar que algunas especies de semilla chica (e.g., *Microchloa kunthii* o *Sporobolus tenuisimus* (Anexo 1.2) tuvieron respuestas germinativas muy similares a lo largo del gradiente de profundidad, lo que implica que son más tolerantes al estrés de lo que se esperaría dado su tamaño. Hay mucha evidencia de que las especies de semilla chica son malas competidoras (Gross y Werner 1982, Wulff 1986, McConnaughay y Bazzaz 1987), un patrón que se ha confirmado en el sitio de estudio (Zepeda 2013). Posiblemente, algunas de dichas especies podrían aprovechar la menor abundancia de competidores en suelos someros, desarrollando adaptaciones particulares que les permitan establecerse en tales sitios. Entonces, aunque el establecimiento en un sitio con estrés hídrico puede ser fisiológicamente costoso, puede ser compensado con una menor competencia.

En el experimento de laboratorio la tolerancia al estrés no dependió del tamaño de la semilla, lo que contrasta con lo observado en campo. En el laboratorio sólo se manipuló el potencial hídrico, pero

puede haber otros factores ambientales además de la disponibilidad de agua que influyen en la germinación; por ejemplo, la duración de los pulsos de humedad o la temperatura del suelo, que en el sitio de estudio alcanza los 35 °C y en el laboratorio se estableció a 25 °C (Holt y Chesson 2014). Por otro lado, las especies estudiadas podrían tener una serie de adaptaciones muy específicas para la germinación, por lo que en laboratorio bajo condiciones óptimas muchas semillas germinan a pesar del potencial osmótico bajo (Facelli 2008). Esto podría influir en los resultados obtenidos en campo y en laboratorio.

Tolerancia al estrés hídrico en la supervivencia

El factor más importante en términos de la supervivencia fue el tamaño del individuo. Para las 11 especies analizadas, la probabilidad de supervivencia se incrementó con el tamaño, siendo las plantas pequeñas más vulnerables. Este patrón se ha encontrado en una gran cantidad de especies (Metcalf *et al.* 2003). Esto destaca la importancia de tomar en cuenta la ontogenia al estudiar el desempeño y cómo éste se ve afectado por el estrés.

En diversos estudios se ha reportado que durante el establecimiento, bajo diferentes condiciones de estrés, hay mayor supervivencia para las plántulas provenientes de semillas grandes que para las de semillas chicas (Roach y Wulff 1987, Hendrix y Trapp 1992, Jurado y Westoby 1992, Lloret *et al.* 1999, Leishman *et al.* 2000, Westoby *et al.* 1992). El establecimiento, que es la etapa crucial y más difícil dentro del ciclo de vida (Leishman *et al.* 2000; Coomers y Grubb 2003, Facelli 2008), y las plántulas podrían utilizar los recursos contenidos en las semillas grandes para producir hojas y elongar la raíz (Foster 1986, Seiwa y Kikuzawa 1996, Hewitt 1998, Kidson y Westoby 2000, Fenner y Thompson 2005). En consecuencia, las plantas provenientes de semillas más grandes deberían ser más tolerantes al estrés hídrico. Sin embargo, no encontré una relación entre el tamaño de la semilla y la tolerancia al estrés en plantas pequeñas. En algunos trabajos se menciona que las ventajas de las especies con semillas grandes podrían hacerse

evidentes en condiciones que comprometan su establecimiento (Gross y Werer 1982, Gross 1984, Chapin III *et al.* 1993). Posiblemente, cuando las plantas eran pequeñas, no hubo estrés hídrico lo suficientemente intenso ni competidores como para que se manifestaran las diferencias en su tolerancia. En contraste, en etapas posteriores, el potencial hídrico fue cambiando entre los suelos de diferentes profundidades hasta formar un gradiente de estrés hídrico muy marcado que permitió observar en etapas adultas el patrón esperado.

Hay evidencia de que la ventaja de las semillas grandes se termina una vez que han sido utilizados los recursos de la semilla (Saverimuttu y Westoby 1996, Walters y Reich 2000, Moles y Westoby 2004). Sin embargo, mis resultados indican que los efectos del tamaño de la semilla persisten aún después del establecimiento, lo que coincide con otros trabajos (Moles y Westoby 2004, Baratolo *et al.* 2005, Metz *et al.* 2010). Esto puede deberse a que las plantas provenientes de semilla grande destinan mayor cantidad de recursos para la formación de raíces y menor para el tallo y hojas (Lloret *et al.* 1999). Sería de esperarse que en etapas posteriores, las especies que hicieron una inversión temprana en raíces puedan acceder al agua que está en mayores profundidades del suelo (Canadell y Zedler 1995), aumentando su tolerancia al estrés. Sin embargo, esto podría verse compensado por el hecho de que las plantas de semilla pequeña tienen mayores tasas de crecimiento relativo (Shiphey y Peters 1990), por lo que quizá podrían desarrollar un sistema radicular extenso que les permita resistir el estrés hídrico en etapas adultas.

Tolerancia al estrés hídrico en el crecimiento y la fecundidad

De acuerdo con los resultados, el crecimiento no se vio afectado por el estrés hídrico (la profundidad del suelo o sombreo) aunque sí por el tamaño del individuo. Del mismo modo, para la fecundidad, lo más importante fue el tamaño del individuo en la etapa adulta. En diversos trabajos se ha reportado que, en plantas anuales, el número de semillas producidas está determinado por el tamaño del individuo (Schmid

y Weiner 1993 en Fenner 2005 y Thompson, Hara *et al.* 1988, Aarssen y Taylor 1992, Metcalf *et al.* 2003). Tal como lo reportaron Moles y Westoby (2004), no encontré un efecto del tamaño de la semilla en la reproducción.

Desempeño y tolerancia al estrés hídrico

El primer componente del ACP corresponde en gran medida a la tolerancia al estrés hídrico. La mayoría de los pesos (*loadings*) en este componente corresponden a la tolerancia bajo condiciones de alta radiación o a las diferencias entre sol y sombra, y fueron positivos. Esto indica que las especies con puntajes más altos son las más tolerantes al estrés. Sin embargo, hubo pesos negativos que corresponden a las medidas de tolerancia en condición de malla sombra. Como ya se indicó, no se observó estrés hídrico bajo sombra, por lo que estos pesos probablemente no proporcionen información útil sobre la tolerancia al estrés sino sobre otros factores. Por ejemplo, la constante humedad bajo las mallas pudo haber modificado la composición de la microbiota en los suelos (Clark *et al.* 2009), o pudo haber más herbívoros en estos sitios que eran menos cálidos y más húmedos (Obs. pers.).

La correlación entre el tamaño de la semilla y los puntajes de las especies en el primer componente principal fue positiva y significativa, aportando evidencia de que las especies de semilla grande tuvieron una mayor tolerancia al estrés hídrico. Este resultado es muy importante porque está basado en diferentes medidas de tolerancia calculadas a partir de experimentos desarrollados en condiciones naturales, además de tomar en cuenta varios elementos del desempeño como germinación y supervivencia. Estos resultados coinciden con diversos trabajos en los que las plantas de especies con semilla de mayor tamaño tienen un mejor desempeño que las de especies con semilla chica, sobre todo bajo condiciones adversas (no sólo bajo estrés hídrico; Buckley 1982, Khurana y Singh 2004, Metz *et al.* 2010, Turnbull *et al.* 1999, Leishman y Westoby 1994).

Para medir el efecto del tamaño de la semilla en la tolerancia al estrés hídrico es importante definir en cuál etapa del ciclo de vida se buscará dicho efecto. Dado que un individuo está sujeto a variabilidad ambiental a lo largo de todo su ciclo de vida (Fenner y Thompson 2005) podemos obtener resultados diferentes a lo largo de la ontogenia en distintos años. Esto es evidente en los resultados de 2011, donde, contrariamente a lo que se esperaría según la teoría, no se observaron efectos del tamaño de semilla durante el crecimiento temprano pero sí en los adultos. En sitios áridos se ha encontrado que las tasas de supervivencia difieren mucho debido a la gran variabilidad ambiental interanual (Loria y Noy-Meir 1980; Kelly 1989; Lloret *et al.* 1999, Metcalf *et al.* 2003). En ciclos largos de intenso estrés hídrico (12 semanas) las plantas de semillas grandes han tenido mayor tolerancia al estrés (Khurana y Singh 2004). Aunque hay casos particulares de que, dentro la misma especie, las plántulas de semillas chicas son más tolerantes frente a periodos cortos de estrés hídrico (dos a cuatro semanas) (Hendrix y Trapp 1982). Por ello sería importante comparar la tolerancia de las especies a lo largo de varios años, monitoreando el ciclo de vida completo y tomando en cuenta la heterogeneidad ambiental en el sitio (Metz *et al.* 2010).

Son pocos los trabajos que han puesto a prueba la hipótesis de que las especies de semilla grande son más tolerantes al estrés hídrico. Aún son más escasos los que lo hacen bajo condiciones naturales, y éstos no han aportado evidencia a favor de la hipótesis; de hecho, algunos incluso apuntan a que las especies de semilla pequeña son más tolerantes al estrés que las de semilla grande. Este trabajo es el primero en confirmar que, bajo condiciones naturales, hay una relación positiva entre la tolerancia al estrés hídrico y el tamaño de la semilla. La tolerancia al estrés se ha cuantificado con varios métodos que al parecer no son concluyentes porque arrojan resultados contradictorios (Leishman y Westoby 1994, Leishman *et al.* 2000, Khurana y Singh 2004). No obstante, en mi trabajo se aplicó un método que integra varias medidas de tolerancia. Las ventajas del método recaen en el seguimiento de todo el ciclo de vida y,

por lo tanto, la integración de varios elementos del desempeño. Quizá este tipo de aproximación permita resolver el debate en el futuro.

Conclusiones

La sombra y la heterogeneidad en la profundidad del suelo son factores que determinan el estrés hídrico al que están sujetas las especies de este pastizal.

Hay una relación positiva entre el tamaño de la semilla y la tolerancia al estrés hídrico, aunque esta relación depende de las variaciones interanuales de la precipitación, del grupo taxonómico, y de la etapa del ciclo de vida en la que se mida la tolerancia.

El tamaño de la semilla tiene un efecto en la tolerancia al estrés hídrico no sólo durante el establecimiento, sino que perdura hasta la etapa adulta.

