



Universidad
Zaragoza

Trabajo Fin de Grado

Título del trabajo:

Revisión bibliográfica sobre los factores bióticos y abióticos que controlan el tamaño de la semilla en poblaciones naturales.

English title:

Bibliographic review on biotic and abiotic factors which control seed size of natural populations.

Autor

Jorge Ruiz Calvo

Director

Jaume Tormo Blanes

Escuela Politécnica Superior de Huesca

2020

Agradecimientos

Quisiera agradecer el gran trabajo realizado por Jaume Tormo Blanes, que ha estado supervisando el presente estudio de principio a fin con una dedicación y disponibilidad absoluta para solucionar dudas y dar recomendaciones, además de proporcionarme literatura importante relacionada con el tema tratado.

Tabla de contenido

Agradecimientos.....	2
Resumen.....	4
Abstract	4
Introducción	5
Material y métodos:.....	7
Resultados y discusión	8
Latencia/ quiescencia.....	9
Mecanismos de dispersión	12
Disponibilidad de luz durante la germinación y el establecimiento	14
1- Duración de la quiescencia y la latencia:	16
2- Compuestos defensivos:.....	16
3- Relación tejido fotosintético/no fotosintético:.....	18
4- Crecimiento hacia estratos con mayor luminosidad:	18
5- Reemplazo de tejido dañado o perdido:.....	20
Capa de hojarasca	21
Disponibilidad de agua durante la germinación y el establecimiento	21
Influencia sobre la germinación:.....	22
Influencia de la sequía sobre la supervivencia de las plántulas:.....	23
Consideraciones generales y longevidad de la planta.....	25
Invasividad.....	26
Altura de la planta.....	29
Competencia.....	31
Herbivoría y ataque de patógenos.....	33
Actuación directa sobre la semilla:	34
Actuación sobre las plántulas:	35
Forma de crecimiento:	36
Altitud.....	36
Latitud	41
Incendios	44
“Trade-off” masa /número de semillas.....	48
Asociaciones con micorrizas	50
Conclusiones.....	51
Bibliografía	53

Resumen

La evidencia científica muestra que la masa de las semillas varía en función de diferentes factores tanto internos como externos a la planta.

Se ha realizado una recopilación bibliográfica para conocer los diferentes factores que influyen, a través de la selección natural, en la masa de las semillas de las diferentes especies de plantas. La sombra en el momento de la germinación o del establecimiento, la presencia de una capa de hojarasca, la altura de la planta adulta, la competencia entre plántulas, la latitud y las asociaciones con micorrizas seleccionan semillas de mayor masa. Mientras que factores como la latencia y el número de semillas producidas a partir de una cantidad dada de energía seleccionan semillas más ligeras. Además, factores como la sequía, la invasividad de las especies, la herbivoría y el ataque de patógenos, la altitud y los incendios pueden, según las circunstancias, seleccionar semillas de mayor o menor peso. Por último, las especies con dispersión no asistida, por adherencia a animales y anemócora poseen un tamaño de semilla mucho menor que aquellas dispersadas por agua o por endozoocoria.

Se concluye que el tamaño de la semilla es un aspecto de la historia de la vida de la planta que se ve influenciado por multitud de fuerzas selectivas en diferentes sentidos. La selección natural del mismo dependerá de cuál de estas fuerzas sea más intensa.

Palabras clave: masa de la semilla, tamaño de la semilla, supervivencia de la semilla, semilla, plántula y selección natural.

Abstract

Scientific evidence shows that seed mass changes depending on different factors both intrinsic and extrinsic to the plant. I did a bibliographic review to asses what factors influence seed mass through natural selection. Factors as shade at the time of germination and establishment, adult height, competition among seedlings, latitude and association with mycorrhiza select for heavier seeds. While latency and number of seeds per energy unit select for lighter seeds. Moreover, factors as drought, species invasivity, herbivory and pathogen attack, altitude and

wildfires can, depending on the circumstances, select for heavier or lighter seeds. Finally, species with unassisted dispersal, dispersal by adherence to animals and anemochorous are much more lighter than those dispersed by water or endozoochory. Seed size is a part of plant life-history that is influenced by multitude of selective forces in contrasting directions. Natural selection will produce bigger or smaller seeds depending on which of these forces is stronger in each case.

Keywords: seed mass, seed size, seed survival, seed, seedling and natural selection.

Introducción

La semilla es un estadio clave en el ciclo de la vida de las plantas y, las características de las semillas; incluyendo la masa, latencia y tipo de dispersión son componentes clave de la historia de la vida de la planta, cuya importancia sobre la eficacia biológica de la misma es ampliamente conocida (Wang et al. 2013; Pluess et al. 2005; Daws et al. 2007). Estas características comparten tres funciones de dinámica poblacional: reducción del riesgo, escape del hacinamiento y escape de los competidores de la descendencia (Venable y Brown, 1988). La bibliografía refleja que la masa de las semillas varía en función de diferentes factores tanto internos como externos a la planta (Blasco, 2019), pudiendo ser estos últimos de naturaleza biótica o abiótica. El tamaño de la semilla difiere entre especies en varios órdenes de magnitud en cualquier comunidad vegetal (Lesihman y Westoby, 1994; Hallett et al. 2011) y normalmente varía entre dos y cuatro veces dentro de las especies (Moles y Leishman, 2008). Las semillas producidas por una planta se encuentran bajo una selección natural tanto para dispersarse como para establecerse de manera exitosa. Estas dos funciones pueden generar diferentes demandas en las semillas, resultando en una variedad de posibles compromisos que son expresados como un rango en el tamaño de las semillas dentro de una comunidad (Lesihman y Westoby, 1994). Por último, la mayoría de las veces, la variación de la masa de las semillas dentro de la misma especie, ocurre dentro de la misma planta más que entre plantas y poblaciones y está altamente relacionada con la posición de la semilla dentro de las vainas o los frutos. Esto sugiere que gran parte de la variación de la masa de semillas dentro de la especie se debe a limitaciones fisiológicas o morfológicas en la asignación óptima de recursos a las semillas (Moles y Leishman, 2008).

El éxito de las especies vegetales dependerá de su capacidad para evadir o minimizar los efectos de las condiciones ambientales desfavorables para la germinación y el establecimiento de las plántulas. Los mecanismos que regulan estos dos eventos en el ciclo de la vida de las plantas se encuentran bajo una gran presión del ambiente y, la selección natural, solo favorece la

germinación bajo condiciones ambientales adecuadas para que se produzca un establecimiento y crecimiento exitoso de la plántula. El tamaño de la semilla está definido genéticamente, pero los factores ambientales en diferentes hábitats afectarán a la producción y selección de semillas de diferentes tamaños. El control ambiental de la germinación implica la interacción de varios factores, siendo la temperatura, la luz y la disponibilidad de agua generalmente los que más influyen. (Soares da Mota y García, 2013).

Los limitantes filogenéticos podrían restringir la correlación entre diferentes características del medio y el peso de la semilla. La poca variación del tamaño de las semillas dentro de los géneros o de las familias se ve explicada por limitantes filogenéticos o conservación del nicho. Las variaciones funcionales, de desarrollo o genéticas dentro de un mismo linaje taxonómico, imponen unos límites que hacen que los cambios tanto en el peso como en la forma de la semilla permanezcan dentro de unos rangos estrechos dentro de los mismos (Pluess et al. 2005).

Bajo condiciones ambientales de estrés, la presión selectiva hacia semillas de mayor masa podría anular la presión selectiva hacia semillas más ligeras y numerosas, ya que las especies de semillas más pesadas se sabe que poseen una mayor supervivencia durante el establecimiento (Pluess et al. 2005). Esto concuerda con los resultados obtenidos por Lönnberg y Eriksson (2013) que apoyan el modelo de Muller-Landau (2010), al sugerir que el rango de lugares seguros donde una especie de semillas pequeñas puede reclutar se vuelve más estrecho cuanto mayor estrés haya en el ambiente, mientras que el rango de lugares seguros para las especies de semillas grandes permanece relativamente constante.

Se ha decidido realizar un estudio de recopilación bibliográfica sobre los diferentes factores que influyen en el tamaño de la semilla como trabajo de fin de grado, ya que se ha observado que hay una gran cantidad de estudios que se centran en uno o unos pocos de estos factores, pero no se ha encontrado ninguno que intente abarcar la totalidad de la información que se tiene sobre este ámbito hasta la actualidad. El objetivo general de este trabajo es pues, agrupar la máxima información posible sobre las diferentes fuerzas que influyen en la selección natural del tamaño de la semilla para, de esta manera, obtener respuestas claras sobre la evolución del tamaño de la misma; evitando considerar las respuestas plásticas del tamaño de las semillas a las condiciones ambientales. Además, se ha trabajado para alcanzar una serie de objetivos específicos que se pueden concretar en las siguientes preguntas:

- Qué relación hay entre la latencia o la quiescencia y el tamaño de la semilla.
- Qué relación hay entre los diferentes mecanismos de dispersión y el tamaño de la semilla.
- Qué relación hay entre la disponibilidad de luz en el momento de germinación y el establecimiento y el tamaño de la semilla.
- Qué relación hay entre el grosor y presencia de la capa de hojarasca y el tamaño de la semilla.
- Qué relación hay entre la disponibilidad de agua durante la germinación y el establecimiento y el tamaño de la semilla.
- Qué relación tiene el factor invasividad con el tamaño de la semilla.
- Qué relación tiene la altura media de la planta de una especie con el tamaño de sus semillas.
- Cómo afecta la competencia al tamaño de la semilla.
- Cómo afecta la herbivoría y el ataque de patógenos sobre la semilla y la plántula al tamaño de la semilla.
- Qué relación tiene la forma de crecimiento con el tamaño de la semilla (herbáceas, arbustos y árboles).
- Qué relación tiene la altitud con el tamaño de la semilla.
- Qué relación tiene la latitud con el tamaño de la semilla.
- Qué relación tienen los incendios con el tamaño de la semilla.
- Qué relación hay entre la masa de la semilla y el número de semillas producidas con unos recursos específicos (“trade-off”).
- Qué relación tienen las asociaciones con micorrizas de las especies con el tamaño de la semilla.

Material y métodos:

Se han estudiado un total de 88 artículos científicos, de los cuales todos estaban redactados en habla inglesa menos uno que estaba redactado en castellano. Veinticuatro de estos artículos han sido proporcionados por Jaume Tormo Blanes (tutor del presente trabajo de fin de grado), mientras que el resto se han encontrado mediante la opción de búsqueda avanzada de google académico. Una vez desglosada la búsqueda avanzada, se han utilizado cuatro de las ocho opciones ofrecidas, éstas son las siguientes: con todas las palabras, con al menos una de las palabras, donde las palabras aparezcan en todo el artículo o en el título del artículo y, mostrar

artículos escritos por. De la totalidad de los artículos revisados, solo se han utilizado para desarrollar este trabajo 55, al considerarse que el resto no poseían información lo suficientemente relevante como para ser tenidos en cuenta.

Para llevar a cabo esta recopilación bibliográfica se ha utilizado como eje principal de la búsqueda los términos seed mass, seed size y seed weight; que han sido relacionados con otros términos como: drought, moisture, humidity, fire, dispersal mode, dispersal síndrome, invasive, exotic, shadow, shade, light, gap, disturbance, perturbation, litter, plant height, competence, competition, herbivory, pathogens, growth form, seedling survival, seedling establishment, germination and emergence, altitude, latitude and trade-off.

La opción de buscar artículos escritos por, ha sido utilizada en dos ocasiones, para encontrar artículos escritos por Angela T. Moles, Michelle Leishman y Mark Westoby en conjunto o por separado, ya que suelen trabajar juntos y, para encontrar artículos referidos al tamaño de la semilla de Carol C. Baskin y Jerry M. Baskin, autores de referencia en la investigación sobre la ecología de las semillas.

Una vez se ha decidido que se poseía una cantidad de información lo suficientemente extensa y de calidad como para poder responder a la totalidad de los objetivos desarrollados en la introducción, se ha dejado de recopilar información.

Resultados y discusión

La gran mayoría de los estudios analizados se han desarrollado en condiciones naturales o en estudios de campo, tan solo 12 de los 55 artículos utilizados para la realización de este trabajo se han llevado a cabo en el laboratorio, además, cabe resaltar, que la mitad de esos 12 artículos tratan de cómo afecta el fuego al tamaño de la semilla.

Si se estudia la cronología de los artículos analizados (figura 1), los años de publicación varían entre 1968 y 2019, siendo más abundantes a partir de la década de los 2000, por lo que se podría deducir que el estudio del tamaño de la semilla en relación a la ecología de las especies, ha adquirido una mayor relevancia en los últimos 20 años. Todos los temas tratados se encuentran tanto en artículos más antiguos como en los más recientes, pero destaca la falta de estudios relacionados con la influencia del fuego en el tamaño de la semilla hasta el año 2000. Al no haber sido objeto de estudio hasta hace unos años, es un tema en el que aún queda un largo camino por recorrer.

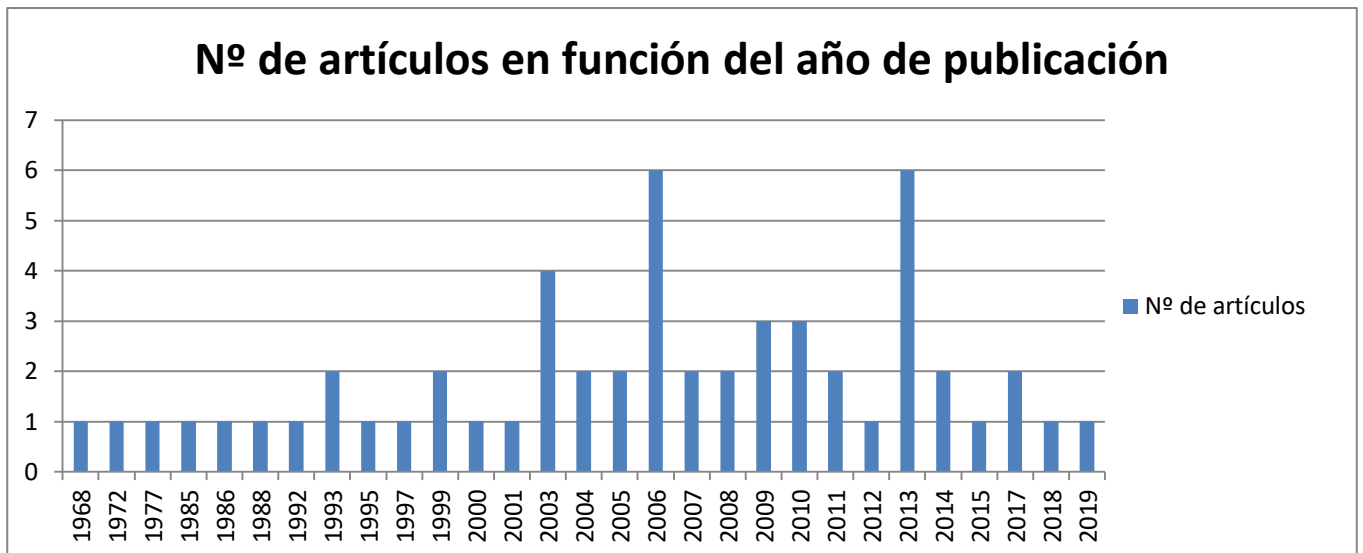


Figura 1 Número de artículos utilizados en esta revisión en función del año de publicación

A continuación, se trata de manera separada como afectan los diferentes factores descritos en los objetivos específicos al tamaño de la semilla.

Latencia/ quiescencia

Varios estudios teóricos y empíricos han examinado la influencia de las condiciones ambientales en las características de las semillas y en las estrategias de germinación de las especies anuales (Harel et al. 2011). Una planta puede dispersar su “riesgo” a través de diferentes medios: un gran número de semillas pequeñas que se dispersan a lo largo de una zona muy amplia para tener una mayor probabilidad de encontrar diferentes sitios seguros para germinar o bien, dispersión a lo largo del tiempo mediante mecanismos de latencia o quiescencia para hallar momentos seguros para germinar (Leishman y Westoby, 1993).

La observación general es que las semillas secas de poca masa son las que presentan normalmente un periodo de latencia mayor (Foster, 1986). Según recogen Moles y Leishman (2008), en Europa, hay una tendencia a que las especies con semillas ligeras y redondeadas tengan semillas que persisten durante algunos años en el banco de semillas del suelo. Este patrón también se ha encontrado en Argentina, pero no en Australia, o en los fynbos de Sudáfrica. En Nueva Zelanda, Irán, y el centro de España, hay relaciones negativas entre la masa de semillas y la persistencia, así como en Israel (Harel et al., 2011). Además, Peco et al. (2016) encontraron que el banco de semillas en los pastizales mediterráneos está compuesto predominantemente de especies de semillas de poca masa (el 78% de las especies del banco de semillas pesan 0’2mg o menos)

Tanto la temperatura, la capacidad de enterramiento y sobre todo, la herbivoría y la actividad de patógenos, influyen en la relación entre latencia y masa de la semilla. Esto se puede observar en las praderas de Inglaterra, donde las especies que forman un banco de semillas tienden a tener semillas de menor masa, ya que los roedores forrajeros tienden a preñar sobre semillas más pesadas (Westoby et al. 1992). Estos mismos autores recogen que las especies con historias de vida ("life histories") que requieren un banco de semillas del suelo son seleccionadas por presión de depredación para tener semillas más ligeras. Hay datos empíricos que apoyan esta idea en pastizales, pero no hay una evidencia concluyente para esto en otros ambientes de la zona templada (Yi et al. 2018). Además, según Venable y Brown (1988), las semillas pequeñas (se entierran con facilidad) no pueden emerger con éxito de un enterramiento profundo y han evolucionado hacia un requerimiento de luz para germinar. Este requisito, de manera indirecta, llevaría a la producción de un banco de semillas persistente a lo largo de los años.

