

# Tamaño y nutrientes de semillas en 32 especies arbóreas de un bosque tropical siempreverde de Cuba y su relación con el establecimiento de las plántulas

Jorge A. Sánchez, Bárbara C. Muñoz, Laura Montejo, Martha Lescaille y Ricardo A. Herrera †

Centro Nacional de Biodiversidad, Instituto de Ecología y Sistemática, CITMA. La Habana. Cuba.

## RESUMEN

Se estudió el papel del tamaño de la semilla y su contenido de nutrientes sobre el crecimiento de 32 especies arbóreas de un bosque tropical siempreverde de la Reserva de la Biosfera Sierra del Rosario, Cuba. Las plántulas crecieron durante 28 días sobre arena gruesa (sustrato muy pobre en nutrientes) y en dos suelos (de fertilidad media y alta) provenientes del sitio de distribución natural de las especies. El crecimiento de las plántulas en sustrato muy pobre en nutrientes dependió del tamaño de la semilla y de su contenido de recursos (nitrógeno y cenizas). En todos los tratamientos de nutrientes ensayados, la tasa de crecimiento relativo de las plántulas se correlacionó negativamente con la masa seca de las reservas de las semillas. La plasticidad fenotípica media, calculada a partir de variables de crecimiento, se asoció negativamente con el tamaño de la semilla; de este modo, las especies pioneras y las no pioneras de semillas pequeñas mostraron los valores más altos de plasticidad. Los resultados indican, que, en las especies con semillas grandes las plántulas jóvenes cuenta con un gran soporte de nutrientes procedente de las reservas seminales en lugar del suelo. Esto sugiere, que el rasgo de semilla grande pudiera ser una adaptación para incrementar el establecimiento en suelos pobres en nutrientes.

**Palabras clave:** tamaño seminal, plasticidad fenotípica, grupos funcionales

## ABSTRACT

The role of seed size and nutrient contents in growth of 32 tree species was studied from an evergreen tropical forest in the Sierra del Rosario Biosphere Reserve, Cuba. Seedlings grew during 28 days on coarse sand (nutrient-very poor) and in two types of soil (medium and high fertility) taken from the site of natural distribution of the species. Seedling growth in nutrient-poor substrate depended on seed size and resource contents (nitrogen and ashes). In all nutrient treatments, the relative growth rate of seedlings was negatively associated with the seed reserve dry mass. The mean phenotypic plasticity, calculated by using growth variables, was also negatively associated with seed size; thus, pioneer species and small-seeded, non-pioneer species showed the highest values of plasticity. The results indicate that in the larger-seeded species, young seedlings rely to a greater extent on nutrient support from seed reserves rather than from the soil. This suggests that large seed might be an adaptation for enhancing establishment in nutrient-poor soils.

**Key words:** seed size, phenotypic plasticity, functional groups

## INTRODUCCIÓN

El papel del tamaño de las semillas en el funcionamiento de las plántulas de árboles tropicales ha recibido considerable atención (Westoby & *al.* 2002, Poorter & Rose 2005, Soriano & *al.* 2011). Las amplias diferencias en el tamaño de las semillas entre especies arbóreas se relacionan con las condiciones ecológicas en las cuales se establecen las plantas; así, especies características de sitios abiertos tienen como promedio semillas más pequeñas que aquellas que ocupan sitios cerrados (Foster & Janson 1985, Leishman & *al.* 2000, Rose & Poorter 2003). Igualmente, las especies que producen semillas grandes se establecen mejor bajo condiciones de sequía o en suelos pobres en nutrientes (ver p.ej. Westoby & *al.* 2002); aunque este último escenario ecológico ha recibido muy poca atención y solo algunos experimentos lo han evidenciado (Jurado & Westoby 1992, Milberg & *al.* 1998). Por otra parte, se conoce que las semillas grandes generalmente tienen más nutrientes y reservas de carbono que las semillas pequeñas (Milberg & Lamont 1997, Milberg & *al.* 1998).

En Cuba la información que existe sobre los mecanismos de regeneración de las especies nativas es muy escasa (Sánchez & *al.* 2011). Además nunca se han realizado estudios a nivel de comunidad, para determinar cómo el tamaño de las semillas y su contenido de nutrientes podría influir en el establecimiento de las plántulas arbóreas bajo condiciones ambientales extremas (disponibilidad de nutrientes del suelo, agua, sombra, salinidad y acidez del suelo, etc.). Aspectos que son decisivos para la vegetación en el archipiélago cubano; dada la severidad del ambiente, la fragilidad de algunos ecosistemas, la fragmentación del hábitat y la contingencia de los planes de reforestación y restauración que se realizan en el país (Capote & *al.* 2011). Estos autores además señalaron, que en los planes de reforestación subsisten deficiencias tales como: la inadecuada selección de especies y sitios para reforestar, los bajos niveles de supervivencia de las plántulas y la deficiente estructura en cuanto a diversidad de especies.

Por ello, en el presente trabajo, se exploró la importancia de tamaño de la semilla y su contenido de nutrientes sobre

el crecimiento temprano de plántulas arbóreas tropicales en sustratos con distintas disponibilidad de nutrientes. Probamos la hipótesis, a nivel interespecífico, que el crecimiento de las plántulas procedentes de semillas pequeñas sería más afectado por niveles bajos de nutrientes del suelo que el de las plántulas procedentes de semillas grandes. Este enfoque, es un primer marco conceptual para establecer la existencia de limitaciones en la tolerancia de la comunidad vegetal a la disponibilidad de nutrientes del suelo; pero se aplica también cuando se analizan diferentes grupos funcionales de plantas. Además, se conoce que frecuentemente el tamaño de la semilla está asociado negativamente con la velocidad de crecimiento relativo de las plántulas, y esta última variable también depende de las características morfofuncionales de las plántulas y de los patrones de distribución de biomasa (Huante & al. 1995, Rose & Poorter 2003, Soriano & al. 2011) Para dilucidar la hipótesis anterior, se estudió el crecimiento de plántulas de 32 especies de árboles de la Reserva de la Biosfera Sierra del Rosario (RBSR), las cuales muestran un amplio rango del tamaño seminal, ocupan una gran variedad de tipos de suelos y presentan diferentes estrategias de regeneración. Los resultados obtenidos, en el presente artículo, contribuyen directamente al conocimiento de aspectos ecofisiológicos de plántulas arbóreas típicas de sitios naturales, y de esta manera a la reconstrucción ecológica de paisajes boscosos con especies nativas. También permiten conocer la respuesta vegetal a la adversidad asociada al cambio global, aspecto muy poco explorado en nuestro país.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Descripción del sitio y selección de especies

La RBSR se localiza en la parte más oriental de la Sierra del Rosario, Artemisa, Cuba (22° 45' N, 82° 50' O) y tiene una extensión de 25000 ha. La altura varía entre 100 m.s.n.m. hasta 565 m.s.n.m. En la RBSR, la precipitación total anual es ca. 2300 mm; con una pronunciada estación seca desde diciembre hasta marzo. La flora, vegetación y geología de la RBSR se describieron ampliamente por Herrera & al. (1988). Las semillas frescas se colectaron en la Estación Ecológica "El Salón" (sección central de la reserva); cubierta por un bosque tropical siempreverde submontano, con un dosel cerrado de 30 m de altura, donde se distinguen tanto árboles emergentes como dominantes, y con un 13% de árboles que pierden sus hojas durante los meses más secos.

Las plantas estudiadas son especies pioneras y clímax (no pioneras) de la flora primaria de los bosques de la RBSR (Tabla I) (Herrera & al. 1997). Solo *Albizia lebeck* es una especie naturalizada en la RBSR, como ocurre también en diferentes bosques del Archipiélago

Cubano. El endemismo en el sitio de colecta es pobre (11%) (Capote & al. 1983); y solo una especie de las 32 estudiadas es endémica (*Calophyllum pinetorum*). Las especies seleccionadas son las más características en el sitio de estudio y también las que ofrecieron mayor disponibilidad de semillas durante la recolecta. La gran mayoría de las plantas estudiadas han sido usadas en la industria maderera en Cuba (Betancourt 1987) y todas están propuestas para planes de reforestación en los trópicos (Herrera & al. 1997). Los nombres de las familias botánicas se establecieron según *Angiosperm Phylogeny Group* (2003). Las especies pertenecieron a 16 familias botánicas y la más representada fue Fabaceae (8). Los taxones se llamaron por su nombre genérico, en todo el texto, después de su primera mención en la Tabla I, excepto *Calophyllum pinetorum* y *Calophyllum brasiliense*. También, las plántulas se clasificaron de acuerdo a los tipos propuestos por Garwood (1996), siendo el tipo más frecuente el fanerocotilar epígea con cotiledones foliáceos (14).

### Tamaño de las semillas

En este estudio, el tamaño de la semilla se refirió a la cantidad de reservas nutrimentales que tiene las simientes, medida como la masa seca del embrión más el endospermo (si está presente), siendo esta la mejor medida que refleja la cantidad de recursos con que cuentan las plántulas para su crecimiento inicial (Jurado & Westoby 1992, Leishman & al. 2000). La masa seca promedio de las reservas seminales se determinó individualmente para 100 semillas, o bien para cinco réplicas de 50 semillas cada una, de acuerdo al tamaño de las semillas por especie. Las semillas se secaron a  $103 \pm 2^\circ\text{C}$  durante 17 horas y seguidamente se pesaron (ISTA 1999).

### Contenido de nutrientes de las semillas

Se emplearon tres muestras compuestas de 1 g cada una por especie para determinar la cantidad de nitrógeno total (N, expresado en mg) y de cenizas (mg) en las reservas seminales. Las concentraciones de N se determinaron por autoanálisis después de la digestión de las muestras con ácido sulfúrico y peróxido de hidrógeno (Varley 1966). Se añadió ácido salicílico para prevenir pérdidas de nitrógeno. Las concentraciones de cenizas, en los componentes nutrimentales de las semillas, se obtuvieron por el pesaje de los residuos de ignición obtenidos en una mufla a  $550^\circ\text{C}$  durante 12 horas (Fenner 1983).

### Crecimiento y supervivencia de las plántulas

Las semillas fueron germinadas sobre papel de filtro humedecido (como se describe por Sánchez & al. 2007). Cuando fue necesario se aplicaron tratamientos pregerminativos (p.ej. escarificación ácida o inmersión en agua caliente) para eliminar la dormancia seminal. Al día

siguiente de la emergencia de la radícula, las plántulas fueron sembradas individualmente en pots plásticos de color blanco (capacidad: 0,85 dm<sup>3</sup>), que contenían arena gruesa de río (diámetro máximo del grano: 3,5 mm), o bien en dos tipos de suelos de áreas naturales de distribución de las especies en la RBSR. Los sustratos del bosque se recogieron a una profundidad de 20 cm, después de haber separado los fragmentos de hojarasca y de raíces muertas.

Los suelos del bosque se clasificaron como Cambisol Mólico Eutrítico y Cambisol Mólico Calcárico con fertilidad media y alta, respectivamente (Hernández & *al.* 1999, Driessen & *al.* 2001). Los análisis físicos y químicos de las muestras de suelo se analizaron en el Instituto de Suelos, La Habana, Cuba. La determinación de las micorrizas arbusculares se realizó por la metodología propuesta por Herrera & *al.* (2004) para suelos forestales.

Los experimentos de establecimiento se hicieron en condiciones de vivero en áreas del Instituto de Ecología y Sistemática, La Habana, Cuba (23° 01'N, 82° 21'O). Las condiciones experimentales fueron similares a las que se presentan en los viveros comerciales en Cuba, es decir, a temperatura ambiente (entre 23°C y 30°C) y bajo luz natural (aproximadamente entre 30 y 40% de la radiación fotosintéticamente activa). El diseño utilizado fue completamente aleatorizado, con 20 réplicas por tipo de sustrato para cada especie. Las plántulas se regaron una vez al día a capacidad de campo con agua destilada (pH 6.8) y se rotaron regularmente para eliminar efectos de posición. Los experimentos se llevaron a cabo durante la estación lluviosa, entre el 25 de agosto del 2005 y el 30 de noviembre del propio año (finales de la estación lluviosa para la RBSR).

Las plántulas se cosecharon a los 28 días después de haber ocurrido la expansión total de las primeras hojas verdaderas (es decir, igual estado de desarrollo para todas las especies). La obtención total de la plántula se realizó por inmersión de cada pote en agua; y posteriormente se limpiaron cuidadosamente las raíces, removiendo la arena y el suelo con agua. Las hojas, el tallo y las raíces, se secaron separadamente a 70°C por 48 horas y seguidamente se pesaron. Sobre la base de los datos de biomasa seca, se calcularon los siguientes rasgos de crecimiento: masa total de la plántula (MTP, excluyendo los cotiledones gruesos del peso de la plántula, expresado en mg), relación raíz/vástago (R/V, total raíz/total tallo más hojas, mg/mg), fracción masa a la raíz (FMR, total raíz/total plántula, mg/mg), fracción masa a las raíces laterales (FMRL, total raíces laterales/total raíz, mg/mg), fracción masa a las hojas (FMH, total hojas/total plántula, mg/mg), fracción masa al tallo (FMT, total tallo/total plántula, mg/mg). También, en los tres niveles de nutrientes empleados, se estableció la tasa (es decir velocidad) de

crecimiento relativo (TCR) de las plántulas en función de sus reservas seminales y de acuerdo al índice propuesto por Milberg & *al.* (1998). Este índice se calculó según la siguiente fórmula:  $TCR (día^{-1}) = (Ln W - Ln S)/t$ ; donde: Ln = logaritmo neperiano, W = peso seco promedio de la plántula incluyendo los cotiledones en la cosecha, S = peso seco promedio de las reservas seminales, y t = tiempo final del experimento. Todas las variables de crecimiento se expresaron según las unidades establecidas en protocolos internacionales para la caracterización morfofuncional de las plantas (ver p.ej. Poorter & Garnier 2007)

Paralelamente a la evaluación del crecimiento de las plántulas se evaluó su supervivencia. Para ello, se sembraron cinco plántulas recién germinadas en cinco pots por tipo de sustrato para cada especie. El porcentaje promedio de supervivencia de las plántulas se determinó pasado un mes del transplante, y las condiciones de siembra y de riego fueron semejantes a las descritas anteriormente.

### Plasticidad fenotípica de las plántulas

La variación fenotípica de las plantas a los distintos niveles de nutrientes del sustrato (es decir, norma de reacción) se determinó por el índice de plasticidad fenotípica (IPF) propuesto por Valladares & *al.* (2000). Este índice, tiene un rango entre 0 (baja plasticidad fenotípica) y 1 (alta plasticidad fenotípica), y se calculó como la diferencia entre el valor máximo promedio y el valor mínimo promedio que ofrece el carácter entre los tres tratamientos de nutrientes del sustrato dividido por el valor máximo. El índice solo se estimó para aquellos rasgos de crecimiento que mostraron diferencias altamente significativas (\*\*\*,  $P < 0.001$ ) entre tipos de suelos y que no fueran redundantes. Finalmente, se estableció la plasticidad fenotípica media (PFM) para cada especie, a partir de los valores individuales obtenidos para cada variable de crecimiento, tal como propone Valladares & *al.* (2000).

### Análisis estadísticos

La media y el error estándar ( $\pm$  SE) se determinó para cada variable. Antes del análisis estadístico, los datos de porcentaje de supervivencia se transformaron en arcsen  $\sqrt{x}$ , y otras variables que no siguieron las premisas paramétricas (dada su gran amplitud) se transformaron por log (x). En las tablas aparecen los datos no transformados. Se aplicaron análisis de variancia (ANOVA) simple, o bien con arreglo factorial de los tratamientos (especies x tipos de sustratos) para los rasgos estudiados a través de todas las especies y por estrategia de regeneración (es decir, grupo ecológico). No se aplicaron pruebas de comparaciones múltiples de medias *a posteriori*, debido a que las variables independientes representan combinaciones de tratamiento cualitativo no estructurado (especies) con tratamiento cuantitativo

(cantidad de nutrientes del sustrato) (Blanco 2001). Por último, la asociación entre los rasgos seminales y de crecimiento se estableció mediante el coeficiente de correlación lineal de Pearson.

## RESULTADOS

### Tamaño de la semilla

El tamaño de la semilla (es decir, masa seca de las reservas) presentó un rango de variación de 0,04 mg (*Muntingia*; árbol pionero) hasta 3749,6 mg (*Andira*, árbol no pionero) a través de las 32 especies estudiadas (Tabla I). La media ( $\pm$  SE) de esta variable en las especies no pioneras fue superior ( $347,0 \pm 163,0$ ) al valor que alcanzaron las especies pioneras ( $4,56 \pm 2,86$ ); sin embargo, en ambos grupos funcionales se presentó una alta variabilidad de este rasgo, siendo superior en el grupo de árboles no pioneros.