Literatura citada

- Aarssen L.W. y D.R. Taylor. 1992. Fecundity allocation in herbaceous plants. *Oikos* 65(2): 225-232.
- Aarssen L. W., B. S. Schamp y J. Pither. 2006. Why are there so many small plants? Implications for species coexistence. *Journal of Ecology* 94: 569-580.
- Almanza-Celis C.A.I. y C. Martorell 2008. Efecto de la profundidad del suelo sobre la estructura de una comunidad de hierbas en una zona semiárida de Oaxaca. In: VI simposio internacional sobre flora silvestre en zonas áridas. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S.C. (ed. Anónimo). Universidad de Sonora y Comisión Nacional Forestal La Paz.
- Armstrong D.P. y M. Westoby. 1993. Seedlings from large seeds tolerated defoliation better: a test using phylogenetically independent contrasts. *Ecology* 74(4): 1092-1100.
- Baker H.G. 1972. Seed weight in relation to environmental conditions in California. *Ecology* 53: 997-1010.
- Baraloto C., Forget P.M. y D.E. Goldberg. 2005. Seed mass, seedling size and neotropical tree seedling establishment. *Journal of Ecology* 93: 1156-1166.
- Beaton L. y S. Dudley. 2010. Maternal effects and drought tolerance determine seedling establishment success in a common roadside plant, *Dipsacus fullonum* subsp. *sylvestris*. *Botany* 88: 930-936.
- Belcher J.W., Keddy P.A. y L. Twolan-Strutt. 1995. Root and shoot competition intensity along a soil depth gradient. *Journal of Ecology* 83: 673-682.
- Bewley J.D., Bradford K.J., Hilhorst H.W.M. y H. Nonogaki. 2013. Seeds. Physiology of Development, Germination and Dormancy. Springer. Libro electrónico. DOI: 10.1007/978-1-4614-4693-4.
- Buckley R.C. 1982. Seed size and seedling establishment in tropical arid dune crest plants. *Biotropica* 14: 314-315.
- Burnham, K. P., Anderson, D. R., y K.P Huyvaert. 2011. AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: some background, observations, and comparisons. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65(1): 23-35.
- Caddick L.R y H.P. Linder. 2002. Evolutionary strategies for reproduction and dispersal in African Restionaceae. *Australian Journal of Botany* 50: 339-355.
- Callaway R.M. 2007. Positive interactions and interdependence in plant communities. Springer. Dordrecht. 415 pp.
- Canadell J. y P.H. Zedler. 1995. Underground structures of woody plants in Mediterranean ecosystems of

- Australia, California, and Chile. In: Ecology and biogeography of Mediterranean ecosystems in Chile, California, and Australia. (eds M.T.K. Arroyo, P.H. Zedler y M.D. Fox). Springer. New York. (Pp. 177-210).
- Chapin III F.S. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 223-260.
- Chapin III F.S., Autumn K. y F. Pugnaire. 1993. Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *American Naturalist* 142: 478-492.
- Clark J.S., Campbell J.H., Grizzle H., Acosta-Martínez V. y J.C. Zak. 2009. Soil microbial community response to drought and precipitation variability in the Chihuahuan Desert. *Microbial Ecology* 57(2): 248-260.
- Cruz-Cisneros R. y J. Rzedowski. 1980. Vegetación de la cuenca del río Tepelmeme, Alta Mixteca, Estado de Oaxaca, (México). *Anales de la Escuela Nacional De Ciencias Biológicas. Instituto Politécnico Nacional* 22:19-84.
- Douglas B., Maechler M. y B. Bolker. 2012. lme4: linear mixed-effects models using s4 classes. R package versión 0.9999999-0. Disponible en: <http://cran.r-project.org/web/packages/lme4/index.html>
- Facelli J. 2008. Specialized seedling strategies I: seedlings in stressful environments. In: *Seedling Ecology and Evolution*. (eds. Leck M.A., Parker V. y Simpson R.L.) Cambridge University Press. Pp. 56-78.
- Fay P. A. y M. J. Schultz. 2009. Germination, survival, and growth of grass and forb seedlings: Effects of soil moisture variability. *Acta Oecologica* 35: 679-684.
- Fenner M. y K. Thompson. 2005. *The ecology of seeds*. Cambridge University Press. 250 pp.
- Flores J. y E. Jurado. 2003. Are nurse-protégé interactions more common among plants from arid environments? *Journal of Vegetation Science* 14(6): 911-916.
- Foster S.A. 1986. On the adaptive value of large seeds for tropical moist forest trees: a review and synthesis. *Botanical Review* 52:260-299.
- Fox J. y S. Weisberg. 2011. car: Companion to Applied Regression. R Companion to Applied Regression. Second Edition. Disponible en: <http://cran.r-project.org/web/packages/car/index.html>
- Franco A. y Nobel P. 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology* 77: 870-886.
- Frontier S. 1976. Étude de la décroissance des valeurs propres dans une analyse en composantes principales: comparaison avec le modèle du bâton brisé. *Journal of experimental marine Biology and Ecology* 25: 67-75.

- García Meza D. 2014. Relación entre las limitaciones por semillas y por micrositios y su efecto en la regulación poblacional en quince especies de hierbas. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Ciencias. 58 pp.
- Grime J.P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist* 11: 1169-1194.
- Gross K.L., y P.A. Werner. 1982. Colonizing abilities of biennial plant species in relation to ground cover: implications for their distributions in a successional sere. *Ecology* 63(4): 921-931.
- Grubb P.J. 1998. A reassessment of the strategies of plants which cope with shortages of resources. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 1: 3-31.
- Hara T., Kawano S. y Y. Nagai. 1988. Optimal reproductive strategy of plants, with special reference to the modes of reproductive resource allocation. *Plant Species Biology* 3: 43-59.
- Hardegree S.P. y W.E. Emmerich. 1990. Effect of polyethylene glycol exclusion on the water potential of solution-saturated filter paper. *Plant Physiology* 92: 462-466.
- Harper J.L. 1977. *Population Biology of Plants*. London: Academic Press. 892 pp.
- Hendrix S.D. y E.J. Trapp. 1992. Population demography of *Pastinaca sativa* (Apiaceae): effects of seed mass on emergence, survival and recruitment. *American Journal of Botany* 79: 365-375.
- Hewitt N. 1998. Seed-size and shade tolerance: a comparative analysis of North American temperate trees. *Oecologia* 114: 432-440.
- Holmgren M., Scheffer M. y M.A. Huston. 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* 78(7): 1966-1975.
- Holt G. y P. Chesson. 2014. Variation in moisture duration as a driver of coexistence by the storage effect in desert annual plants. *Theoretical Population Biology* 92: 36-50.
- Jurado E. y M. Westoby. 1992. Seedling growth in relation to seed size among species of arid Australia. *Journal of Ecology* 80: 407-416.
- Kelly C. K. y A. Purvis. 1993. Seed size and establishment conditions in tropical trees: on the use of taxonomic relatedness in determining ecological patterns. *Oecologia* 94: 356-360.
- Khurana E. y J.S. Singh. 2004. Germination and seedling growth of five tree species from tropical dry forest in relation to water stress: impact of seed size. *Journal of Tropical Ecology* 20(4): 385-396.
- Kidson R. y M. Westoby. 2000. Seed mass and seedling dimensions in relation to seedling establishment. *Oecologia* 125(1): 11-17.

- Leck M.A., R.L. Simpson y V.T. Parker. 2008. Why seedlings? In: Seedling Ecology and Evolution. (eds. Leck M.A., Parker V. y R.L. Simpson). Cambridge University Press. Pp. 3-13.
- Leishman M.R y M. Westoby. 1994. The role of seed size in seedling establishment in dry soil conditions: Experimental evidence from semi-arid species. *Journal of Ecology* 82(2): 249-258.
- Leishman M.R., Wright I.J., Moles A.T. y M. Westoby. 2000. The evolutionary ecology of seed size. *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities* (ed. M. Fenner). Pp. 31-57. CAB International, Wallingford.
- Lichtenthaler H. 1998. The stress concept in plants: an introduction. *Annals of the New York Academy of Sciences* 851: 187-198.
- Lloret F., Casanovas C. y J. Penuelas. 1999. Seedling survival of Mediterranean shrubland species in relation to root: shoot ratio, seed size and water and nitrogen use. *Functional Ecology* 13(2): 210-216.
- Loria M. e I. Noy-Meir. 1979. Dynamics of some annual populations in a desert loess plain. *Israel Journal of Botany* 28(3-4): 211-225.
- Magaña V., Amador J. y S. Medina. 1999. The midsummer drought over Mexico and Central America. *Journal of Climate* 12: 1577-1588.
- Martínez-Perez G., Orozco-Segovia A. y C. Martorell. 2006. Effectiveness of pre-germination treatments for eight woody species that are relevant for the restoration of the Mixteca Alta region, Oaxaca. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 79: 9-20.
- Martorell C. y M. Martínez-López. 2014. Informed dispersal in plants: *Heterosperma pinnatum* (Asteraceae) adjusts its dispersal mode to escape from competition and water stress. *Oikos* 123(2): 225-231.
- Martorell C. y R. Feckleton. 2014. Testing the roles of competition, facilitation and stochasticity on community structure in a species-rich assemblage. *Journal of Ecology* DOI: 10.1111/1365-2745.12173
- Mazer S. J. 1989. Ecological, taxonomic and life history correlates of seed mass among Indiana dune angiosperms. *Ecological Monographs* 59: 153-175.
- Mazer S. J. 1990. Seed mass of Indiana Dune genera and families: taxonomic and ecological correlates. *Evolutionary Ecology* 4(4): 326-357.
- Mcconnauhay K.D. y F. Bazzaz. 1987. The relations ship between gap size and performance of several colonizing annuals. *Ecology* 68: 411-416.
- McWilliam J.R. y P.J. Phillip. 1970. Effect of osmotic and matric potentials on the availability of water for

- seed germination. *Australian Journal of Biological Sciences* 24:423-431.
- Metcalf J.C., Rose K. E. y M. Rees. 2003. Evolutionary demography of monocarpic perennials. *Trends in Ecology and Evolution* 18(9): 471-480.
- Metz J., Liancourt P., Kigel J., Harel D., Sternberg M. y K. Tielbo. 2010. Plant survival in relation to seed size along environmental gradients: a long-term study from semiarid and Mediterranean annual plant communities. *Journal of Ecology* 98: 697-704.
- Michel B.E y D. Radcliffe. 1995. A computer program relating solute potential to solution composition for five solutes. *Agronomy Journal* 87:126-130.
- Milberg P. y B.B. Lamont. 1997. Seed/cotyledon size and nutrient content play a major role in early performance of species on nutrient-poor soils. *New Phytologist* 137: 665-672.
- Moles A.T. y M. Westoby. 2000. Seedling survival and seed size: a synthesis of the literature. *Journal of Ecology* 92:372-383.
- Moles A. T. y M. Westoby. 2006. Seed size and plant strategy across the whole life cycle. *Oikos* 113(1): 91-105.
- Moles A.T. y M. R. Leishman. 2008. The seedling as part of a plant's life history strategy. In: *Seedling Ecology and Evolution*. (eds. Leck M.A., Parker V. y R.L. Simpson). Cambridge University Press. Pp.217-237.
- Philippi T. 1993. Bet-hedging germination of desert annuals: variation among populations and maternal effects in *Lepidium lasiocarpum*. *The American Naturalist* 142(3): 488-507.
- R Development Core Team 2009. R: A language and environment for statistical computing. In: R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- Roach D.A. y R.D. Wulff. 1987. Maternal effects in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 209-235.
- Santini B. 2009. Efecto del precondicionamiento (priming) y la liberación oportuna de las semillas retenidas sobre el éxito del establecimiento en la especie serótina *Mammillaria hernandezii* (Cactaceae). Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 44 pp.
- Saverimutu T. y M. Westoby. 1996. Seedling longevity under deep shade in relations to seed size. *Journal of Ecology* 84: 681-689.
- Seiwa K. y K. Kikuzawa. 1996. Phenology of tree seedlings in relation to seed size. *Canadian Journal of Botany*. 69:532-538.
- Shipley B. y R.H. Peters. 1990. The allometry of seed weight and seedling relative growth rate. *Functional*