Además, se podría limitar la duración potencial de los periodos de latencia y quiescencia debido a incrementos en la temperatura, ya que estos aumentan la tasa de respiración en la mayoría de las semillas. Hay que tener en cuenta que la magnitud de este efecto depende de la disponibilidad de oxígeno en los tejidos y de la duración a la exposición a elevadas temperaturas. Esta influencia de la temperatura en el metabolismo de las semillas junto con el aumento de la actividad de patógenos causa un incremento en las tasas de envejecimiento de las semillas y reduce la longevidad de las mismas. Esto podría limitar la duración potencial de los periodos de latencia y quiescencia e influiría más en las semillas de gran tamaño que en las de menor, a no ser que las reservas de nutrientes de la semilla se utilizaran para satisfacer los requerimientos metabólicos durante la latencia (Foster, 1986).

Por otro lado, Leishman y Westoby (1993) estudiaron la hipótesis de que entre las especies sin mecanismo de enterramiento, las especies que tienen un mecanismo de latencia deberían tener una masa de la semilla menor que aquellas que no lo tienen. Los resultados obtenidos de su estudio mostraron que las semillas con latencia no distaban mucho del peso de las semillas que no poseían latencia y no eran más pequeñas que éstas últimas.

Por último, también hay evidencias contrarias a la observación general de que las semillas de menor masa poseen mayor latencia. Una muestra de ello es que, al estudiar la relación entre latencia/quiescencia y la masa de la semilla, Foster (1986) mostró un resultado sorprendente en los árboles de las selvas tropicales de Malasia, donde se estudió los rangos de tiempo de germinación y el tamaño medio de las semillas para 179 especies de árboles de esta zona, obteniendo como resultado que la masa de la semilla está positivamente relacionada tanto con el

tiempo necesario para la primera germinación como con el tiempo para la última germinación. Por lo tanto, al menos dentro de una flora arbórea de bosque tropical, la hipótesis de que la masa de las semillas se asocia positivamente con un mayor potencial de latencia no es tan inverosímil como se suponía anteriormente. Este mismo autor recoge que en los árboles de la selva de Malasia, el potencial de poseer una quiescencia prolongada es una propiedad más común en las semillas de mayor masa que en las menor y se puede encontrar tanto en especies pioneras como en persistentes. Si hay una relación positiva entre el potencial de latencia y la masa de las semillas de los árboles de los bosques tropicales, podría reflejarse la necesidad de reservas de energía y nutrientes durante el periodo de quiescencia. La relación podría ser más pronunciada en los trópicos que en otras partes porque las temperaturas más elevadas inducen tasas metabólicas más altas y, por lo tanto, mayores requerimientos de energía durante la latencia. Este resultado también podría explicar la masa media mayor de las semillas en las especies que las liberan antes de la estación seca y germinan al inicio de la estación húmeda, en comparación con las especies cuyas semillas germinan inmediatamente después de la liberación al inicio de la estación húmeda en un bosque estacional en Panamá (Murali, 1997).

Sin embargo, Foster (1986) explica que los datos a partir de los cuales se obtiene estos resultados presentan varios problemas. En primer lugar, se utiliza la longitud de la dimensión máxima de la semilla (excluyendo las estructuras de dispersión) en lugar de la masa como indicador del tamaño de la semilla. La longitud es probablemente un estimador menos preciso del tamaño del embrión/endospermo que la masa. En segundo lugar, las semillas dispersadas por animales no fueron pasadas a través de los tractos digestivos, un tratamiento que podría disminuir el periodo de quiescencia, posiblemente aumentando los periodos de pre-germinación aparentes para algunas semillas. Al excluir las estructuras de dispersión que son más frecuentes en semillas de menor masa y, al recolectar las semillas con anterioridad a su paso por el tracto digestivo del animal dispersor, siendo las semillas dispersadas por animales generalmente las de mayor masa, se sugiere que los resultados obtenidos son sesgados, favoreciendo la obtención de un mayor periodo de latencia en semillas de mayor tamaño con respecto a las de menor tamaño.

Por lo tanto, el patrón general es que las semillas de menor masa posean una mayor persistencia en el suelo, es decir, que tengan periodos de latencia más duraderos. Sin embargo, puede haber casos en los que las semillas más pesadas posean un mayor periodo de latencia o quiescencia, siendo esto posible debido a la mayor cantidad de reservas energéticas que contienen. Dichas reservas permitirían la supervivencia de la semilla hasta que haya niveles de luz

favorables bajo el dosel (rayos de luz que penetran o pequeños parches debido a la caída de árboles o ramas) que permitan la germinación y la persistencia o crecimiento de las plántulas.

Mecanismos de dispersión

El papel de la dispersión es el de mover las semillas de zonas con condiciones desfavorables a otras que sean favorables, más que desde zonas favorables a otras favorables o desde desfavorables a desfavorables (Venable y Brown, 1988). Además, Leishman y Westoby (1993) encontraron que la mayoría de la relación entre el tamaño de la semilla y los mecanismos de dispersión aparece de manera indirecta debido a la relación entre altura de la planta y la forma de crecimiento de la misma con el tamaño de la semilla, aunque un tercio de la relación entre el mecanismo de dispersión y la variación del tamaño de la semilla era independiente de estos factores. Por lo tanto, el modo de dispersión de las especies tiene una relación significativa con el tamaño de la semilla que producen dichas especies independientemente del resto de atributos medidos.

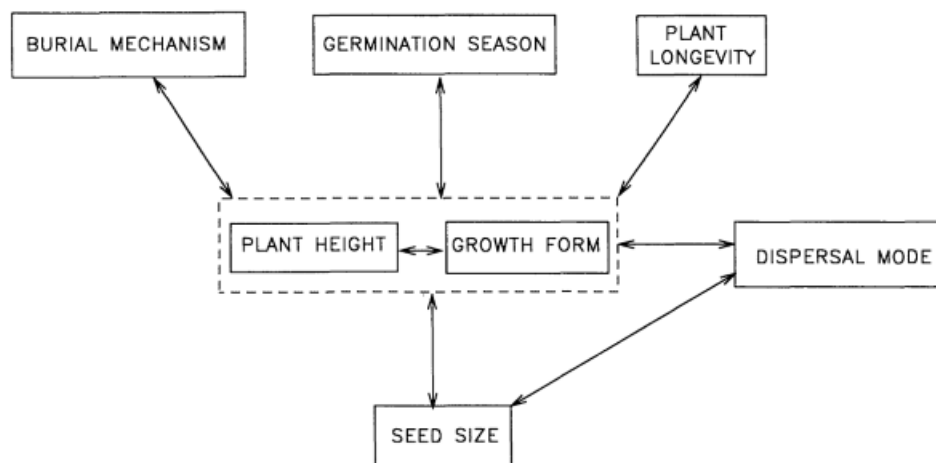


Ilustración 1. Factores que influyen en el tamaño de la semilla. Tomado de Leishman y Westoby (1993).

Burial mechanism: mecanismo de enterramiento. **Germination season:** estación de germinación. **Plant longevity:** longevidad de la planta. **Dispersal mode:** modo de dispersión. **Seed size:** tamaño de la semilla. **Plant height:** altura de la planta. **Growth form:** forma de crecimiento vegetal.

Como cabría esperar, hay fuertes correlaciones entre la masa de semillas y los síndromes de dispersión. Las especies con dispersión no asistida, las que se dispersan por adherencia al exterior de los animales y las que poseen una dispersión anemócora tienden a tener semillas de poca masa, mientras que las especies dispersadas por agua o por ingestión animal pueden ser relativamente pesadas (Moles and Leishman 2008; Leishman y Westoby, 1993; Stromberg y Boudell, 2013); en este último tipo de especies, sin embargo, existe el caso particular de los frutos

carneosos dispersados por animales. Murali (1997) afirma que el tamaño de la semilla de los frutos carneosos determina la palatabilidad de los mismos. Un tamaño más pequeño o un menor número de semillas por fruto está asociado con más pulpa, lo que aumenta la palatabilidad e incrementa la probabilidad de dispersión. Por lo que, en este caso, debido a que la dispersión zoocora transporta las semillas a mayor distancia, serían las semillas de menor tamaño las que poseen una mayor distancia de dispersión.

La dispersión por factores abióticos (por el viento o por gravedad) no podría alcanzar distancias útiles con semillas que superen una cierta masa. Por consiguiente, si hay otros factores que ejercen una presión selectiva para aumentar la masa de la semilla, podría existir a su vez una presión selectiva para emplear dispersión zoocora (Leishman y Westoby, 1993). Parece existir una relación entre la masa de semillas y el tamaño de los animales responsables de la ingestión/transporte de las semillas. Las semillas dispersadas por mamíferos tienden a ser más grandes que las semillas dispersadas por aves que, a su vez, son más grandes que las semillas dispersadas por los invertebrados (Moles and Leishman 2008).

Por otro lado, las estructuras de dispersión que hacen a la semilla más atractiva para los dispersores (pulpa, arilo o eliosomas) o adhesiva (ganchos o espinas) necesitan un tamaño mínimo de la semilla a partir del cual pueden ser exitosas. Conforme el tamaño de la semilla decrece, el coste de las estructuras de dispersión se vuelve relativamente más caro en términos energéticos. Por lo que debería haber un tamaño mínimo de la semilla por debajo del cual el coste relativo de producir una estructura de dispersión efectiva es demasiado alto. Cabe destacar que mucha de la literatura que hace referencia a los balances (trade-offs) entre el tamaño de la semilla, longevidad, dispersión en el tiempo y dispersión en el espacio; asume que aunque las semillas de mayor tamaño tienen un mayor éxito de establecimiento que las de menor tamaño, se dispersan a menor distancia. En realidad, algunas de las semillas de mayor tamaño son dispersadas por vertebrados y, por lo tanto, son capaces de ser dispersadas a distancias muy grandes (Leishman y Westoby, 1993).

Las semillas pequeñas son generalmente transportadas más lejos por el viento (Murali, 1997), y tienden a ser dispersadas por una mayor variedad de agentes de dispersión. Mejorar la dispersión produce una sombra de semillas más grande y, posiblemente más uniforme, lo que aumenta la probabilidad de que una o más semillas lleguen a un lugar de establecimiento adecuado. Los mayores potenciales de dispersión de las semillas pequeñas aumentan las expectativas de supervivencia de la descendencia, además de incrementar la aptitud/fitness de la madre (las semillas de menor tamaño se dispersan más lejos y no competirían por los recursos

con la planta madre). Además, cuando los depredadores o los patógenos son abundantes y se encuentran en el progenitor o en zonas con alta densidad de semillas de esa especie en particular, la dispersión lejos de la planta madre puede aumentar la supervivencia tanto de la semilla como de la plántula. De manera similar, a través de la dispersión, las plántulas evitan la competencia entre las poblaciones densas de descendientes que se pueden desarrollar bajo el progenitor, mejorando de esta manera el éxito de su genotipo (Foster, 1986). Por todo ello es de esperar una presión de selección hacia semillas pequeñas debido a la necesidad de alejarse de la planta madre.

Las especies anemócoras pueden experimentar mayores limitaciones en el tamaño máximo de las semillas debido a la aerodinámica de la dispersión del viento, mientras que en las especies de frutos carnosos (y especies zoócoras en general) el tamaño de las semillas puede ser menos restringido (Kavanagh y Burns, 2014).

Para finalizar, los mecanismos de dispersión de las semillas se comportan de manera particular en las islas, la reducción en la capacidad de dispersión de las semillas es una vía evolutiva común para las especies que habitan en estos ambientes. Una explicación de los posibles cambios en el tamaño de las semillas en las islas es que el pequeño tamaño y el aislamiento de estas últimas selecciona síndromes de dispersión a corta distancia para reducir la mortalidad del propágulo en el mar. Esta es una de las causas por las que las semillas de las especies insulares son siempre más grandes que las de sus parientes continentales (estudiando las mismas especies), aun tomando en cuenta los diferentes modos de dispersión y forma de crecimiento (Kavanagh y Burns, 2014).

Por todo esto, no hay ninguna duda de que el modo de dispersión influye en el tamaño de la semilla.

Disponibilidad de luz durante la germinación y el establecimiento

Las condiciones lumínicas son una fuerza selectiva muy importante que influye en la masa de la semilla tanto directa como indirectamente. Multitud de estudios han demostrado que las plántulas de especies de semillas más pesadas tienen mayor tasa de supervivencia que aquellas que provienen de semillas de menor masa, tanto en condiciones naturales como en condiciones controladas de sombra. Hay estudios que muestran que las especies con mayor masa de semilla predominan en hábitats sombríos y las de menor en aquellos que sufren mayores perturbaciones, donde incide mayor radiación solar (Peco et al. 2016; Baker, 1972; Rockwood, 1985). A su vez,

Moles et al. (2007) observaron que la hipótesis de que las especies vegetales tropicales necesitarían semillas de mayor masa para poder hacer frente a las condiciones de sombra bajo el dosel asociadas a los bosques tropicales lluviosos, está respaldada por datos experimentales sólidos que muestran que las especies de semillas pesadas tienen mayor supervivencia en condiciones de poca luz frente a las especies de semillas ligeras. Por el contrario, Pellissier et al. (2010) mostraron que la masa de semillas estaba positivamente correlacionada con la radiación solar durante la germinación y el establecimiento.

Foster (1986) realizó una revisión exhaustiva sobre cómo afecta la disponibilidad lumínica a la masa de la semilla en la selva tropical, resultados que pueden ser extrapolados también a ambientes húmedos templados y estacionales tropicales; aunque no a ambientes xéricos o con estrés de nutrientes severo donde la tolerancia a la sombra no es normalmente un problema y los factores selectivos de una gran masa de la semilla pueden ser muy diferentes. Se exponen a continuación las principales conclusiones de dicho trabajo:

En ambientes húmedos templados y tropicales, las especies que normalmente se establecen en hábitats cerrados y sombríos tienden a tener semillas más pesadas que aquellas que se regeneran en hábitats secundarios abiertos. Se considera que las semillas de mayor masa aumentan la supervivencia de la plántula en ambientes con poca intensidad lumínica. Sin embargo, la intensidad lumínica es solo uno de los muchos factores que difieren entre hábitats sombríos o luminosos. Se diferencian dos grupos de plantas en los bosques tropicales: las especies pioneras que poseen semillas de poca masa y normalmente se establecen en grandes parches soleados del dosel del bosque y; por otro lado, las especies persistentes, que poseen semillas más pesadas, toleran relativamente bien la sombra y producen plántulas que sobreviven periodos variables de tiempo en dichas condiciones bajo el dosel forestal.

La relación descrita en el párrafo anterior se demostró por primera vez en los ambientes méxicos templados de Gran Bretaña. Baker (1972), a su vez, documentó una relación similar para los arbustos de California, pero no para las herbáceas ni árboles. Atribuyó este último resultado, en parte, a los efectos confusos de la aridez, al observar que el estrés hídrico tenía una relación positiva fuerte con la masa de la semilla y estaba negativamente correlacionado con el grado de umbría en esta flora. Finalmente, se recoge que en dos bosques tropicales húmedos, las especies con semillas de mayor masa tendían a establecerse en zonas con sombra y más estables que aquellas con las semillas más ligeras; y que los árboles del bosque tropical húmedo que requerían de amplios parches de luz para el establecimiento de sus plántulas tenían una tendencia a poseer semillas de menor masa que aquellos que se establecían bajo el dosel cerrado del bosque.

Se discuten a continuación cinco mecanismos generales, expuestos por Foster (1986), por los que las grandes reservas de las semillas pueden ofrecer beneficios en las especies que germinan en zonas de baja intensidad lumínica:

1- Duración de la quiescencia y la latencia:

Como ya se ha dicho en el apartado de latencia/quiescencia, las semillas de mayor masa pueden disponer de nutrientes, energía y/o reservas de agua para cubrir los requisitos metabólicos durante los periodos de latencia o quiescencia. Estas reservas pueden permitir la supervivencia de la semilla hasta que haya niveles de luz favorables bajo el dosel (rayos de luz que penetran o pequeños parches debido a la caída de árboles o ramas) que permitan la germinación y la persistencia o crecimiento de las plántulas.

2- Compuestos defensivos:

Los beneficios de una mayor masa de la semilla para las especies que germinan en zonas de sombra podrían deberse a la presencia de grandes cantidades de compuestos vegetales secundarios que se utilizan para defender a las plántulas que persisten durante largos periodos en las bajas intensidades de luz debajo del dosel cerrado, o para la defensa de semillas que permanecen latentes durante periodos extensos bajo el dosel frente a la actividad de patógenos o herbívoros. Las semillas de la nuez moscada tropical que germina en zonas de sombra (*Vitrola surinamensis*) contienen un 15'4% de la masa seca de taninos solubles, la mayor concentración de compuestos con una posible función defensiva observada hasta 1986.

No hay evidencia en los bosques tropicales de que la depredación y los patógenos tengan un mayor impacto en la supervivencia de las semillas en zonas sombrías que en zonas luminosas, o que los depredadores o los patógenos de los hábitats con sombra posean tolerancia a mayores concentraciones de toxinas de las semillas.

Por el contrario, hay evidencia que los efectos de depredadores (herbívoros) y patógenos en la supervivencia de la plántula pueden ser mayores en los hábitats sombríos bajo el dosel que en los parches luminosos. En la selva estacional de Panamá, los patógenos causan una mayor mortalidad de plántulas en los hábitats de sombra que en los parches luminosos. Por lo tanto, en la medida de que la efectividad de los patógenos puede verse reducida por la presencia de compuestos secundarios en la semilla, los patógenos podrían estar seleccionando mayores

contenidos de compuestos secundarios en las plántulas que viven en zonas de sombra y, por lo tanto, semillas más pesadas.

Además, bajo el dosel del bosque, la baja intensidad lumínica puede resultar en una tasa fotosintética tan baja que las plántulas son incapaces de crecer rápidamente o acumular reservas de energía. Estas plantas son particularmente vulnerables al daño físico y a la depredación ya que son incapaces de reemplazar tejido perdido o dañado. Se recoge que, en las selvas tropicales estacionales de Panamá, los árboles jóvenes de especies persistentes exhiben niveles significativamente más bajos de herbivoría que los plantones de especies pioneras debido a un conjunto de características defensivas no tan bien desarrolladas en especies pioneras. Las plántulas que obtienen compuestos defensivos de las reservas de la semilla podrían ser capaces de desplegar defensas químicas más rápidamente o en mayores concentraciones que aquellas que no lo hacen y, por lo tanto, aumentaría su supervivencia al perder menos tejidos por herbivoría. Esta ventaja debería ser mayor en las especies que experimentan niveles de luz bajos y, de esta manera, podría ser una fuerza selectiva que fomentara una mayor masa media de semilla entre las especies que germinan en hábitats de sombra.