### Contenido de nitrógeno y cenizas en las reservas seminales

Los contenidos de nitrógeno total y de cenizas (es decir, minerales) en las reservas de las semillas reflejaron la variación en los valores de masa seca de las reservas seminales cuando se analizaron a través de las 32 especies (Tabla I). Los valores de masa seca de la reserva de la semilla se correlacionó positivamente con su contenido de nitrógeno y de cenizas ( $r = 0,90$ ,  $P < 0,001$  y  $r = 0,89$ ,  $P < 0,001$ , respectivamente). De este modo, un incremento en las reservas seminales involucró un aumento en su contenido de nitrógeno y de minerales. En la masa seca de las reservas de las semillas de *Muntingia* se obtuvieron las concentraciones mínimas de nitrógeno y de cenizas, y en semillas de *Andira* los máximos valores de estas variables. Todas las semillas de las especies pioneras, excepto de *Talipariti* y *Ceiba*, presentaron contenidos de nitrógeno y de cenizas menores que las especies no pioneras. Los contenidos de nitrógeno y de cenizas en las semillas de *Talipariti* fueron superiores a los obtenidos en *Ehretia* y *Colubrina*. Las semillas de *Ceiba* tuvieron valores superiores para estas variables con relación a las semillas de *Ehretia*, *Colubrina*, *Lysiloma*, *Poeppigia*, *Allophylus*, *Cordia*, *Alchornea* y *Psychotria*. Además, las semillas de *Trema* mostraron valores medios de estas variables superiores a los obtenidos para *Cecropia*, *Ficus* y *Trichospermum*; aunque, la masa seca de la reserva seminal de *Trema* fue inferior a la mostrada por las tres últimas especies. Por otro lado, las especies con plántulas con cotiledones de reservas (FER, CHR, y CER), excepto *Lysiloma* y *Poeppigia*, presentaron los más altos contenidos de nitrógeno y cenizas en sus reservas, que aquellas que tienen plántulas con cotiledones fotosintéticos (FEF) (Tabla I).

### Características de los sustratos

Los sustratos presentaron diferencias en su textura, contenidos de nutrientes y de micorrizas arbusculares

(Tabla II). El suelo calcárico tuvo un contenido superior de nutrientes y micorrizas que el suelo eutricto. Por su parte, el suelo eutricto tiene una alta proporción de arcilla y limo, lo cual parece ser el responsable de la compactación de este suelo durante el experimento. La humedad suelo en saturación fue de 36,7% y 31,1% para el suelo eutricto y calcárico, respectivamente. La arena gruesa de río tiene  $< 0,5\%$  de materia orgánica oxidable y  $< 2\%$  de fósforo asimilable, y no tienen micorrizas arbusculares. Debido a las diferencias en el contenido de nutrientes de los sustratos empleados, estos se refirieron a lo largo del trabajo como: a) bajo contenido de nutrientes (arena gruesa de río); b) contenido medio de nutrientes (cambisol mólico eutricto); y c) alto contenido de nutrientes (cambisol mólico calcárico).

### Crecimiento y supervivencia de las plántulas

Las variables de crecimiento estudiadas, tanto a través de todas las especies como por estrategia de regeneración (pioneras o no), fueron el resultado de las interacciones altamente significativas ( $P < 0,001$ ) que se establecieron entre los niveles de nutrientes del sustrato y las especies (Tabla III); evidenciándose, que las respuestas de las plantas arbóreas estudiadas no solo dependieron del grupo funcional al cual pertenece sino que también mostraron respuestas especie-específica a la disponibilidad de nutrientes del suelo. El porcentaje de supervivencia de las plántulas se afectó significativamente por la interacción de los factores probados cuando el análisis se realizó para todas las especies y para las plantas pioneras; pero su grado de significación fue inferior al encontrado en los rasgos de crecimiento. Por otro lado, en las especies no pioneras solo la disponibilidad de nutrientes del sustrato afectó significativamente la supervivencia de las plántulas.

El rango de variación de la masa seca total de la plántula (MTP), producida en los diferentes niveles de nutrientes del sustrato, fue de 0,15 a 1892,4 mg para el sustrato bajo en nutrientes; de 57,7 a 2148,1 mg en el sustrato con nivel medio de nutrientes; y de 81,8 a 2178,0 mg para el de alto contenido de nutrientes (Tabla IV). La máxima producción de biomasa la alcanzaron las plántulas de *Andira* (independientemente de la cantidad del contenido de nutrientes del sustrato); mientras que la menor producción de biomasa la exhibieron las plántulas de *Muntingia* en sustrato de bajo contenido de nutrientes, y las plántulas de *Allophylus* alcanzaron la menor producción de biomasa en sustratos de contenido medio y alto de nutrientes.

Todas las especies produjeron más biomasa total al incrementarse el nivel de nutrientes del sustrato, aunque este incremento tuvo una tendencia clara a disminuir con el aumento del tamaño de la semilla (es decir, masa seca de las reservas seminales). Además, la máxima producción de biomasa, en todas las especies, se logró



con el tratamiento de mayor contenido de nutrientes. Las mayores diferencias la presentó *Ceiba*, con 64,8 mg para el sustrato con bajo contenido de nutrientes y 1944,5 mg para suelo rico en nutrientes; y las menores diferencias se presentaron en *Ocotea* con 116,1 mg en suelo pobre y 148,8 mg en suelo rico en nutrientes. Cuando aumentó la cantidad de nutrientes del sustrato, el incremento promedio ( $\pm$  SE) de la biomasa de las plántulas de las especies pioneras fue superior ( $785,5 \pm 166,1$  mg) al que lograron las especies no pioneras ( $400,1 \pm 66,4$  mg). Aunque en este último grupo ecológico, cuando la masa seca de las reservas fue  $< 30,0$  mg (excepto en *Allophylus*), se lograron también grandes producciones de biomasa.

La distribución de biomasa a las raíces en el presente estudio se expresó como la fracción raíz/vástago (R/V), la fracción masa a la raíz (FMR) y la fracción de masa a las raíces laterales (FMRL) (Tabla IV). Todas las especies, excepto *Alchornea*, *Cupania* y *Andira*, tuvieron una clara tendencia a distribuir más biomasa a las raíces cuando crecieron en sustrato pobre en nutrientes. Cuando los nutrientes fueron abundantes, 16 especies distribuyeron más biomasa al tallo que a las raíces, y en seis los menores valores de la R/V y FMR se obtuvieron en el sustrato de contenido medio de nutrientes. Para ocho especies, no existieron diferencias significativas para estas variables en el nivel medio y alto de nutrientes. Por último, solo *Guazuma*, *Talipariti*, *Albizia*, *Caesalpinia* y *Sideroxylon* mostraron un  $R/V > 1$  cuando la disponibilidad de nutrientes del sustrato fue pobre; en estas especies la FMR alcanzó valores  $\geq 0,50$ .

La producción de raíces laterales no presentó un patrón estable ni por estrategia de regeneración ni por tratamiento de nutrientes del sustrato; aunque la máxima producción de raíces laterales lo produjeron 10 especies cuando sus plántulas crecieron en sustrato pobre y rico en nutrientes, en nueve especies cuando crecieron sustrato bajo en nutrientes, y en siete especies en sustrato rico. Solo *Cecropia*, *Gliricidia* y *Cupania* lograron los máximos de producción de raíces laterales en sustrato de contenido medio de nutrientes, y para *Sideroxylon*, *Calophyllum pinetorum* y *Andira* no existieron grandes diferencias en la producción de raíces laterales entre los tratamientos de nutrientes.

Todas las especies, excepto *Alchornea* y *Andira*, produjeron mayor biomasa de hojas al incrementarse la disponibilidad de nutrientes del sustrato. Las mayores diferencias entre los tratamientos de nutrientes correspondientes a la fracción masa de las hojas (FMH) se obtuvieron en *Muntingia*, *Colubrina* y *Prunus*. Cuando las plántulas de las especies pioneras crecieron en sustrato de contenido alto en nutrientes el incremento promedio ( $\pm$  SE) de la producción de biomasa de las hojas, con relación al sustrato más pobre en nutrientes,

fue superior ( $0,21 \pm 0,020$  mg) al que lograron las especies no pioneras ( $0,16 \pm 0,015$  mg). En 14 especies, la producción de biomasa hacia el tallo (FMT) tuvo poca variación entre tratamientos de nutrientes, pero en ocho especies los máximos valores de esta fracción se consiguieron en plántulas que crecieron en sustrato bajo en nutrientes, y solo cuatro especies presentaron los máximos valores de producción del tallo en el sustrato de alta disponibilidad de nutrientes.

El porcentaje de supervivencia de las plántulas fue la variable que menos diferencias mostró al cambiar la disponibilidad de nutrientes del sustrato (Tablas III y IV). En 15 especies, la mortalidad de las plántulas fue nula, y solo la supervivencia de las plántulas disminuyó considerablemente para *Muntingia*, *Trema* y *Cecropia* cuando sus plántulas crecieron en sustrato muy pobre en nutrientes. También se apreció una disminución no significativa de la supervivencia de las plántulas cuando las especies de semillas grandes crecieron en sustrato con una disponibilidad adecuada de nutrientes.

La masa seca de las reservas seminales se correlacionó positivamente con la masa seca total que alcanzaron las plántulas en sustrato con baja disponibilidad en nutrientes (Fig. 1a). Demostrándose que, la biomasa alcanzada por las plántulas en el sustrato muy pobre en nutrientes dependió significativamente de la reservas de las semillas. De hecho, la producción de biomasa total de las plántulas que crecieron en este sustrato se correlacionó positivamente con el contenido de nitrógeno total de las reservas seminales ( $r = 0,82$ ,  $P < 0,001$ ) y con su contenido de cenizas ( $r = 0,87$ ,  $P < 0,001$ ). Sin embargo, cuando el contenido de nutrientes del sustrato aumentó, la correlación entre la masa seca de la plántula y la reserva de la semilla se hizo más débil (Fig. 1b) y no existió correlación para aquellas plántulas que crecieron en suelo rico en nutrientes (Fig. 1c); debido fundamentalmente al incremento de producción de biomasa que presentaron las especies de semillas pequeñas, sobre todo las plántulas procedentes de especies pioneras. La reserva de las semillas no se correlacionó con la fracción de la masa destinada a la producción de hojas (FMH) para las plántulas que crecieron en sustrato pobre en nutrientes (Fig. 1d), pero sí se estableció una correlación negativa cuando las plántulas crecieron en sustrato de disponibilidad media y alta de nutrientes (Fig. 1e, f).

La masa seca de las reservas no se correlacionó con la fracción de la masa que se asignó al tallo (FMT) para las plántulas procedentes del sustrato pobre en nutrientes (Fig. 2a), pero sí existió correlación positiva para aquellas plántulas que se sembraron en sustratos de contenidos medios y altos de nutrientes (Fig. 2b, c). Por otra parte, la masa de las reservas seminales tampoco se correlacionó con la fracción raíz/vástago, ni con la fracción

masa a la raíz (FMR) en ninguno de los tratamientos de nutrientes (datos no mostrados). La FMH no se correlacionó con la FMT para las plántulas que crecieron en sustrato de bajo contenido de nutrientes (Fig. 2 d), aunque sí se estableció una correlación negativa para aquellas que crecieron en suelo de contenido medio y alto de nutrientes (Fig. 2e, f). También, existió una correlación negativa entre la FMH y la FMR independientemente del tratamiento de nutriente del sustrato empleado (datos no mostrados).

La fracción de la masa destinada a la producción de raíces laterales (FMRL) se correlacionó negativamente con la masa seca de las reservas de las semillas bajo las tres condiciones de disponibilidad de nutrientes (Fig. 3a, b, c). No obstante, la correlación fue más débil para las plántulas que crecieron en contenido medio de nutrientes. La FMRL se relacionó negativamente con la masa seca total de las plántulas crecidas en sustrato pobre en nutrientes (Fig. 3d), pero no existió correlación entre dichas variables cuando aumento la cantidad de nutrientes del suelo (Fig. 3e, f).

#### Tasa de crecimiento relativo (TCR)

La TCR de las plántulas mostró una amplia variación dentro cada tipo de suelo empleado para todas las especies (Tabla V). En suelo bajo en nutrientes varió entre 0,0013 y 0,1507 días<sup>-1</sup>; de 0,0016 a 0,2730 días<sup>-1</sup> en suelo de nutrientes medio; y de 0,0020 a 0,3499 días<sup>-1</sup> para el suelo rico en nutrientes. El menor valor de la TCR lo alcanzaron las plántulas de *Andira*, independientemente del tratamiento de nutrientes empleado. Cuando las plántulas se sembraron en sustrato pobre en nutrientes el máximo valor de la TCR se observó en *Trema*, y en contenido medio y alto de nutrientes en las plántulas de *Muntingia*. En todas las especies, la velocidad crecimiento de las plántulas aumentó cuando se incrementó el contenido de nutrientes del sustrato. De hecho, existió una correlación positiva entre la TCR de las plántulas crecidas en sustrato con baja cantidad de nutrientes con la TCR de aquellas plántulas que crecieron en sustrato rico en nutrientes ( $r = 0,49$ ,  $P < 0,01$ ).

La TCR de las plántulas procedentes de todos los tratamientos de nutrientes se correlacionó negativamente con la masa seca de las reservas seminales (Fig. 4); y esta correlación fue más significativa cuando aumentó la cantidad de nutrientes del sustrato, debido fundamentalmente al incremento de la TCR en las especies pioneras con relación a las plantas no pioneras (Fig. 5). Por su parte, la más débil correlación obtenida en las plántulas crecidas en sustrato de contenido bajo en nutrientes podría deberse a que no existió correlación para el grupo de las especies pioneras con relación a la reserva de la semillas cuando crecieron en dichas condiciones ( $r = -0,28$ ,  $P > 0,05$ ); contrario a lo que sucedió cuando las

plántulas de las especies pioneras crecieron en sustrato de contenido medio ( $r = -0,90$ ,  $P < 0,001$ ) y alto en nutrientes ( $r = -0,96$ ,  $P < 0,001$ ).

La TCR no se correlacionó con la FMH, ni con la FMT cuando las plántulas crecieron en sustrato bajo en nutrientes (Fig. 6a, d); pero sí se establecieron correlaciones entre estas variables al aumentar la cantidad de nutrientes del suelo, fue positiva la correlación entre la TCR y la FMH (Fig. 6b, c), y negativa entre la TCR y el FMT (Fig. 6e, f). Finalmente, la TCR no se correlacionó con la FMRL de las plántulas crecidas en sustrato con bajo contenido en nutrientes ( $r = 0,24$ ,  $P > 0,05$ ). En cambio, esta relación fue significativa y positiva cuando se incrementó el contenido de nutrientes del sustrato ( $r = 0,41$ ,  $P < 0,05$  en contenido medio y  $r = 0,61$ ,  $P < 0,05$  en contenido alto). Por otra parte, la TCR no se correlacionó con la R/V, ni con la FMR en ninguno de los tratamientos de nutrientes empleado (datos no mostrados).

#### Plasticidad fenotípica de las plantas

A través de todas las especies el índice de plasticidad fenotípica (IPF) mostró los mayores valores promedio para las variables masa seca total de la plántulas (0,68) y la TCR (0,62) con una mediana de 0,72 y 0,61, respectivamente (Tabla VI). La FMT consiguió el menor valor promedio del IPF, y las fracciones FMH, FMR y FMRL mostraron valores medios de plasticidad de acuerdo a los obtenidos para todas las variables. Sin embargo, cuando la plasticidad fenotípica se analizó por grupos ecológicos solo la masa total de la plántula, la TCR y la FMT presentaron diferencias significativas, obteniéndose los valores más altos para las especies pioneras (Fig. 7).

Por su parte, la plasticidad fenotípica media (PFM) calculada para cada especie independientemente, a partir de los valores obtenidos para las variables de crecimiento, evidenció un *continuum* a través de todas las especies, más bien, que la formación de grupos de especies fácilmente distinguibles (Fig. 8). El rango de la PFM fue de 0,63 (*Muntingia*) hasta 0,14 (*Andira*) a través de las 32 especies. Las plantas pioneras y las no pioneras de semillas pequeñas presentaron los valores más altos de la PFM, aunque especies no pioneras de semillas grandes (p.ej. *Prunus*) también presentaron valores altos de plasticidad. De forma general, existió una correlación negativa entre el PFM y las reservas de las semillas (Fig. 9), lo cual evidenció que la plasticidad fenotípica de las especies estudiadas disminuyó con el aumento de sus reservas seminales.

#### DISCUSIÓN

En este estudio hubo seis órdenes de magnitud de diferencias entre las semillas más pequeñas y las más grandes (0,04 – 3749,6 mg). Este rango de variación es típico de diferentes floras del mundo (Leishman & al.

2000, Westoby & *al.* 2002) y se ha reportado con frecuencia para comunidades del Neotrópico, que involucran árboles pioneros y de estadios avanzados de la sucesión (Foster & Janson 1985, Hammond & Brown 1995, Sautu & *al.* 2006). También esta amplitud se ha encontrado en grandes árboles tropicales de un mismo grupo funcional (p.ej. especies tolerantes a la sombra) (Coomes & Grubb 2003). Resultado que cabe esperar, dado que el tamaño de las semillas (es decir, masa seminal completa, o bien la masa de las reservas seminales) es un importante indicador de la variación ecológica de la especie, es decir, refleja el comportamiento regenerativo de los árboles tropicales frente a diferentes gradientes del ambiente (abiótico y biótico) (Westoby & *al.* 2002). Por otra parte, en este mismo grupo de especies arbóreas estudiadas, Sánchez & *al.* (2009) obtuvieron similar variabilidad interespecífica y por grupo funcional cuando analizaron la masa fresca y seca de la semilla completa y también de otras partes componente de la estructura seminal.