- Ecology. 4(4): 523-529.
- Tan K. H. 2009. Soil science. Taylor and Francis Group. New York. 557 pp.
- Thompson, K., y D.J. Hodkinson, D. J. 1998. Seed mass, habitat and life history: a reanalysis of Salisbury (1942, 1974). *New Phytologist*. 138(1): 163-167.
- Turnbull L.A., M. Rees y M.J. Crawley. 1999. Seed mass and the competition colonization trade-off: a sowing experiment. *Journal of Ecology* 87: 899-912.
- Valiente-Banuet y E. Ezcurra. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacán Valley, México. *Journal of Ecology* 79: 961-971.
- Venable L. y J.S. Brown. 1988. The selective interactions of dispersal, dormancy, and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments. *The American Naturalist* 131(3): 360-384.
- Villarreal-Barajas T. y C. Martorell. 2009. Species-specific disturbance tolerance, competition and positive interactions along an anthropogenic disturbance gradient. *Journal of Vegetation Science* 20: 1027-1040.
- Walters M.B. y P.B. Reich. Are shade tolerance, survival and growth linked? Low light and nitrogen effects on hardwood seedlings. *Ecology* 77: 841-53.
- Westoby M., Leishman M., Lord J., Poorter, H. y D.J. Schoen. 1996. Comparative ecology of seed size and dispersal [and discussion]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 351(1345): 1309-1318.
- Westoby M., Jurado E. y M. Leishman. 1992. Comparative evolutionary ecology of seed size. *Trends in Ecology and Evolution* 7: 368-372.
- Whittingham M.J., Stephens P.A., Bradbury R.B. y R.P. Freckleton. 2006. Why do we still use stepwise modelling in ecology and behaviour? *Journal of Animal Ecology* 75(5): 1182-1189.
- Wuest S. 2007. Vapour is the principal source of water imbibed by seeds in unsaturated soils. *Seed Science Research* 17:3-9.
- Wulff R.D. 1986. Seed size variation in *Desmodium Paniculatum*: II. Effects on seedling growth and physiological performance. *Journal of Ecology* 74(1): 99-114.
- Zepeda V. 2013. Efecto del tamaño de semilla y las interacciones interespecificas sobre el establecimiento en un pastizal semiárido. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, DF. 59 pp.

ANEXO 1. Germinación en campo

Conjunto de Modelos Lineales Generalizados de Efectos Mixtos que se pusieron a prueba para analizar la germinación en condiciones naturales.

Notación: η es la probabilidad de germinación; R , la condición de sombra; P , la profundidad del suelo; A , el año del experimento; cada una de las β s representa los efectos asociados a cada variable correspondiente, δ_b , el efecto aleatorio del bloque; $\pi_{p(b)}$, el efecto aleatorio de la parcela anidada en el bloque; $\varepsilon_{i(p)}$, el efecto aleatorio del individuo anidado en parcela y τ_t el efecto aleatorio asociado a la fecha de monitoreo.

El primer modelo es el nulo, los siguientes incluyen sólo alguno de los tres factores de profundidad, radiación o año.

$$\text{Modelo 1} \quad \eta \sim \beta_0 + \delta_b + \pi_{p(b)} + \varepsilon_{i(p)} + \tau_t$$

$$\text{Modelo 2} \quad \eta \sim \beta_0 + \beta_1 P + \delta_b + \pi_{p(b)} + \varepsilon_{i(p)} + \tau_t$$

$$\text{Modelo 3} \quad \eta \sim \beta_0 + \beta_1 R + \delta_b + \pi_{p(b)} + \varepsilon_{i(p)} + \tau_t$$

$$\text{Modelo 4} \quad \eta \sim \beta_0 + \beta_1 A + \delta_b + \pi_{p(b)} + \varepsilon_{i(p)} + \tau_t$$

En este subconjunto se incluyen modelos con dos factores por separado. A partir de estos modelos se construyeron otros con y sin la profundidad al cuadrado para saber si los datos se ajustan mejor a una curva que a una línea recta.

$$\text{Modelo 5} \quad \eta \sim \beta_0 + \beta_1 P + \beta_2 P^2 + \delta_b + \pi_{p(b)} + \varepsilon_{i(p)} + \tau_t$$

$$\text{Modelo 6} \quad \eta \sim \beta_0 + \beta_1 R + \beta_2 P + \delta_b + \pi_{p(b)} + \varepsilon_{i(p)} + \tau_t$$

$$\text{Modelo 7} \quad \eta \sim \beta_0 + \beta_1 A + \beta_2 P + \delta_b + \pi_{p(b)} + \varepsilon_{i(p)} + \tau_t$$

$$\text{Modelo 8} \quad \eta \sim \beta_0 + \beta_1 A + \beta_2 R + \delta_b + \pi_{p(b)} + \varepsilon_{i(p)} + \tau_t$$

En estos modelos se incluyen los tres factores (modelo 9) o dos factores más la profundidad como con término cuadrático.

$$\text{Modelo 9} \quad \eta \sim \beta_0 + \beta_1 A + \beta_2 P + \beta_3 R + \delta_b + \pi_{p(b)} + \varepsilon_{i(p)} + \tau_t$$

$$\text{Modelo 10} \quad \eta \sim \beta_0 + \beta_1 A + \beta_2 P + \beta_3 P^2 + \delta_b + \pi_{p(b)} + \varepsilon_{i(p)} + \tau_t$$

$$\text{Modelo 11} \quad \eta \sim \beta_0 + \beta_1 R + \beta_2 P + \beta_3 P^2 + \delta_b + \pi_{p(b)} + \varepsilon_{i(p)} + \tau_t$$

Modelo 12 $\eta \sim \beta_0 + \beta_1A + \beta_2R + \beta_3P + \beta_4P^2 + \delta_b + \pi_{p(b)} + \varepsilon_{i(p)} + \tau_t$

En estos modelos se incluyen dos factores separados y una interacción entre dos de ellos.

Modelo 13 $\eta \sim \beta_0 + \beta_1A + \beta_2R + \beta_3RA + \delta_b + \pi_{p(b)} + \varepsilon_{i(p)} + \tau_t$

Modelo 14 $\eta \sim \beta_0 + \beta_1A + \beta_2P + \beta_3PA + \delta_b + \pi_{p(b)} + \varepsilon_{i(p)} + \tau_t$

Modelo 15 $\eta \sim \beta_0 + \beta_1R + \beta_2P + \beta_3PR + \delta_b + \pi_{p(b)} + \varepsilon_{i(p)} + \tau_t$

Subconjunto que incluye modelos con los tres factores separados y una interacción.

Modelo 16 $\eta \sim \beta_0 + \beta_1A + \beta_2R + \beta_3RA + \beta_4P + \delta_b + \pi_{p(b)} + \varepsilon_{i(p)} + \tau_t$

Modelo 17 $\eta \sim \beta_0 + \beta_1A + \beta_2R + \beta_3P + \beta_4PA + \delta_b + \pi_{p(b)} + \varepsilon_{i(p)} + \tau_t$

Modelo 18 $\eta \sim \beta_0 + \beta_1A + \beta_2R + \beta_3P + \beta_4PR + \delta_b + \pi_{p(b)} + \varepsilon_{i(p)} + \tau_t$

Modelo 19 $\eta \sim \beta_0 + \beta_1A + \beta_2R + \beta_3RA + \beta_4P + \beta_5P^2 + \delta_b + \pi_{p(b)} + \varepsilon_{i(p)} + \tau_t$

En este subconjunto hay modelos con tres factores separados más dos interacciones entre los ellos.

Modelo 20 $\eta \sim \beta_0 + \beta_1A + \beta_2P + \beta_3P^2 + \beta_4PA + \beta_5P^2A + \delta_b + \pi_{p(b)} + \varepsilon_{i(p)} + \tau_t$

Modelo 21 $\eta \sim \beta_0 + \beta_1A + \beta_2R + \beta_3P + \beta_4P^2 + \beta_5PA + \beta_6P^2A + \delta_b + \pi_{p(b)} + \varepsilon_{i(p)} + \tau_t$

Modelo 22 $\eta \sim \beta_0 + \beta_1A + \beta_2R + \beta_3P + \beta_4P^2 + \beta_5PR + \beta_6P^2R + \delta_b + \pi_{p(b)} + \varepsilon_{i(p)} + \tau_t$

Modelo 23 $\eta \sim \beta_0 + \beta_1R + \beta_2P + \beta_3P^2 + \beta_4PR + \beta_5P^2R + \delta_b + \pi_{p(b)} + \varepsilon_{i(p)} + \tau_t$

Finalmente, modelos con los tres factores por separado y la triple interacción entre ellos.