También se recogen datos en los que las semillas con compuestos secundarios poseen una mayor masa que aquellas que no los contienen, ya que hay evidencia de que las semillas de las legumbres leñosas de Centroamérica que son tóxicas para el escarabajo brúquido son de mayor peso ($x = 3.00 \pm 6.71$ g) que aquellas que no ($x = 0.26 \pm 1.03$ g).

Los resultados de otros autores recogidos por Foster (1986) apoyan la hipótesis de que los compuestos secundarios presentes en algunas semillas sirven de función defensiva para la plántula. En consecuencia, se demostró que la cantidad total de glucósido cianogénico de *Phaseolus lunatus* es la misma en la plántula que en la semilla, implicando una translocación de dicha sustancia. Además, se recoge que una porción de las reservas energéticas de las semillas de esta especie junto con alguna otra especie, es utilizada para generar compuestos secundarios en las plántulas que no están presentes en las semillas. Las semillas de *Sorghum vulgare* no contienen glucósido cianogénico, mientras que dicho compuesto representa el 25% de la masa seca de las plántulas de tres días de vida.

En resumen, aunque hay evidencia de que los compuestos secundarios pueden ser trasladados de semilla a plántula, y que estos compuestos pueden reducir la carga herbívora en las plántulas, hay poca evidencia directa de que las semillas que contienen compuestos

defensivos sufran una mortalidad reducida, o que las semillas son más pesadas en especies persistentes porque contienen mayores cantidades de compuestos secundarios.

3- Relación tejido fotosintético/no fotosintético:

La productividad neta de la plántula está relacionada positivamente con la relación tejido fotosintético/tejido no fotosintético (PT/NPT), si los niveles de luz ambientales se encuentran por encima del punto de compensación lumínica. Las ganancias netas positivas de energía que se asignan al crecimiento continuo permiten que las plántulas superen o mantengan una posición relativa a los competidores (grandes áreas de dosel pueden dar sombra a los competidores potenciales), o que se reemplace el tejido perdido o dañado. En la medida en que el tejido fotosintético de las plántulas se deriva de las reservas de nutrientes de las semillas, las proporciones PT/NPT y, por lo tanto, la supervivencia, deberían aumentar con el aumento de la masa de las semillas a niveles de luz por encima de los niveles de compensación de luz de las hojas.

Las condiciones lumínicas bajo el dosel cerrado de la selva tropical, normalmente están cercanas o caen por debajo del punto de compensación lumínica de la planta, incluso en las especies de plantas más tolerantes a la sombra, evitando así el crecimiento o la supervivencia a largo plazo de las plántulas. Por consiguiente, las plántulas persistentes que germinan bajo el dosel están expuestas más a menudo a niveles de luz cercanos a su punto de compensación lumínica que las plantas de especies pioneras que, normalmente, se establecen en amplios parches luminosos. Debido a esto, requerirían mayores reservas de energía y nutrientes en la semilla para producir la relación mayor de PT/NPT necesaria para obtener una productividad neta positiva.

4- Crecimiento hacia estratos con mayor luminosidad:

Las semillas pesadas pueden proveer de nutrientes y energía necesarios para el crecimiento a través de las capas del suelo, hojarasca, de la vegetación cercana al suelo y hasta alcanzar mayores intensidades de luz en zonas más elevadas con respecto a la superficie del mismo. Si se necesita más crecimiento vertical de las plántulas para alcanzar niveles de luz por encima del

punto de compensación lumínica en los hábitats bajo el dosel que en los hábitats de parches, se verá favorecida una masa mayor de la semilla en los primeros.

Cuando los estratos de vegetación se encuentran cercanos a la superficie del suelo, las plántulas producidas por semillas de gran masa pueden ser capaces de crecer a través de ellas y, de esta manera, ganar acceso a niveles de mayor intensidad lumínica. Ejemplos de estos estratos vegetales son los sotobosques herbáceos y las capas de plántulas persistentes. Este autor recoge la mejor evidencia de que las plántulas provenientes de semillas arbóreas pesadas contienen reservas adecuadas para crecer a través de ese tipo de estratos, mientras que las semillas arbóreas ligeras no, ya que muestra una correlación positiva fuerte entre la masa de la semilla y la altura máxima de las plántulas en nueve especies de árboles de zonas templadas que germinaban bajo condiciones de sombra.

Bajo los doseles arbóreos de la selva tropical, los gradientes de intensidad lumínica se producen por capas de vegetación que varían de grosor localmente. Debido a esta variación, las condiciones de luz en el suelo del bosque no son uniformes, sino que están compuestas por un mosaico de parches de diferente intensidad lumínica que se mueven cuando lo hace el sol, causando una variación espacial y temporal en las cualidades de los micrositios para el establecimiento de las plántulas.

A pesar de los parches de los estratos de vegetación, hay una disminución previsible en los niveles de luz al aumentar la distancia desde el dosel. En un bosque malayo, la intensidad luminosa relativa aumenta desde el 1% de incidencia de la luz del día hasta el 30% entre los 5 metros por encima del suelo y la parte de abajo del dosel cerrado a 30 metros de altura respectivamente. La intensidad luminosa relativa media a nivel del suelo en el mismo bosque es de 0.3-0.4% de la luz del día y, a la altura del pecho, del 0.5%. Estos últimos niveles de luz están por debajo del punto de compensación lumínico de incluso muchas de las especies más tolerantes a la sombra del sotobosque. La intensidad lumínica medida a una altura dada es mayor en los claros que bajo el dosel cerrado. La densidad del flujo de fotones fotosintéticos bajo el dosel en un bosque húmedo de Costa Rica fue cercana al 2% de la luz del día y, al mismo nivel en parches de 200 y 400 m², fue de 9% y de 20-35% respectivamente.

Se recoge también la idea de la necesidad de parches con un tamaño superior a 1000 m² para el establecimiento de las especies pioneras. En parches más pequeños, las plántulas producidas por las semillas ligeras de estas especies son aparentemente incapaces de alcanzar estratos con niveles de luz suficientemente elevados para su supervivencia. En los parches grandes, los niveles

lumínicos cerca del suelo son mayores, por lo tanto, las plántulas de las especies persistentes mueren por la alta intensidad lumínica y las condiciones de temperatura, permitiendo aparentemente que las plántulas de especies pioneras obtengan suficiente luz para sobrevivir.

En los parches grandes del bosque, donde la intensidad lumínica media es probablemente superior al punto de compensación lumínico incluso de las plantas menos tolerantes a la sombra; las ventajas de las semillas de mayor masa que movilizan rápidamente sus reservas pueden disminuir ya que las plántulas de semillas menos pesadas pueden conseguir una productividad neta elevada inmediatamente después de la germinación y, por lo tanto, alcanzar rápidamente tasas de crecimiento elevadas. Por el contrario, en los hábitats bajo el dosel arbóreo donde el crecimiento está normalmente limitado por las condiciones de luz, la ventaja de grandes reservas de nutrientes que permiten a las plántulas crecer hasta zonas con mayor nivel de luz es más importante.

5- Reemplazo de tejido dañado o perdido:

Las plántulas de las especies de árboles de la selva tropical sufren una elevada mortalidad, mucha de la cual es debida a la acción de patógenos, insectos y daño mecánico producido en el tallo.

Especies de semillas de gran masa como son *Catostemma digitata* (Bombacaceae) de Colombia y *Stryax benzoin* (de las selvas de Malasia), parece que utilizan reservas derivadas de las semillas para reemplazar el tejido dañado en el primer año de crecimiento. En ausencia de un daño grave en el tejido, estas reservas se utilizan para sustituir tejido fotosintético senescente y para prolongar la supervivencia en condiciones de baja intensidad lumínica.

No hay ejemplos similares para especies pioneras u otras especies que germinen en zonas soleadas, quizás por falta de estudios, aunque también es posible que ese tipo de plántulas agoten las reservas de nutrientes en el crecimiento inicial. En este caso, mayores tasas de mortalidad por individuo podrían ser compensadas por la producción de un gran número de propágulos, permitido por una menor masa de las semillas. La pérdida parcial de tejido del tallo en tamaños de plántula mayores, podría ser reemplazada utilizando energía adquirida de la fotosíntesis en plántulas pioneras de crecimiento rápido en parches de elevada calidad de luz, reduciendo temporalmente su tasa de crecimiento.

Capa de hojarasca

La capa de hojarasca es un factor que selecciona de manera directa el tamaño de la semilla. Foster (1986) estableció que una capa de hojarasca gruesa puede causar la muerte de las plántulas al impedir que las raíces alcancen el suelo cuando las semillas germinan dentro o encima de esta capa, o porque las plántulas que germinan debajo de esta capa gruesa son incapaces de penetrar hasta llegar a niveles de mayor luminosidad encima de ellas. A su vez, Lönnberg y Eriksson (2013), y Venable y Brown (1988), enunciaron que la capa de hojarasca es un factor desfavorable para el establecimiento de las plántulas y solo las plántulas más grandes son capaces de establecerse con éxito. Estos últimos, mencionan otros trabajos en los que este hecho se ha demostrado entre especies y de manera intraespecífica. Por lo tanto, las semillas grandes se verían favorecidas por la presencia de hojarasca ya que pueden proporcionar reservas de nutrientes para la producción de un tallo largo o de sistemas radiculares necesarios para penetrar en la hojarasca (Foster, 1986; Stromberg y Boudell, 2013).

Disponibilidad de agua durante la germinación y el establecimiento

La sequía es claramente uno de los factores selectivos más importantes que afectan a la masa de la semilla (Venable y Brown, 1988). Ésta se ve influenciada a su vez por otros componentes medioambientales como son la cantidad de precipitaciones, la temperatura y la capacidad de drenaje del suelo (Baker, 1972).

La selección natural de la masa de la semilla depende pues de la disponibilidad de agua. Esta relación se puede dividir, a grandes rasgos, en dos factores: cómo influye la disponibilidad de agua en la germinación y cómo lo hace en la supervivencia de las plántulas.

Además, Baker (1972) recoge que se podría llegar a pensar que el aumento del peso de las semillas a medida que se encuentran en ambientes con menor disponibilidad de agua se debe al aumento del espesor de la cubierta de la semilla. Sin embargo, este mismo autor muestra que la proporción del peso de las semillas de *Pinus sabiniana Dougl.* atribuible a la cubierta de las mismas permanece aproximadamente constante en semillas de varios tamaños provenientes de una variedad de hábitats. También recoge el porcentaje del peso total de las semillas que se debe a la cubierta de éstas en varias especies de angiospermas. Estos datos muestran una media del 22% del peso para cinco plantas de lugares húmedos y 27% para un número similar de hábitats

secos. Ni siquiera este modesto aumento en la proporción se encontró cuando unos pocos taxones californianos fueron investigados. No hubo diferencias significativas en el grosor de las cubiertas de frutas y semillas de *Erodium cicutarium* (L.) L'Her. desde las praderas costeras de la región de la bahía de San Francisco hasta el desierto de Mojave. Del mismo modo, en el género *Amsinckia* la cubierta de la semilla proporciona el 41 % del peso total de las semillas tanto en la *A. spectabilis* F. & M. de zonas costeras como en la especie del margen del desierto *A. tessellate* Gray. Por lo tanto, el aumento de la masa de las semillas de situaciones másicas (humedad media-alta) a xéricas (baja humedad-sequía considerable) parece ser, en su mayor parte, debido al aumento en el contenido de la semilla.

Influencia sobre la germinación:

La habilidad de la semilla para captar agua suficiente para la germinación depende de las características de la misma (tamaño, hidratabilidad) y de las condiciones ambientales incluyendo la humedad atmosférica y el potencial de agua del suelo. Para germinar, la semilla debe absorber agua a través del contacto semilla-suelo más rápido de lo que la pierde hacia la atmósfera. El potencial de agua del suelo, el área de contacto entre la semilla y el suelo y, posiblemente, el potencial matricial de éste; son factores importantes que influyen en la absorción de agua por parte de la semilla. La humedad atmosférica y el área de contacto entre la semilla y la atmósfera determinan la tasa de pérdida de agua (Harper et al. 1970; Foster, 1986; Murali, 1997; Merino et al. 2017).

Al incrementar el tamaño de la semilla, la relación superficie/volumen de la misma decrece. Como resultado de esto, las semillas grandes pueden no ser capaces de absorber suficiente agua como para germinar en los suelos más secos, que aún serían propicios para la germinación de semillas pequeñas. Este problema puede ser agravado por el hecho de que las semillas de gran tamaño son menos propicias a ser enterradas que las de menor tamaño, por lo que se pueden ver afectadas a un mayor estrés por desecación. También se recoge una hipótesis que sugiere que el alto contenido de agua de las semillas de un tamaño muy grande, podría ser necesario ya que dichas semillas son incapaces de absorber grandes cantidades de agua para la germinación. Además, los altos contenidos de agua necesarios para la germinación de las semillas grandes explicarían la restricción de las semillas de mayor tamaño a climas húmedos. En zonas frías, las semillas con elevado contenido hídrico son más susceptibles que las semillas con menor contenido a la cristalización del agua durante las heladas, resultando en un daño en los tejidos.

Por consiguiente, en combinación, estas consideraciones probablemente explican por qué las semillas de mayor tamaño se encuentran en los hábitats tropicales húmedos (Foster, 1986).

En las selvas tropicales, el aire bajo el dosel arbóreo retiene una humedad relativa elevada en comparación con los hábitats en los que las lluvias y la cubierta arbórea son menores. Durante la estación seca, el aire se encuentra a menudo cerca de la saturación durante la noche y solo disminuye hasta el 60% de humedad relativa durante el día. La humedad relativa es menor en los parches luminosos que bajo el dosel, causando una mayor pérdida de agua en las semillas expuestas. Además, los suelos en los parches pueden tener un menor potencial hídrico que los que se encuentran bajo el dosel, debido a que un incremento de la insolación causa mayores tasas de evaporación. Esta última condición puede ser contrarrestada parcialmente por una mayor entrada de lluvia en los claros que en los suelos bajo el dosel. La disminución de absorción de agua debido al bajo potencial hídrico del suelo junto con un aumento de la pérdida de agua causada por la baja humedad relativa del aire en los claros podría explicar el tamaño relativamente pequeño de las semillas especializadas en establecerse en estas zonas. Las tasas de absorción adecuadas para compensar la pérdida de agua pueden ser inalcanzables en las semillas de mayor tamaño en los hábitats presentes en los parches (Foster, 1986).

Puede ser plausible, por consiguiente, que las semillas de gran tamaño no germinen en los parches porque son incapaces de mantener un balance de agua positivo durante la germinación y que las relaciones del agua son parcialmente responsables del pequeño tamaño medio de las semillas de las especies especializadas en parches (Foster, 1986).

Influencia de la sequía sobre la supervivencia de las plántulas:

La totalidad de los artículos revisados que han estudiado como afecta la masa de la semilla a la supervivencia de la plántula en condiciones de sequía coinciden en que las semillas de mayor masa derivan en plántulas de mayor tamaño que son más resistentes al estrés hídrico y, por lo tanto, poseen una mayor tasa de supervivencia bajo estas condiciones (Baker, 1972; Schimpf, 1977; Leishman et al., 2000; Johnstone y Chapin, 2006; Hallett et al. 2011; Stromberg y Boudell, 2013; Peco et al. 2016; Yi et al. 2018). Sin embargo, Leishman y Westoby (1993) concluyeron que todo el efecto de la sequía sobre la masa de la semilla estaba incluido en el efecto derivado de la altura de la planta, que se correlaciona positivamente con la masa de la semilla. Por lo tanto estos autores concluyeron que no hay una relación significativa entre la humedad y la masa de la semilla dentro de clases de altura de la planta.

Stromberg y Boudell (2013), muestran tres posibles mecanismos que podrían explicar la mayor masa de las semillas en ambientes más secos. (1) una mayor masa de la semilla permite a las plántulas desarrollar raíces más grandes y profundas, pudiendo captar así más agua y tener mayor probabilidad de alcanzar el nivel freático. (2) Semillas más pesadas permiten emerger de enterramientos más profundos donde la presencia de humedad podría ser más constante (Schimpf, 1977; Venable y Brown, 1988; Soares da Mota y García, 2013). (3) En plántulas provenientes de semillas pesadas, las reservas de carbohidratos se pueden utilizar para el nuevo crecimiento de órganos de la planta (ej. plántulas cuyos tallos se hayan marchitado por la sequía de verano, producen nuevos tallos después de la llegada de las lluvias); esto apoyaría la afirmación de Foster (1986) de que las plántulas que provienen de semillas de mayor masa pueden utilizar las reservas de éstas para recuperar tejido dañado o perdido en zonas afectadas por diferentes estreses como puede ser la sequía, déficit lumínico (punto 5 del apartado de disponibilidad de luz de este trabajo) o la herbivoría (ver más adelante).

