

120
2ej.



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

BIOLOGIA

**ESTUDIOS SOBRE LA GERMINACION DE GRAMINEAS
DE DUNAS COSTERAS DEL ESTADO DE VERACRUZ**

T E S I S

Que para obtener el Título de

B I O L O G A

presenta

MARIA LUISA MARTINEZ VAZQUEZ

México, D. F.

Mayo, 1988



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

I N D I C E

AGRADECIMIENTOS.....	1
RESUMEN.....	iii
I INTRODUCCION.	
Importancia ecológica de la germinación y la latencia.....	1
II ANTECEDENTES.	
Breve descripción de la región y del área de estudio.....	6
Descripción de las dunas.....	7
III EFECTO DEL AMBIENTE SOBRE LA GERMINACION Y LA LATENCIA	
Latencia y factores que la afectan.....	20
Germinación y factores que la afectan.....	29
IV METODOLOGIA.....	58
V DESCRIPCION DE RESULTADOS.....	73
VI DISCUSION.....	103
VII CONCLUSIONES.....	130
BIBLIOGRAFIA.....	133
APENDICES	
I Comparación de porcentajes finales de germinación.....	139
II Comparación de velocidades de germinación.....	143

AGRADECIMIENTOS

i

En la elaboración de esta tesis me he dado cuenta de lo importante que es la gente que nos rodea para que un trabajo se lleve a cabo con éxito. Tuve la oportunidad de trabajar con una gran cantidad de personas y espero darle el crédito correspondiente a todos y cada uno de ellos; si por ahí alguien se me escapa, espero que no piense que fue premeditado.

La idea de este trabajo se debe a Patricia Moreno-Casasola, quien dirigió esta tesis. Le agradezco sus valiosos consejos y constante apoyo en todos los aspectos teórico-prácticos; así mismo, y sobre todo, le agradezco el interés que siempre ha mostrado por mi formación como bióloga y como persona.

A los miembros del jurado: Dra. Patricia Moreno-Casasola, Dr. Sergio Guevara Sada, Dr. Carlos Vazquez-Yanes, M en C Irene Pisanty Baruch y Dr. Emanuel Rincón Saucedo, agradezco la cuidadosa revisión del trabajo en todas sus etapas.

Agradezco al INIREB por la facilitación de las instalaciones de la estación de Biología de La Mancha; al personal de la estación por su colaboración y su amable trato.

Al Departamento de Ecología del Instituto de Biología, en especial a Emanuel Rincón y Alma Grozco, por permitirme usar las cámaras de crecimiento (CONVIRON) donde se llevaron a cabo parte de los experimentos.

Al personal de las cámaras de usos múltiples de la Facultad de Ciencias, por las facilidades de trabajo y constante interés en el transcurso de la fase experimental de la presente tesis.

Al laboratorio de Fisiología por las facilidades de equipo (potenciómetro) para medir la salinidad del agua de mar con que se trabajó en los experimentos de salinidad.

Al personal y tesisistas de los laboratorios de Ecología y Especializado de Ecología por el material, equipo y asesorías (en breve doy más detalles).

Quisiera agradecer a Irene Pisanty por haberme introducido al estudio de la Ecología, desde el sexto semestre de la carrera y por el interés que despertó en mí hacia esta área de la Biología, a través de sus ilustrativas, interesantes y sobre todo divertidas, clases. También le agradezco a Irene su interés por mí, emocional y profesionalmente y además su invaluable amistad.

A "Tí Valvi" (trapito), mi compañera de penas y alegrías durante este año y medio en que realizamos nuestras respectivas tesis. Siempre me acordare de los momentos que compartimos juntas durante las colectas de semillas, al pelarlas, en las siembras, lavando las cajas de Petri, comparando resultados, quejándonos, alegrándonos...sin alguien con quien compartir todo esto, el trabajo hubiera sido más difícil y lento. Gracias pues por todo.