El crecimiento de las plántulas en sustrato muy pobre en nutrientes se correlacionó fuertemente con el tamaño de las semillas (es decir, masa seca de las reservas seminales) y su contenido de recursos en las reservas (es decir, concentración de nitrógeno y de minerales). Diversos estudios han demostrado que el tamaño inicial de las plántulas se asocia positivamente con el tamaño de las semillas (Fenner 1983, Jurado & Westoby 1992, Huante & *al.* 1995, Cornelissen & *al.* 1998, Rose & Porter 2003, Poorter & Garnier 2007). De este modo, se sugiere que una gran cantidad de energía y de nutrientes almacenados en las reservas de las semillas le permite a las especies procedentes de semillas grandes producir plántulas más grandes (Kitajima 1996, Milberg & *al.* 1998) y con alta tolerancia a una gran diversidad de condiciones de estrés (p.ej. competencia intra e interespecífica, sequía, sombra profunda, defoliación y establecimiento en sitios pobres en nutrientes) que aquellas procedentes de semillas pequeñas (Kitajima & Fenner 2000, Leishman & *al.* 2000, Westoby & *al.* 2002, Soriano & *al.* 2011).

Cabe señalar, que en el presente estudio la influencia de las reservas de las semillas sobre la masa seca total de la plántula (MTP) disminuye con el incremento de la disponibilidad de nutrientes del sustrato (Fig. 1b, c), indicando solo bajo condiciones extremas de disponibilidad de nutrientes (Fig. 1a) que las reservas de las semillas ejercen una gran influencia en el funcionamiento de la plántula. En este sentido, esta asociación no se observó cuando las plántulas crecieron en sustrato rico en nutrientes; lo cual se debió al incremento de biomasa que presentaron las especies de semillas pequeñas (fundamentalmente las pioneras). Se conoce que las especies pioneras (o demandantes de luz) tienen una alta producción de biomasa y ve-

locidad de crecimiento cuando crecen en sitios donde los recursos no están limitados (p.ej. suelos ricos en nutrientes, condiciones de alta iluminación, etc.) (Huanté & *al.* 1995, Bazzaz 1996, Brokaw 1998, Bloor & Grubb 2003).

Bajo condiciones de estrés por los nutrientes, la mayoría de las especies tuvieron una tendencia clara a distribuir más biomasa a la producción de raíces que a la producción de biomasa aérea. Este comportamiento de distribución de la biomasa, bajo condiciones de escasez de nutrientes, se ha comprobado en múltiples investigaciones que involucran plantas de regiones templadas y tropicales (Grime & Hunt 1975, Chapin 1980, Lambers & Poorter 1992, Huante & *al.* 1995, Kozłowski & Pallardy 2002); proponiéndose que la distribución de más biomasa a las raíces se debe fundamentalmente a mecanismos de ajustes morfológicos que incrementan la capacidad de absorción agua y de nutrientes en asociación probablemente con las micorrizas (Aerts & Chapin 2000, Herrera & *al.* 2004). Sin embargo, Aerts & Chapin (2000) consideraron que las relaciones de distribución de biomasa a las raíces son solo pobres indicadores de la captura de recursos. Así, ellos sugieren que el significado adaptativo de los patrones de repartición de biomasa a las raíces es probablemente menos importante que la morfología de las raíces (es decir, longitud específica de la raíz) para explicar las adaptaciones de las especies a los sitios con diferentes disponibilidades de nutrientes.

En el presente estudio, no existió correlación entre la masa de la reserva de las semillas y las variables que representaron las relaciones de distribución a la raíz total (R/V y FMR); lo que significa que las variaciones interespecíficas en la masa de las reservas seminales no están asociadas a las variaciones interespecíficas de distribución en la raíz. Reich & *al.* (1998) no encontraron asociación entre la masa de las semillas y la FMR; pero Fenner (1983) en 23 especies de *Asteraceae* sí encontró una correlación negativa entre la masa del embrión y la FMR. Por su parte, la producción de raíces secundarias (es decir, raíces laterales) sí disminuyó significativamente con el aumento de las reservas de las semillas (Fig. 3a, b, c), independientemente del contenido de nutrientes del sustrato. Esto confirmó, que las plántulas procedentes de semillas pequeñas distribuyeron más recursos a la formación raíces secundarias; lo cual probablemente incrementó la adquisición de nutrientes. De hecho, se conoce que las especies adaptadas a suelos ricos en nutrientes muestran una alta plasticidad fenotípica en la distribución de recursos hacia las raíces (Chapin 1980). También, los sustratos de contenido medio y alto de nutrientes (es decir, suelos del bosque en el presente estudio) presentaron un gran número de esporas de micorrizas arbusculares. Así, es muy posible que las plántulas de semillas pequeñas hayan aumentando la

absorción de nutrientes (fundamentalmente fósforo) gracias a la simbiosis que se establece entre las raíces y las micorrizas (Herrera & *al.* 1997, 2004, Coomes & Grubb, 2003). Herrera & *al.* (1997) y Orozco & *al.* (1999) determinaron que la dependencia micorrízica es mayor y más temprana en los árboles de estadios tempranos de la sucesión (es decir, pioneros), de bosques de la RBSR, que para aquellas especies con semillas grandes de estadios más maduros del bosque.

La mortalidad de las plántulas procedentes de semillas grandes (p.ej. *Andira*, *Calophyllum brasiliense* y *Sideroxylon*) se incrementó con la disponibilidad de nutrientes del sustrato. Esta respuesta negativa a la cantidad de nutrientes del suelo, evidenció que estas especies probablemente se establezcan mejor en micrositios pobres en nutrientes, que en lugares ricos en recursos dentro del bosque de la RBSR. En diferentes regiones de Cuba, las poblaciones naturales de *Andira*, *Calophyllum* spp. y de *Sideroxylon* ocupan, con mayor frecuencia, bosques secos y pobres en nutrientes (López 1985, Del Risco 1995, Sánchez & *al.*, 2002); de este modo, es de esperar que sus semillas tengan altos valores de contenidos de nitrógeno y de cenizas. Milberg & Lamont (1997) y Milberg & *al.* (1998) encontraron un resultado similar para las semillas más grandes de sitios pobres en nutrientes. Sin embargo, según Kitajima & Fenner (2000) la relación entre el contenido de nutrientes de las semillas y el tipo de suelo (es decir, ricos o pobres en nutrientes) es contradictoria. Así, especies de suelos pobres tienen concentraciones similares de minerales en sus semillas que aquellas de suelos fértiles (Lee & Fenner 1989). Sin embargo, árboles altos del Amazona catanga (sitio pobre en nutrientes) tienen semillas pequeñas con más altas concentraciones de fósforo y magnesio que árboles altos que crecen sobre suelos fértiles de otras regiones de bosques húmedos del Amazona (Grubb & Coomes 1997); mientras para otros bosques húmedos de América de Sur no se detectaron patrones entre los diferentes tipos de suelos (Hammond & Brown 1995).

En todos los tratamientos de nutrientes ensayados, la tasa de crecimiento relativo (TCR) de las plántulas se correlacionó negativamente con la masa seca de las reservas seminales (Fig. 4), tal como se ha informado en una gran cantidad de estudios que involucran especies de distintos sitios del mundo crecidas bajo diferentes condiciones ambientales (Grime & Hunt 1975, Fenner 1983, Jurado & Westoby 1992, Huante & *al.* 1995, Reich & *al.* 1998, Wright & Westoby 1999, Kitajima & Fenner 2000, Rose & Porter 2003). Además, en todas las especies estudiadas la TCR aumentó con el incremento de nutrientes del sustrato, siendo superior en las especies pioneras bajo cualquier tratamiento de nutrientes (Fig. 5). Se postula, que las diferencias en la

TCR se relacionan con el hábitat que ocupan las plantas: especies de rápido crecimiento se encuentran en ambientes con altos niveles de disponibilidad de recursos; mientras que especies de crecimiento lento ocurren en toda clase de ambientes adversos (Chapin 1980, Aerts & Chapin 2000). Las especies pioneras o demandantes de luz para su establecimiento tienden a tener semillas pequeñas con cotiledones fotosintéticos, e inherente rápida TCR vía alta área foliar específica (SLA, siglas del inglés “specific leaf area”), fracción del área foliar (LAR, siglas del inglés “leaf area ratio”) y fracción masa a la hojas (FMH). En contraste, las especies no pioneras y tolerantes a la sombra tienden a tener semillas grandes con cotiledones con altas reservas, e inherente lenta TCR vía baja SLA, LAR y FMH (Poorter & Remkes 1990, Cornelissen & *al.* 1998, Leishman & *al.* 2000).

En esta investigación, la TCR y la FMH se asociaron positivamente cuando las plántulas crecieron en sustrato de contenido medio y alto de nutrientes, tal como se ha propuesto por los investigadores antes mencionados. También bajo estas condiciones de siembra la TCR se relacionó positivamente con la FMRL, siendo esta correlación más fuerte en el sustrato de mayor contenido de nutrientes. De esta manera, las plántulas con mayor TCR, que crecieron en los sustratos procedentes de condiciones naturales (es decir, suelos del bosque), no solo destinaron más recursos para la producción de biomasa aérea sino que también para la producción de raíces secundarias. Esto último, probablemente le permitió adquirir más nutrientes, y con esto aumentar la producción de biomasa y la velocidad de crecimiento. Wright & Westoby (1999) encontraron una asociación positiva entre la TCR y la FMR a través de 33 especies maderables de Australia. Sin embargo, en la mayoría de los estudios no se ha encontrado ningún tipo de correlación entre dichas variables (Huant & *al.* 1995, Reich & *al.* 1998, Bloor & Grubb 2003). Por consiguiente, los resultados obtenidos en el presente estudio, contradicen la regla propuesta por Chapin (1980) para la especie de rápido crecimiento de suelo fértil. Según este autor, cuando dichas especies crecen en suelo de alta disponibilidad de nutrientes muestran bajas relaciones de distribución de biomasa hacia las raíces, que aquellas de crecimiento lento de hábitats pobres en nutrientes.

Las grandes diferencias obtenidas en la TCR de las plántulas crecidas en bajo y alto contenidos de nutrientes también sugieren una gran plasticidad fenotípica de las especies con relación a su velocidad de crecimiento. Este incremento fue superior en las especies procedentes de semillas pequeñas (p.ej. pioneras), por consiguiente, las mismas deben ser más plásticas con relación a la TCR que aquellas procedentes de semillas grandes. En efecto, existió una correlación negativa entre el tamaño



de la semillas (es decir, masa de las reservas de la semilla) y la plasticidad fenotípica media (Fig. 9) determinada para cada especie a partir de los rasgos de crecimiento de las plántulas en respuesta a la disponibilidad de nutrientes del sustrato. Por su parte, el análisis de la plasticidad fenotípica por estrategia de regeneración demostró que las especies pioneras fueron más plásticas que las no pioneras, tal como ha sido encontrado en estudios de especies de diferentes estrategias de regeneración o estatus sucesional (Strauss-Debenedetti & Bazzaz 1996, Valladares & *al.* 2000). Diversos investigadores (Bazzaz 1996, Sultan & Bazzaz 1993, Valladares 2000) proponen que las especies de estadios tempranos de la sucesión (es decir, pioneras) experimentan ambientes más heterogéneos que las especies de estadios más maduros; en consecuencia para estos autores, las especies pioneras suelen ser fenotípicamente más plásticas. Así, plantas de estadios tempranos de la sucesión, generalmente tienen una amplia norma de reacción sobre una gran diversidad de gradientes ambientales (p.ej. humedad del suelo, luz y nutrientes) (Bazzaz 1996).

Sin embargo, este resultado no fue tan evidente cuando se analizó la plasticidad fenotípica media a través de todas las especies (Fig. 8). *Muntingia*, *Trema* y *Trichospermum* fueron las especies pioneras más plásticas; pero otras pioneras como *Cecropia*, *Ceiba* y *Guazuma* presentaron valores de plasticidad muy cercanos al promedio ( $\pm$  SE) alcanzado por todas las especies ( $0,40 \pm 0,01$ ). Según Sultan (1987), el factor clave que incrementa la plasticidad fenotípica está dado por la heterogeneidad del ambiente donde ocurren las especies. Así, parece que estas últimas especies pioneras experimentan ambientes menos heterogéneos en cuanto a recursos nutrimentales que las primeras. En este sentido, Lortie & Aarssen (1996) propusieron que ambientes desfavorables o extremos para el desarrollo de las comunidades vegetales favorecen la selección de genotipos especialitas de baja plasticidad fenotípica.

En general, la distribución de la plasticidad de crecimiento de las plántulas siguió más bien un *continuum* de especies, que una identificación fácil de grupos funcionales (Fig. 8). Estos patrones de respuestas según Huante & *al.* (1995), indican el potencial ecológico de las especies para compensar las deficiencias de nutrientes y los tipos de hábitat en los cuales ellas pueden establecerse y competir exitosamente por los nutrientes del suelo. Por otra parte, a pesar de este *continuum*, de la variable plasticidad fenotípica, es posible distinguir, en los extremos del gradiente, dos grupos opuestos de especies sobre la base de sus reservas seminales, y patrones de distribución de biomasa y la TCR mostrada en sustrato de bajo y alto contenido de nutrientes. El primer grupo, lo integraron las especies

pioneras y no pioneras (e. g. *Cordia*, *Muntingia* y *Trema*) que tuvieron bajas reservas seminales y alcanzaron altos valores de biomasa y TCR cuando crecieron en sustrato de alto contenido de nutrientes; también tuvieron una gran distribución de biomasa a las raíces cuando crecieron en sustrato pobre en nutrientes y mostraron una mayor plasticidad de crecimiento a los nutrientes. Estas especies de rápido crecimiento y alta plasticidad fenotípica, de los bosques cubanos y de otras regiones de Centroamérica, requieren de luz para establecerse, alta disponibilidad de nutrientes (fundamentalmente nitrógeno y fósforo) y rápida dependencia de las micorrizas (Denslow 1980, Ferrer & Herrera 1988, Herrera & *al.* 1997, 2004, Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1994, Dalling & *al.* 2004); por consiguiente deben ocupar hábitats ricos en recursos, como son los sitios perturbados y claros (Denslow & *al.* 1998, Bullock 2000). El extremo opuesto de este *continuum*, lo integraron las especies con grandes reservas seminales (*Andira*, *Calophyllum brasiliense* y *Sideroxylon*), que mostraron bajos valores de la TCR en ambos niveles de nutrientes y relativamente poca plasticidad de distribución de biomasa a las raíces cuando crecieron en sustrato pobre en nutrientes, y poco incremento de la biomasa total de las plántulas en suelo rico en nutrientes. En condiciones naturales, estas especies de lento crecimiento, generalmente ocupan sitios con baja disponibilidad de recursos, como son los bosques semidecíduos y siempreverdes micrófilos (López 1985, Del Risco 1995, Sánchez & *al.* 1997, 2002).

En resumen, se demostró que el crecimiento temprano de las especies arbóreas estudiadas depende significativamente de sus reservas seminales sobre todo cuando crecen en sustrato muy pobre en nutrientes; evidenciándose además, una relación negativa entre el tamaño seminal (es decir, reservas seminales) y la velocidad de crecimiento relativo de las plántulas. Comportamiento que se ha informado en un gran número de especies de diversas formas de vida, aunque cabe señalar que no siempre se ha demostrado similar tendencia. Por ejemplo, Hanley & *al.* (2007) obtuvieron un comportamiento muy parecido al presente estudio para Fabáceas de Australia, pero esta respuesta no fue igual en Fabáceas de Inglaterra cuando se sembraron en condiciones de estrés de nutrientes; lo cual, evidencia que el tamaño seminal no siempre tiene un valor adaptativo. Otro resultado importante, derivado de este trabajo, fue la relación negativa que se establece entre la plasticidad fenotípica de las plántulas y sus reservas seminales. En este sentido, la presente investigación es pionera en relacionar dichas variables, y corrobora también, que las especies de semillas pequeñas presentan mayor plasticidad fenotípica que aquellas procedentes de semillas grandes. No obstante, ensayos que involucren más especies, formas de vida y control

filogenético son necesarios para tener mayor seguridad en los resultados establecidos.

## CONCLUSIONES

Los contenidos de nitrógeno total y de cenizas en las reservas de las semillas reflejan la variación en masa seca de las reservas seminales a través de las 32 especies.

La biomasa de las plántulas en sustrato muy pobre en nutrientes se correlaciona positivamente con el tamaño de las semillas y su contenido de recursos.

La velocidad de crecimiento relativo de las plántulas se asocia negativamente con la masa seca de las reservas de las semillas y positivamente con la producción de raíces laterales cuando las plántulas crecen en sustrato de contenido medio y alto de nutrientes.