Con respecto al punto 1 del párrafo anterior, según Hallet et al. (2011), la relación entre raíz:biomasa total; fue más alta en los primeros 24 días de establecimiento en todas las especies estudiadas, lo que indica la importancia de una inversión temprana en las raíces para sobrevivir a las sequías cortas del periodo primaveral. Aunque autores como Baker (1972) hayan sugerido que las especies de semillas más pesadas serían capaces de distribuir los recursos de éstas para alcanzar mayores relaciones de raíz/tallo durante el crecimiento temprano, ha quedado demostrado tanto por Westoby et al. (1992) como por Hallett et al. (2011) que esta sugerencia es errónea. Pese a esto, Leishman y Westoby (1994) y, sobre todo, Hallett et al. (2011), demostraron que las plántulas provenientes de semillas de mayor masa poseían una mayor biomasa total de raíces y una mayor longitud de éstas con respecto a las de menor masa, lo que les proporcionaba mayor supervivencia frente a la sequía tanto a corto como a largo plazo. Además, se suele dar un crecimiento más rápido de la raíz en especies de semillas más pesadas, en consecuencia, la ventaja de tamaño inicial proporcionada por una semilla de mayor masa podría mejorar la supervivencia a la sequía incluso después de que se agoten los recursos de semillas. Por último, según Hallett et al. (2011), también influye la morfología radicular en la capacidad de absorción de agua y, por ende, en la supervivencia de la plántula; siendo la óptima una raíz principal gruesa para maximizar la profundidad de enraizamiento y unas raíces secundarias delgadas. En el experimento de invernadero que llevaron a cabo, fueron las especies de semillas más pesadas las que poseían la morfología radicular descrita. Por todo esto, a partir de la bibliografía revisada, se puede sugerir que aunque las especies de semillas de mayor masa posean más parte aérea a la que procurar agua; al desarrollar un sistema radicular mayor, más profundo y con mayor rapidez,

podrían llegar a alcanzar el nivel freático o zonas de mayor humedad a las cuales las semillas ligeras no podrían. Por lo tanto, sí que deberían de tener una cierta ventaja de supervivencia. Esto último es consistente con lo sugerido por Stromberg y Boudell (2013).

A su vez, Peco et al. (2016) establecieron que las plántulas grandes, asociadas con especies de semillas pesadas, también son más capaces de tolerar condiciones de baja humedad del suelo en comparación con las plántulas pequeñas, ya que las primeras tienen una tasa de crecimiento relativo menor. Debido a esto, las plántulas de menor tamaño necesitan mayor cantidad de agua para llevar a cabo un metabolismo más rápido y, al abrirse más los estomas para realizar la fotosíntesis, se pierde más agua por evapotranspiración.

A parte de los tres posibles mecanismos nombrados anteriormente, Foster (1986) sugirió que las condiciones de humedad en la selva tropical, probablemente seleccionan la masa de la semilla indirectamente también. Si los compuestos secundarios de las semillas son los responsables de la mayor resistencia de las plántulas persistentes con respecto a las pioneras contra los patógenos, las semillas de las especies persistentes deberían ser de mayor masa para albergar los compuestos secundarios necesarios para combatir los patógenos que son más activos en los hábitats húmedos y sombríos del sotobosque.

Consideraciones generales y longevidad de la planta

Por lo tanto, en ambientes de estrés hídrico, la sequía puede influir con mayor intensidad en las semillas o en las plántulas. Dependiendo en qué parte del ciclo vital lo haga, seleccionará una masa de semilla u otra. Por norma general, si este factor afecta más a la germinación de las semillas, seleccionará un peso de éstas menor; sin embargo, si lo hace más sobre la supervivencia de la plántula, tenderá a seleccionar una masa de semilla mayor. A parte de estas consideraciones generales, hay que tener en cuenta otros factores como la longevidad de las plantas, es decir, si son plantas perennes o anuales. Estas últimas, en climas de mucha aridez, suelen ser plantas efímeras. Baker (1972) recalca la importancia de esta diferenciación mostrando que, las hierbas perennes del matorral creosota (en el suroeste de Estados Unidos) poseen las semillas pesadas como era de esperar, con la probable explicación de que después de la germinación deben desarrollar un gran sistema radicular para hacer frente a los tiempos de estrés hídrico. Su sistema radicular puede penetrar profundamente en el suelo o propagarse ampliamente. Por otra parte, las plantas anuales, tienden a germinar sólo cuando una combinación particular de humedad del suelo y temperatura desencadena el proceso. En dicho momento hay suficiente humedad en el suelo para permitir que una mayoría de las plantas pase rápidamente a través del estado

vegetativo de sus vidas, para florecer y dispersar las semillas antes de que la humedad se agote. Para una planta como *Pectis papposa* esto puede ocurrir en unos 21 días (Baker, 1972). Esto es consistente con los resultados de Westoby et al. (1992) que afirman que la germinación en las zonas áridas tiende a estar confinada a las estaciones húmedas, por lo que las especies desérticas no tienen por qué estar sujetas a un mayor riesgo de sequía después de la misma.

Invasividad

El factor invasividad hace referencia a la capacidad de las especies de colonizar exitosamente otros ecosistemas fuera de su área de distribución natural.

El éxito reproductivo parece ser una de las pocas características unificadoras de la invasividad en estudios anteriores sobre plantas invasoras. Para comprender mejor los rasgos que contribuyen a la invasión, se necesitan dos tipos de estudios sobre las características de las mismas: 1) comparaciones intraespecíficas de especies individuales en su rango de distribución original frente a su rango de distribución donde se comportan como invasoras, y 2) comparaciones ínterespecíficas de especies coexistentes invasoras y no invasoras (Daws et al. 2007).

En relación con el primer punto, Daws et al. (2007), haciendo referencia a otros autores, recogen que para *Cytisus scoparius*, pero no para *Ulex europaeus*, la masa de semillas es mayor en el rango invasivo que en el nativo. Esto mismo ocurre en La Reunión donde, la especie invasora *Syzygium cymosum*, tiene semillas más pesadas en sus poblaciones invasoras que en las nativas. Además, se recogen también los resultados de un meta-análisis de 114 especies exóticas que muestran que, en promedio, la masa de semillas de una especie invasora es mayor en sus poblaciones invasivas que en las nativas. Esto se había demostrado anteriormente sólo para dos especies.

De manera contraria, estos mismos autores también recogen que para 24 especies de *Pinus*, eran las especies de semillas de menor masa las que tenían más probabilidades de ser invasoras, ya que muchas especies de semillas pesadas del género *Pinus* (p.ej. *P. coulteri* y *P. sabiniana*) no sólo tienen dispersión primaria ineficaz, sino que producen semillas a intervalos irregulares de varios años. Sin embargo, al menos en sus rangos nativos, estas especies tienen un conjunto de dispersores secundarios que recogen y esconden semillas para su uso posterior. Esto resulta en mayores distancias de dispersión y la regeneración puede ocurrir porque no todas las semillas se recuperan posteriormente. Pero estos dispersores especializados pueden estar

ausentes en el rango de distribución introducido, lo que no sólo da lugar a una dispersión limitada de semillas, sino también a tasas potencialmente elevadas de depredación de las mismas, ya que semillas tan pesadas y ricas en aceite representan un recurso atractivo para los depredadores, por lo que se seleccionarían semillas de menor masa.

Por otro lado, Mason et al. (2008), no encontraron evidencias de diferencias consistentes en la masa de las semillas entre las poblaciones nativas e invasoras de las especies invasoras. Sugiriendo que éstas tienden a ser herbáceas y consecuentemente de semillas pequeñas, pero que la invasividad no se asocia con la masa de semillas independientemente de la forma de crecimiento.

Teniendo en cuenta el segundo punto (comparación interespecífica de especies coexistentes invasoras y no invasoras), según Mason et al. (2008), muchos autores han sugerido que las especies invasoras idealmente tienen semillas más ligeras y mayor asignación a la producción de semillas que las especies nativas coexistentes. Sin embargo, la evidencia disponible es mixta. Estudios previos han encontrado mayor masa individual de semillas en especies exóticas en comparación con las especies nativas en algunos ambientes, pero no en otros. De manera particular, las especies invasoras tienen mayor masa de semillas que las especies coexistentes nativas en las familias *Asteraceae* y *Poaceae* (Daws et al. 2007). De igual manera, Baker (1972), al comparar plantas herbáceas nativas e invasoras en California, encontró que las especies invasoras tenían semillas más pesadas. Por el contrario, Mason et al. (2008) muestran cómo la flora invasora en Australia oriental posee menor masa de semillas al compararla con las especies nativas.

Tal como se recoge en el párrafo anterior, Lake & Leishman (2004), encuentran una clara tendencia a tener semillas más pesadas en especies exóticas comparadas con las nativas coexistentes. Aunque, en sitios perturbados físicamente, se produce una tendencia justo al contrario obteniendo una masa media por semilla de las especies invasoras significativamente menor que la de las especies nativas.

Aunque Mason et al. (2008) no han encontrado evidencia de diferencias consistentes en la masa de semillas entre especies nativas e invasoras, sí que declaran que las especies invasoras tienen mayor producción de semillas que las especies nativas. Éstas producen casi siete veces más semillas por individuo por año para una masa de semillas dada que las nativas, en todas las especies. No sólo las plantas invasoras están produciendo más semillas en promedio que las nativas, también están produciendo una mayor masa total de semillas. Según estos mismos

autores, las plantas exóticas experimentan tasas más bajas de herbivoría, depredación de semillas y ataque de patógenos en su ambiente introducido en comparación con el nativo. Esta liberación de los enemigos podría: (1) permitir directamente un mayor crecimiento y/o reproducción; (2) permitir la reasignación de recursos de defensa a crecimiento y reproducción; y/o (3) llevar a la selección de genotipos con mayor asignación al crecimiento y la reproducción y menor asignación a la defensa (hipótesis de la evolución de mayor capacidad competitiva). Si hay un aumento en el crecimiento o fotosíntesis de una especie exótica debido a la liberación de enemigos, esa especie puede ser capaz de aumentar su producción de semillas sin sufrir una disminución en la masa de las mismas, o aumentar la masa de las semillas sin sufrir una disminución en el número de éstas. Además, cuantas más semillas pueda producir una especie, mayor será la probabilidad de un establecimiento exitoso a distancias cada vez mayores de la planta madre, ya que cuanto mayor número de semillas llegue a un sitio, habrá mayor número de oportunidades de establecimiento. Todo esto es consistente con el estudio realizado por Daws et al. (2007).

En relación con esto, Lake y Leishman (2004) encontraron en su estudio fuertes evidencias de que las especies exóticas en su rango invasor sufren relativamente menos daño en las hojas por la acción de los herbívoros al compararlas con las especies nativas, sin importar el tipo de perturbación, lo que sería consistente con lo citado anteriormente. Sin embargo, sus resultados mostraban que las especies exóticas tanto invasoras como no invasoras tienen niveles relativamente más bajos de herbivoría de sus hojas al compararlas con las especies nativas. Si la liberación de la presión por parte de los herbívoros fuera un factor importante en el éxito de las especies invasoras, se esperaría que las especies exóticas no invasoras sufrieran una herbivoría relativamente mayor que las invasoras exóticas, y este no fue el caso. Debido a esto, la hipótesis de liberación del enemigo no se puede considerar como un patrón general que se da en la totalidad de las especies invasoras. Por lo tanto, la ausencia de herbívoros especializados en el rango invasor de las especies exóticas, por lo general, no sería la responsable de una mayor masa de dichas especies en su rango introducido con respecto al nativo, pero sí que podría serlo al comparar las especies nativas de una zona y las invasoras coexistentes.

Estos mismos autores encontraron que, en hábitats perturbados mecánicamente, los invasores exitosos poseen rasgos asociados con una alta habilidad de colonización (masa de la semilla pequeña y larga duración de floración) y poco tiempo hasta la madurez (baja altura del dosel, formas de crecimiento predominantemente herbáceas o de pastizales). Las adaptaciones para la dispersión a larga distancia se realizan a través de una masa pequeña de la semilla o dispersión asistida por el viento, lo que es ventajoso en comunidades de vegetación abierta.

Además, recogen otros estudios donde se han encontrado resultados similares acerca del tamaño de la semilla y duración de floración.

Altura de la planta

La altura de la planta es un importante determinante de la cantidad de energía disponible para la reproducción y el desarrollo de las semillas (Guo et al. 2010). Tal y como recogen estos mismos autores, hay numerosos estudios que han encontrado relaciones positivas entre la altura de la planta y la masa de la semilla. Sin embargo, en su estudio, no hubo una relación significativa entre la masa de la semilla y la altura del individuo adulto de manera independiente al número de semillas por fruto. Por lo tanto, es posible que a algunas de las relaciones positivas entre la masa media individual de la semilla y la altura de la planta que han sido ampliamente documentadas, les ocurra algo parecido debido al efecto de otros factores intrínsecos que distorsionan esta relación. Uno de estos factores podría ser la forma de crecimiento, ya que las plantas leñosas que producen semillas relativamente pesadas, son normalmente de mayor tamaño que los arbustos y las herbáceas. En este estudio todas las especies eran herbáceas, por lo que puede que no haya una variación suficiente ni en la masa de la semilla ni en la altura de la planta como para detectar una relación positiva fuerte. Por último, en estudios previos, esta relación positiva normalmente se encontraba entre especies, mientras que dentro de las especies la relación normalmente no era significativa. Esto sugiere que a diferentes niveles taxonómicos (ej: dentro del género vs entre géneros) pueden operar diferentes mecanismos de selección del peso de la semilla. En este estudio el análisis se llevó a cabo dentro del mismo género. Puede ser simplemente más común encontrar relaciones positivas en taxones de grupos taxonómicos más diversos.

Pese a los posibles factores que podrían enmascarar la relación entre la masa de la semilla y la altura de la planta desarrollados en el párrafo anterior, Wang et al. (2013), al estudiar 59 poblaciones que representaban a 42 especies del género *Rhododendron* (especies leñosas) en el sureste de la meseta tibetana, encontraron que la masa de las semillas se correlacionaba positivamente con la altura de la planta a lo largo de poblaciones de diferentes especies pero no en poblaciones de la misma especie, lo que concuerda con el estudio de Moles y Westoby (2004). Esto es consistente con la sugerencia explicada anteriormente sobre que los mecanismos son diferentes en niveles taxonómicos diferentes, y se ven afectados por las limitaciones filogenéticas.

A su vez, Leishman y Westoby (1993) estudiaron diferentes variables que podían afectar a la masa de la semilla. De todas ellas, solo la altura de la planta, la forma de crecimiento y el modo de dispersión tienen relación significativa con la masa de las semillas, independientemente del

resto de atributos medidos. También encontraron que tener semillas de mayor masa no se deriva directamente de la longevidad de la planta sino de una relación indirecta con el tamaño de la planta, ya que las plantas más longevas son de mayor tamaño y, por lo tanto, poseen semillas más pesadas. Concluyeron que el modelo estadístico más parsimonioso, teniendo en cuenta las asociaciones encontradas, es aquel que entiende la combinación del tamaño de la planta y la forma de crecimiento como las correlaciones solitarias más fuertes con la masa de la semilla; con multitud de otras características relacionadas con la masa de la semilla solo mediante un asociación con la altura de la planta y con la forma de crecimiento (ver ilustración 1). Sin embargo, el patrón de la masa de la semilla asociada con la altura no fue idéntico dentro de las diferentes formas de crecimiento, ya que en las herbáceas hubo un aumento de la masa de la semilla con el incremento en la altura de la planta, mientras que en las plantas leñosas hubo un aumento inicial de dicha masa con el incremento del tamaño de la planta y, posteriormente, un decrecimiento de la misma en plantas superiores a 10 metros de altura.

Guo et al. (2010) proponen diferentes explicaciones para esta relación positiva: en primer lugar, la hipótesis de los limitantes mecánicos predice que las frágiles ramas de las plantas pequeñas no serían capaces de soportar semillas pesadas, mientras que las plantas de mayor tamaño deberían ser suficientemente robustas para soportar tanto semillas pesadas como ligeras; con esta hipótesis, la varianza de la masa de la semilla aumentaría al aumentar el tamaño medio de la planta. En segundo lugar, de acuerdo con la teoría de la historia de la vida de Charnov, son necesarios descendientes de gran tamaño para contrarrestar la baja supervivencia hasta la edad adulta, que sería consecuencia de los periodos juveniles más largos asociados a adultos de gran tamaño (Moles et al. 2007). En último lugar, los factores como pueden ser la intensidad de competencia por la luz y los requerimientos de altura de la planta necesarios para una dispersión exitosa de las semillas grandes pueden contribuir a la relación positiva entre la masa de la semilla y la altura de la planta (Wang et al. 2013).

La hipótesis de la dispersión se desarrolla ampliamente en el estudio de Leishman y Westoby (1993), al mostrar que hay un argumento biológico persuasivo que explica como las formas de crecimiento altas pueden tender a tener semillas más pesadas. Para una altura dada de liberación de semillas, las semillas ligeras que se dispersen con el viento o de manera no asistida son capaces de llegar más lejos. Por consiguiente, si hay condiciones que seleccionen semillas de mayor masa, una planta de mayor altura puede producir semillas relativamente más pesadas sin comprometer su dispersabilidad. En contraste, una planta más pequeña que tenga requerimientos de dispersión similares, estará limitada a usar semillas más ligeras para alcanzar la misma distancia,

seguramente con consecuencias en la supervivencia de su descendencia. Aunque las semillas de plantas más grandes deben viajar en general más lejos para escapar de la influencia del dosel de la planta madre, el diámetro del dosel no se incrementa normalmente de manera proporcional con el tamaño de la planta. Además, la velocidad del viento se incrementa logarítmicamente con la altura, por lo que una planta más alta puede ser capaz de alcanzar distancias de dispersión relativamente mayores con una semilla de mayor masa que una planta de poca altura, más allá del efecto de la altura de liberación de semillas. Se debe dejar muy claro que estos argumentos están confinados a especies que dispersan sus semillas por gravedad o con ayuda del viento. Los mismos autores, a partir de los resultados de este mismo estudio, afirmaron que desde un punto de vista biológico, no se tiene una razón de adaptación convincente del por qué la altura de la planta debe afectar al tamaño de la semilla entre especies adaptadas para la dispersión por hormigas, vertebrados o adherencia.