Modelo 24 $\eta \sim \beta_0 + \beta_1A + \beta_2R + \beta_3P + \beta_4APR + \delta_b + \pi_{p(b)} + \varepsilon_{i(p)} + \tau_t$

Modelo 25 $\eta \sim \beta_0 + \beta_1A + \beta_2R + \beta_3P + \beta_4P^2 + \beta_5APR + \beta_6P^2AR + \delta_b + \pi_{p(b)} + \varepsilon_{i(p)} + \tau_t$

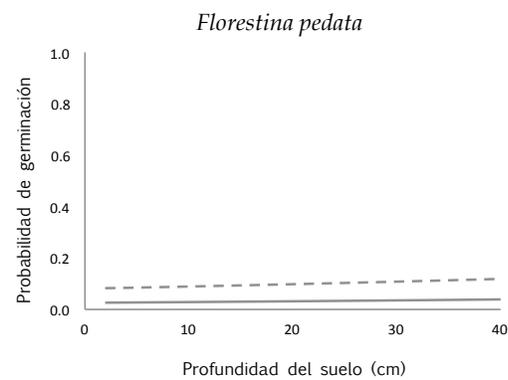
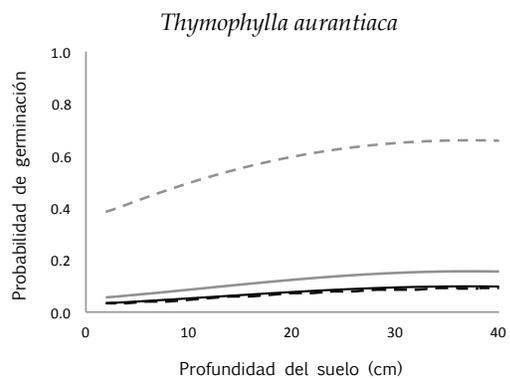
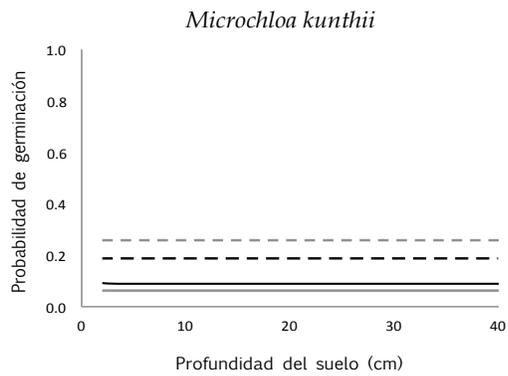
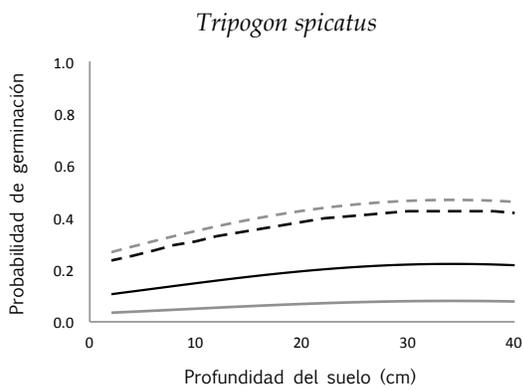
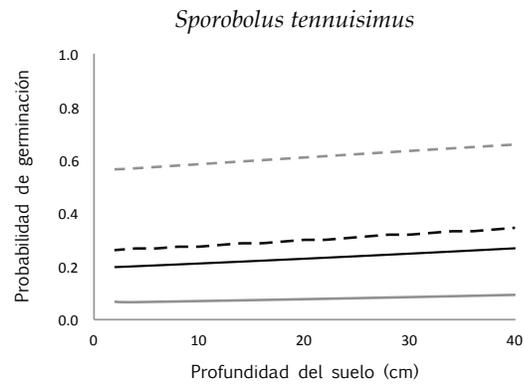
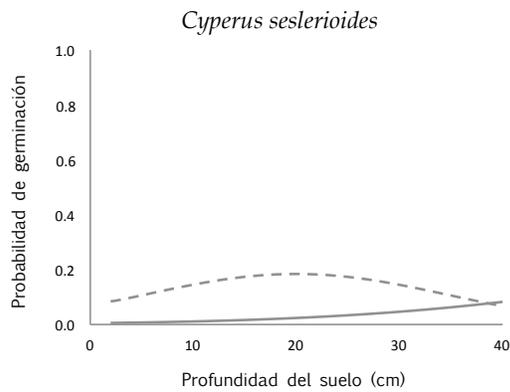
Anexo 1.1. Germinación en campo. Valores de AIC.

Valores de AIC de los modelos probados para el análisis de la germinación. Se resalta en negritas el mejor modelo para cada especie (menor valor de AIC), y en cursivas aquellos modelos que no difieren del mejor ($\Delta AIC < 2$). Se subraya el modelo que fue empleado para las estimaciones de tolerancia ya que incluye la profundidad y no difiere del mejor modelo. Los espacios en blanco son modelos que no se pusieron a prueba porque incluyen el factor año y para esas especies sólo se tienen datos de un año. Las especies están ordenadas de forma ascendente de acuerdo con el tamaño de su semilla.

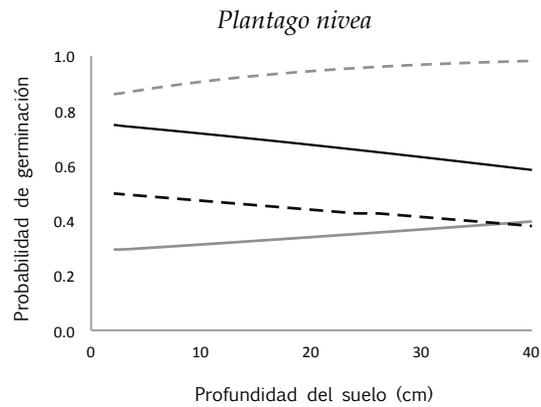
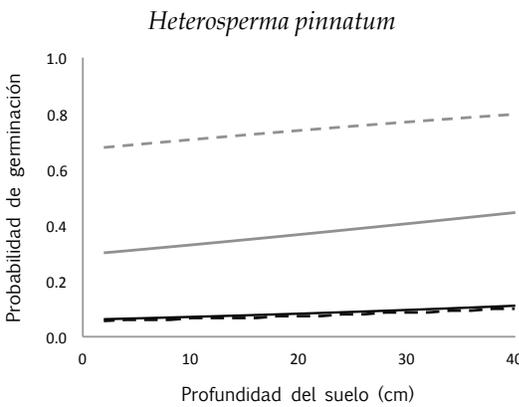
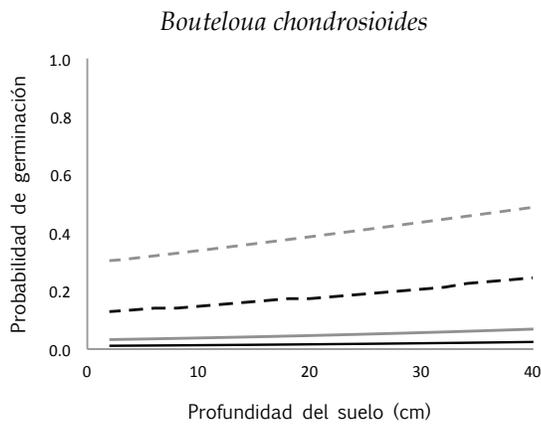
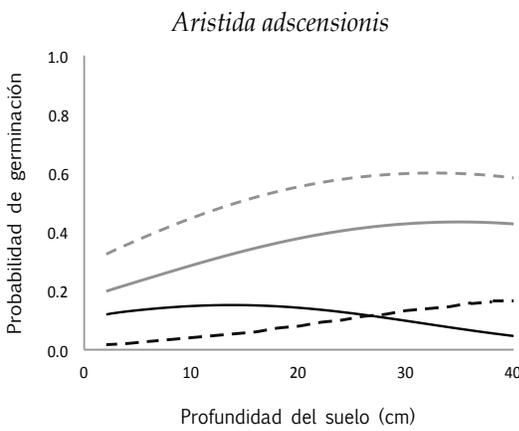
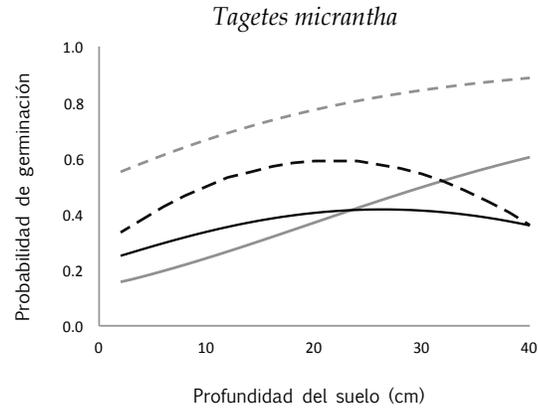
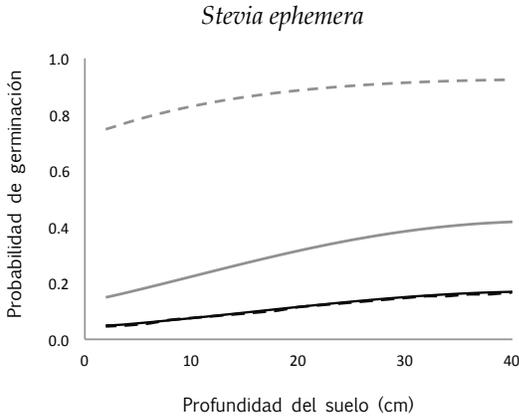
| | <i>Cyperus seslerioides</i> | <i>Sporobolus tenuisimus</i> | <i>Tripogon spicatus</i> | <i>Muhlenbergia peruviana</i> | <i>Microchloa kunthii</i> | <i>Thymophylla aurantiaca</i> | <i>Florestina pedata</i> | <i>Stevia ephemeria</i> | <i>Tagetes micrantha</i> | <i>Aristida adscensionis</i> | <i>Bouteloua chondrosioides</i> | <i>Heterosperma pinnatum</i> | <i>Plantago nivea</i> |
|-----------|-----------------------------|------------------------------|--------------------------|-------------------------------|---------------------------|-------------------------------|--------------------------|-------------------------|--------------------------|------------------------------|---------------------------------|------------------------------|-----------------------|
| Modelo 1 | 98.0 | 313.0 | 225.4 | 69.3 | 199.7 | 359.6 | 75.5 | 607.9 | 361.7 | 337.6 | 208.8 | 498.9 | 401.1 |
| Modelo 2 | 100.0 | 311.8 | 219.1 | 69.4 | 200.9 | 355.0 | 76.6 | 601.5 | 344.8 | 334.1 | 204.5 | 498.7 | 403.1 |
| Modelo 3 | 93.6 | 294.7 | 212.7 | 70.4 | 183.5 | 338.0 | 67.9 | 585.2 | 345.5 | 339.0 | 193.8 | 487.2 | 394.2 |
| Modelo 4 | | 301.7 | 225.2 | | 200.4 | 234.0 | | 301.0 | 350.5 | 221.4 | 187.3 | 203.6 | 397.6 |
| Modelo 5 | 96.8 | 313.2 | 215.7 | 71.1 | 202.5 | 355.7 | 78.5 | 603.5 | 336.9 | 333.3 | 205.8 | 496.5 | 401.1 |
| Modelo 6 | 95.6 | 293.8 | 206.2 | 70.5 | 184.7 | 334.1 | 69.0 | 578.3 | 325.4 | 335.5 | 189.1 | 487.1 | 396.2 |
| Modelo 7 | | 299.7 | 219.4 | | 201.6 | 224.0 | | 280.5 | 331.0 | 213.0 | 180.3 | 196.9 | 399.6 |
| Modelo 8 | | 285.2 | 212.6 | | 184.2 | 215.6 | | 275.3 | 335.3 | 222.5 | 172.8 | 187.7 | 390.4 |
| Modelo 9 | | 283.4 | 206.5 | | 185.2 | 205.8 | | 253.8 | 312.9 | 214.0 | 165.2 | 180.7 | 392.3 |
| Modelo 10 | | 301.5 | 216.3 | | 203.1 | 222.0 | | 280.8 | 320.9 | 209.0 | 181.8 | 197.9 | 396.8 |
| Modelo 11 | 92.8 | 295.0 | 203.4 | 72.2 | 186.6 | 334.7 | 70.9 | 580.0 | 320.2 | 334.5 | 190.6 | 485.3 | 394.1 |
| Modelo 12 | | 285.2 | 204.1 | | 187.0 | 204.3 | | 253.0 | 305.9 | 209.8 | 166.9 | 181.5 | 389.5 |
| Modelo 13 | | 223.3 | 200.5 | | 182.2 | 192.6 | | 231.6 | 322.2 | 208.4 | 173.6 | 172.1 | 203.9 |
| Modelo 14 | | 299.9 | 220.0 | | 203.4 | 225.0 | | 281.2 | 310.4 | 214.6 | 182.0 | 198.4 | 397.5 |
| Modelo 15 | 84.2 | 295.0 | 207.4 | 71.8 | 184.4 | 335.8 | 69.7 | 574.5 | 326.1 | 336.6 | 190.7 | 482.9 | 398.1 |
| Modelo 16 | | 221.5 | 194.6 | | 183.3 | 182.7 | | 209.7 | 300.1 | 200.2 | 166.0 | 165.2 | 205.9 |
| Modelo 17 | | 283.9 | 207.1 | | 187.1 | 206.6 | | 254.2 | 292.8 | 215.6 | 166.8 | 182.2 | 390.4 |
| Modelo 18 | | 284.6 | 207.7 | | 184.9 | 207.8 | | 251.4 | 313.6 | 215.2 | 166.7 | 175.4 | 394.2 |
| Modelo 19 | | 223.1 | 192.3 | | 185.1 | 180.9 | | 207.6 | 292.8 | 196.4 | 167.6 | 166.4 | 203.3 |
| Modelo 20 | | 303.7 | 218.5 | | 206.8 | 223.8 | | 282.9 | 302.6 | 212.5 | 184.2 | 200.5 | 397.3 |
| Modelo 21 | | 287.6 | 206.2 | | 190.8 | 205.6 | | 254.7 | 287.1 | 213.3 | 169.0 | 184.1 | 390.1 |
| Modelo 22 | | 287.8 | 207.0 | | 186.5 | 207.8 | | 250.8 | 304.0 | 212.2 | 169.9 | 178.9 | 392.4 |
| Modelo 23 | 82.2 | 297.8 | 206.4 | 67.7 | 186.0 | 338.0 | 73.7 | 575.4 | 318.8 | 337.0 | 193.8 | 484.1 | 397.2 |
| Modelo 24 | | 222.1 | 194.8 | | 186.3 | 185.7 | | 210.5 | 277.2 | 194.3 | 168.5 | 165.9 | 196.6 |
| Modelo 25 | | 228.4 | 197.3 | | 192.2 | 188.6 | | 213.9 | 271.0 | 194.0 | 171.6 | 173.0 | 200.9 |