Las variaciones interespecíficas en la masa de las reservas seminales no se asocian a las variaciones interespecíficas de distribución de biomasa a las raíces totales.

La plasticidad fenotípica de las plántulas se correlaciona negativamente con el tamaño de las semillas. De este modo, las especies pioneras y las no pioneras procedentes de semillas pequeñas son las más plásticas bajo la variación de fertilidad del suelo ensayada.

## AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Bertha Sandrino y Justo Artiga por la asistencia técnica en el laboratorio y el campo. También agradecemos a dos revisores anónimos por los comentarios y sugerencias que nos permitieron mejorar el documento. Esta investigación fue financiada por la Fundación Internacional para la Ciencia (D/3536-1) a J. A. Sánchez.

## BIBLIOGRAFÍA

Aerts, R. & Chapin, F. S. III. 2000. The mineral nutrition of wild plants revisited: A re-evaluation of processes and patterns. *Adv. Ecol. Res.* 30: 1-67.

Angiosperm Phylogeny Group, APG. 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Bot. J. Linn. Soc.* 141: 399-346.

Bazzaz, F. A. 1996. Plants in changing environments: linking physiological, population, and community ecology. Cambridge University Press, Cambridge. 320pp.

Betancourt, A. 1987. Silvicultura especial de árboles maderables tropicales. Ed. Científico-Técnica, La Habana. 424pp.

Blanco, F. A. 2001. Métodos apropiados de análisis estadísticos subsiguientes al análisis de varianza (ANDEVA). *Agronomía Costarricense*. 25: 53-60.

Bloor, J. M. & Grubb, P. J. 2003. Growth and mortality in high and low light: trends among 15 shade-tolerant tropical rain forest tree species. *J. Ecol.* 91: 77-85.

Brokaw, N. V. L. 1998. *Cecropia schreberiana* in the Luquillo Mountains of Puerto Rico. *Bot. Rev.* 64: 91-120.

Bullock, J. M. 2000. Gaps and seedling colonization. Pp. 375-395 en: Fenner, M. (ed.), *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*. CAB International, Wallingford.

Capote, R. P., García, E. E. & Sánchez, C. 1983. La vegetación de la Estación Ecológica de Sierra del Rosario. *Revista Jard. Bot. Nac. Univ. Habana*. 4: 97-143.

Capote, R. P., Mitrani, I. & Suárez, A. G. 2011. Conservación de la biodiversidad cubana y cambio climático en el archipiélago cubano. *Anales de la Academia de Ciencias*. 1: 1-25.

Chapin, F.S.III. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 233-260.

Coomes, D. A. & Grubb, P. J. 2003. Colonization, tolerance, competition and seed-size variation within functional groups. *Trends Ecol. Evol.* 18: 283-291.

Cornelissen, J. H. C., Castro-Díez, P. & Carnelli, A. L. 1998. Variation in relative growth rate among woody species. Pp. 363-392. En: Lambers, H., Poorter H. & Van Vuuren, M.M.I. (ed.), *Inherent variation in plant growth. Physiological mechanisms and ecological consequences*. Backhuys, Leiden.

Dalling, J. W., Winter, K. & Hubbell, S. P. 2004. Variation in growth responses of neotropical pioneers to simulated forest gaps. *Funct. Ecol.* 18: 725-736.

Del Risco, E. 1995. Los bosques de Cuba. Su historia y características. Ed. Científico-Técnica, La Habana. 94pp.

Denslow, J. S. 1980. Gap partitioning among tropical rainforest trees. *Biotropica* 12: 47-55.

Denslow, J. S., Ellison, A. M. & Sanford, R. E. 1998. Treefall gap size effects on above and below-ground processes in a tropical wet forest. *J. Ecol.* 86: 597-609.

Driessen, P. O., Deckers, J., Spaar, C. & Nachtergeehe, F. 2001. Lecture notes on the mayor soil. FAO, Resources Report, Rome. 335pp.

Fenner, M. 1983. Relationships between seed weight, ash content and seedling growth in twenty-four species of compositae. *New Phytol.* 95: 697-706.

Ferrer, R. L. & Herrera, R. A. 1988. Micotrofia en Sierra del Rosario. Pp. 473-484. En: Herrera, R. A., Menéndez, L., Rodríguez, M. E. & García, E. E. (ed.), *Ecología de los bosques siempreverdes de la Sierra del Rosario, Cuba. Proyecto MAB N°. 1, 1974-1987*. ROSTLAC, Montevideo.

Foster, S. A. & Janson, C. H. 1985. The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. *Ecology* 66: 773-780.

Garwood, N. C. 1996. Functional morphology of tropical tree seedlings. Pp. 59-130. En: Swaine, M. D. (ed.), *The ecology of tropical tree seedlings*, Parthenon, New York.

Grime, J. P. & Hunt, R. 1975. Relative growth rate: its range and adaptive significance in a local flora. *J. Ecol.* 63: 393-422.

Grubb, P. J. & Coomes, D. A. 1997. Seed mass and nutrient content in nutrient starved tropical rainforest in Venezuela. *Seed Sci. Res.* 7: 269-280.

- Hammond, D. S. & Brown, V. K. 1995. Seed size of woody plants in relation to disturbance dispersal, soil type in wet neotropical forests. *Ecology* 76: 2544-2561.
- Hanley, M. E., Cordier, P. K., May, O. & Kelly, C. K. 2007. Seed size and seedling growth: differential response of Australian and British Fabaceae to nutrient limitation. *New Phytol.* 174: 381-388.
- Hernández, A., Pérez, J. M., Bosch, D. & Rivero, L. 1999. Nueva revisión de clasificación genética de suelos de Cuba. AGRINFOR, La Habana. 64pp.
- Herrera, R. A., Furrázola, E., Ferrer, L., Fernández-Valle, R. & Torres-Arias, Y. 2004. Functional strategies of root hairs and arbuscular mycorrhizae in an evergreen tropical forest, Sierra del Rosario, Cuba. *Revista CENIC Cienc. Biol.* 35: 113-123.
- Herrera, R. A., Menéndez, L., Rodríguez, M. E. & García, E. E. 1988. Ecología de los bosques siempreverdes de la Sierra del Rosario, Cuba. Proyecto MAB N° 1, 1974-1987. ROSTLAC, Montevideo. 741pp.
- Herrera, R. A., Ulloa, D. R., Valdés-Lafont, O., Priego, A. G. & Valdés, A. R. 1997. Ecotechnologies for the sustainable management of tropical forest diversity. *Nature & Resources* 33: 2-17.
- Huante, P., Rincón, E. & Acosta, I. 1995. Nutrient availability and growth rate of 34 woody species from a tropical deciduous forest in Mexico. *Funct. Ecol.* 9: 849-858.
- ISTA. 1999. International Rules for Seed Testing. *Seed Sci. Technol.*, 27, Supplement. 353pp.
- Jurado, E. & Westoby, M. 1992. Seedling growth in relation to seed size among species of arid Australia. *J. Ecol.* 80: 407-416.
- Kitajima, K. 1996. Cotyledon functional morphology, patterns of seed reserve utilization and regeneration niches of tropical tree seedling. Pp. 193-210. En: Swaine, M. D. (ed.), *The ecology of tropical forest tree seedling*. Parthenon, New York.
- Kitajima, K. & Fenner, M. 2000. Ecology of seedling regeneration. Pp. 331-360. En: Fenner, M. (ed.), *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*. CAB International, Wallingford.
- Kozłowski, T. T. & Pallardy, S. G. 2002. Acclimation and adaptive responses of woody plants to environmental stresses. *Bot. Rev.* 68: 270-334.
- Lambers, H. & Poorter, H. 1992. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. *Adv. Ecol. Res.* 23: 187-261.
- Lee, W. G. & Fenner, M. 1989. Mineral nutrient allocation in seeds and shoots of twelve *Chionochloa* species in relation to soil fertility. *J. Ecol.* 77: 704-716.
- Leishman, M. R., Wright, I. J., Moles, A. T. & Westoby, M. 2000. The evolutionary ecology of seed size. Pp. 31-57. En: Fenner, M. (ed.), *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*. CAB International, Wallingford.
- López, A. 1985. Variabilidad morfológica de las hojas en las especies cubanas del género *Calophyllum* (Clusiaceae). *Acta Bot. Cub.* 31: 1-27.
- Lortie, C. J. & Aarssen, L. W. 1996. The specialization hypothesis for phenotypic plasticity in plants. *Int. J. Plant Sci.* 157: 484-487.
- Milberg, P., Pérez-Fernández, M. A. & Lamont, B. B. 1998. Seedling growth response to added nutrient depends on seed size in three woody genera. *J. Ecol.* 86: 624-632.
- Milberg, P. & Lamont, B. B. 1997. Seed/cotyledon size and nutrient content play a major role in early performance of species on nutrient-poor soils. *New Phytol.* 137: 665-672.
- Orozco, M. O., Herrera, R. A., Furrázola, E., Lastres, L. & Torres, Y. 1999. Dependencia micorrízica de seis leguminosas arbóreas tropicales. *Acta Bot. Cub.* 135: 1-12.
- Poorter, H. & Garnier, E. 2007. Ecological significance of inherent variation in relative growth rate and its components. Pp. 67-100. En: Pugnaire, F. I. & Valladares, F. (eds.), *Functional plant ecology*. 2 ed. CRC Press, London.
- Poorter, H. & Remkes, C. 1990. Leaf area ratio and assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate. *Plant, Cell Environ.* 15: 221-229.
- Poorter, L. & Rose, S. A. 2005. Light-dependent changes in the relationship between seed mass and seedling traits: a meta-analysis for rain forest tree species. *Oecologia* 142: 378-387.
- Reich, P. B., Tjoelker, M. G., Walters, M. B., Vanderklein, D. W. & Buschena, C. 1998. Close association of RGR, leaf and root morphology, seed mass and shape tolerance in seedling of nine boreal tree species grown in high and low light. *Funct. Ecol.* 12: 327-338.
- Rose, S. A. & Poorter, L. 2003. The importance of seed mass for early regeneration in tropical forest: a review. Pp. 19-35. En: TerSteege, H. (ed.), *Long term changes in tropical tree diversity: studies from the Guyana Shield, Africa, Borneo and Melanesia*. Tropenbos series 22, Tropenbos International, Wageningen.
- Sánchez, J. A., Muñoz, B. C. & Montejo, L. 2007. Dormancy and nutrient contents in seeds and their relation with the establishment of tropical trees. Final Report of the International Foundation for Science (D/3536-1), Stockholm. 97pp.
- Sánchez, J. A., Muñoz, B. C. & Montejo, L. 2009. Rasgos de semillas de árboles en un bosque siempreverde tropical de la Sierra del Rosario, Cuba. *Pastos y Forrajes*. 32:141-164.
- Sánchez, J. A., Muñoz, B. C., Orta, R., Calvo, E. & Herrera, R. A. 1997. Correlación entre el heteromorfismo somático y la respuesta germinativa de semillas de *Mastichodendron foetidissimum* (Jacq.) Cronq. *Acta Bot. Mex.* 38: 1-7.
- Sánchez, J. A., Muñoz, B. C., Remis, Y. & Torres-Areas, Y. 2002. Correlación entre el tamaño de la semilla, la dormancia, la germinación y el vigor de las plántulas de *Calophyllum pinetorum*. *Revista Jard. Bot. Nac. Univ. Habana* 23: 75-84.
- Sánchez, J. A., Suárez, A. G., Muñoz, B. C. & Montejo, L. El cambio climático y las semillas de las plantas nativas cubanas. *Acta Bot. Cub.* (en prensa).
- Sautu, A., Baskin, J. M., Baskin, C. C. & Condit, R. 2006. Studies on the seed biology of 100 native species of trees in a seasonal moist tropical forest, Panama, Central America. *For. Ecol. Manage.* 234: 245-263.
- Soriano, D., Orozco-Segovia, A., Márquez-Guzmán, J., Kitajima, K., Gamboa-de Buen, A. & Huante, P. 2011. Seed reserve composition in 19 tree species of a tropical deciduous forest in Mexico and its relationship to seed germination and seedling growth. *Ann. Bot.* 107: 939-951.

Strauss-Debenedetti, S. & Bazzaz, F. A. 1996. Photosynthetic characteristics of tropical trees along successional gradients. Pp. 162-186. En: Mulkey, S. S., Chazdon R. & Smith, A. P. (eds.), Tropical forest plant ecophysiology. Chapman & Hall, New York.

Sultan, S. E. 1987. Evolutionary implications of phenotypic plasticity in plants. *Evol. Biol.* 21: 127-178.

Sultan, S. E. & Bazzaz, F. A. 1993. Phenotypic plasticity in *Polygonum persicaria*. III. The evolution of ecological breadth for nutrient environment. *Evolution* 47: 1050-1071.

Valladares, F. 2000. Light and plant evolution: adaptation to the extremes versus phenotypic plasticity. Pp. 341-355. En: Greppin, H., Penel, C., Broughton, W. J. & Strasser, R. (eds.), Integrated plant systems. University of Geneva, Geneva.

Valladares, F., Wright, S. J. Lasso, E., Kitajima, K. & Pearcy R. W. 2000. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest. *Ecology* 81: 1925-1936.

Varley, J. A. 1966. Automatic methods for the determination of nitrogen, phosphorus and potassium in plant mineral. *Analyst* 91: 119-126.

Vázquez-Yanes, C. & Orozco-Segovia, A. 1994. Signals for seeds to sense and respond to gaps. Pp. 209-235. En: Caldwell, M. M & Pearcy, R. W. (eds.), Exploitation of Environmental Heterogeneity by Plants. Ecophysiological Processes Above and Belowground. Academic Press, San Diego, New York, Boston, London, Sydney, Tokyo, Toronto.

Westoby, M., Falster, D. S., Moles, A. T., Vesk, P. A. & Wright, I. J. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 33: 125-159.

Wright, I. J. & Westoby, M. 1999. Differences in seedling growth behaviour among species: trait correlations across species, and trait shifts along nutrient compared to rainfall gradients. *J. Ecol.* 87: 85-97.

**Recibido:** 1 de abril de 2011.

**Direcc. de los autores:** Instituto de Ecología y Sistemática, CITMA Carretera de Varona Km 3 ½ Capdevila, Boyeros, C.P. 11900, La Habana 19, Cuba. E-Mail: jasanchez@ecologia.cu

**TABLA I.**

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

Especies/Estrategia regeneración	Familia	Tipo plántula	Reserva seminal (mg)	Nitrógeno	Cenizas(mg) total(mg)
<b>Pioneras</b>					
<i>Muntingia calabura</i> L.	<i>Elaeocarpaceae</i>	FEF	0.04	0.0003	0.0002
<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume	<i>Ulmaceae</i>	FEF	0.24	0.0052	0.0041
<i>Cecropia schreberiana</i> Miq.	<i>Urticaceae</i>	FEF	0.31	0.0012	0.0009
<i>Ficus maxima</i> Mill.	<i>Moraceae</i>	FEF	0.51	0.0022	0.0021
<i>Trichospermum mexicanum</i> (DC.) Baill.	<i>Malvaceae</i>	FEF	0.54	0.0036	0.0019
<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	<i>Malvaceae</i>	FEF	1.88	0.020	0.011
<i>Talipariti elatum</i> (Sw.) Fryxell	<i>Malvaceae</i>	FEF	10.1	0.15	0.074
<i>Ceiba pentandra</i> (L.) Gaertn.	<i>Malvaceae</i>	FEF	22.9	0.36	0.25
<b>No pioneras</b>					
<i>Ehretia tinifolia</i> L.	<i>Boraginaceae</i>	FEF	2.05	0.016	0.013
<i>Colubrina arborescens</i> (Mill.) Sarg.	<i>Rhamnaceae</i>	FEF	4.86	0.052	0.017
<i>Lysiloma latisiliquum</i> Benth.	<i>Fabaceae</i>	FER	8.50	0.20	0.093
<i>Poepigia procera</i> C. Presl	<i>Fabaceae</i>	FER	11.7	0.090	0.060
<i>Allophylus cominia</i> (L.) Sw.	<i>Sapindaceae</i>	FEF	16.0	0.12	0.042
<i>Cordia collococca</i> L.	<i>Boraginaceae</i>	FEF	17.2	0.10	0.083
<i>Alchornea latifolia</i> Sw.	<i>Euphorbiaceae</i>	FEF	28.0	0.21	0.19
<i>Psychotria grandis</i> Sw.	<i>Rubiaceae</i>	FEF	31.7	0.13	0.071
<i>Trichilia hirta</i> L.	<i>Meliaceae</i>	CHR	47.8	0.38	0.20
<i>Matayba apetala</i> Radlk.	<i>Sapindaceae</i>	CHR	68.2	0.27	0.139
<i>Albizia lebbbeck</i> (L.) Benth.	<i>Fabaceae</i>	FER	70.1	1.24	0.29
<i>Gliricidia sepium</i> (Jacq.) Kunth	<i>Fabaceae</i>	FER	74.1	1.20	0.59
<i>Caesalpinia violacea</i> (Mill.) Standl.	<i>Fabaceae</i>	FER	78.8	0.81	0.60
<i>Chrysophyllum cainito</i> L.	<i>Sapotaceae</i>	FER	80.2	0.50	0.23
<i>Samanea saman</i> (Jacq.) Merr.	<i>Fabaceae</i>	FER	85.5	1.49	0.47
<i>Ocotea leucoxylon</i> (Sw.) Laness.	<i>Lauraceae</i>	CHR	115.3	0.65	0.23
<i>Cupania americana</i> L.	<i>Sapindaceae</i>	CHR	138.9	0.67	0.56
<i>Pseudolmedia spuria</i> (Sw.) Griseb.	<i>Moraceae</i>	CHR	168.4	0.69	0.52
<i>Bauhinia purpurea</i> L.	<i>Fabaceae</i>	FER	293.0	3.87	0.17
<i>Sideroxylon foetidissimum</i> Jacq.	<i>Sapotaceae</i>	CER	334.7	1.76	1.49
<i>Calophyllum pinetorum</i> Bisse	<i>Clusiaceae</i>	CHR	525.5	1.45	1.11
<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess	<i>Clusiaceae</i>	CHR	973.3	2.74	2.21
<i>Prunus occidentalis</i> Sw.	<i>Rosaceae</i>	FER	1406.8	5.48	3.37
<i>Andira inermis</i> (W. Wright) Kunth ex DC.	<i>Fabaceae</i>	CHR	3749.6	12.8	14.1



**TABLA II.**

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

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

**TABLA III.**

Valores de *F* para los ANOVAs factoriales (especies x nutrientes del sustrato) aplicados a los rasgos de crecimiento de plántulas para todas las especies y por grupo ecológico. Símbolos: NS, no significativo; significativos a \* *P*<0.05, \*\* *P*<0.01, \*\*\* *P*<0.001; MTP, masa total de la plántula; R/V, relación raíz/vástago; FMR, fracción masa a la raíz; FMRL, fracción masa a las raíces laterales; FMH, fracción masa a las hojas; FMT, fracción masa al tallo; SP, supervivencia plántula.