Competencia

En un escenario de competencia, los individuos que obtienen una ventaja temprana debido al tamaño de la plántula deberían anular a sus vecinos más pequeños y, además, mayores reservas en las semillas mejorarían el éxito de las plántulas en ambientes de condiciones severas (Escudero et al. 1999). Estos mismos autores recogen que, en este tipo de escenarios, el factor crítico que determina la supervivencia de la planta es el tiempo de germinación de la semilla y no la masa o el tamaño de la misma. Esto es consecuente con el trabajo de Saracino et al. (2017) sobre competencia entre plántulas tras el paso del fuego, donde se recopila que los embriones de mayor tamaño de *Pinus halepensis* pueden germinar antes y superar la competencia intraespecífica por el espacio en lugar de por los nutrientes que, por lo general, no son limitantes en sustratos posteriores al fuego. Si esto es cierto, tanto a nivel intraespecífico como interespecífico, las especies en las que las semillas de menor masa son las que germinan con mayor rapidez, éstas podrían alcanzar un tamaño de la plántula mayor que el de los individuos contiguos y, de esta manera, poseer una ventaja competitiva frente a ellos. Además, estos autores muestran otros estudios donde existe una mayor ventaja competitiva y supervivencia de la plántula en las semillas más pesadas de *Pinus halepensis*, atribuidas al mayor número de cotiledones.

Las semillas pesadas tienen ventaja bajo una gran variedad de condiciones azarosas durante el establecimiento, como son los ambientes altamente competitivos. En este tipo de ambientes, se lleva a cabo la selección de genotipos con mayor asignación de recursos al

crecimiento y la reproducción y menor asignación a la defensa (evolución de la hipótesis de mayor capacidad competitiva) (Mason et al. 2008). La selección directa de semillas de gran masa podría resultar de la competencia tanto intra como interespecífica, debido a que la masa de las semillas puede potencialmente mejorar la competitividad de una plántula ya que las plántulas de semillas pesadas suelen tener una menor probabilidad de mortalidad (Escudero et al. 1999; Daws et al., 2005; Peco et al. 2016). Dichas plántulas son más tolerantes a la sombra, sequía, baja disponibilidad de nutrientes y defoliación y, por lo tanto, son potencialmente más competitivas (Daws et al. 2007). A esta misma conclusión llegaron Kavanagh y Burns (2014), al encontrar que una alta competencia intraespecífica en las islas seleccionaba una mayor masa de semilla. La relación entre la plántula y todos los estreses mencionados se desarrolla en los apartados específicos de cada uno de ellos en este trabajo, excepto el de la baja disponibilidad de nutrientes. Este último se debe a que las semillas de mayor masa poseen una mayor reserva de nutrientes y, por lo tanto, en este tipo de ambientes, las plántulas que provienen de semillas pesadas pueden derivar dichas reservas a expandir su sistema radicular en mayor medida con respecto a los individuos coexistentes para tener la probabilidad de captar mayores cantidades de nutrientes. Este mecanismo es similar al llevado a cabo por especies propensas a asociarse con micorrizas tal y como se recoge en el apartado de "Asociaciones con micorrizas" de este mismo trabajo.

En un estudio realizado en la sabana por Lahoreau et al. (2006), se explica que las consecuencias de la competencia son más severas para las plántulas de menor tamaño que para las de mayor. El efecto del menor tamaño de las plántulas de especies de semillas de poca masa es probable, por lo tanto, que persista a lo largo del ciclo de la vida, ya que se encuentran continuamente desfavorecidas. De esta manera, se esperaba que el efecto del tamaño de la plántula se prolongara en la sabana incluso después del agotamiento de las reservas de la semilla. Así pues, una desventaja inicial en el tamaño de la plántula puede derivar en un menor tamaño del individuo con respecto a sus competidores más cercanos de manera permanente, seleccionando, de esta manera, semillas más pesadas.

Sin embargo, Moles y Westoby (2002), afirman que casi todos los estudios sobre la competencia entre las plántulas se han realizado con densidades artificialmente altas logradas mediante la suplementación de semillas o la plantación de plántulas. Sus observaciones de campo les han llevado a sospechar que las poblaciones naturales de plántulas raramente ocurren a altas densidades como para que la competencia entre dichas plántulas sea una causa importante de mortalidad de las mismas. Estudiaron la causa de mortalidad de diferentes especies y encontraron

lo siguiente: debida a la herbivoría: 38%, por sequía: 35%, por ataque fúngico: 20%, por daño físico: 4.6% y, por competencia con la vegetación establecida: tan solo un 1.3%. Además, la competencia entre plántulas fue la causante de solo el 1.6% de las muertes conocidas de las mismas, siendo todas ellas de una misma especie. Por otro lado, establecen que podría haber una notificación insuficiente de la mortalidad debido a la competencia con la vegetación establecida ya que esta competencia no deja a sus víctimas marcadas de la misma manera que lo haría la herbivoría, la sequía o el ataque fúngico. A su vez, no argumentan que la competencia de plántulas no sea nunca una causa importante de mortalidad. Hay casos bien documentados de competencia entre plántulas en situaciones particulares. Ejemplos de esto último se han encontrado en zonas de selva tropical con una gran competencia lumínica y radicular (Foster 1986), lugares que hayan sufrido un incendio (Escudero et al. 1999; Saracino et al. 2017) o, en ecosistemas mediterráneos, donde una de las principales limitaciones ambientales parece ser la intensa competencia de las plantas vecinas (Harel et al. 2011), favoreciendo en todos estos casos una mayor masa de la semilla.

Herbivoría y ataque de patógenos

La herbivoría y el ataque de patógenos puede seleccionar la masa de la semilla de dos maneras diferentes: actuando sobre la semilla directamente o afectando a la plántula. No es extraño que las plantas pierdan el 90-100% de sus semillas dispersadas debido a los depredadores de las mismas, lo que resulta en una reducción significativa del establecimiento de plántulas (Moles y Westoby, 2003). Como veremos posteriormente, las semillas más pesadas normalmente experimentan mayores tasas de depredación que las de menor masa ya que son usadas como fuente de alimento por un rango más amplio de depredadores, también es más difícil que queden escondidas en la vegetación y su probabilidad de ser enterradas en el suelo es menor. Pese a ello, las semillas de mayor masa podrían ser más resistentes al ataque fúngico o a la herbivoría de tres maneras: (1) mediante cubiertas de semilla más gruesas, pudiendo tanto evitar la penetración de insectos que quieran depositar sus huevos en ellas, como excluir dichas semillas de la dieta de otros depredadores al incrementar el tiempo que deben dedicar para consumirlas o impedir el acceso al tejido nutritivo; (2) por el almacenamiento de compuestos secundarios en las semillas para la defensa tanto de las mismas como de las plántulas, acción que aumentaría la supervivencia tanto de las plántulas como de las semillas y (3), debido a que sus reservas de nutrientes podrían ser usadas para reparar el daño producido a las plántulas (Foster, 1986).

Actuación directa sobre la semilla:

La depredación de semillas puede seleccionar una masa menor de las mismas. Como se ha dicho anteriormente, las semillas más pesadas son una fuente de recursos para un mayor rango de depredadores que las semillas de menor masa, resultando en una carga más pesada de depredación. Éstas son consumidas por pequeños depredadores como insectos que las perforan o depositan sus huevos en ellas pero también, por mamíferos que ingieren la totalidad o parte de la semilla. Las semillas de menor peso pueden ser pasadas por alto por los grandes depredadores o proporcionar muy poca energía para compensar el coste derivado de su consumo e incluso pueden ser demasiado ligeras como para representar un suministro de energía adecuado para el desarrollo de larvas de insectos (Foster, 1986).

En bosques tropicales, la mayoría de la evidencia de que las semillas de mayor masa sufren mayores tasas de depredación que las de menor peso es circunstancial. La relativa escasez de semillas pesadas en los bancos de semillas de los bosques tropicales se debe probablemente, al menos en parte, a las mayores tasas de depredación que experimentan. Sin embargo, potenciales de latencia posiblemente más cortos (explicado en el apartado de latencia/quiescencia) y su baja abundancia natural (los árboles que producen semillas de mayor masa producen menor número de semillas de media) también contribuyen probablemente a este patrón. De manera similar, aunque se han documentado tasas de depredación extremadamente elevadas en varias especies de semillas pesadas (por ejemplo, 93% de depredación por el roedor *Liomys salvini* en semillas caídas de *Enterolobium cyclocarpum* en Costa Rica; y >55% de depredación por roedores nocturnos en semillas caídas de *Aglaia sp.*, Melastomaceae, en Malasia), hay pocas mediciones igualmente precisas para las especies de semillas pequeñas debido a la dificultad de recuperar dichas semillas (Foster, 1986). En este mismo artículo se recogen altas tasas de extracción nocturna de los frutos por roedores en una selva de Costa Rica y se argumenta que las semillas de gran peso fueron probablemente destruidas mientras que las de menor masa fueron dispersadas debido a que se observó que los roedores enjaulados se alimentaban de las semillas más pesadas.

A su vez, Westoby et al. (1992), recogieron que en las praderas Inglesas, los roedores forrajeros tienden a consumir semillas de mayor masa y hay poca depredación de semillas por debajo de aproximadamente 0.003 g. De esta manera, se propone que las especies con historias de vida que requieren un banco de semillas de suelo son seleccionadas por presión de depredación para tener semillas menos pesadas. Sin embargo, estos mismos autores, afirman que

los roedores no son necesariamente los principales depredadores de semillas: por ejemplo, en Australia, la mayoría de la depredación de semillas es por hormigas. Para las diferentes especies de hormigas, existe un límite de masa de la semilla por encima del cual no podrían transportarlas. Por debajo de este límite, se produce una selección de semillas más pesadas pero ésta es leve. En este caso, la presión de depredación se extendería a un rango de masa inferior con respecto al de los roedores y, probablemente, las semillas por encima de 0,03-0,1 g raramente serían encontradas por una hormiga lo suficientemente grande como para cogerlas.

Hasta ahora, se ha mostrado como la depredación de semillas selecciona en la mayoría de los casos semillas de menor masa. Sin embargo, podría seleccionar un mayor peso de las mismas al promover que éstas posean mayores cantidades de compuestos secundarios defensivos o una cubierta de semilla de mayor grosor (Foster, 1986). La primera opción se ha discutido en el punto 2 del apartado “Disponibilidad de luz durante la germinación y el establecimiento” y, la segunda, en el primer párrafo de este mismo apartado.

Por último, en un estudio detallado de la supervivencia de las plántulas de 18 especies de árboles neotropicales, no se encontró correlación entre la masa de las semillas y las tasas de mortalidad inducidas por los patógenos (Foster, 1986).

Actuación sobre las plántulas:

Así como la depredación de semillas normalmente selecciona una menor masa de las mismas, con la depredación de las plántulas ocurre todo lo contrario. Tal y como se muestra en el punto 2 del apartado de “Disponibilidad de luz durante la germinación y el establecimiento”, en la medida en que la efectividad de los patógenos y herbívoros puede verse reducida mediante el despliegue de compuestos secundarios desde la semilla, éstos podrían estar seleccionando mayores contenidos de compuestos secundarios en las plántulas y, por lo tanto, semillas más pesadas (Foster, 1986).

De igual manera, Foster (1986), mostró como las especies de semillas de gran masa como son *Catostemma digitata* (Bombacaceae) de Colombia y *Stryax benzoin* (de las selvas de Malasia), parece que utilizan reservas derivadas de las semillas para reemplazar el tejido dañado en el primer año de crecimiento. En ausencia de un daño grave en el tejido, estas reservas se utilizan para sustituir tejido fotosintético senescente y para prolongar la supervivencia en bajos niveles de luz. Además, este mismo autor recoge que las plántulas de especies pioneras (de semillas menos

pesadas) fueron más susceptibles a los patógenos fúngicos que las plántulas de especies persistentes (de mayor masa de semilla).

Forma de crecimiento:

En este trabajo, la forma de crecimiento vegetal se ha dividido en tres grupos: herbáceas, especies arbustivas y árboles. La totalidad de autores que han estudiado una posible relación entre la masa de la semilla y la forma de crecimiento, han concluido que existe una fuerte correlación entre ambos factores de manera independiente al resto de atributos estudiados (Ilustración 1).

Rockwood (1985), citando a Baker (1972), entre otros, indica que el peso de las semillas está asociado con la forma de crecimiento y; que los pesos medios de las semillas aumentan desde las herbáceas a los arbustos y, en última instancia, a los árboles. En el mismo sentido, Mason et al. (2008), afirman que las herbáceas poseen una masa de semilla menor que la del resto de formas vegetales. Además, Leishman y Westoby (1993) concluyeron que la relación más importante de la masa de la semilla fue con la altura de la planta y la forma de crecimiento y que, incluso dentro de las diferentes clases de altura, la masa de la semilla de las plantas leñosas era normalmente mayor que aquella de plantas herbáceas.

Moles et al. (2007), al investigar las posibles causas del gradiente latitudinal en la masa de la semilla, encontraron que había una relación significativa entre la masa de la misma y la forma de crecimiento vegetal, siendo esta relación la más fuerte del gradiente latitudinal (explicado más adelante) que influye en el peso de la semilla junto al tipo de vegetación. A partir de los resultados obtenidos, observaron que el 92% del cambio en la masa de la semilla en el borde de los trópicos se puede explicar mediante las diferencias en la forma de crecimiento.

Tal y como se ha mostrado en el apartado de altura de la planta, la influencia de la forma de crecimiento vegetal y la de la altura de la planta sobre la masa de la semilla se solapan en gran medida. Por ello, las hipótesis propuestas por Guo et al. (2010) y por Leishman y Westoby (1993) podrían aplicarse perfectamente en la influencia de este factor sobre la masa de la semilla.

Altitud

En relación al efecto de la altitud sobre la masa de las semillas, el artículo de referencia en este ámbito es el de Baker (1972), que sugirió que la masa de la semilla disminuía conforme iba aumentando la altitud. Sin embargo, la hipótesis de Baker se basaba en cerca de 2500 taxones que, normalmente, poseían poca afinidad sistemática. Las comparaciones entre poblaciones de una misma especie en un gradiente geográfico son más fiables porque la mayoría de las reacciones fisiológicas pueden ser comparables, excepto la respuesta al factor determinante (Ernst y Piccoli, 1995). Pluess et al. (2005) afirman que las relaciones filogenéticas a lo largo de las especies son importantes, pero Baker (1972) no las tuvo en cuenta. Estos mismos autores muestran como numerosos estudios que tratan de una sola especie y se centran en varios aspectos de su ciclo de vida, informaron de variaciones en el peso de las semillas al aumentar la altitud, pero no se observa una imagen coherente. La mayoría de estos estudios observaron un incremento, algunos otros un descenso y otros no observaron ninguna alteración. Como se puede observar, el patrón de la masa de las semillas a lo largo del gradiente altitudinal no está claro (Pellissier et al. 2010) y se ve influido por otros aspectos de la historia de la vida de la planta como puede ser la altura de la planta o el número de semillas por fruto, así como por las condiciones ambientales que pueden desencadenar una serie de respuestas plásticas que son capaces de reforzar, ocultar o incluso revertir un patrón de variación basado en la genética (Winn y Gross, 1993).

Baker (1972) sugiere que una temporada de crecimiento de menor duración a mayor altitud es un factor clave en la disminución de la masa de la semilla. En la zona alpina, dicha temporada dura no más de 6 a 8 semanas, lo que puede ser un periodo de tiempo insuficiente para producir semillas grandes y pesadas. En consecuencia, Baker (1972) hace referencia a que el género *Arctostaphylos*, que tiene muchas especies de arbustos que se establecen con éxito en las elevaciones más bajas y es inusual entre las *Ericaceae* por el gran tamaño de sus semillas, se sustituye en la zona alpina por otros géneros de la misma familia (como *Phyllodoce* y *Cassiope*) con semillas mucho más pequeñas.

Al igual que Baker, Guo et al. (2010) encontraron que la altitud se encuentra negativamente correlacionada con la masa media de las semillas en 8 de las 9 especies estudiadas. Además, también se observa este patrón a lo largo de las poblaciones, donde las que se encuentran en zonas altas producen plantas más pequeñas con más semillas por fruto que las de zonas más bajas pero, controlando estas dos variables, se elimina la correlación negativa entre la altitud y la masa media de la semilla. A su vez, Wang et al. (2013), examinaron tanto la variación intraespecífica de la masa de la semilla como la interespecífica, a lo largo de 59 poblaciones que

representaban a 42 especies del género *Rhododendron* en el sureste de la meseta tibetana. Encontraron una correlación negativa significativa entre la masa de la semilla y la altitud en las 59 poblaciones de *Rhododendron* y una correlación negativa entre la elevación y la masa de las semillas a lo largo de poblaciones de la misma especie, concordando estos resultados con los de dos estudios previos recogidos por estos mismos autores. De igual manera, en un estudio llevado a cabo por Pellissier et al. (2010), se produjo una disminución significativa en la masa de las diásporas completas al aumentar la altitud en los bosques, pero no en los pastizales. Para finalizar, Ernst y Piccoli (1995) y otro estudio recogido por estos mismos autores, obtuvieron como resultado una masa media de semilla menor para poblaciones de mayor altitud de *S. nigricans* y *Potentilla glandulosa* respectivamente.

Pluess et al. (2005) seleccionaron 29 pares de 4 especies relacionadas de los Alpes suizos (una especie de cada par se encontraba a baja altitud y la otra a elevada altitud), encontraron una presión selectiva de especies con semillas más pesadas a altitudes mayores, pero esta tendencia no parece darse en todos los casos, ya que los limitantes filogenéticos podrían restringir la variación en el peso de la semilla. Esto fue consistente con los resultados de un estudio recogido por estos mismos autores, donde se comparó también el peso de las semillas en pares de especies cogenéricas de tierras bajas y alpinas en Suiza. También es consistente con el estudio de Li y Feng (2009) en el que, en 14 poblaciones distribuidas en un gradiente altitudinal en el suroeste de China de la planta invasora *Eupatorium adenophorum*, la masa de la semilla aumentó significativamente con el aumento de altitud. Para finalizar, Guo et al. (2010) recopilan una serie de artículos que también encontraron una relación positiva entre la masa de la semilla y la altitud entre diferentes especies.

Otro resultado obtenido por algunos autores es la falta de correlación, ya sea positiva o negativa, entre la altitud y la masa de la semilla. De esta manera, Bauk et al. (2015) encontraron que para la especie de cactus *Gymnocalycium monvillei*, natural de las Montañas de Córdoba (Argentina) entre los 878 y 2230 m.s.n.m, la masa de la semilla no estaba relacionada directamente con la altitud. Aunque, ellos mismos afirmaron que no se puede descartar la opción de que lo haga a través de otra relación como sería el número de semillas por fruto como en el caso de *Pedicularis*. De manera similar, Rockwood (1985) examinó el peso medio de las semillas de especies a través de un gradiente altitudinal en los trópicos y no encontró ningún patrón, resaltando que los datos obtenidos no apoyan la idea de la existencia de una relación simple entre el peso de la semilla y la altitud.

