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

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

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

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

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

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

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

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

Métodos

EXPERIMENTO 1

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

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

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

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

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

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

EXPERIMENTO 2

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

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

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

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

EXPERIMENTO 3

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

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

EXPERIMENTO 4

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

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

EXPERIMENTO 5

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

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

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

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

EXPERIMENTO 6

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

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

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

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

Resultados

EXPERIMENTOS 1 - 2

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

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