Fuente de variación	Variables dependientes						
	MTP	R/V	FMR	FMRL	FMH	FMT	SP
<b>Todas las especies</b>							
Nutrientes	121.2***	58.3***	66.3***	30.8***	71.5***	92.5***	35.6**
Especies	81.3***	33.1***	34.2***	22.5***	53.6***	76.3***	15.6**
Nutrientes x especies	54.1***	18.5***	15.2***	17.4***	15.2***	25.7***	3.4*
<b>Pioneras</b>							
Nutrientes	85.5***	58.0***	38.6***	28.9***	31.8***	48.2***	25.8***
Especies	51.2***	17.0***	14.5***	16.9***	29.6***	16.9***	12.7**
Nutrientes x especies	8.9***	6.8***	7.7***	10.2***	6.5***	7.2***	6.5**
<b>No pioneras</b>							
Nutrientes	64.3***	34.7***	32.9***	31.8***	69.1***	84.3***	16.5*
Especies	35.2***	24.8***	42.8***	22.1***	54.3***	43.1***	4.1NS
Nutrientes x especies	23.0***	13.1***	17.4***	13.8***	10.5***	16.6***	2.2NS

TABLA IV.

Medias ( $\pm$  SE) de rasgos de crecimiento en especies arbóreas crecidas en vivero sobre sustratos con diferentes niveles de nutrientes. Tipos de sustratos: bajo nivel de nutrientes (arena gruesa de río); nivel medio y alto de nutrientes (suelos obtenidos del bosque de la RBSR). Símbolos: MTP, masa total de la plántula (mg); R/V, relación raíz/vástago (mg/mg); FMR, fracción masa a la raíz (mg/mg); FMRL, fracción masa a las raíces laterales (mg/mg); FMH, fracción masa a las hojas (mg/mg); FMT, fracción masa al tallo (mg/mg); SP, supervivencia plántula (%). Las especies se ordenaron según la masa seca de las reservas seminales (mg) dentro de cada grupo funcional. *Calophyllum* sp.1 y *Calophyllum* sp.2 se refieren a *Calophyllum pinetorum* y *C. brasiliense*, respectivamente.

Especies/sustratos	MTP	R/V	FMR	FMRL	FMH	FMT	SP
<b>Pioneras</b>							
<i>Muntingia</i> (0.036)							
Bajo nutrientes	0.15 $\pm$ 0.01	0.75 $\pm$ 0.03	0.38 $\pm$ 0.101	0.58 $\pm$ 0.081	0.32 $\pm$ 0.140	0.30 $\pm$ 0.078	33.6 $\pm$ 8.6
Medio nutrientes	201.3 $\pm$ 12.4	0.30 $\pm$ 0.08	0.23 $\pm$ 0.006	0.37 $\pm$ 0.010	0.62 $\pm$ 0.004	0.15 $\pm$ 0.030	100
Alto nutrientes	569.531.5	0.25 $\pm$ 0.01	0.20 $\pm$ 0.015	0.76 $\pm$ 0.005	0.63 $\pm$ 0.003	0.16 $\pm$ 0.012	100
<i>Trema</i> (0.24)							
Bajo nutrientes	22.1 $\pm$ 2.1	0.47 $\pm$ 0.01	0.41 $\pm$ 0.010	0.66 $\pm$ 0.029	0.39 $\pm$ 0.011	0.20 $\pm$ 0.009	70.4 $\pm$ 3.4
Medio nutrientes	329.9 $\pm$ 13.1	0.41 $\pm$ 0.07	0.29 $\pm$ 0.012	0.22 $\pm$ 0.017	0.55 $\pm$ 0.008	0.15 $\pm$ 0.003	88.1 $\pm$ 6.0
Alto nutrientes	911.4 $\pm$ 81.3	0.23 $\pm$ 0.02	0.20 $\pm$ 0.011	0.72 $\pm$ 0.013	0.60 $\pm$ 0.012	0.19 $\pm$ 0.004	100
<i>Cecropia</i> (0.31)							
Bajo nutrientes	3.7 $\pm$ 0.23	0.52 $\pm$ 0.06	0.40 $\pm$ 0.033	0.58 $\pm$ 0.063	0.40 $\pm$ 0.044	0.16 $\pm$ 0.018	73.0 $\pm$ 8.1
Medio nutrientes	300.6 $\pm$ 6.2	0.36 $\pm$ 0.04	0.27 $\pm$ 0.007	0.71 $\pm$ 0.061	0.57 $\pm$ 0.016	0.16 $\pm$ 0.011	100
Alto nutrientes	618.7 $\pm$ 19.9	0.45 $\pm$ 0.01	0.32 $\pm$ 0.021	0.62 $\pm$ 0.034	0.51 $\pm$ 0.014	0.17 $\pm$ 0.014	100
<i>Ficus</i> (0.51)							
Bajo nutrientes	6.0 $\pm$ 0.41	0.80 $\pm$ 0.10	0.43 $\pm$ 0.019	0.75 $\pm$ 0.080	0.40 $\pm$ 0.012	0.17 $\pm$ 0.013	95.4 $\pm$ 3.6
Medio nutrientes	239.2 $\pm$ 13.6	0.29 $\pm$ 0.25	0.24 $\pm$ 0.024	0.59 $\pm$ 0.050	0.60 $\pm$ 0.015	0.16 $\pm$ 0.006	100
Alto nutrientes	706.2 $\pm$ 15.3	0.37 $\pm$ 0.02	0.27 $\pm$ 0.008	0.51 $\pm$ 0.013	0.55 $\pm$ 0.012	0.18 $\pm$ 0.011	100
<i>Trichospermum</i> (0.54)							
Bajo nutrientes	7.8 $\pm$ 0.10	0.74 $\pm$ 0.05	0.42 $\pm$ 0.018	0.35 $\pm$ 0.034	0.40 $\pm$ 0.027	0.18 $\pm$ 0.017	100
Medio nutrientes	91.6 $\pm$ 2.0	0.40 $\pm$ 0.03	0.28 $\pm$ 0.007	0.68 $\pm$ 0.006	0.60 $\pm$ 0.057	0.12 $\pm$ 0.020	100
Alto nutrientes	366.0 $\pm$ 13.7	0.33 $\pm$ 0.02	0.29 $\pm$ 0.006	0.73 $\pm$ 0.008	0.58 $\pm$ 0.039	0.13 $\pm$ 0.012	100
<i>Guazuma</i> (1.88)							
Bajo nutrientes	43.1 $\pm$ 5.5	1.37 $\pm$ 0.21	0.56 $\pm$ 0.031	0.27 $\pm$ 0.020	0.27 $\pm$ 0.020	0.17 $\pm$ 0.018	100
Medio nutrientes	155.0 $\pm$ 32.1	0.71 $\pm$ 0.10	0.40 $\pm$ 0.035	0.25 $\pm$ 0.030	0.48 $\pm$ 0.021	0.12 $\pm$ 0.012	100
Alto nutrientes	780.5 $\pm$ 57.5	1.00 $\pm$ 0.10	0.40 $\pm$ 0.022	0.24 $\pm$ 0.025	0.50 $\pm$ 0.029	0.10 $\pm$ 0.009	100
<i>Talipariti</i> (10.1)							
Bajo nutrientes	78.8 $\pm$ 10.3	1.05 $\pm$ 0.13	0.50 $\pm$ 0.010	0.53 $\pm$ 0.052	0.30 $\pm$ 0.006	0.20 $\pm$ 0.012	100
Medio nutrientes	158.6 $\pm$ 22.7	0.68 $\pm$ 0.07	0.40 $\pm$ 0.020	0.50 $\pm$ 0.850	0.44 $\pm$ 0.003	0.16 $\pm$ 0.019	100
Alto nutrientes	613.7 $\pm$ 53.2	0.50 $\pm$ 0.04	0.31 $\pm$ 0.018	0.63 $\pm$ 0.040	0.53 $\pm$ 0.014	0.16 $\pm$ 0.012	100
<i>Ceiba</i> (22.9)							
Bajo nutrientes	64.8 $\pm$ 9.2	0.53 $\pm$ 0.07	0.32 $\pm$ 0.028	0.54 $\pm$ 0.079	0.39 $\pm$ 0.052	0.29 $\pm$ 0.026	100
Medio nutrientes	569.2 $\pm$ 23.0	0.35 $\pm$ 0.04	0.26 $\pm$ 0.008	0.51 $\pm$ 0.241	0.50 $\pm$ 0.017	0.24 $\pm$ 0.010	100
Alto nutrientes	1944.5 $\pm$ 31.1	0.40 $\pm$ 0.02	0.25 $\pm$ 0.018	0.37 $\pm$ 0.013	0.46 $\pm$ 0.024	0.30 $\pm$ 0.019	100
<b>No pioneras</b>							
<i>Ehretia</i> (2.05)							
Bajo nutrientes	20.4 $\pm$ 1.3	0.75 $\pm$ 0.06	0.43 $\pm$ 0.02	0.60 $\pm$ 0.061	0.40 $\pm$ 0.025	0.17 $\pm$ 0.005	100
Medio nutrientes	541.5 $\pm$ 13.2	0.64 $\pm$ 0.00	0.38 $\pm$ 0.003	0.45 $\pm$ 0.007	0.50 $\pm$ 0.004	0.12 $\pm$ 0.003	100
Alto nutrientes	885.7 $\pm$ 11.3	0.54 $\pm$ 0.03	0.36 $\pm$ 0.021	0.43 $\pm$ 0.014	0.50 $\pm$ 0.019	0.14 $\pm$ 0.006	100
<i>Colubrina</i> (4.86)							
Bajo nutrientes	24.2 $\pm$ 0.51	0.83 $\pm$ 0.10	0.47 $\pm$ 0.030	0.60 $\pm$ 0.002	0.32 $\pm$ 0.032	0.21 $\pm$ 0.031	100
Medio nutrientes	283.2 $\pm$ 13.2	0.18 $\pm$ 0.06	0.17 $\pm$ 0.035	0.51 $\pm$ 0.035	0.63 $\pm$ 0.014	0.20 $\pm$ 0.009	94.8 $\pm$ 3.0
Alto nutrientes	904.1 $\pm$ 19.8	0.18 $\pm$ 0.08	0.17 $\pm$ 0.060	0.55 $\pm$ 0.050	0.61 $\pm$ 0.019	0.22 $\pm$ 0.106	96.4 $\pm$ 6.1
<i>Lysiloma</i> (8.50)							
Bajo nutrientes	62.4 $\pm$ 7.4	0.77 $\pm$ 0.05	0.44 $\pm$ 0.021	0.56 $\pm$ 0.028	0.31 $\pm$ 0.008	0.25 $\pm$ 0.023	100
Medio nutrientes	219.7 $\pm$ 24.5	0.26 $\pm$ 0.08	0.23 $\pm$ 0.055	0.56 $\pm$ 0.051	0.57 $\pm$ 0.051	0.20 $\pm$ 0.004	100
Alto nutrientes	331.6 $\pm$ 15.2	0.21 $\pm$ 0.08	0.19 $\pm$ 0.008	0.63 $\pm$ 0.016	0.57 $\pm$ 0.025	0.24 $\pm$ 0.080	100
<i>Poeppigia</i> (11.7)							
Bajo nutrientes	49.5 $\pm$ 4.0	0.43 $\pm$ 0.02	0.32 $\pm$ 0.010	0.31 $\pm$ 0.050	0.32 $\pm$ 0.051	0.36 $\pm$ 0.021	95.3 $\pm$ 4.2
Medio nutrientes	166.2 $\pm$ 6.7	0.37 $\pm$ 0.08	0.27 $\pm$ 0.003	0.29 $\pm$ 0.041	0.48 $\pm$ 0.006	0.25 $\pm$ 0.006	100
Alto nutrientes	384.2 $\pm$ 17.0	0.26 $\pm$ 0.03	0.23 $\pm$ 0.031	0.61 $\pm$ 0.030	0.50 $\pm$ 0.008	0.27 $\pm$ 0.015	100
<i>Allophylus</i> (16.0)							
Bajo nutrientes	41.9 $\pm$ 0.92	0.65 $\pm$ 0.04	0.41 $\pm$ 0.022	0.62 $\pm$ 0.014	0.45 $\pm$ 0.017	0.14 $\pm$ 0.003	100
Medio nutrientes	57.7 $\pm$ 2.6	0.45 $\pm$ 0.02	0.31 $\pm$ 0.010	0.35 $\pm$ 0.021	0.53 $\pm$ 0.012	0.16 $\pm$ 0.031	94.0 $\pm$ 3.7
Alto nutrientes	81.8 $\pm$ 0.6	0.29 $\pm$ 0.02	0.22 $\pm$ 0.013	0.30 $\pm$ 0.036	0.64 $\pm$ 0.012	0.14 $\pm$ 0.002	97.2 $\pm$ 1.0

TABLA IV.

Medias ( $\pm$  SE) de rasgos de crecimiento en especies arbóreas crecidas en vivero sobre sustratos con diferentes niveles de nutrientes (Continuación).