En resumen, se observa que existe evidencia mixta a la hora de estudiar la influencia de la altitud sobre la selección de la masa de la semilla. Muchos autores han encontrado una relación positiva (recogidos en Murray et al. 2003; Pluess et al. 2005; Li y Feng, 2009), otros tantos negativa (Baker, 1972; Ernst y Piccoli, 1995; recogidos en Murray et al. 2003; Guo et al. 2010; Pellissier et al. 2010; Wang et al. 2013) y unos pocos no han encontrado un patrón claro o relación alguna (recogidos en Murray et al. 2003).

Las explicaciones propuestas por Baker (1972) y Pluess, Schutz & Stöcklin (2005) sobre una temporada de crecimiento de menor duración son lógicas, pero la masa de la semilla se asocia a varios factores intrínsecos como la biomasa vegetativa, el tiempo de floración, el tamaño del fruto y el número de semillas por fruto; pudiendo variar cualquiera de ellos con la altitud, enmascarando o confundiendo los efectos directos de la misma.

Los estudios que recogen una relación positiva, como el de Pluess et al. (2005) afirman que, bajo condiciones ambientales de estrés, como las que suceden a elevadas altitudes, la presión selectiva de semillas pesadas podría anular la presión selectiva de semillas más ligeras y numerosas, ya que se sabe que las primeras poseen una mayor supervivencia durante el establecimiento. Por otro lado, Li y Feng (2009), recogen que para *Eupatorium adenophorum*, las semillas de mayor masa son las que germinan con mayor rapidez. Defienden que la temporada de crecimiento es evidentemente más corta y la temperatura es menor conforme va aumentando la altitud. Por lo tanto, una germinación más rápida podría beneficiar la emergencia, establecimiento, crecimiento y supervivencia de las plántulas que se encuentren a elevadas altitudes, seleccionando de esta manera semillas de mayor masa. Esta relación podría variar en el caso de que fueran las semillas menos pesadas las que germinaran más rápido.

A la hora de explicar el por qué existe una correlación negativa entre la masa de la semilla y la altitud, se han recopilado dos explicaciones diferentes: debido al mecanismo de dispersión y la eficiencia del mismo, o debido a una temporada de crecimiento más corta y un descenso de las temperaturas.

Respecto a la primera opción, Pellissier et al. (2010) encontraron que, en las zonas bajas de los Alpes suizos, hay dispersión tanto anemócora como zoócora. Sin embargo, al incrementar la altitud, predomina la dispersión anemócora. En estos dos casos de dispersión por el viento, la diáspora posee apéndices para favorecer este tipo de dispersión. Sin embargo, en las altitudes más elevadas se produce una dispersión mucho más efectiva al haber fuertes vientos con turbulencias, esto hace posible que las plantas reduzcan de manera importante su inversión en la

dispersión, produciendo cápsulas con semillas muy pequeñas y numerosas que, si poseen algún tipo de apéndice, está limitado a ser alas muy pequeñas.

La segunda opción se corresponde con una relación mucho más compleja a partir de la cual se desarrollan varias hipótesis en este trabajo. Numerosos autores han sugerido que una disminución en la temperatura y, sobre todo, en la duración de la temporada de crecimiento, era la responsable de una menor masa de la semilla conforme se aumentaba la altitud gradualmente (Baker, 1972; Murray et al. 2003; Pluess et al. 2005; Guo et al. 2010; Pellissier et al. 2010; Wang et al. 2013). Las plantas pueden adaptarse a una temporada de crecimiento más corta de dos maneras diferentes: disminuyendo el periodo de crecimiento vegetativo anterior a la floración o mediante una reducción del tiempo necesario para el desarrollo y maduración de las semillas.

En el primer caso, el individuo poseerá una menor biomasa vegetativa durante el periodo de floración y, por lo tanto, desarrollará un menor número de flores. Esto puede desencadenar dos mecanismos diferentes. El primero de ellos consiste en una disminución genéticamente controlada del número total de semillas producidas por cada planta pero, sin variar la masa de las mismas con respecto a individuos de la misma especie que se desarrollan en altitudes inferiores, como es el caso de la planta acuática *Ranunculus flammula* L. (recogido por Baker, 1972). Mientras que, en el segundo, se aumenta el número de semillas por fruto para mantener la producción de semillas más o menos constante disminuyendo, de esta manera, la masa media de la semilla. Un claro ejemplo de este último caso sería el recogido por Guo et al. (2010) al documentar que, en el género *Pedicularis*, se producen plantas más pequeñas a elevadas altitudes pero con un mayor número de semillas por fruto que las de zonas bajas, por lo que la masa media de la semilla disminuye conforme aumenta gradualmente la altitud. Estos autores concluyen que la razón por la que hay un mayor número de semillas por fruto en las poblaciones a mayor altitud se desconoce y requiere explicación. Sin embargo Pluess et al. (2005) recogen que, pese a una reducción de la masa del tallo en especies alpinas, la biomasa de las estructuras reproductivas no varió con la altitud, sugiriendo que las especies de plantas alpinas normalmente invierten relativamente más energía en las estructuras reproductivas comparándolas con aquellas de zonas más bajas. Este último resultado solamente se podría dar en el caso de que las poblaciones alpinas estuvieran liberadas de algún tipo de estrés al que sí que estuvieran sometidas las de zonas de menor altitud.

El segundo caso de adaptación consiste en mantener la duración del crecimiento vegetativo anterior a la floración y, de esta manera, no variar el número de flores por planta. Esto derivaría en periodos de desarrollo y aprovisionamiento de la semilla obligatoriamente más cortos, por lo

que se seleccionarían especies de semillas de menor masa. Esta hipótesis es consistente con los resultados de Baker (1972), Wang et al. (2013) y con los de Moles y Westoby (2003) que obtienen, para un pequeño tamaño de muestra del Parque Nacional Ku-ring-gai de Sydney, una relación positiva entre la masa de la semilla y el tiempo necesario para su desarrollo:

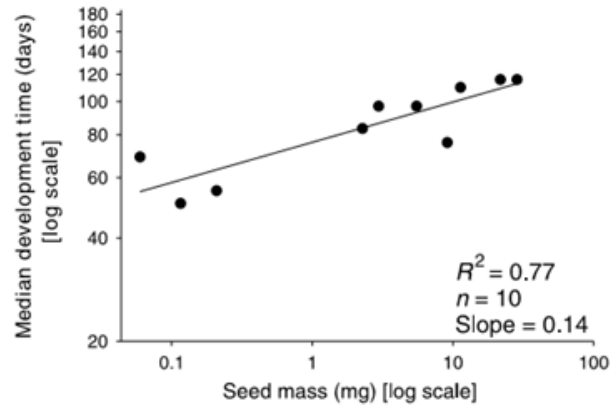


Ilustración 2. Relación masa de la semilla-tiempo de desarrollo. Tomada de Moles y Westoby (2003). Al aumentar la masa de la semilla, se aumenta el tiempo necesario para el desarrollo de la misma.

Latitud

La relación entre la masa de las semillas y la latitud se ha investigado en varios niveles taxonómicos. En estudios centrados en la relación intraespecífica, la mayoría de ellos han mostrado tanto semillas significativamente más pesadas hacia los trópicos (treinta y seis especies) como relaciones no significativas entre la masa de las semillas y la latitud (cuarenta y una especies), con solo dos especies que poseen semillas significativamente más pesadas hacia los polos (Moles y Westoby, 2003).

Por otro lado, en referencia a trabajos que estudiaban esta correlación dentro de los géneros, Moles y Westoby (2003) recogen una tendencia a producir semillas de mayor masa hacia los trópicos en ocho especies de *Vaccinium* sección *Cyanococcus* (arándanos), además de una tendencia similar de semillas más pesadas hacia los trópicos en treinta y ocho taxones australianos del género *Glycine*. Estos mismos autores también recogen que las semillas de especies de la zona templada poseen una masa significativamente menor al compararlas con las de las regiones subtropicales y que, a su vez, éstas son más ligeras que las de los trópicos; tanto en todas las especies de las comunidades, como en las formas de crecimiento, síndromes de dispersión y familias. Este resultado se observó a partir de 802 especies de herbáceas, 204

especies de arbustos y 280 especies de árboles. Además, también muestran tendencias parecidas en sesenta y dos especies de trepadoras y ochenta y ocho especies de arbustos de la familia Fabaceae.

Otros autores que han demostrado que existe un gradiente latitudinal en el que disminuye la masa de las semillas al aumentar la latitud son: Ernst y Piccoli (1995); Murray et al. (2003), que confirmaron que el patrón del gradiente latitudinal sobre la masa de la semilla del hemisferio Norte se producía también en el hemisferio Sur, tanto de manera intraespecífica como interespecífica; Moles y Westoby, (2003); Moles et al. (2004) y Pellissier et al. (2010).

Hasta la publicación de Moles et al. (2007), se daba la circunstancia de que, aunque los estudios mostrados en los párrafos anteriores indicaban claramente una relación entre la masa de semillas y la latitud, no estaban claros los detalles importantes sobre la naturaleza de esta relación a gran escala, incluyendo los que hacían referencia a la cantidad de variación de la masa de las semillas asociada con los cambios en la latitud, y la pendiente de la relación a escala mundial. Se habían desarrollado una serie de hipótesis sobre los mecanismos responsables de esta correlación, tales como una disminución de la temporada de crecimiento hacia los polos, mayor presión de herbívoros y ataque de patógenos hacia el Ecuador, diferencias en la disponibilidad de luz solar, variaciones en la cantidad o métodos de dispersión de semillas o diferencias en la predominancia de formas de crecimiento. La evidencia mostraba que aunque todos estos factores afectaban a la masa de las semillas, los gradientes de la masa de la misma con la latitud existían incluso después de tener en cuenta estas variables (Moles y Westoby, 2003).

Moles et al. (2007) recogen que se habían realizado trabajos previos que mostraban gradientes latitudinales de la masa de las semillas dentro de los tipos de vegetación, de las formas de crecimiento e incluso dentro de combinaciones entre forma de crecimiento y síndrome de dispersión. A partir de estos resultados, se deduce que estas variables no son las únicas que determinan el gradiente latitudinal en la masa de las semillas. Debido a esto, Moles et al. (2007) llevaron a cabo un estudio exhaustivo sobre el gradiente latitudinal del peso de las semillas y los posibles mecanismos que lo producían, cotejando datos de masa de semillas para 11.481 combinaciones entre especies y diferentes zonas. Sus resultados mostraban que hay un cambio de 320 veces en la media geométrica de la masa de la semilla entre el ecuador y los 60 ° de latitud. Además, este cambio no es lineal, habiendo una caída repentina de la masa media de las semillas en el borde de los trópicos de 7 veces ésta (Ilustración 2). Cabe resaltar que las correlaciones más fuertes del gradiente latitudinal que influyen en la masa de las semillas son la

forma de crecimiento vegetal y el tipo de vegetación, seguidos por el síndrome de dispersión y la producción primaria neta (NPP) (Ilustración 3). Realizaron un modelo que incluía estos cuatro factores, el cual explicaba el 51% de la variación de la masa de las semillas en la totalidad del gradiente. La latitud por sí misma, solamente explica el 0,2% de la variación residual de este modelo. Hay que hacer especial mención a que ésta es la primera demostración de una disminución importante del peso de las semillas en el borde de los trópicos

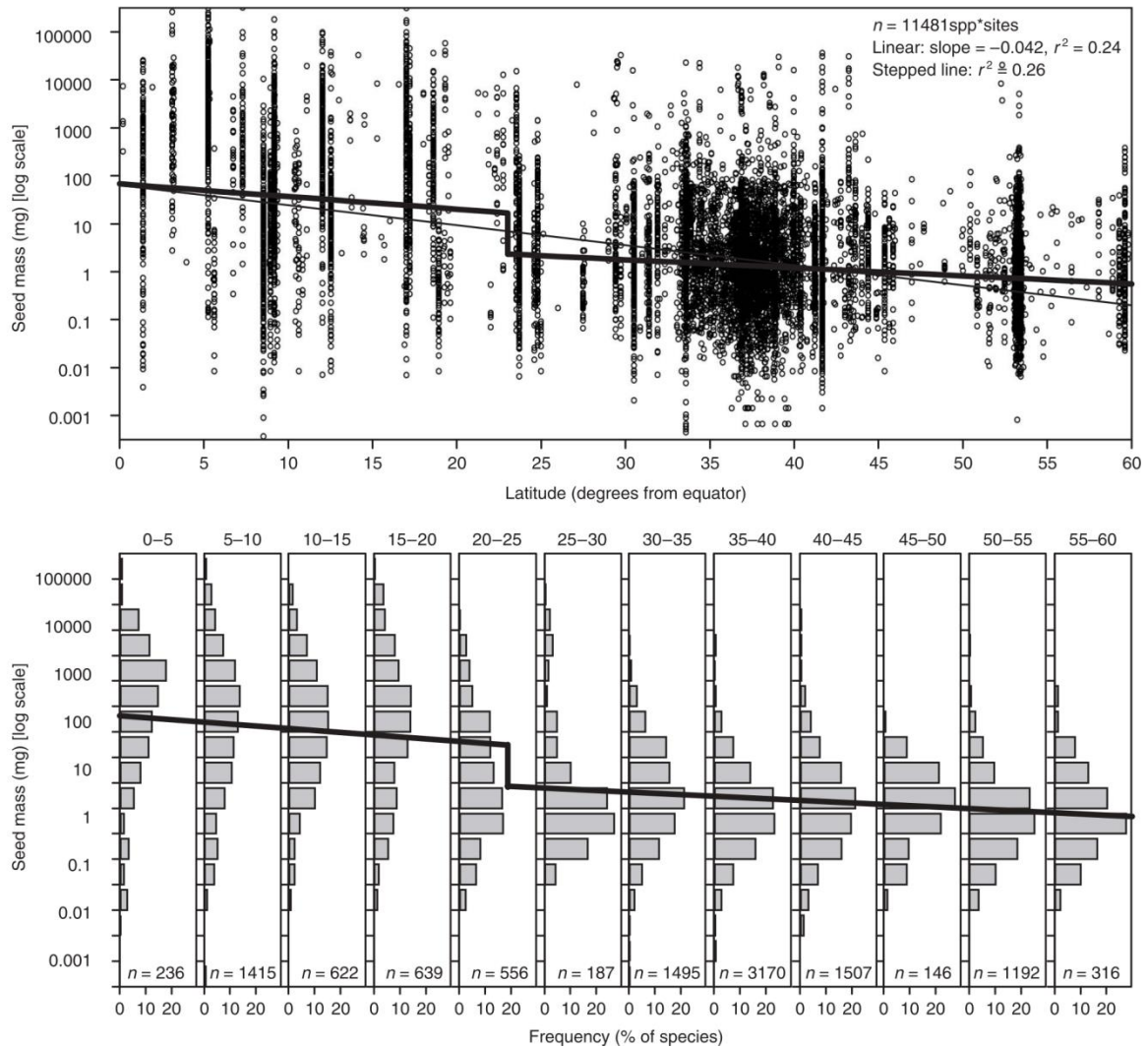


Ilustración 3 Gradiente latitudinal de la masa de la semilla. Tomada de Moles et al. (2007). En la primera gráfica se muestra la relación entre la masa de la semilla de cada especie con la latitud. La línea recta representa los resultados de una regresión lineal y la línea escalonada los resultados de regresiones lineales separadas para especies tropicales y templadas. En la segunda se representan los mismos datos pero separados en rangos de 5 ° de latitud en forma de histogramas de frecuencia.

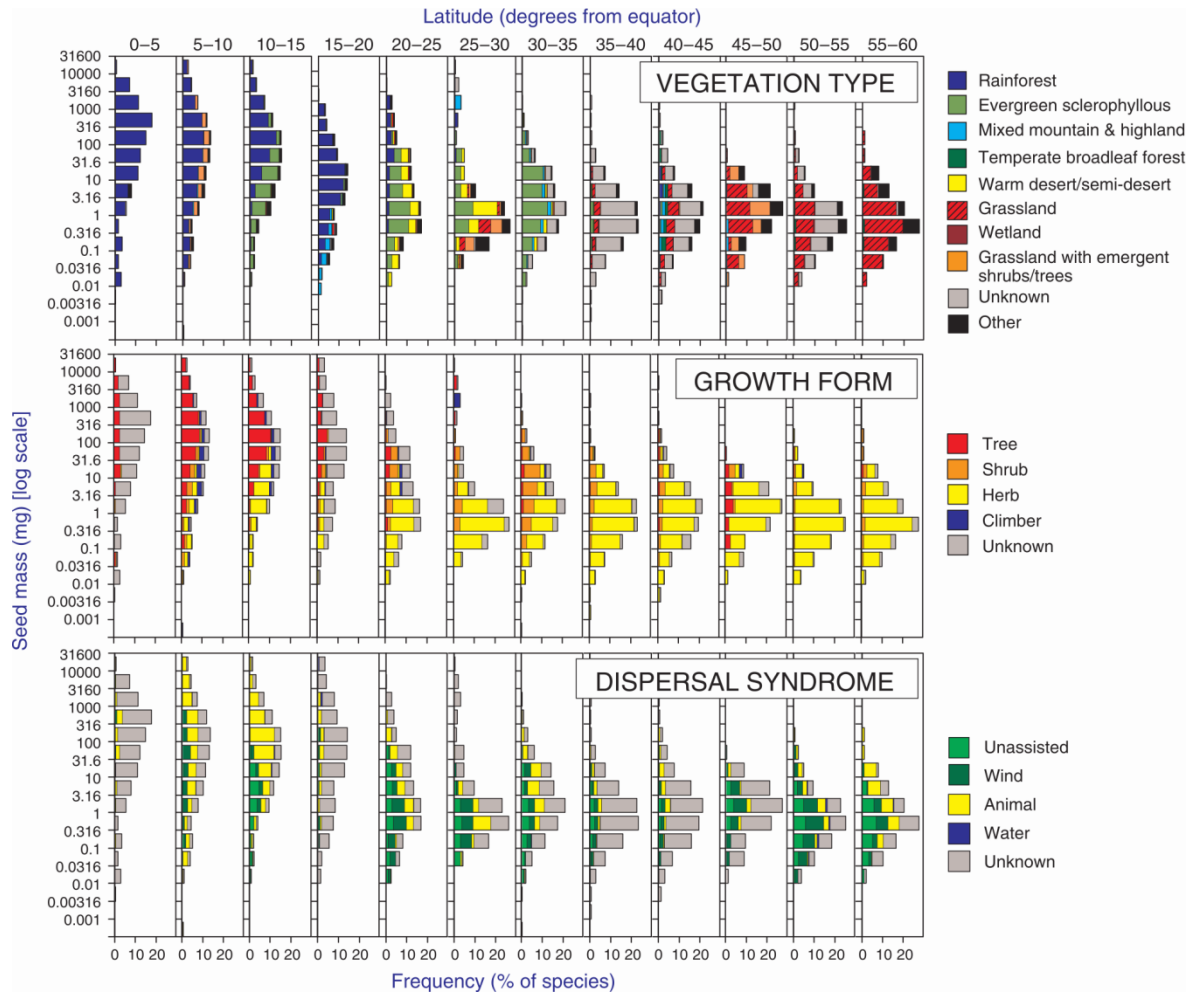


Ilustración 4 Relación entre la masa de la semilla y la latitud según el tipo de vegetación, forma de crecimiento vegetal y síndrome de dispersión. Tomada de Moles et al. (2007).