Anexo 1.2. Germinación en campo. Gráficas.

Las especies están ordenadas de forma ascendente por el peso de su semilla. La línea continua es el tratamiento sin malla sombra, la punteada el tratamiento con malla; el color gris representa el 2011, y el negro el 2012. *C. seslerioides* y *F. pedata* sólo se usaron en campo en el año uno del experimento.



Continuación Anexo 1.2. Germinación en campo. Las especies están ordenadas de forma ascendente por el peso de su semilla. La línea continua es el tratamiento sin malla sombra, la punteada el tratamiento con malla; el color gris representa el 2011, y el negro el 2012.



ANEXO 2. Crecimiento y supervivencia

Conjunto de Modelos Lineales Generalizados de Efectos Mixtos que se pusieron a prueba para analizar el crecimiento y la supervivencia en condiciones naturales.

Notación: η es la probabilidad de crecimiento o supervivencia; R , la condición de sombra; P , la profundidad del suelo; T , es el logaritmo del tamaño del individuo; cada una de las β s representa los efectos asociados a cada variable correspondiente, δ_b , el efecto aleatorio del bloque; $\pi_{p(b)}$, el efecto aleatorio de la parcela anidada en el bloque; $\varepsilon_{i(p)}$, el efecto aleatorio del individuo anidado en parcela y τ_t el efecto aleatorio asociado a la fecha de monitoreo.

El primer modelo es el nulo, los siguientes incluyen sólo uno de los tres factores de profundidad, radiación o tamaño del individuo.

$$\begin{aligned}\text{Modelo 1} & \quad \eta \sim \beta_0 + \delta_b + \pi_{p(b)} + \varepsilon_{i(p)} + \tau_t \\ \text{Modelo 2} & \quad \eta \sim \beta_0 + \beta_1 P + \delta_b + \pi_{p(b)} + \varepsilon_{i(p)} + \tau_t \\ \text{Modelo 3} & \quad \eta \sim \beta_0 + \beta_1 R + \delta_b + \pi_{p(b)} + \varepsilon_{i(p)} + \tau_t \\ \text{Modelo 4} & \quad \eta \sim \beta_0 + \beta_1 T + \delta_b + \pi_{p(b)} + \varepsilon_{i(p)} + \tau_t\end{aligned}$$

Subconjunto con dos factores. A partir de éste se construyeron otros modelos con y sin la profundidad al cuadrado.

$$\begin{aligned}\text{Modelo 5} & \quad \eta \sim \beta_0 + \beta_1 R + \beta_2 T + \delta_b + \pi_{p(b)} + \varepsilon_{i(p)} + \tau_t \\ \text{Modelo 6} & \quad \eta \sim \beta_0 + \beta_1 P + \beta_2 T + \delta_b + \pi_{p(b)} + \varepsilon_{i(p)} + \tau_t \\ \text{Modelo 7} & \quad \eta \sim \beta_0 + \beta_1 P + \beta_2 P^2 + \delta_b + \pi_{p(b)} + \varepsilon_{i(p)} + \tau_t \\ \text{Modelo 8} & \quad \eta \sim \beta_0 + \beta_1 R + \beta_2 P + \delta_b + \pi_{p(b)} + \varepsilon_{i(p)} + \tau_t\end{aligned}$$

Dos factores.

$$\begin{aligned}\text{Modelo 9} & \quad \eta \sim \beta_0 + \beta_1 R + \beta_2 P + \beta_3 P^2 + \delta_b + \pi_{p(b)} + \varepsilon_{i(p)} + \tau_t \\ \text{Modelo 10} & \quad \eta \sim \beta_0 + \beta_1 P + \beta_2 P^2 + \beta_3 T + \delta_b + \pi_{p(b)} + \varepsilon_{i(p)} + \tau_t\end{aligned}$$

Dos factores más la interacción entre ellos.

Modelo 11 $\eta_s \sim \beta_0 + \beta_1R + \beta_2P + \beta_3PR + \delta_b + \pi_{p(b)} + \varepsilon_{i(p)} + \tau_t$

Modelo 12 $\eta_s \sim \beta_0 + \beta_1R + \beta_2T + \beta_3RT + \delta_b + \pi_{p(b)} + \varepsilon_{i(p)} + \tau$

Modelo 13 $\eta_s \sim \beta_0 + \beta_1P + \beta_2T + \beta_3PT + \delta_b + \pi_{p(b)} + \varepsilon_{i(p)} + \tau_t$

Subconjunto con tres factores, o tres factores más una interacción entre dos de ellos.

Modelo 14 $\eta_s \sim \beta_0 + \beta_1R + \beta_2P + \beta_3T + \delta_b + \pi_{p(b)} + \varepsilon_{i(p)} + \tau_t$

Modelo 15 $\eta_s \sim \beta_0 + \beta_1R + \beta_2P + \beta_3P^2 + \beta_4T + \delta_b + \pi_{p(b)} + \varepsilon_{i(p)} + \tau_t$

Modelo 16 $\eta_s \sim \beta_0 + \beta_1R + \beta_2P + \beta_3T + \beta_4PR + \delta_b + \pi_{p(b)} + \varepsilon_{i(p)} + \tau_t$

Modelo 17 $\eta_s \sim \beta_0 + \beta_1R + \beta_2P + \beta_3T + \beta_4RT + \delta_b + \pi_{p(b)} + \varepsilon_{i(p)} + \tau_t$

Modelo 18 $\eta_s \sim \beta_0 + \beta_1R + \beta_2P + \beta_3T + \beta_4PT + \delta_b + \pi_{p(b)} + \varepsilon_{i(p)} + \tau_t$

Dos factores además de dos interacciones.

Modelo 19 $\eta_s \sim \beta_0 + \beta_1R + \beta_2P + \beta_3P^2 + \beta_4PR + \beta_5P^2R + \delta_b + \pi_{p(b)} + \varepsilon_{i(p)} + \tau_t$

Modelo 20 $\eta_s \sim \beta_0 + \beta_1R + \beta_2P + \beta_3P^2 + \beta_4PR + \beta_5P^2R + \beta_6T + \delta_b + \pi_{p(b)} + \varepsilon_{i(p)} + \tau_t$

Tres factores más una interacción.

Modelo 21 $\eta_s \sim \beta_0 + \beta_1R + \beta_2P + \beta_3P^2 + \beta_4T + \beta_5RT + \delta_b + \pi_{p(b)} + \varepsilon_{i(p)} + \tau_t$

Subconjunto de modelos con tres factores más dos interacciones.

Modelo 22 $\eta \sim \beta_0 + \beta_1R + \beta_2P + \beta_3PR + \beta_4T + \beta_5RT + \delta_b + \pi_{p(b)} + \varepsilon_{i(p)} + \tau_t$

Modelo 23 $\eta \sim \beta_0 + \beta_1P + \beta_2P^2 + \beta_3T + \beta_4PT + \beta_5P^2T + \delta_b + \pi_{p(b)} + \varepsilon_{i(p)} + \tau_t$

Modelo 24 $\eta \sim \beta_0 + \beta_1R + \beta_2P + \beta_3PR + \beta_4T + \beta_5PT + \delta_b + \pi_{p(b)} + \varepsilon_{i(p)} + \tau_t$

Modelo 25 $\eta \sim \beta_0 + \beta_1R + \beta_2P + \beta_3T + \beta_4PT + \beta_5RT + \delta_b + \pi_{p(b)} + \varepsilon_{i(p)} + \tau_t$

Modelo 26 $\eta_s \sim \beta_0 + \beta_1R + \beta_2P + \beta_3P^2 + \beta_4T + \beta_5PT + \beta_6P^2T + \delta_b + \pi_{p(b)} + \varepsilon_{i(p)} + \tau_t$

Subconjunto con tres factores más tres interacciones.