Especies/sustratos	MTP	R/V	FMR	FMRL	FMH	FMT	SP
<b>No Pioneras</b>							
<i>Cordia</i> (17.2)							
Bajo nutrientes	127.7 $\pm$ 5.5	0.67 $\pm$ 0.04	0.41 $\pm$ 0.014	0.80 $\pm$ 0.041	0.42 $\pm$ 0.006	0.17 $\pm$ 0.017	100
Medio nutrientes	673.3 $\pm$ 6.3	0.24 $\pm$ 0.02	0.20 $\pm$ 0.016	0.42 $\pm$ 0.030	0.67 $\pm$ 0.070	0.13 $\pm$ 0.009	100
Alto nutrientes	1232.6 $\pm$ 36.5	0.33 $\pm$ 0.02	0.25 $\pm$ 0.057	0.42 $\pm$ 0.030	0.67 $\pm$ 0.064	0.14 $\pm$ 0.012	100
<i>Alchornea</i> (28.0)							
Bajo nutrientes	123.7 $\pm$ 12.8	0.42 $\pm$ 0.03	0.29 $\pm$ 0.037	0.52 $\pm$ 0.019	0.51 $\pm$ 0.010	0.20 $\pm$ 0.007	100
Medio nutrientes	346.5 $\pm$ 11.3	0.44 $\pm$ 0.01	0.30 $\pm$ 0.009	0.54 $\pm$ 0.021	0.46 $\pm$ 0.005	0.24 $\pm$ 0.002	100
Alto nutrientes	920.4 $\pm$ 34.9	0.40 $\pm$ 0.05	0.29 $\pm$ 0.018	0.68 $\pm$ 0.003	0.46 $\pm$ 0.016	0.25 $\pm$ 0.023	100
<i>Psychotria</i> (31.7)							
Bajo nutrientes	32.0 $\pm$ 0.31	0.62 $\pm$ 0.08	0.37 $\pm$ 0.032	0.73 $\pm$ 0.008	0.45 $\pm$ 0.014	0.18 $\pm$ 0.017	74.1 $\pm$ 3.4
Medio nutrientes	80.9 $\pm$ 3.1	0.53 $\pm$ 0.00	0.30 $\pm$ 0.006	0.59 $\pm$ 0.031	0.49 $\pm$ 0.093	0.21 $\pm$ 0.004	92.0 $\pm$ 1.7
Alto nutrientes	119.0 $\pm$ 3.9	0.34 $\pm$ 0.04	0.25 $\pm$ 0.030	0.58 $\pm$ 0.008	0.54 $\pm$ 0.008	0.21 $\pm$ 0.007	94.0 $\pm$ 5.3
<i>Trichilia</i> (47.8)							
Bajo nutrientes	104.9 $\pm$ 9.1	0.65 $\pm$ 0.06	0.39 $\pm$ 0.012	0.54 $\pm$ 0.040	0.38 $\pm$ 0.047	0.23 $\pm$ 0.061	100
Medio nutrientes	205.3 $\pm$ 34.2	0.28 $\pm$ 0.02	0.21 $\pm$ 0.015	0.54 $\pm$ 0.020	0.57 $\pm$ 0.020	0.21 $\pm$ 0.014	100
Alto nutrientes	581.1 $\pm$ 26.4	0.31 $\pm$ 0.01	0.23 $\pm$ 0.080	0.60 $\pm$ 0.045	0.57 $\pm$ 0.018	0.20 $\pm$ 0.041	86.0 $\pm$ 2.7
<i>Matayba</i> (68.2)							
Bajo nutrientes	61.9 $\pm$ 2.6	0.59 $\pm$ 0.04	0.40 $\pm$ 0.066	0.30 $\pm$ 0.030	0.40 $\pm$ 0.014	0.20 $\pm$ 0.016	100
Medio nutrientes	86.4 $\pm$ 3.7	0.22 $\pm$ 0.01	0.19 $\pm$ 0.016	0.18 $\pm$ 0.012	0.59 $\pm$ 0.008	0.22 $\pm$ 0.014	100
Alto nutrientes	112.4 $\pm$ 5.2	0.19 $\pm$ 0.04	0.19 $\pm$ 0.013	0.32 $\pm$ 0.014	0.60 $\pm$ 0.014	0.21 $\pm$ 0.053	100
<i>Albizia</i> (70.1)							
Bajo nutrientes	231.3 $\pm$ 19.1	1.15 $\pm$ 0.16	0.52 $\pm$ 0.041	0.28 $\pm$ 0.010	0.27 $\pm$ 0.050	0.21 $\pm$ 0.008	100
Medio nutrientes	651.1 $\pm$ 44.5	0.31 $\pm$ 0.04	0.25 $\pm$ 0.031	0.53 $\pm$ 0.014	0.52 $\pm$ 0.018	0.23 $\pm$ 0.010	100
Alto nutrientes	849.5 $\pm$ 21.1	0.38 $\pm$ 0.02	0.28 $\pm$ 0.024	0.60 $\pm$ 0.024	0.52 $\pm$ 0.041	0.20 $\pm$ 0.080	100
<i>Gliricidia</i> (74.1)							
Bajo nutrientes	338.2 $\pm$ 7.4	0.53 $\pm$ 0.02	0.36 $\pm$ 0.027	0.36 $\pm$ 0.018	0.30 $\pm$ 0.013	0.34 $\pm$ 0.051	100
Medio nutrientes	833.8 $\pm$ 44.5	0.28 $\pm$ 0.04	0.25 $\pm$ 0.013	0.63 $\pm$ 0.012	0.50 $\pm$ 0.075	0.25 $\pm$ 0.012	100
Alto nutrientes	1098.7 $\pm$ 26.8	0.25 $\pm$ 0.03	0.23 $\pm$ 0.020	0.57 $\pm$ 0.031	0.54 $\pm$ 0.018	0.23 $\pm$ 0.014	100
<i>Caesalpinia</i> (78.8)							
Bajo nutrientes	197.8 $\pm$ 13.3	1.07 $\pm$ 0.18	0.50 $\pm$ 0.040	0.38 $\pm$ 0.019	0.33 $\pm$ 0.045	0.17 $\pm$ 0.021	100
Medio nutrientes	467.1 $\pm$ 14.5	0.42 $\pm$ 0.03	0.29 $\pm$ 0.015	0.30 $\pm$ 0.010	0.53 $\pm$ 0.026	0.18 $\pm$ 0.012	100
Alto nutrientes	554.0 $\pm$ 30.3	0.26 $\pm$ 0.05	0.20 $\pm$ 0.020	0.32 $\pm$ 0.037	0.62 $\pm$ 0.026	0.18 $\pm$ 0.009	100
<i>Chrysophyllum</i> (80.2)							
Bajo nutrientes	153.0 $\pm$ 20.4	0.63 $\pm$ 0.02	0.41 $\pm$ 0.014	0.35 $\pm$ 0.026	0.39 $\pm$ 0.017	0.20 $\pm$ 0.017	100
Medio nutrientes	214.9 $\pm$ 23.1	0.30 $\pm$ 0.04	0.22 $\pm$ 0.021	0.31 $\pm$ 0.101	0.58 $\pm$ 0.009	0.20 $\pm$ 0.020	100
Alto nutrientes	293.0 $\pm$ 39.1	0.19 $\pm$ 0.01	0.18 $\pm$ 0.008	0.25 $\pm$ 0.061	0.64 $\pm$ 0.017	0.18 $\pm$ 0.005	94.55.1
<i>Samanea</i> (85.5)							
Bajo nutrientes	246.5 $\pm$ 15.3	0.68 $\pm$ 0.06	0.38 $\pm$ 0.020	0.25 $\pm$ 0.015	0.28 $\pm$ 0.026	0.34 $\pm$ 0.032	100
Medio nutrientes	325.9 $\pm$ 29.5	0.65 $\pm$ 0.03	0.38 $\pm$ 0.018	0.34 $\pm$ 0.006	0.27 $\pm$ 0.028	0.35 $\pm$ 0.010	100
Alto nutrientes	453.0 $\pm$ 21.4	0.49 $\pm$ 0.07	0.32 $\pm$ 0.032	0.42 $\pm$ 0.030	0.37 $\pm$ 0.014	0.31 $\pm$ 0.016	100
<i>Ocotea</i> (115.3)							
Bajo nutrientes	116.1 $\pm$ 1.4	0.77 $\pm$ 0.02	0.47 $\pm$ 0.042	0.50 $\pm$ 0.045	0.33 $\pm$ 0.027	0.20 $\pm$ 0.015	100
Medio nutrientes	127.0 $\pm$ 5.4	0.49 $\pm$ 0.09	0.32 $\pm$ 0.034	0.33 $\pm$ 0.005	0.46 $\pm$ 0.030	0.22 $\pm$ 0.008	100
Alto nutrientes	148.8 $\pm$ 10.1	0.47 $\pm$ 0.01	0.30 $\pm$ 0.040	0.39 $\pm$ 0.008	0.48 $\pm$ 0.010	0.22 $\pm$ 0.019	95.02.5
<i>Cupania</i> (138.9)							
Bajo nutrientes	81.9 $\pm$ 5.3	0.22 $\pm$ 0.03	0.23 $\pm$ 0.020	0.22 $\pm$ 0.032	0.53 $\pm$ 0.020	0.24 $\pm$ 0.013	100
Medio nutrientes	140.3 $\pm$ 6.7	0.21 $\pm$ 0.01	0.19 $\pm$ 0.008	0.37 $\pm$ 0.012	0.60 $\pm$ 0.009	0.21 $\pm$ 0.012	100
Alto nutrientes	157.7 $\pm$ 2.2	0.19 $\pm$ 0.06	0.20 $\pm$ 0.015	0.32 $\pm$ 0.024	0.60 $\pm$ 0.005	0.20 $\pm$ 0.006	100
<i>Pseudolmedia</i> (168.4)							
Bajo nutrientes	132.3 $\pm$ 2.4	0.35 $\pm$ 0.05	0.26 $\pm$ 0.024	0.31 $\pm$ 0.035	0.44 $\pm$ 0.018	0.28 $\pm$ 0.030	100
Medio nutrientes	152.2 $\pm$ 1.7	0.19 $\pm$ 0.02	0.20 $\pm$ 0.015	0.24 $\pm$ 0.021	0.50 $\pm$ 0.051	0.30 $\pm$ 0.008	100
Alto nutrientes	189.2 $\pm$ 4.2	0.21 $\pm$ 0.08	0.20 $\pm$ 0.010	0.27 $\pm$ 0.080	0.48 $\pm$ 0.013	0.32 $\pm$ 0.021	96.11.5
<i>Bauhinia</i> (293.0)							
Bajo nutrientes	567.7 $\pm$ 14.4	0.92 $\pm$ 0.05	0.47 $\pm$ 0.010	0.27 $\pm$ 0.008	0.34 $\pm$ 0.023	0.19 $\pm$ 0.013	100
Medio nutrientes	991.1 $\pm$ 31.1	0.61 $\pm$ 0.03	0.36 $\pm$ 0.010	0.24 $\pm$ 0.015	0.44 $\pm$ 0.014	0.20 $\pm$ 0.010	98.3 $\pm$ 4.1
Alto nutrientes	1098.9 $\pm$ 21.5	0.32 $\pm$ 0.03	0.26 $\pm$ 0.080	0.42 $\pm$ 0.070	0.48 $\pm$ 0.013	0.26 $\pm$ 0.080	93.4 $\pm$ 3.7
<i>Sideroxylon</i> (334.7)							
Bajo nutrientes	141.1 $\pm$ 7.3	1.14 $\pm$ 0.02	0.53 $\pm$ 0.057	0.22 $\pm$ 0.008	0.27 $\pm$ 0.057	0.20 $\pm$ 0.050	100
Medio nutrientes	206.7 $\pm$ 6.0	1.24 $\pm$ 0.12	0.55 $\pm$ 0.012	0.23 $\pm$ 0.081	0.24 $\pm$ 0.012	0.21 $\pm$ 0.078	100
Alto nutrientes	261.2 $\pm$ 9.4	0.87 $\pm$ 0.03	0.46 $\pm$ 0.008	0.22 $\pm$ 0.015	0.30 $\pm$ 0.006	0.24 $\pm$ 0.042	93.0 $\pm$ 4.1

TABLA IV.

Medias ( $\pm$  SE) de rasgos de crecimiento en especies arbóreas crecidas en vivero sobre sustratos con diferentes niveles de nutrientes (Continuación).

Especies/sustratos	MTP	R/V	FMR	FMRL	FMH	FMT	SP
<b>No Pioneras</b>							
<i>Calophyllum</i> sp.1(525.5)							
Bajo nutrientes	509.6 $\pm$ 32.0	0.52 $\pm$ 0.02	0.34 $\pm$ 0.005	0.35 $\pm$ 0.087	0.46 $\pm$ 0.090	0.20 $\pm$ 0.010	100
Medio nutrientes	533.6 $\pm$ 8.0	0.36 $\pm$ 0.00	0.26 $\pm$ 0.013	0.36 $\pm$ 0.030	0.50 $\pm$ 0.010	0.24 $\pm$ 0.038	96.0 $\pm$ 3.4
Alto nutrientes	821.6 $\pm$ 13.3	0.33 $\pm$ 0.02	0.25 $\pm$ 0.010	0.33 $\pm$ 0.030	0.55 $\pm$ 0.031	0.20 $\pm$ 0.032	90.2 $\pm$ 4.1
<i>Calophyllum</i> sp.2 (973.3)							
Bajo nutrientes	703.3 $\pm$ 14.8	0.74 $\pm$ 0.11	0.39 $\pm$ 0.016	0.53 $\pm$ 0.018	0.41 $\pm$ 0.028	0.20 $\pm$ 0.017	100
Medio nutrientes	813.3 $\pm$ 12.7	0.41 $\pm$ 0.06	0.30 $\pm$ 0.015	0.45 $\pm$ 0.081	0.49 $\pm$ 0.018	0.21 $\pm$ 0.021	84.0 $\pm$ 4.0
Alto nutrientes	1025.0 $\pm$ 31.0	0.32 $\pm$ 0.05	0.27 $\pm$ 0.020	0.41 $\pm$ 0.520	0.53 $\pm$ 0.014	0.20 $\pm$ 0.020	90.0 $\pm$ 3.6
<i>Prunus</i> (1406.8)							
Bajo nutrientes	593.1 $\pm$ 28.0	0.52 $\pm$ 0.03	0.49 $\pm$ 0.010	0.51 $\pm$ 0.030	0.30 $\pm$ 0.013	0.21 $\pm$ 0.026	100
Medio nutrientes	1192.3 $\pm$ 25.8	0.22 $\pm$ 0.04	0.20 $\pm$ 0.080	0.32 $\pm$ 0.025	0.58 $\pm$ 0.024	0.22 $\pm$ 0.021	100
Alto nutrientes	1430.6 $\pm$ 27.1	0.20 $\pm$ 0.03	0.20 $\pm$ 0.020	0.44 $\pm$ 0.075	0.59 $\pm$ 0.012	0.21 $\pm$ 0.024	100
<i>Andira</i> (3749.6)							
Bajo nutrientes	1892.4 $\pm$ 35.2	0.50 $\pm$ 0.08	0.33 $\pm$ 0.040	0.33 $\pm$ 0.037	0.41 $\pm$ 0.028	0.26 $\pm$ 0.026	100
Medio nutrientes	2148.1 $\pm$ 25.8	0.49 $\pm$ 0.01	0.32 $\pm$ 0.060	0.30 $\pm$ 0.024	0.42 $\pm$ 0.030	0.26 $\pm$ 0.033	100
Alto nutrientes	2178.4 $\pm$ 20.2	0.50 $\pm$ 0.03	0.33 $\pm$ 0.014	0.35 $\pm$ 0.076	0.42 $\pm$ 0.023	0.25 $\pm$ 0.015	96.13.1

TABLA V.

Tasa de crecimiento relativo ( $\text{día}^{-1}$ ) de plántulas arbóreas crecidas en vivero sobre sustratos con diferentes niveles de nutrientes. Las especies se ordenaron según la masa seca de las reservas seminales dentro de cada grupo funcional. *Calophyllum* sp.1 y *Calophyllum* sp.2 se refieren a *Calophyllum pinetorum* y *C. brasiliense*, respectivamente.