A partir de los datos de este artículo, se observa que el gradiente latitudinal en la masa de las semillas (incluyendo la caída en el borde de los trópicos) se encuentra explicado casi en su totalidad por cambios en el síndrome de dispersión, tipo de vegetación, NPP y forma de crecimiento vegetal. El hecho de que la forma de crecimiento vegetal es la correlación con mayor importancia sobre el peso de la semilla en esta base de datos global, es consistente con estudios previos basados en la historia evolutiva de la masa de la semilla y con compilaciones previas de especies cruzadas. Por consiguiente, este patrón es consistente tanto a través del tiempo como del espacio (Moles et al. 2007).

Incendios

Las respuestas de las plantas al fuego varían dependiendo de la intensidad, la frecuencia y la duración del mismo. La frecuencia de incendios puede cambiar la estructura de la vegetación y la diversidad de ésta, favoreciendo la presencia de especies tolerantes al fuego y eliminando las más sensibles a este fenómeno. Además, hay que tener en cuenta, la tolerancia de las semillas de dichas especies a las altas temperaturas producidas en el suelo o las copas ya que esto puede tanto acelerar su germinación como matarlas teniendo presente que, cuanto más cerca se encuentren las semillas de la superficie del suelo, a mayores temperaturas serán sometidas (Ribeiro et al. 2010). En consecuencia, Hanley et al. (2001) recogen que la germinación y el éxito del establecimiento para las plantas adaptadas al fuego representa un delicado equilibrio entre la supervivencia a elevadas temperaturas y experimentar temperaturas lo suficientemente altas como para romper la latencia y acelerar la germinación. Debido a que el suelo actúa como un eficaz aislante, este equilibrio se ve muy afectado por la profundidad a la que se entierra la semilla. Además, la respuesta de germinación de las especies almacenadas en el suelo a las diferentes temperaturas producidas en el mismo varía de unas a otras. En el estudio realizado por Escudero et al. (1999) sobre la influencia del fuego en la masa de la semilla de cinco especies diferentes de *Pinus*, se observó que aunque el fuego no es la única fuerza selectiva que moldea las características de las semillas de estos pinos, es incuestionable que ejerce un rol clave, ya que han desarrollado rasgos adaptativos claramente relacionados con éste. Pero los resultados de este estudio no muestran una tendencia única en la relación entre el peso de la semilla y el fuego en ninguna de las cinco especies estudiadas, por lo que, la presencia de una gran variación en la masa de la semilla debería ser una consecuencia del balance entre fuerzas selectivas sobre el peso de la misma actuando en sentido contrario.

Los autores que recogen que las especies de semillas de menor masa poseen una ventaja adaptativa en ambientes propensos a sufrir incendios tienen evidencias de que esto se produce por uno de los siguientes factores: por fuerzas selectivas ligadas a basar su supervivencia en escenarios posteriores al fuego en una dispersión eficiente, como es el caso de *P. sylvestris* y *P. uncinata* (Escudero et al. 1999) o el de especies con serotinia como la *Picea mariana*, el *Pinus contorta* y el *Pinus banksiana* (Johnstone y Chapin, 2006); o una mayor habilidad que las semillas de mayor masa de germinar a altas temperaturas, hipótesis recogida por Hanley et al. (2001), donde la germinación máxima de la especie de semillas ligeras *Trymalium ledifolium* se produjo tras un tratamiento térmico a 120 °C, mientras que la germinación de especies de semillas de mayor peso (*Acacia pulchella* y *Daviesia cordata*) llegó a temperaturas mucho más bajas (100 °C y 80 °C respectivamente), aunque también indican que las más pesadas se benefician de su

capacidad para emerger desde mayores profundidades del perfil del suelo evitando, de este manera, temperaturas que podrían llegar a matarlas.

Por otro lado, aquellos autores que muestran que son las semillas de mayor masa las que se ven seleccionadas en ambientes propensos al fuego lo hacen basándose en resultados que sugieren lo siguiente:

Escudero et al. (1999) reescriben la hipótesis de Keeley de la siguiente manera: “las semillas de mayor masa tienen una mayor probabilidad de sobrevivir a los incendios y de producir plántulas más vigorosas con una menor tasa de mortalidad” y afirman que, en un escenario de competencia como sería el de germinación masiva después de producirse un incendio (el número de plántulas después de que se produzca este fenómeno puede sobrepasar las 8600 plántulas/m²), los individuos que obtienen una ventaja temprana en el tamaño de la plántula deberían anular a sus vecinos más pequeños. Además, mayores reservas en las semillas mejorarían el éxito de las plántulas en ambientes de condiciones severas. Este hecho implica que tanto el tamaño inicial de la plántula como el tiempo de emergencia deberían influir fuertemente en la supervivencia del individuo y en su aptitud final. Esto es consecuente con los resultados de un estudio recogido por estos mismos autores, donde las especies de pino con las semillas de mayor masa son las que presentan una mayor resistencia al fuego; con los de dicho estudio, ya que las semillas que sobrevivieron de *P. pinaster* y *P. canariensis* fueron más pesadas y de mayor tamaño; con los de Daibes et al (2019) donde, en una muestra de 46 especies de leguminosas, el mayor peso de la semilla disminuía la mortalidad de éstas especialmente en el tratamiento de mayor temperatura (200°C); con los de Saracino et al. (2017) donde los embriones de mayor tamaño pueden germinar antes y superar la competencia intraespecífica por el espacio, en lugar de por los nutrientes, que por lo general no son limitantes en sustratos posterior al fuego; con los de Daskalaku y Thanos (2010), que encontraron una mayor ventaja competitiva y supervivencia de la plántula en las semillas más pesadas de *Pinus halepensis*, atribuidas al mayor número de cotiledones; con los de Lahoreau et al. (2006) donde se hace referencia al Efecto del Tamaño de la Plántula y a una mayor posibilidad de rebrotar en plántulas que provienen de semillas de mayor masa y con los de Tavsanoğlu y Çatav (2012) donde los individuos con semillas más pesadas son favorecidos en condiciones posteriores al fuego en *Cistus salviifolius*.

Sin embargo, también hay estudios en los que la aplicación de calor no selecciona una masa de semilla en particular. Tal y como muestran Escudero et al. (1999), en los tratamientos donde se aplicaba calor, *P. halepensis*, *P. sylvestris* y *P. uncinata* no mostraron diferencias entre las semillas que sobrevivían o morían. Además, recogen resultados de otros autores donde

tampoco se encuentran diferencias significativas en la masa de las semillas de dos arbustos pirófitos (*Ulex europaeus* y *U. gallii*) a la hora de la germinación. De manera similar, Delgado et al. (2007), no encontraron influencia del peso de la semilla en la germinación en diferentes tratamientos de calor efectuados sobre individuos del arbusto mediterráneo adaptado al fuego, *Cistus ladanifer*.

Por lo tanto, se pueden diferenciar diferentes mecanismos a partir de los cuales se selecciona el tamaño de la semilla frente al fuego:

El primero de ellos favorece a las semillas de menor masa y consiste en poseer una dispersión eficiente después del paso del mismo. De esta manera, hay una mayor probabilidad de que las semillas encuentren sitios idóneos para la germinación (Escudero et al. 1999).

El segundo mecanismo consiste en que las semillas posean una mayor supervivencia frente al fuego. Esto se puede conseguir de dos formas diferentes: seleccionando semillas de mayor masa al poder emerger desde zonas más profundas del suelo y, de esta manera, estar sometidas a temperaturas menos elevadas ya que el suelo actúa como aislante; o teniendo mayor tolerancia a las altas temperaturas que se producen. En este último punto, hay evidencia mixta sobre la masa de semilla que aguanta mejor mayores temperaturas, hay autores que afirman que son las de mayor masa (Escudero et al. 1999; Daibes et al, 2019), otros defienden que son las de menor (Hanley et al. 2001) y algunos obtienen como resultado que no hay relación alguna (Gutiérrez, 1994; Escudero et al. 1999, para *P. halepensis*, *P. sylvestris* y *P. uncinata*).

El tercero, hace referencia a un escenario de competencia como sería el de germinación masiva después de producirse un incendio. En este ambiente, los individuos que obtienen una ventaja temprana en el tamaño de la plántula deberían desplazar a sus vecinos más pequeños y, además, mayores reservas en las semillas mejorarían el éxito de las plántulas en ambientes de condiciones severas (Escudero et al. 1999). Por lo tanto, en la mayoría de los casos se seleccionarían semillas de mayor masa, pudiendo darse excepciones si fueran las semillas más ligeras las que germinaran con antelación.

Por último, las especies pueden adaptarse al paso de un incendio mediante la capacidad de rebrote. Tal y como recogen Lahoreau et al. (2006), la habilidad de rebrotar requiere reservas para soportar el crecimiento pero también la presencia de brotes viables. Como los nodos de los cotiledones son lugares privilegiados para el desarrollo de brotes en las plántulas, solo los brotes de cotiledones situados por debajo de la superficie del suelo estarán protegidos del fuego. Estos mismos autores recogen diferentes estudios que muestran que la masa de las semillas está

relacionada con el tipo de germinación de las especies de árboles: mientras que las semillas de menor masa se asocian a menudo con los cotiledones epigeos (al germinar, los cotiledones quedan por encima de la superficie del suelo) y fotosintéticos, las semillas más pesadas se asocian con mayor frecuencia con los cotiledones hipogeos (al germinar los cotiledones quedan por debajo de la superficie del suelo) y de almacenamiento. Por lo tanto, el efecto positivo de la masa de la semilla en la supervivencia de la plántula podría ser, en parte, resultado de la correlación entre la masa de la semilla y el tipo de germinación.

Ya explicadas las posibles ventajas tanto de una masa menor como mayor de las semillas, hay que tener en cuenta también que la intensidad del incendio tiene un papel fundamental a la hora de seleccionar la masa de las mismas. Tal y como recogen Hanley et al. (2001), en los incendios de muy alta intensidad, donde las temperaturas de la superficie del suelo pueden superar los 500 °C, dichas temperaturas pueden ser lo suficientemente elevadas como para matar a todas las semillas, excepto a las enterradas a mayor profundidad. En estas situaciones, las predicciones de la relación tamaño de semilla/ profundidad de emergencia de Bond et al. (1999) probablemente se puedan aplicar. Los incendios de menor intensidad, sin embargo, pueden crear un perfil de temperatura del suelo que estimule la germinación de semillas pequeñas cerca de la superficie del suelo, así como la de especies de mayor tamaño que se encuentran a mayor profundidad. ¿Por qué, entonces, las especies de semillas de poca masa difieren la germinación hasta que se alcancen temperaturas relativamente altas en la superficie del suelo? La respuesta puede residir en el hecho de que las temperaturas de la superficie entre incendios pueden superar a menudo los 70 °C. Si la germinación de las especies de semillas pequeñas se produjera bajo estas condiciones, la competencia con la vegetación madura vecina haría bastante improbable que se establecieran de manera exitosa las plántulas provenientes de dichas semillas. Incluso en los incendios más severos, hay normalmente una heterogeneidad en la distribución en la biomasa susceptible de ser quemada y, por lo tanto, se producen parches de temperatura en el suelo. Esto, combinado con las diferentes respuestas de germinación de las especies coexistentes a las temperaturas producidas por el fuego y, a la profundidad a la que se encuentran las semillas en el suelo, hacen que las variaciones en la intensidad del incendio puedan resultar en un patrón altamente variable e impredecible de la emergencia de plántulas después del paso del fuego.

[“Trade-off” masa / número de semillas](#)

En la totalidad de artículos que tratan este tema, ya sea de manera superficial o más exhaustiva, que han sido recopilados durante la realización de este trabajo, se llega a una misma

conclusión: existe un compromiso o “trade-off” entre la masa de las semillas y el número de semillas que un individuo puede desarrollar a partir de una cantidad de energía dada (Leishman y Westoby, 1993; Lake y Leishman, 2003; Moles y Westoby, 2004; Moles y Leishman, 2008; Guo et al. 2010). Por lo tanto, cuantas más semillas se produzcan, menor masa tendrán y viceversa. Sin embargo, hay que resaltar que para las especies invasoras no hay una evidencia clara de que se produzca dicha relación. Tal y como muestran Sober y Ramula (2013), las 39 poblaciones estudiadas de la especie invasora *Lupinus polyphyllus* no se rigen por el trade-off entre masa de semilla/número de semillas, lo que les da ventaja en hábitats con escasez de recursos.

Si bien es cierto que existe este trade-off para casi la totalidad de las especies, tal y como recogen Moles y Westoby (2004), la mayoría de las investigaciones de especies cruzadas sobre la producción de semillas se han centrado en la producción anual de semillas o en el número de semillas que pueden producirse por unidad de dosel al año. Sin embargo, la medida principal del éxito evolutivo es el número total de descendientes supervivientes producidos por un individuo a lo largo de su vida.

La pendiente de la relación entre la masa de las semillas y el número de semillas que las especies pueden producir por unidad de área de dosel por año es -1. Esto quiere decir que un aumento de 10 veces la masa de la semilla supondrá una disminución de 10 veces en el número de semillas producidas. La diferencia entre esta relación y la relación entre la masa de la semilla y la producción de semillas a lo largo de la vida dependerá de las relaciones entre la masa de la semilla y el área del dosel y entre la masa de la semilla y la vida útil de la planta (Moles y Westoby, 2004).

Se esperaría que los doseles más grandes de las especies de semillas de mayor masa influyeran en poseer una mayor fotosíntesis que asignar a la reproducción. Debido a esto, la pendiente de la relación entre la masa de las semillas y el número de semillas producidas por planta individual por año sería menos pronunciada que la pendiente de la relación entre la masa de semillas y el número de semillas producidas por metro cuadrado de dosel año (-1). Como se esperaba, una compilación de datos de la literatura mostró una pendiente de -0,3 (Moles et al., 2004).

No sólo las especies de semillas ligeras tienden a tener copas más pequeñas que las especies de semillas pesadas, sino que también tienden a tener periodos de vida reproductiva más cortos. Esto erosiona aún más la ventaja aparente que tienen las especies de semillas de menor masa durante la producción de semillas. De hecho, no hay relación entre la masa de las

semillas y la producción de éstas a lo largo de la vida. Aunque las especies de semillas ligeras hacen más semillas para una cantidad dada de energía, sus doseles más pequeños y una vida reproductiva más corta derivan en que no producen más semillas que las especies de semillas grandes a lo largo de toda la vida (Moles y Westoby, 2004).

Asociaciones con micorrizas

Solamente se ha encontrado información de un artículo acerca de cómo influye este factor en la masa de la semilla. Éste es el realizado por Foster (1986) en zonas de selva tropical, cuyos resultados muestran que, la infección con micorrizas vesículo arbusculares puede mejorar la absorción de agua y la resistencia al marchitamiento temporal y, además, pueden aumentar la absorción de minerales al reducir el coste energético de adquisición de éstos, particularmente la del fósforo. En consecuencia, aparentemente, la infección con estas micorrizas puede aumentar la supervivencia de las plántulas en muchas especies incluyendo plántulas de muchos árboles tropicales. Gran parte de este efecto se cree que se debe al incremento del área de absorción debido al desarrollo de hifas externas (estructuras filamentosas de los hongos, pueden tener varias funciones, entre ellas captar nutrientes y agua). Esta ventaja disminuye en suelos fértiles.

Este mismo autor recoge que la mayoría de las especies características de estadios de sucesión tardía de bosques tropicales poseen micorrizas o son micótrofas obligadas (que necesitan la micorriza para vivir) y, que estas especies tienden a tener semillas más pesadas. Argumenta que, al desarrollarse la sucesión, si hay hongos micorrícicos presentes, los micótrofos obligados tenderán a reemplazar a las especies no micótrofas y a los micótrofos facultativos ya que las concentraciones de solución mineral en el suelo tienden a disminuir durante la sucesión. De esta manera, las especies persistentes de la selva tropical, cuyas semillas son de mayor masa, tienen una mayor probabilidad ser infectadas por un hongo al poseer un sistema radicular más amplio, obteniendo así una ventaja en suelos con poca disponibilidad de nutrientes de estadios de sucesión tardíos y aumentando la supervivencia de los individuos.