Modelo 27 $\eta_s \sim \beta_0 + \beta_1R + \beta_2P + \beta_3P^2 + \beta_4T + \beta_5PT + \beta_6P^2T + \beta_7RT + \delta_b + \pi_{p(b)} + \varepsilon_{i(p)} + \tau_t$

Modelo 28 $\eta_s \sim \beta_0 + \beta_1R + \beta_2P + \beta_3P^2 + \beta_4PR + \beta_5P^2R + \beta_6T + \beta_7RT + \delta_b + \pi_{p(b)} + \varepsilon_{i(p)} + \tau_t$

Subconjunto con todos los factores y cuatro interacciones entre dos factores.

Modelo 29 $\eta_s \sim \beta_0 + \beta_1R + \beta_2P + \beta_3P^2 + \beta_4PR + \beta_5P^2R + \beta_6T + \beta_7PT + \beta_8P^2T + \delta_b + \pi_{p(b)} + \varepsilon_{i(p)} + \tau_t$

Subconjunto con todos los factores, tres interacciones entre dos factores y la triple interacción entre ellos.

Modelo 30 $\eta_s \sim \beta_0 + \beta_1R + \beta_2P + \beta_3PR + \beta_4T + \beta_5PT + \beta_6RT + \beta_7RPT + \delta_b + \pi_{p(b)} + \varepsilon_{i(p)} + \tau_t$

Modelo 31 $\eta_s \sim \beta_0 + \beta_1R + \beta_2P + \beta_3P^2 + \beta_4PR + \beta_5P^2R + \beta_6T + \beta_7PT + \beta_8P^2T + \beta_9RT + \beta_{10}PRT + \beta_{11}P^2RT + \delta_b + \pi_{p(b)} + \varepsilon_{i(p)} + \tau_t$

Anexo 2.1. Crecimiento. Valores de AIC.

Valores de AIC para los modelo probados en el análisis de crecimiento. Se resalta en negritas y subrayado el mejor modelo para cada especie (menor valor de AIC), y en cursivas aquellos modelos que no difieren del mejor ($\Delta AIC < 2$). Los espacios en blanco son modelos que no se pusieron a prueba porque incluyen el factor año y para esas especies sólo se tienen datos de un año. Las especies están ordenadas de forma ascendente de acuerdo con el tamaño de su semilla.

| | <i>Cyperus seslerioides</i> | <i>Sporobolus tennisimimus</i> | <i>Tripogon spicatus</i> | <i>Microchloa kunthii</i> | <i>Thymophylla aurantiaca</i> | <i>Florestina pedata</i> | <i>Stevia ephemera</i> | <i>Tagetes micrantha</i> | <i>Aristida adscensionis</i> | <i>Bouteloua chondrosioides</i> | <i>Heterosperma pinnatum</i> | <i>Plantago nivea</i> |
|-----------|---------------------------------|------------------------------------|------------------------------|-------------------------------|-----------------------------------|------------------------------|----------------------------|------------------------------|----------------------------------|-------------------------------------|----------------------------------|---------------------------|
| Modelo 1 | 96.9 | 892.7 | 361.7 | 360.2 | 965.9 | 93.4 | 1680.3 | 1570.4 | 376.4 | 309.3 | 1620.6 | 1641.0 |
| Modelo 2 | 94.2 | 893.7 | 360.8 | 360.6 | 965.2 | 89.4 | 1678.1 | 1569.4 | 377.2 | 305.4 | 1616.7 | 1642.9 |
| Modelo 3 | 92.9 | 887.9 | 352.5 | 354.5 | 958.6 | 88.5 | 1671.6 | 1561.7 | 369.3 | 300.9 | 1612.1 | 1629.8 |
| Modelo 4 | 100.3 | 891.9 | 361.0 | 358.7 | 965.6 | 94.6 | 1679.0 | 1574.4 | 374.6 | 309.5 | 1625.0 | 1636.8 |
| Modelo 5 | 98.9 | 892.8 | 360.1 | 359.2 | 965.0 | 90.9 | 1676.8 | 1573.9 | 375.4 | 306.2 | 1622.1 | 1638.7 |
| Modelo 6 | 95.1 | 887.4 | 351.8 | 352.9 | 958.5 | 89.8 | 1670.2 | 1566.4 | 366.5 | 301.8 | 1616.6 | 1625.6 |
| Modelo 7 | 100.3 | 899.4 | 367.0 | 365.0 | 972.1 | 96.2 | 1687.8 | 1572.1 | 384.1 | 310.6 | 1627.6 | 1650.3 |
| Modelo 8 | 90.3 | 897.2 | 366.1 | 359.0 | 968.8 | 83.0 | 1683.0 | 1570.8 | 375.6 | 307.1 | 1614.0 | 1653.1 |
| Modelo 9 | 95.9 | 847.2 | 354.5 | 328.2 | 901.0 | 75.6 | 1502.8 | 1420.3 | 354.5 | 286.9 | 1376.9 | 1286.7 |
| Modelo 10 | 94.0 | 848.9 | 354.0 | 329.7 | 902.7 | 73.1 | 1503.7 | 1422.3 | 355.7 | 285.1 | 1379.1 | 1289.7 |
| Modelo 11 | 89.7 | 839.6 | 344.9 | 323.8 | 891.7 | 69.1 | 1495.6 | 1410.0 | 346.2 | 276.4 | 1365.8 | 1278.1 |
| Modelo 12 | 99.0 | 844.5 | 353.0 | 327.4 | 900.2 | 75.6 | 1500.3 | 1419.5 | 353.0 | 285.9 | 1373.1 | 1282.3 |
| Modelo 13 | 96.1 | 846.1 | 352.5 | 329.2 | 901.8 | 73.4 | 1501.4 | 1421.4 | 353.7 | 285.4 | 1375.5 | 1285.1 |
| Modelo 14 | 92.2 | 836.8 | 343.5 | 322.5 | 890.6 | 69.3 | 1493.9 | 1409.9 | 343.8 | 276.0 | 1362.1 | 1273.5 |
| Modelo 15 | 100.4 | 854.7 | 358.6 | 333.9 | 909.3 | 76.3 | 1512.3 | 1428.7 | 362.6 | 292.6 | 1386.6 | 1297.1 |
| Modelo 16 | 91.0 | 853.8 | 358.5 | 329.9 | 910.5 | 68.1 | 1513.7 | 1430.2 | 355.6 | 290.1 | 1380.5 | 1300.1 |
| Modelo 17 | 97.0 | 848.3 | 357.2 | 329.6 | 897.9 | 75.9 | 1508.6 | 1421.7 | 357.7 | 287.9 | 1356.4 | 1276.7 |
| Modelo 18 | 95.1 | 849.9 | 356.7 | 331.1 | 899.6 | 73.2 | 1509.4 | 1423.6 | 358.8 | 286.5 | 1358.5 | 1279.6 |
| Modelo 19 | 90.6 | 840.9 | 347.7 | 324.8 | 888.0 | 69.6 | 1501.3 | 1411.3 | 349.4 | 278.0 | 1345.3 | 1268.1 |
| Modelo 20 | 100.5 | 855.4 | 361.2 | 334.8 | 906.7 | 74.8 | 1518.1 | 1429.5 | 365.7 | 292.8 | 1366.2 | 1287.2 |
| Modelo 21 | | 854.2 | 361.1 | 330.5 | 907.8 | 68.1 | 1519.4 | 1430.8 | 359.8 | 290.6 | 1362.7 | 1290.1 |
| Modelo 22 | 104.4 | 854.1 | 361.6 | 338.4 | 912.5 | 81.9 | 1516.1 | 1432.3 | 362.3 | 297.4 | 1390.2 | 1300.7 |
| Modelo 23 | 100.1 | 857.3 | 363.3 | 339.9 | 914.9 | 80.2 | 1521.8 | 1438.8 | 360.9 | 298.1 | 1396.2 | 1305.8 |
| Modelo 24 | 107.1 | 851.3 | 360.2 | 337.6 | 911.6 | 82.0 | 1513.6 | 1431.8 | 360.9 | 296.7 | 1386.4 | 1295.1 |
| Modelo 25 | 101.9 | 854.6 | 361.8 | 339.6 | 914.1 | 80.7 | 1519.6 | 1438.3 | 359.6 | 297.9 | 1395.4 | 1301.2 |
| Modelo 26 | 108.8 | 861.2 | 365.0 | 344.1 | 920.9 | 84.4 | 1525.7 | 1440.8 | 370.4 | 303.0 | 1399.7 | 1309.9 |
| Modelo 27 | 96.7 | 861.8 | 367.0 | 340.0 | 922.4 | 75.8 | 1531.8 | 1446.5 | 360.0 | 302.0 | 1398.0 | 1317.6 |
| Modelo 28 | 105.3 | 855.6 | 364.3 | 339.8 | 910.2 | 85.4 | 1521.9 | 1431.2 | 366.7 | 298.1 | 1369.3 | 1289.5 |
| Modelo 29 | 101.3 | 858.7 | 366.0 | 341.2 | 913.3 | 83.4 | 1527.5 | 1437.3 | 365.4 | 298.8 | 1374.2 | 1296.1 |
| Modelo 30 | | 870.2 | 374.3 | 348.9 | 927.4 | 89.3 | 1542.1 | 1450.2 | 381.1 | 312.2 | 1387.0 | 1311.1 |
| Modelo 31 | | 868.1 | 374.8 | 334.8 | 931.3 | – | 1551.2 | 1458.4 | 370.4 | 309.6 | 1384.2 | 1316.6 |