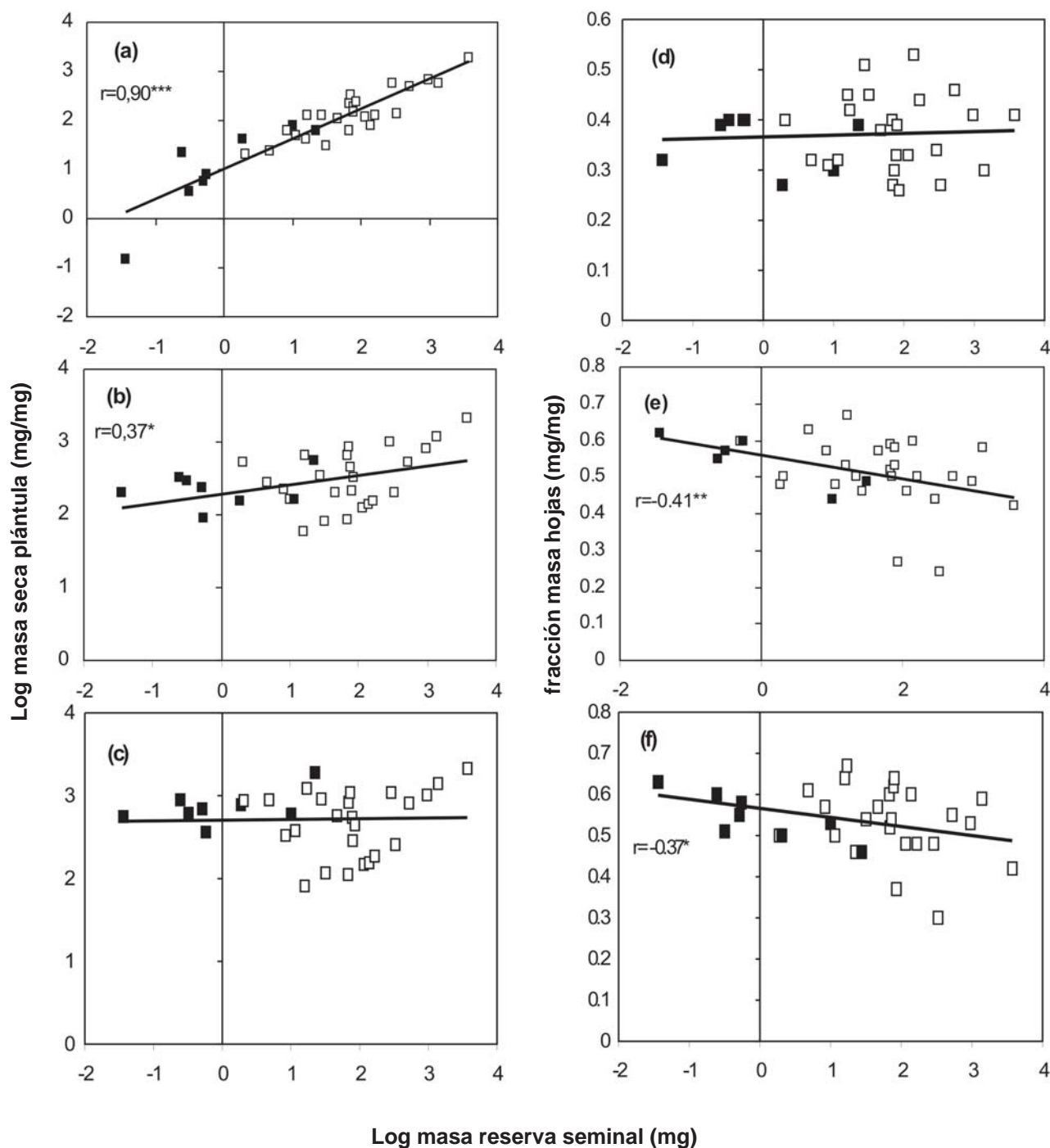
Especies	Niveles de nutrientes		
	Bajo	Medio	Alto
<b>Pioneras</b>			
<i>Muntingia</i>	0.0510	0.2730	0.3449
<i>Trema</i>	0.1507	0.2575	0.3035
<i>Cecropia</i>	0.0880	0.2477	0.2701
<i>Ficus</i>	0.0878	0.2192	0.2578
<i>Trichospermum</i>	0.0950	0.1828	0.2325
<i>Guazuma</i>	0.1117	0.1575	0.2150
<i>Talipariti</i>	0.0732	0.0982	0.1464
<i>Ceiba</i>	0.0371	0.1146	0.1585
<b>No pioneras</b>			
<i>Ehretia</i>	0.0821	0.2017	0.2167
<i>Colubrina</i>	0.0571	0.1450	0.1864
<i>Lysiloma</i>	0.0710	0.1160	0.1385
<i>Poeppigia</i>	0.0517	0.0950	0.1250
<i>Allophylus</i>	0.0342	0.0457	0.0582
<i>Cordia</i>	0.0071	0.1310	0.1525
<i>Alchornea</i>	0.0528	0.0896	0.1246
<i>Psychotria</i>	0.0024	0.0335	0.0471
<i>Trichilia</i>	0.0282	0.0521	0.0892
<i>Matayba</i>	0.0020	0.0114	0.0178
<i>Albizia</i>	0.0428	0.0796	0.0892
<i>Gliricidia</i>	0.0542	0.0864	0.0964
<i>Caesalpinia</i>	0.0328	0.0635	0.0696
<i>Chrysophyllum</i>	0.0232	0.0353	0.0464
<i>Samanea</i>	0.0364	0.0464	0.0582
<i>Ocotea</i>	0.0018	0.0025	0.0035
<i>Cupania</i>	0.0053	0.0128	0.0142
<i>Pseudolmedia</i>	0.0060	0.0075	0.0182
<i>Bauhinia</i>	0.0235	0.0432	0.0481
<i>Sideroxylon</i>	0.0030	0.0042	0.0071
<i>Calophyllum</i> sp.1	0.0053	0.0091	0.0200
<i>Calophyllum</i> sp.2	0.0046	0.0070	0.0140
<i>Prunus</i>	0.0045	0.0107	0.0150
<i>Andira</i>	0.0013	0.0016	0.0020



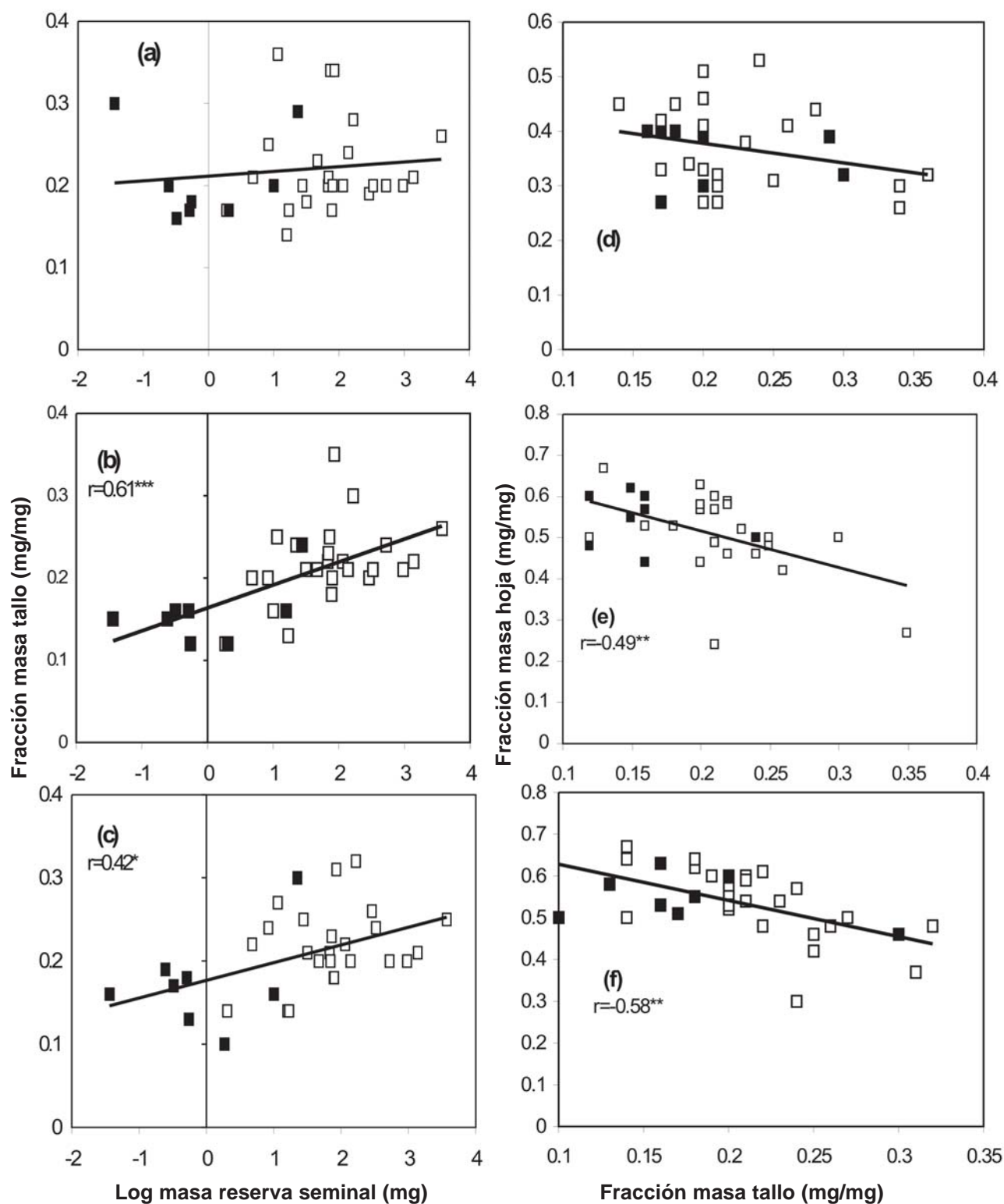
**TABLA VI.**

Índice de plasticidad fenotípica en variables de crecimiento de plántulas arbóreas crecidas en sustratos con diferente disponibilidad de nutrientes. Símbolos: MTP, masa total de la plántula; TCR, tasa de crecimiento relativo; FMR, fracción masa a la raíz; FMRL, fracción masa a las raíces laterales; FMH, fracción masa a las hojas; FMT, fracción masa a la tallo. *Calophyllum* sp.1 y *Calophyllum* sp. 2 se refieren a *Calophyllum pinetorum* y *C. brasiliense*, respectivamente.

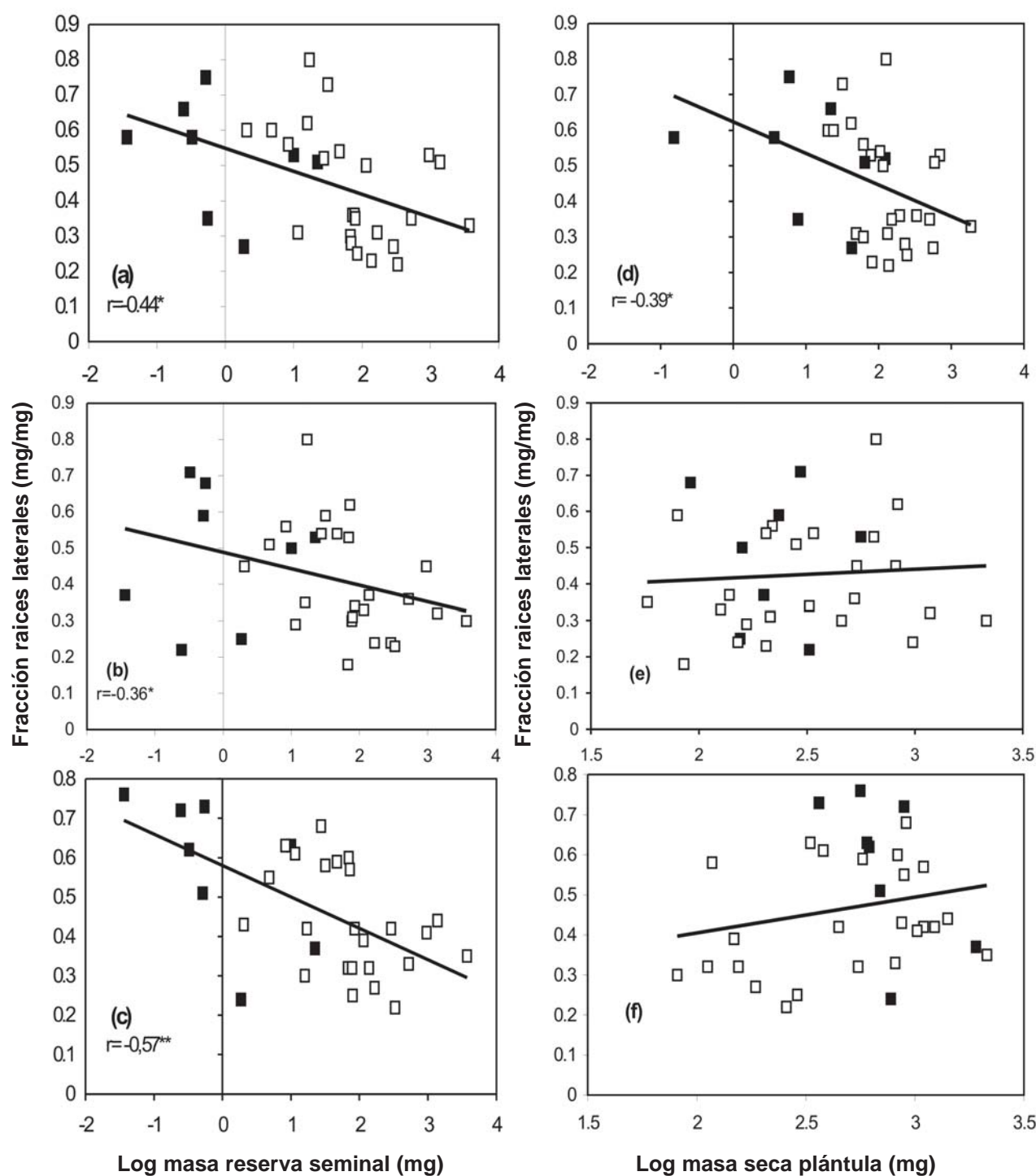
<b>Especies</b>	<b>MTP</b>	<b>TCR</b>	<b>FMR</b>	<b>FMRL</b>	<b>FMH</b>	<b>FMT</b>
<b>Pioneras</b>						
<i>Muntingia</i>	0.99	0.85	0.47	0.51	0.49	0.50
<i>Trema</i>	0.97	0.50	0.51	0.69	0.35	0.25
<i>Cecropia</i>	0.99	0.67	0.32	0.18	0.29	0.06
<i>Ficus</i>	0.99	0.65	0.44	0.32	0.27	0.11
<i>Trichospermum</i>	0.97	0.59	0.30	0.52	0.31	0.33
<i>Guazuma</i>	0.94	0.48	0.28	0.11	0.46	0.41
<i>Talipariti</i>	0.87	0.74	0.38	0.20	0.43	0.20
<i>Ceiba</i>	0.96	0.76	0.21	0.30	0.22	0.20
<b>No pioneras</b>						
<i>Ehretia</i>	0.97	0.62	0.16	0.28	0.20	0.29
<i>Colubrina</i>	0.97	0.69	0.63	0.15	0.49	0.09
<i>Lysiloma</i>	0.81	0.48	0.20	0.52	0.45	0.30
<i>Poeppigia</i>	0.87	0.58	0.28	0.52	0.36	0.30
<i>Allophylus</i>	0.48	0.41	0.46	0.51	0.29	0.12
<i>Cordia</i>	0.89	0.95	0.51	0.47	0.37	0.23
<i>Alchornea</i>	0.86	0.57	0.03	0.30	0.09	0.20
<i>Psychotria</i>	0.73	0.94	0.32	0.25	0.16	0.14
<i>Trichilia</i>	0.81	0.68	0.43	0.08	0.33	0.13
<i>Matayba</i>	0.44	0.88	0.52	0.43	0.33	0.09
<i>Albizia</i>	0.72	0.52	0.51	0.53	0.48	0.13
<i>Gliricidia</i>	0.69	0.43	0.36	0.41	0.44	0.32
<i>Caesalpinia</i>	0.64	0.53	0.66	0.16	0.46	0.05
<i>Chrysophyllum</i>	0.47	0.50	0.56	0.28	0.39	0.10
<i>Samanea</i>	0.45	0.37	0.15	0.40	0.27	0.11
<i>Ocotea</i>	0.21	0.48	0.36	0.34	0.31	0.10
<i>Cupania</i>	0.48	0.62	0.17	0.40	0.11	0.16
<i>Pseudolmedia</i>	0.30	0.67	0.23	0.22	0.12	0.12
<i>Bauhinia</i>	0.48	0.51	0.44	0.34	0.29	0.26
<i>Sideroxylon</i>	0.45	0.57	0.16	0.04	0.20	0.16
<i>Calophyllum</i> sp.1	0.37	0.68	0.26	0.08	0.16	0.16
<i>Calophyllum</i> sp.2	0.31	0.67	0.30	0.22	0.22	0.04
<i>Prunus</i>	0.58	0.70	0.59	0.37	0.49	0.04
<i>Andira</i>	0.13	0.50	0.03	0.14	0.02	0.04
<b>Todas las especies</b>						
Media	0.68	0.62	0.35	0.32	0.30	0.17
Error estándar	0.04	0.02	0.03	0.03	0.02	0.02
Mediana	0.72	0.61	0.34	0.31	0.31	0.15



**Fig. 1.** Relación entre el log de la masa de la reserva seminal vs. log de la masa total de la plántula y de la fracción masa a las hojas en 32 especies arbóreas crecidas en vivero. Niveles de nutrientes del sustrato: bajo (a, d); medio (b, e); y alto (c, f). Las especies pioneras se muestran con casillas negras. Los coeficientes de correlación de Pearson se expusieron (r) si fueron significativos. \*  $P<0.05$ , \*\*  $P<0.01$ , \*\*\*  $P<0.001$ .