Además, Foster (1986) también expone otros beneficios de las semillas de mayor masa como que las grandes reservas de nutrientes permiten a las plántulas de dichas especies desarrollar amplios sistemas radiculares pre-infección, aumentando de esta manera la

probabilidad de ser inoculadas, y permitiendo una capacidad fotosintética adecuada para permitir las infecciones iniciales (en este caso la planta recibe del hongo principalmente nutrientes minerales y agua, mientras que el hongo obtiene de la planta hidratos de carbono y vitaminas que él, por sí mismo, es incapaz de sintetizar mientras que ella lo puede hacer gracias a la fotosíntesis). Se recoge también en este artículo que las reservas de los cotiledones duran más tiempo en las plántulas de *Sickingia maxonii* (Rubiaceae) que presentan numerosas micorrizas que en aquellas que no están micorrizadas.

Conclusiones

A partir de la realización de este trabajo se han obtenido una serie de conclusiones generales:

- La masa de la semilla se ve influida por la totalidad de factores estudiados. Ésta no es una relación simple, sino que la masa de la semilla se ve sometida a multitud de fuerzas selectivas en diferentes sentidos y, el resultado de la selección natural de la masa de la misma, dependerá de la intensidad con la que actúe cada una de ellas.
- En la actualidad, se conoce con bastante claridad la relación entre la masa de la semilla y la latencia, los diferentes mecanismos de dispersión, la disponibilidad de luz, la presencia y el grosor de la capa de hojarasca, la disponibilidad de agua, la competencia, la herbivoría y el ataque de patógenos, la latitud y el trade-off entre el tamaño de la semilla y el número de semillas.
- Hay factores como la invasividad, la altura de la planta, la forma de crecimiento vegetal, la altitud, los incendios y las asociaciones con micorrizas; que se conoce que se relacionan con la masa de la semilla pero, sin embargo, se deberían realizar estudios científicos específicos para cada uno de ellos con la finalidad de responder a las hipótesis planteadas en la discusión y entender cómo actúan.

Las conclusiones específicas centradas en cada uno de los objetivos desarrollados son las siguientes:

- La latencia posee, como patrón general, una correlación negativa con el tamaño de la semilla.
- Las especies con dispersión no asistida, las que se dispersan por adherencia al exterior de los animales y las de dispersión anemócora tienden a tener semillas muy ligeras,

mientras que las especies dispersadas por agua o por ingestión animal pueden ser bastante pesadas. Con la excepción en este último caso de los frutos carnosos que seleccionarían semillas de menor peso.

- La sombra durante la germinación y el establecimiento se encuentra positivamente correlacionada con la masa de la semilla en ambientes de selva tropical, ambientes húmedos templados y tropicales estacionales.
- La presencia de una capa de hojarasca y el grosor de la misma se relacionan de manera positiva con el tamaño de la semilla.
- Por norma general, si la sequía afecta más a la germinación de las semillas, seleccionará semillas de menor masa; sin embargo, si afecta más a la supervivencia de la plántula, tenderá a seleccionar una masa mayor.
- La invasividad puede seleccionar masas de semilla mayores o menores, dependiendo si la selección natural actúa con mayor fuerza en el hecho de poseer una mayor capacidad competitiva o una capacidad de dispersión respectivamente.
- La altura de los individuos adultos de una especie se correlaciona positivamente con la masa de las semillas de esa especie.
- Si la germinación y el establecimiento de una especie se producen en ambientes de competencia (intra o interespecífica), mayor competencia se relaciona con una mayor masa de las semillas de dicha especie.
- La herbivoría y el ataque de patógenos se relacionan con una masa de semilla tanto menor como mayor. En función de si la presión de los herbívoros o patógenos es más intensa en el estadio de semillas o de plántula respectivamente. Con alguna excepción en el primer caso.
- En relación a la forma de crecimiento, las herbáceas poseen una menor masa de semillas con respecto a los arbustos y, éstos, con respecto a los árboles.
- La altitud tiene un efecto indirecto sobre la masa de las semillas de las especies, es capaz de seleccionar, a través de otros mecanismos, una masa de semilla grande y pequeña.
- La latitud se correlaciona negativamente con la masa de la semilla.
- La presencia de incendios en el ecosistema puede seleccionar mayores y menores masas de semillas, dependiendo si la supervivencia se basa en una mayor capacidad de competir en escenarios posteriores al paso del fuego o en una mayor capacidad de dispersión respectivamente.

- Sí que existe un trade-off entre la masa de la semilla y el número de semillas que es capaz de producir un individuo a partir de una cantidad de energía dada. Pero hay excepciones en las especies invasoras que presentan una liberación de enemigos por su condición de exóticas.
- Las especies de semillas de menor masa no producen más semillas que las de mayor masa al tener en cuenta la totalidad de la vida reproductiva de los individuos y el área de su dosel.
- Las asociaciones con micorrizas influyen positivamente en la masa de la semilla en ambientes con déficit hídrico o de nutrientes.

Bibliografía

- Altuntas, E., & Demirtola, H. (2007). Effect of moisture content on physical properties of some grain legume seeds. *New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science*, 35(4), 423–433. <https://doi.org/10.1080/01140670709510210>
- Aniszewski, T., Kupari, M. H., & Leinonen, A. J. (2001). Seed number, seed size and seed diversity in Washington lupin (*Lupinus polyphyllus* Lindl.). *Annals of Botany*, 87(1), 77–82. <https://doi.org/10.1006/anbo.2000.1300>
- Auld, T. D., & Denham, A. J. (2006). How much seed remains in the soil after a fire? *Plant Ecology*, 187(1), 15–24. <https://doi.org/10.1007/s11258-006-9129-0>
- B. Peco, L. R. and F. M. A. (2016). Seed Size and Response to Rainfall Patterns in Annual Grasslands: 16 Years of Permanent, 20(1), 8–16.
- Baker, G. (1995). Fruit development and performance of nigricans in coastal dune slacks of Europe : extension seed size, 44(March).
- Baker, H. G. (1972). Seed Weight in Relation to Environmental Conditions in California, 53(6), 997–1010.
- Bauk, K., Pérez-Sánchez, R., Zeballos, S. R., Laura Las Peñas, M., Flores, J., & Gurvich, D. E. (2015). Are seed mass and seedling size and shape related to altitude? Evidence in *gymnocalycium monvillei* (Cactaceae). *Botany*, 93(8), 529–533. <https://doi.org/10.1139/cjb-2015-0026>
- Blasco Pérez, M. (2019). *Estudio de la variación de la masa de las semillas de plantas silvestres mediterráneas en función de la precipitación*. Universidad de Zaragoza.
- Da Mota, L. A. S., & Garcia, Q. S. (2013). Germination patterns and ecological characteristics of *Vellozia* seeds from high-altitude sites in south-eastern Brazil. *Seed Science Research*, 23(1), 67–74. <https://doi.org/10.1017/S0960258512000256>
- Daibes, L. F., Pausas, J. G., Bonani, N., Nunes, J., Silveira, F. A. O., & Fidelis, A. (2019). Fire and

- legume germination in a tropical savanna: Ecological and historical factors. *Annals of Botany*, 123(7), 1219–1229. <https://doi.org/10.1093/aob/mcz028>
- Daws, M. I., Hall, J., Flynn, S., & Pritchard, H. W. (2007). Do invasive species have bigger seeds? Evidence from intra- and inter-specific comparisons. *South African Journal of Botany*, 73(1), 138–143. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2006.09.003>
- Delgado, J. A., Serrano, J. M., López, F., & Acosta, F. J. (2008). Seed size and seed germination in the Mediterranean fire-prone shrub *Cistus ladanifer*. *Plant Ecology*, 197(2), 269–276. <https://doi.org/10.1007/s11258-007-9376-8>
- E. L. McWilliams, R. Q. L. and J. P. M. (2014). Variation in Seed Weight and Germination in Populations of *Amaranthus Retroflexus* L., 49(2), 290–296.
- Escudero, A., Núñez, Y., & Pérez-García, F. (2000). Is fire a selective force of seed size in pine species? *Acta Oecologica*, 21(4–5), 245–256. [https://doi.org/10.1016/S1146-609X\(00\)01083-3](https://doi.org/10.1016/S1146-609X(00)01083-3)
- Foster, S. A. (1986). On the adaptive value of large seeds for tropical moist forest trees: A review and synthesis. *The Botanical Review*, 52(3), 260–299. <https://doi.org/10.1007/BF02860997>
- Guo, H., Mazer, S. J., & Du, G. (2010). Geographic variation in seed mass within and among nine species of *Pedicularis* (Orobanchaceae): Effects of elevation, plant size and seed number per fruit. *Journal of Ecology*, 98(5), 1232–1242. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01688.x>
- Hallett, L. M., Standish, R. J., & Hobbs, R. J. (2011). Seed mass and summer drought survival in a Mediterranean-climate ecosystem. *Plant Ecology*, 212(9), 1479–1489. <https://doi.org/10.1007/s11258-011-9922-2>
- Hanley, M. E., Unna, J. E., & Darvill, B. (2003). Seed size and germination response: A relationship for fire-following plant species exposed to thermal shock. *Oecologia*, 134(1), 18–22. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-1094-2>
- Harel, D., Holzapfel, C., & Sternberg, M. (2011). Seed mass and dormancy of annual plant populations and communities decreases with aridity and rainfall predictability. *Basic and Applied Ecology*, 12(8), 674–684. <https://doi.org/10.1016/J.BAAE.2011.09.003>
- Johnson, W. C. (1948). The Selective Interactions of Dispersal, Dormancy, and Seed Size as Adaptations for Reducing Risk in Variable Environments. *Journal of Chemical Education*, 318–321. https://doi.org/10.1007/978-3-642-61320-3_6
- Johnstone, J. F., & Chapin, F. S. (2006). Effects of soil burn severity on post-fire tree recruitment in boreal forest. *Ecosystems*, 9(1), 14–31. <https://doi.org/10.1007/s10021-004-0042-x>
- Kavanagh, P. H., & Burns, K. C. (2014). The repeated evolution of large seeds on islands. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 281(1786). Retrieved from <http://rspb.royalsocietypublishing.org/content/281/1786/20140675.long>
- Lahoreau, G., Barot, S., Gignoux, J., Hoffmann, W. A., Setterfield, S. A., & Williams, P. R. (2006). Positive effect of seed size on seedling survival in fire-prone savannas of Australia, Brazil and

West Africa. *Journal of Tropical Ecology*, 22(6), 719–722.
<https://doi.org/10.1017/S026646740600349X>

- Lake, J. C., & Leishman, M. R. (2004). Invasion success of exotic plants in natural ecosystems: The role of disturbance, plant attributes and freedom from herbivores. *Biological Conservation*, 117(2), 215–226. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(03\)00294-5](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(03)00294-5)
- Larios, E., Búrquez, A., Becerra, J. X., & Venable, D. L. (2014). Natural selection on seed size through the life cycle of a desert annual plant. *Ecology*, 95(11), 3213–3220. <https://doi.org/10.1890/13-1965.1>
- Leishman, M. R., & Westoby, M. (1994). Hypotheses on seed size: Tests using the semiarid flora of western New South Wales, Australia. *American Naturalist*, 143(5), 890–906. <https://doi.org/10.1086/285638>
- Li, Y.-P., & Feng, Y.-L. (2009). Differences in Seed Morphometric and Germination Traits of Crofton Weed (*Eupatorium adenophorum*) from Different Elevations . *Weed Science*, 57(1), 26–30. <https://doi.org/10.1614/ws-08-068.1>
- Lönnberg, K., & Eriksson, O. (2013). Rules of the seed size game: Contests between large-seeded and small-seeded species. *Oikos*, 122(7), 1080–1084. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2012.00249.x>
- Lopez, O. R., & Kursar, T. A. (2007). Interannual variation in rainfall, drought stress and seedling mortality may mediate monodominance in tropical flooded forests. *Oecologia*, 154(1), 35–43. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0821-0>
- Mason, R. A. B., Cooke, J., Moles, A. T., & Leishman, M. R. (2008). Reproductive output of invasive versus native plants. *Global Ecology and Biogeography*, 17(5), 633–640. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2008.00402.x>
- Merino-Martín, L., Courtauld, C., Commander, L., Turner, S., Lewandrowski, W., & Stevens, J. (2017). Interactions between seed functional traits and burial depth regulate germination and seedling emergence under water stress in species from semi-arid environments. *Journal of Arid Environments*, (September). <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2017.07.018>
- Moles, A. T. (2005). A Brief History of Seed Size. *Science*, 307(5709), 576–580. <https://doi.org/10.1126/science.1104863>
- Moles, A. T., Ackerly, D. D., Tweddle, J. C., Dickie, J. B., Smith, R., Leishman, M. R., ... Westoby, M. (2006). Global patterns in seed size. *Global Ecology and Biogeography*, 0(0), 061120101210018–???. <https://doi.org/10.1111/j.1466-822x.2006.00259.x>
- Moles, A. T., & Leishman, M. R. (2008). The seedling as part of a plant's life history strategy. *Seedling Ecology and Evolution*, 217–238. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511815133.012>
- Moles, A. T., Warton, D. I., Stevens, R. D., & Westoby, M. (2004). Does a latitudinal gradient in seedling survival favour larger seeds in the tropics? *Ecology Letters*, 7(10), 911–914. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00647.x>
- Moles, A. T., & Westoby, M. (2003). Latitude, seed predation and seed mass. *Journal of Biogeography*, 30(1), 105–128. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2003.00781.x>
- Moles, A. T., & Westoby, M. (2004). Seedling survival and seed size: A synthesis of the literature. *Journal of Ecology*, 92(3), 372–383. <https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00884.x>

- Moles, A. T., Wright, I. J., Pitman, A. J., Murray, B. R., & Westoby, M. (2009). Is there a latitudinal gradient in seed production? *Ecography*, *32*(1), 78–82. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2008.05613.x>
- Murali, K. S. (1997). Patterns of seed size, germination and seed viability of tropical tree species in Southern India. *Biotropica*, *29*(3), 271–279. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.1997.tb00428.x>
- Murray, B. R., Brown, A. H. D., & Grace, J. P. (2003). Geographic gradients in seed size among and within perennial Australian Glycine species. *Australian Journal of Botany*, *51*(1), 47–56. <https://doi.org/10.1071/BT02069>
- Peco, B., Traba, J., Levassor, C., Sánchez, A. M., & Azcárate, F. M. (2003). Seed Size, Shape and Persistence in Dry Mediterranean Grass and Scrublands. *Seed Science Research*, *13*(01), 87–95. Retrieved from <http://journals.cambridge.org/action/displayAbstract?fromPage=online&aid=704804>
- Pellissier, L., Fournier, B., Guisan, A., & Vittoz, P. (2010). Plant traits co-vary with altitude in grasslands and forests in the European Alps. *Plant Ecology*, *211*(2), 351–365. <https://doi.org/10.1007/s11258-010-9794-x>
- Pluess, A. R., Schütz, W., & Stöcklin, J. (2005). Seed weight increases with altitude in the Swiss Alps between related species but not among populations of individual species. *Oecologia*, *144*(1), 55–61. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0047-y>
- Rejmánek, M., Richardson, D. M., & Pyšek, P. (2013). Plant Invasions and Invasibility of Plant Communities. *Vegetation Ecology: Second Edition*, 387–424. <https://doi.org/10.1002/9781118452592.ch13>
- Ribeiro, L. C., Pedrosa, M., & Borghetti, F. (2013). Heat shock effects on seed germination of five Brazilian savanna species. *Plant Biology*, *15*(1), 152–157. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2012.00604.x>
- Rockwood, L. L. (1985). Seed Weight as a Function of Life Form, Elevation and Life Zone in Neotropical Forests. *Biotropica*, *17*(1), 32. <https://doi.org/10.2307/2388375>
- Saracino, A., Bellino, A., Allevato, E., Mingo, A., Conti, S., Rossi, S., ... Mazzoleni, S. (2017). Repeated stand-replacing crown fires affect seed morphology and germination in Aleppo pine. *Frontiers in Plant Science*, *8*(June), 1–11. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01160>
- Schimpf, D. J. (1977). Seed Weight of *Amaranthus Retroflexus* in Relation to Moisture and Length of Growing. *Journal of Experimental Botany*, *58*(5), 450–453. <https://doi.org/10.1104/pp.62.1.14>
- Söber, V., & Ramula, S. (2013). Seed number and environmental conditions do not explain seed size variability for the invasive herb *Lupinus polyphyllus*. *Plant Ecology*. <https://doi.org/10.1007/s11258-013-0216-8>
- Stromberg, J. C., & Boudell, J. A. (2013). Floods, drought, and seed mass of riparian plant species. *Journal of Arid Environments*, *97*, 99–107. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2013.05.012>
- Tavşanoğlu, Ç., & Serter Çatav, Ş. (2012). Seed Size Explains within-Population Variability in Post-Fire Germination of *Cistus salviifolius*. *Annales Botanici Fennici*, *49*(5–6), 331–340.

<https://doi.org/10.5735/085.049.0604>

- Wang, Y., Wang, J., Lai, L., Jiang, L., Zhuang, P., Zhang, L., ... Baskin, C. C. (2014). Geographic variation in seed traits within and among forty-two species of *Rhododendron* (Ericaceae) on the Tibetan plateau: Relationships with altitude, habitat, plant height, and phylogeny. *Ecology and Evolution*, *4*(10), 1913–1923. <https://doi.org/10.1002/ece3.1067>
- Westoby, M., Jurado, E., & Leishman, M. (1992). Comparative Evolutionary Ecology of Seed Size, *7*(11).
- Winn, A. a, & Gross, K. L. (2009). International Association for Ecology Latitudinal Variation in Seed Weight and Flower Number in *Prunella vulgaris* Published by : Springer in cooperation with International Association for Ecology Stable URL : <http://www.jstor.org/stable/4220219>, *93*(1), 55–62.
- 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. *Journal of Ecology*, *87*(1), 85–97. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1999.00330.x>
- Yi, F., Wang, Z., Baskin, C. C., Baskin, J. M., Ye, R., Sun, H., ... Huang, Z. (2019). Seed germination responses to seasonal temperature and drought stress are species-specific but not related to seed size in a desert steppe: Implications for effect of climate change on community structure. *Ecology and Evolution*, *9*(4), 2149–2159. <https://doi.org/10.1002/ece3.4909>