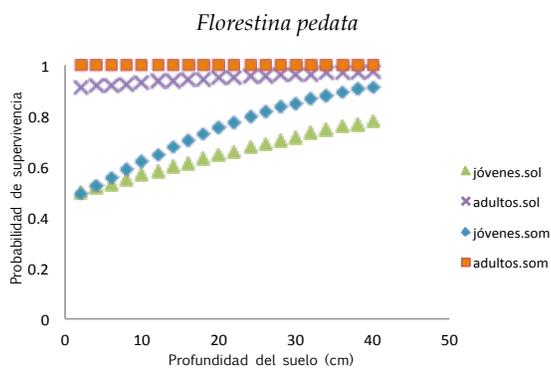
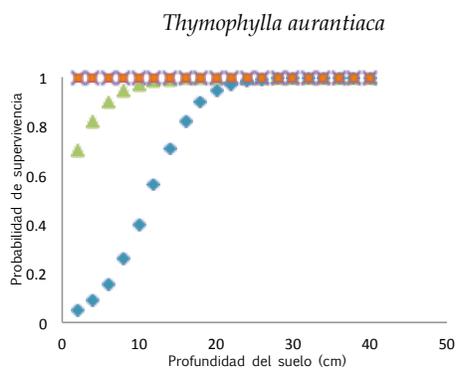
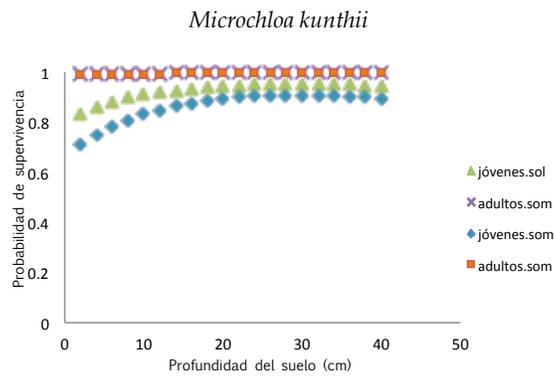
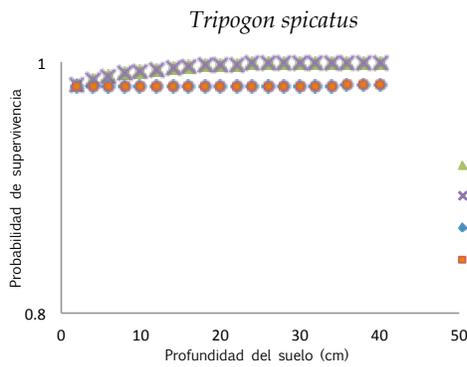
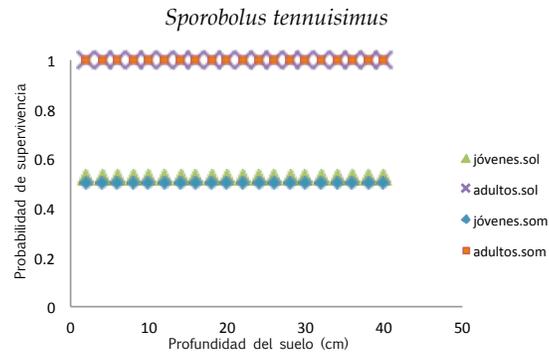
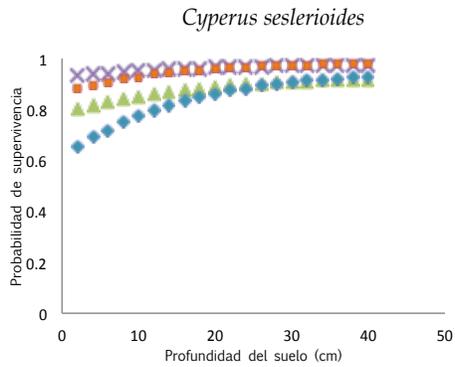
Anexo 2.2. Supervivencia. Valores de AIC.

Valores de AIC para los modelos probados en el análisis de supervivencia. Se resalta en negritas y subrayado el mejor modelo para cada especie (menor valor de AIC), y en cursivas aquellos modelos que no difieren del mejor ($\Delta AIC < 2$). Los espacios en blanco son modelos que no se pusieron a prueba porque incluyen el factor año y para esas especies sólo se tienen datos de un año. Las especies están ordenadas de forma ascendente de acuerdo con el tamaño de su semilla.

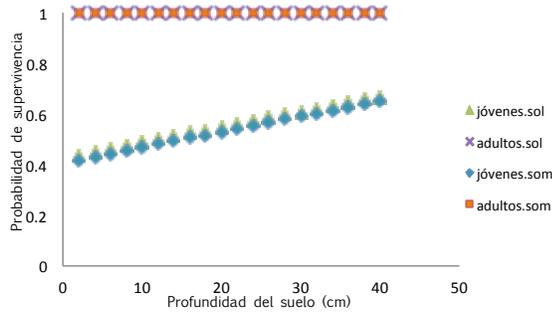
| | <i>Cyperus seslerioides</i> | <i>Sporobolus tenuisimus</i> | <i>Tripogon spicatus</i> | <i>Microchloa kunthii</i> | <i>Thymophylla aurantiaca</i> | <i>Florestina pedata</i> | <i>Stevia ephemera</i> | <i>Tagetes micrantha</i> | <i>Aristida adscensionis</i> | <i>Bouteloua chondrosioides</i> | <i>Heterosperma pinnatum</i> | <i>Plantago nivea</i> |
|-----------|-----------------------------|------------------------------|--------------------------|---------------------------|-------------------------------|--------------------------|------------------------|--------------------------|------------------------------|---------------------------------|------------------------------|-----------------------|
| Modelo 1 | 127.7 | 360.9 | 198.4 | 186.0 | 271.2 | 97.3 | 522.2 | 3430.1 | 452.1 | 202.9 | 575.9 | 612.7 |
| Modelo 2 | 129.2 | 362.4 | 200.4 | 182.2 | 271.8 | 99.0 | 523.7 | 366.6 | 454.1 | 203.5 | 577.8 | 614.6 |
| Modelo 3 | 128.8 | 359.5 | 196.7 | 184.1 | 273.0 | 97.6 | 525.4 | 279.6 | 454.0 | 200.9 | 574.5 | 616.9 |
| Modelo 4 | 125.9 | 359.1 | 198.9 | 186.2 | 269.5 | 95.5 | 522.2 | 359.5 | 452.5 | 207.4 | 574.5 | 611.2 |
| Modelo 5 | 127.4 | 360.7 | 200.9 | 182.0 | 270.0 | 97.2 | 523.8 | 303.7 | 454.5 | 207.5 | 576.4 | 613.1 |
| Modelo 6 | 127.5 | 357.7 | 197.5 | 184.6 | 271.6 | 96.2 | 524.7 | 278.2 | 454.8 | 205.8 | 573.1 | 615.3 |
| Modelo 7 | 129.1 | 362.8 | 199.0 | 187.7 | 271.8 | 96.5 | 524.2 | 347.5 | 452.5 | 203.7 | 578.1 | 610.7 |
| Modelo 8 | 132.8 | 350.5 | 184.8 | 184.1 | 271.6 | 99.7 | 526.5 | 364.5 | 456.5 | 203.5 | 581.5 | 611.9 |
| Modelo 9 | 127.4 | 308.3 | 192.6 | 175.2 | 196.0 | 95.6 | 430.9 | 302.0 | 347.5 | 179.1 | 467.1 | 404.7 |
| Modelo 10 | 129.0 | 310.3 | 194.5 | 174.1 | 196.3 | 96.7 | 431.2 | 296.9 | 345.8 | 180.1 | 467.5 | 409.4 |
| Modelo 11 | 127.5 | 306.3 | 190.7 | 173.4 | 190.6 | 96.8 | 431.1 | 307.1 | 338.5 | 177.2 | 465.9 | 408.1 |
| Modelo 12 | 125.5 | 308.9 | 194.5 | 174.6 | 191.8 | 93.8 | 431.8 | 298.0 | 353.4 | 184.6 | 465.5 | 406.4 |
| Modelo 13 | 127.2 | 310.9 | 196.5 | 173.3 | 194.0 | 94.9 | 432.2 | 301.7 | 357.9 | 185.1 | 466.0 | 406.6 |
| Modelo 14 | 126.1 | 306.9 | 192.9 | 172.7 | 197.2 | 95.3 | 431.5 | 301.3 | 358.4 | 182.7 | 464.3 | 408.4 |
| Modelo 15 | 129.1 | 310.0 | 192.8 | 176.7 | 203.2 | 95.3 | 432.9 | 304.9 | 357.2 | 180.9 | 469.1 | 402.8 |
| Modelo 16 | 132.9 | 294.1 | 175.6 | 176.4 | 197.4 | 98.7 | 434.4 | 313.2 | 352.8 | 182.0 | 470.2 | 403.3 |
| Modelo 17 | 128.1 | 309.9 | 190.8 | 176.7 | 195.6 | 97.6 | 432.5 | 313.2 | 346.3 | 180.6 | 468.1 | 404.5 |
| Modelo 18 | 129.7 | 311.8 | 192.8 | 175.7 | 196.2 | 98.5 | 432.7 | 305.3 | 355.7 | 181.5 | 428.3 | 406.8 |
| Modelo 19 | 128.5 | 307.9 | 188.9 | 174.8 | 197.9 | 98.7 | 432.5 | 305.8 | 359.7 | 178.8 | 466.8 | 411.2 |
| Modelo 20 | 129.8 | 311.5 | 191.3 | 178.2 | 196.8 | 97.3 | 434.4 | 313.1 | 356.0 | 181.8 | 470.1 | 404.4 |
| Modelo 21 | 133.5 | 295.3 | 173.1 | 178.3 | 198.2 | 100.2 | 436.0 | 320.6 | 353.8 | 172.9 | 429.3 | 404.3 |
| Modelo 22 | 129.0 | 309.5 | 193.3 | 174.3 | 197.6 | 97.4 | 432.9 | 313.4 | 3445.2 | 181.0 | 469.0 | 406.5 |
| Modelo 23 | 132.6 | 313.5 | 191.5 | 176.2 | 200.0 | 100.2 | 432.6 | 311.1 | 356.8 | 183.8 | 471.0 | 410.3 |
| Modelo 24 | 127.2 | 310.3 | 195.9 | 173.7 | 196.1 | 95.6 | 433.8 | 308.7 | 357.9 | 186.2 | 467.4 | 409.4 |
| Modelo 25 | 130.8 | 314.3 | 194.1 | 175.4 | 201.4 | 98.6 | 433.7 | 315.6 | 364.6 | 188.4 | 469.5 | 412.8 |
| Modelo 26 | 130.7 | 311.1 | 187.1 | 175.9 | 199.6 | 94.5 | 434.9 | 311.3 | 349.4 | 182.8 | 471.0 | 402.8 |
| Modelo 27 | 136.4 | 297.2 | 167.6 | 178.6 | 205.1 | 96.3 | 435.5 | 322.3 | 352.9 | 185.7 | 473.5 | 406.2 |
| Modelo 28 | 129.9 | 311.2 | 188.3 | 176.2 | 203.7 | 99.4 | 434.5 | 307.9 | 346.5 | 182.4 | 469.9 | 409.6 |
| Modelo 29 | 133.3 | 315.1 | 188.2 | 178.2 | 209.3 | 102.2 | 434.3 | 316.4 | 362.6 | 185.2 | 471.8 | 411.2 |
| Modelo 30 | 133.5 | 314.5 | 186.5 | 178.0 | 200.8 | 96.2 | 436.6 | 325.0 | 370.1 | 185.4 | 470.4 | 405.9 |
| Modelo 31 | 140.3 | 285.9 | 6015.2 | 182.9 | 206.7 | 100.0 | 440.7 | 315.7 | 369.3 | 180.8 | 473.1 | 410.4 |

Anexo 2.3. Supervivencia. Gráficas.