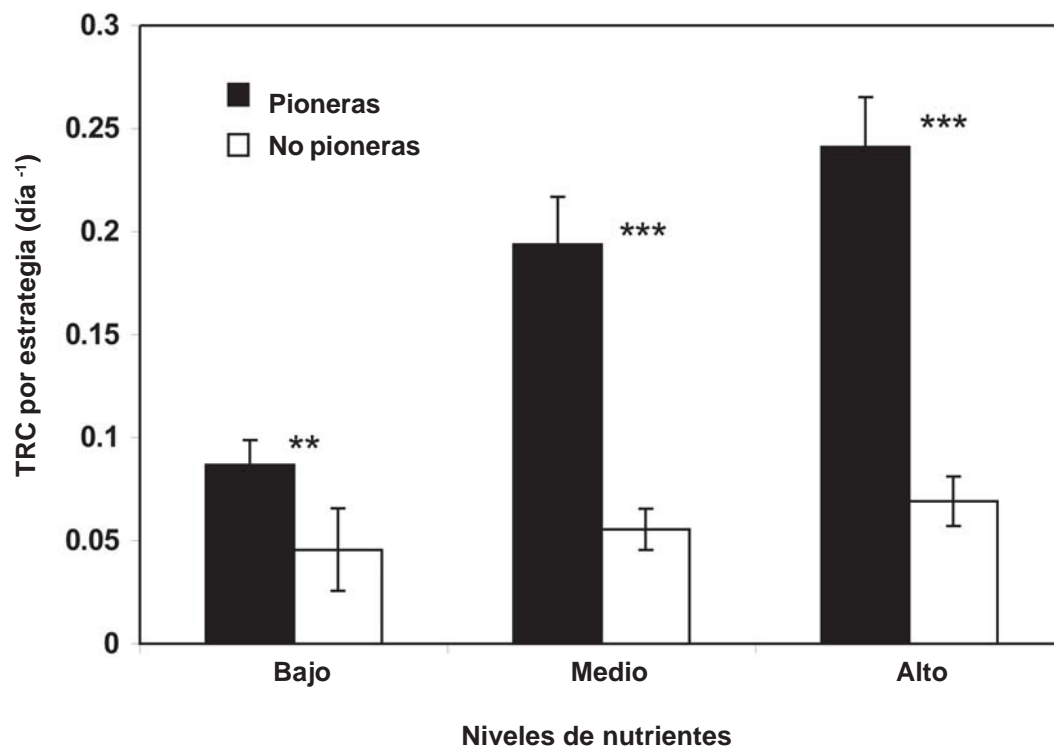
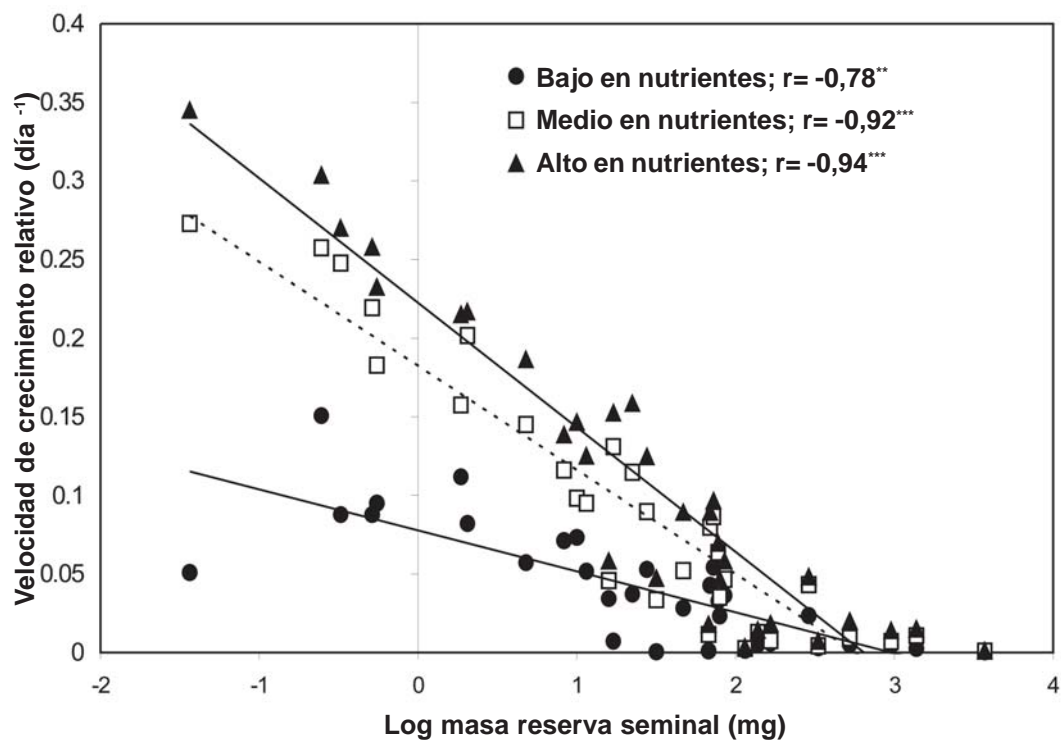


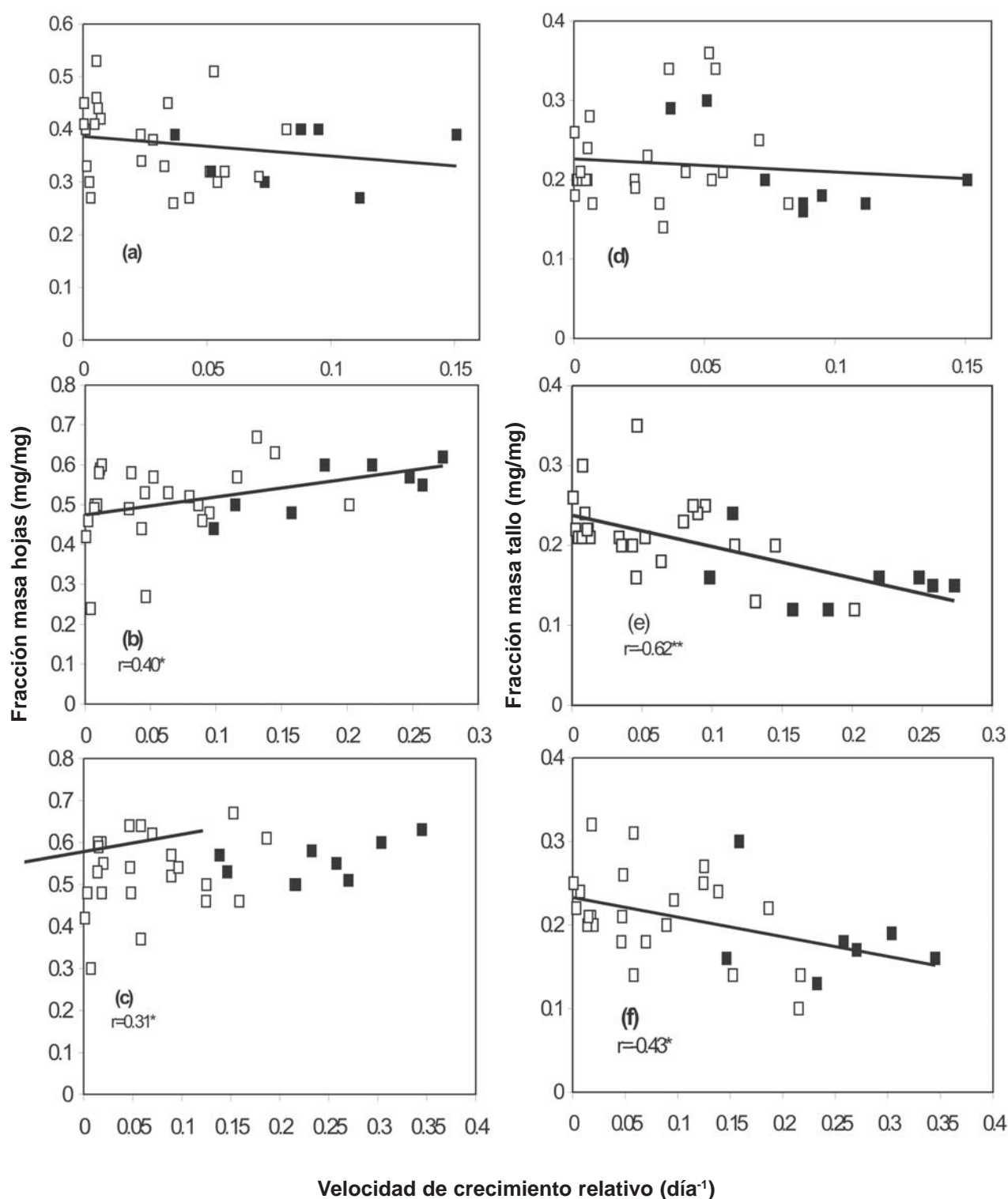
**Fig. 2.** Relación entre la fracción masa al tallo vs. log de la masa de la reserva seminal y de la fracción masa a las hojas vs. fracción masa al tallo en 32 especies arbóreas crecidas en vivo. Niveles de nutrientes del sustrato: bajo (a, d); medio (b, e); y alto (c, f). Las especies pioneras se muestran con casillas negras. Los coeficientes de correlación de Pearson se expusieron ( $r$ ) si fueron significativos. \*  $P<0.05$ , \*\*  $P<0.01$ , \*\*\*  $P<0.001$ .



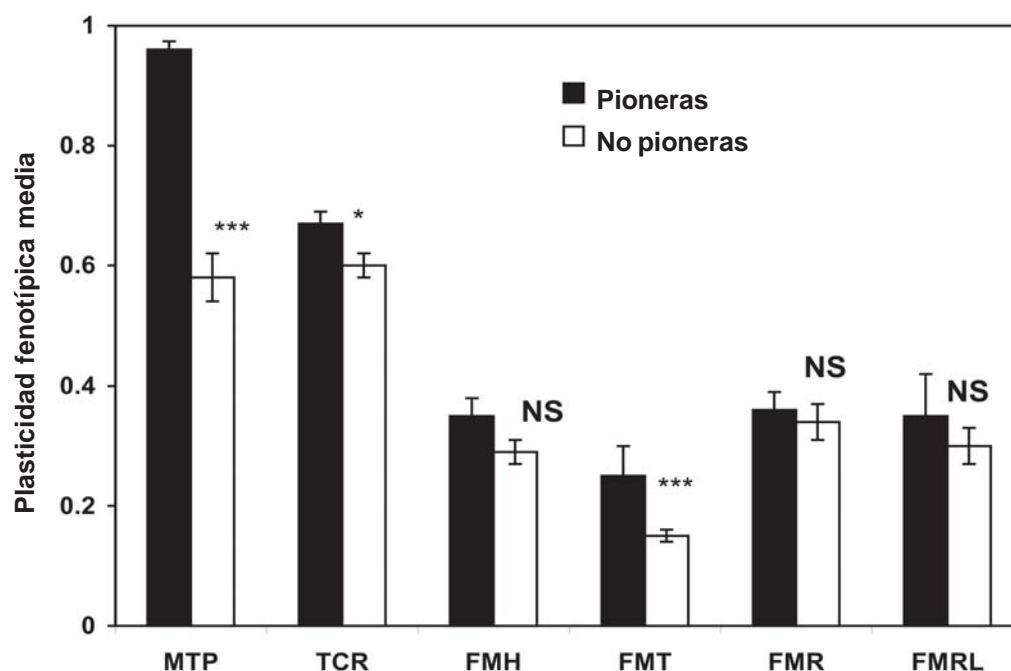
**Fig. 3.** Relación entre la fracción masa a las raíces laterales vs. log de la masa de la reserva seminal y log de la masa total de la plántula en 32 especies arbóreas crecidas in vivo. Niveles de nutrientes del sustrato: bajo (a, d); medio (b, e); y alto (c, f). Las especies pioneras se muestran con casillas negras. Los coeficientes de correlación de Pearson se expusieron ( $r$ ) si fueron significativos. \*  $P < 0.05$ , \*\*  $P < 0.01$ .



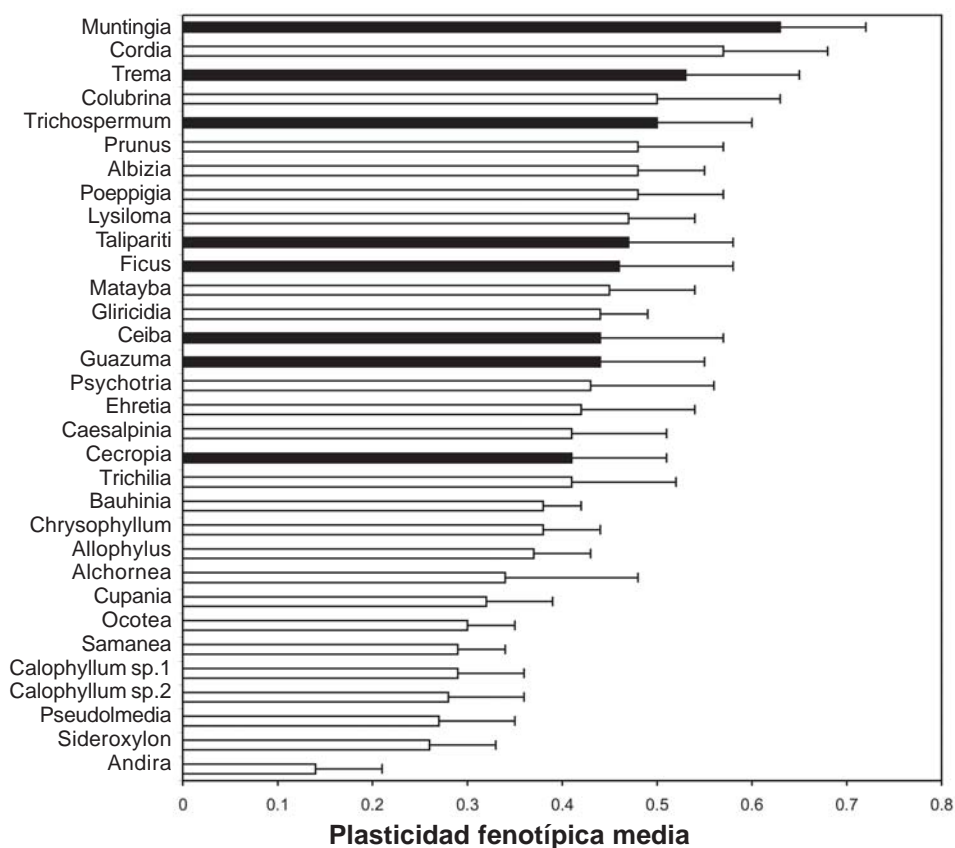




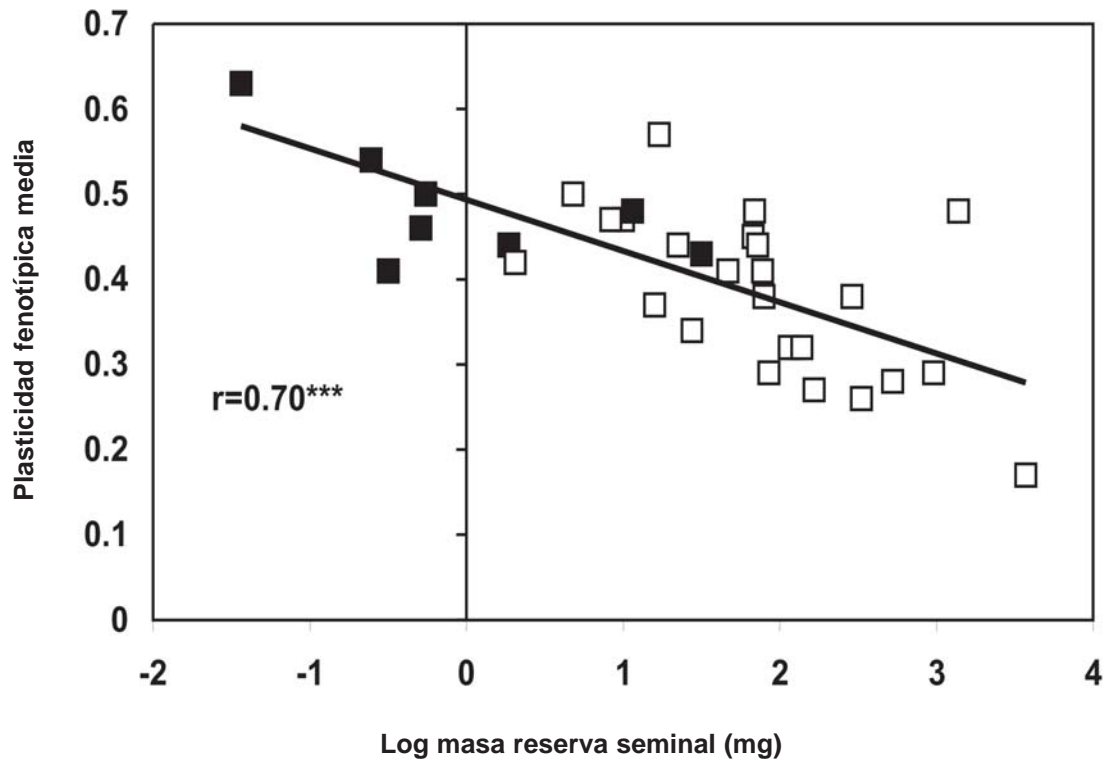
**Fig. 6.** Relación entre la velocidad de crecimiento relativo vs. fracción masa a las hojas y fracción masa al tallo en 32 especies arbóreas crecidas en vivero. Niveles de nutrientes del sustrato: bajo (a, d); medio (b, e); y alto (c, f). Las especies pioneras se muestran con casillas negras. Los coeficientes de correlación de Pearson se expusieron (r) si fueron significativos. \*  $P < 0.05$ , \*\*  $P < 0.01$ .



**Fig. 7.** Índice de plasticidad fenotípica de variables de crecimiento y por grupo ecológico. Masa seca total de las plántulas (MTP); tasa de crecimiento relativo (TCR); fracción masa a las hojas (FMH); fracción masa al tallo (FMT); fracción de masa a la raíz (FMR); fracción masa a las raíces laterales (FMRL). Los errores estándar se muestran sobre las barras. Las diferencias dentro de cada variable se determinaron usando ANOVA de una vía. Nivel de significación: NS, no significativo; \*  $P < 0.05$ ; \*\*\*  $P < 0.001$



**Fig. 8.** Las especies arbóreas se ordenaron por los valores medios ( $\pm$  SE) de plasticidad fenotípica (de mayor a menor). Las plantas pioneras se muestran con barras negras. Diferencias entre medias se determinaron con ANOVA simple (\*  $P < 0.05$ ). *Calophyllum* sp.1 y *Calophyllum* sp. 2 se refieren a *Calophyllum pinetorum* y *C. brasiliense*, respectivamente.



**Fig. 9.** Relación entre la plasticidad fenotípica media y el log de la masa seca de las reservas seminales para 32 especies arbóreas. Las especies pioneras se muestran con casillas negras. Significativo a \*\*\*  $P < 0.001$ .