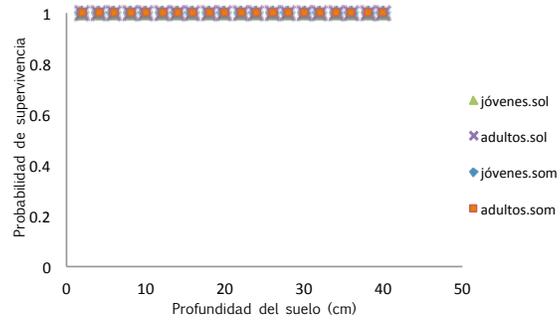
Probabilidad de supervivencia de diferentes especies dependiendo de la radiación y la profundidad del suelo. Las especies están ordenadas ascendentemente de acuerdo con el peso de su semilla.



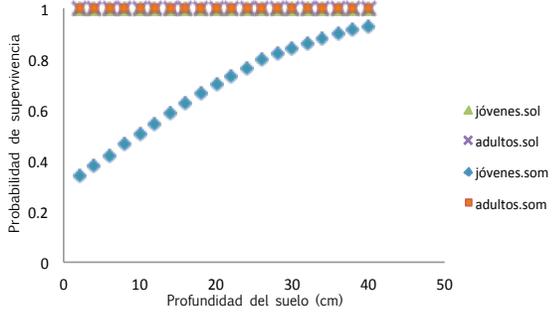
Stevia ephemera



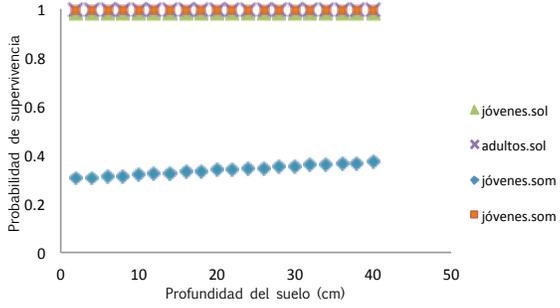
Tagetes micrantha



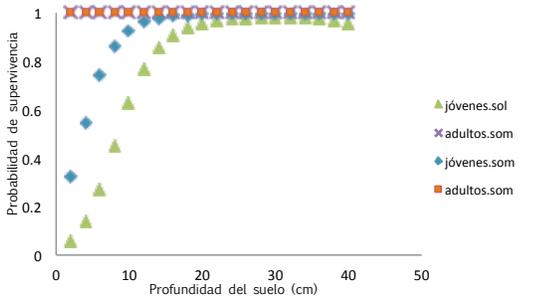
Aristida adscensionis



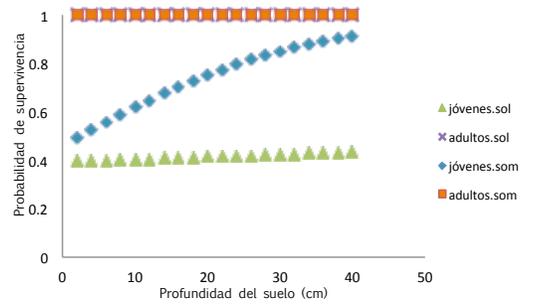
Bouteloua chondrosioides



Heterosperma pinnatum



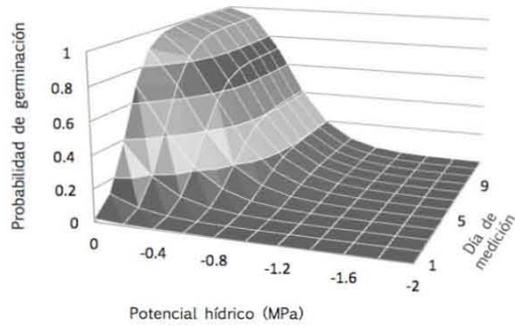
Plantago nivea



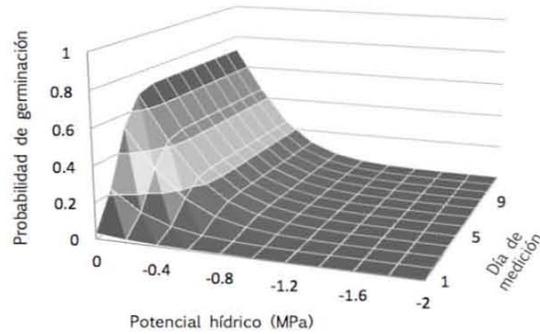
ANEXO 3. Germinación en condiciones de laboratorio. Gráficas.

Probabilidades acumuladas de germinación de cada especie en diferentes potenciales osmóticos. Las especies están ordenadas ascendentemente de acuerdo con el peso de su semilla.

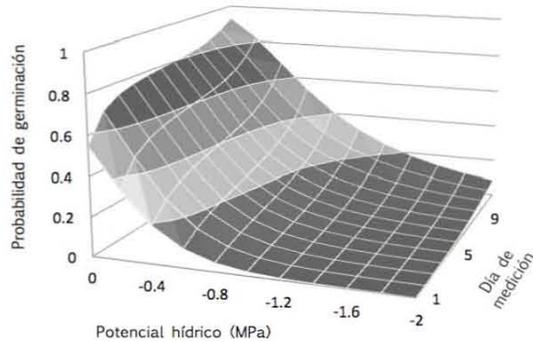
Cyperus seslerioides (0.03)



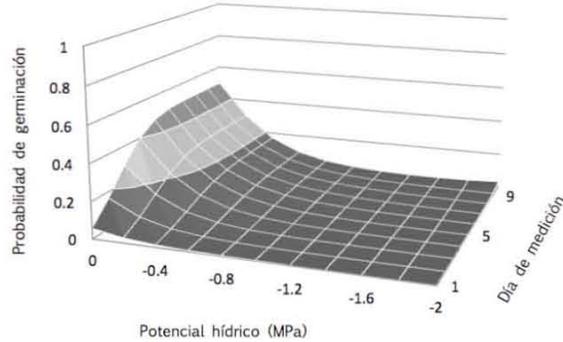
Sporobolus tenuisimus (0.0644)



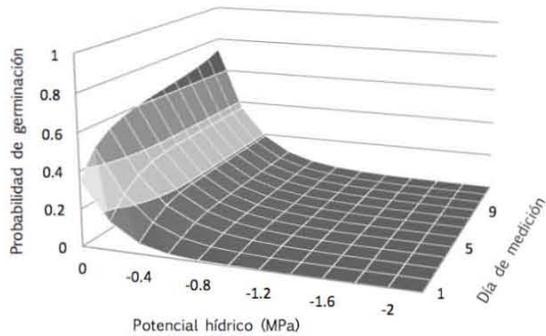
Tripogon spicatus (0.0652)



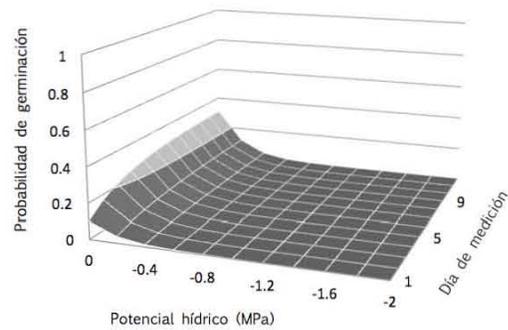
Microchloa kunthii (0.1306)



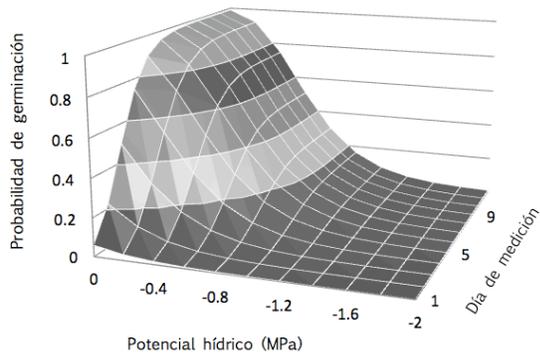
Thymophylla aurantiaca (0.1456)



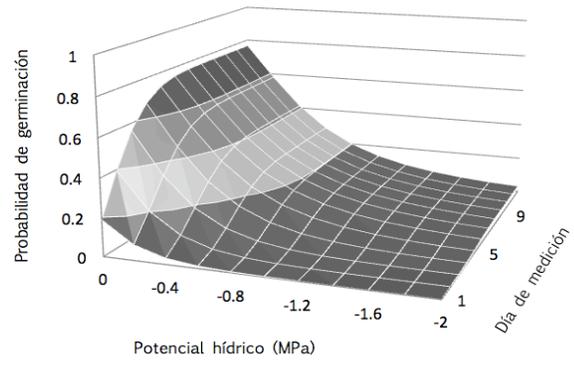
Stevia ephemera (0.3524)



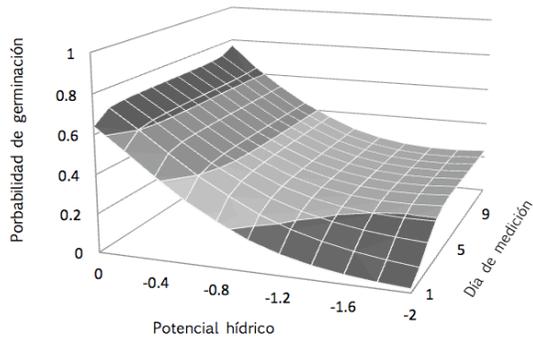
Tagetes micrantha (0.3668)



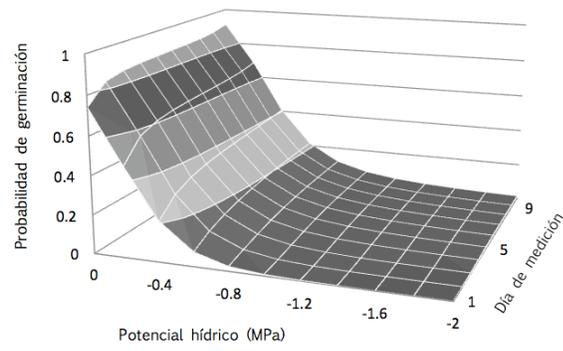
Aristida adscensionis (0.3758)



Bouteloua chondrosioides (0.492)



Heterosperma pinnatum (1.0426)



Plantago nivea (1.878)