A "Miris Miris", gracias por su buen humor y apoyo en los momentos difíciles; a Vicki, "Chenti" y Cheli, gracias por estar

ahí y a todos ustedes por sus comentarios e incondicional
amistad. 11

Gracias a Alejandro e Yvonne por la ayuda en todo lo referente al manejo de programas e impresoras, por su amistad y sobre todo, por su gran paciencia conmigo.

Quiero agradecer en especial a Gustavo Valencia por la gran ayuda prestada en cuanto al análisis estadístico de los resultados. El interés con que trabajó para resolver los problemas surgidos en dicho análisis fue muy valioso para mí. Gracias por la asesoría.

Fuen y Silvia C. me ayudaron a reconocer y encontrar las especies en el campo, y también en la colecta de semillas. No sé qué hubiera hecho sin su ayuda.

Aunque esta parte de agradecimientos se está extendiendo mucho, no quiero dejar de mencionar a Sergio (gracias por todo, Doc), Javier Laborde, Miguel-Miguel, "Gorge" (comisionado de relaciones exteriores), Javier Alvarez, Graciela, Irene, Mariana, Silvia I., Rosalia, Consuelito, Julia, Ariel y Totoyo, todos compañeros del laboratorio de Ecología de la Facultad de Ciencias, que hicieron valiosos comentarios para la elaboración de esta tesis, además de que siempre mostraron gran compañerismo.

Gracias a Mari y a la Familia Sánchez, por prestarme su computadora y aguantarme con paciencia en sus casas durante tanto tiempo.

Gracias a Helguita y Trenecito por contar mis semillas germinadas cuando yo estaba fuera de México y por las porras que siempre me echaron.

Final, pero principalmente, agradezco a mi familia todo lo que han hecho por mí y a "lamanina" en especial por su ayuda en los pies de figura.

RESUMEN

A lo largo de la costa del estado de Veracruz, hay sistemas de dunas costeras que presentan una topografía muy particular, en la que se pueden diferenciar varias zonas o áreas con características de exposición al viento, pendiente, movimiento de arena, contenido de humedad, salinidad, etc., diferentes. Muchas de estas zonas presentan especies vegetales características, cuya distribución está relacionada con las condiciones microambientales presentes.

Las semillas elegidas para realizar el presente estudio pertenecen a las siguientes especies: Aristida adscensionis, Panicum virgatum, Andropogon glomeratus, Trachypogon gouini, Panicum repens y P. polycanatum, que son gramíneas de crecimiento amacollado.

Las semillas de las dos primeras especies fueron sometidas a diferentes tratamientos para romper su latencia, aunque sin éxito, por lo que ya no se continuó el trabajo con ellas. Las semillas de las 4 especies restantes fueron expuestas a diferentes condiciones ambientales mantenidas en el laboratorio, con el fin de comprender los efectos que tienen sobre la germinación (tanto en el porcentaje final como en la velocidad en que ocurre) diferentes factores físicos presentes en las dunas: luz y oscuridad, salinidad, profundidad de siembra, termoperiodos, temperaturas constantes y nitratos.

Se obtuvo lo siguiente:

1. Hay una tendencia hacia la insensibilidad a la luz.
2. Panicum repens y P. polycanatum requieren de un termoperiodo para germinar, mientras que Andropogon glomeratus y Trachypogon gouini no. Además, estas dos especies germinan a bajas temperaturas, lo que probablemente les permita una germinación durante la época de Nortes o en otras latitudes.
3. La germinación es inhibida cuando las semillas son enterradas.
4. Las semillas de las 4 especies son tolerantes a la salinidad, aunque unas más que otras.
5. Los efectos de los tratamientos disminuyen conforme las semillas maduran.
6. Es posible que el comportamiento germinativo de las especies ayude a la comprensión de su distribución geográfica.
7. El rango de estrategias germinativas concuerda en muchos aspectos con la variedad de situaciones ambientales presentes en las dunas costeras.

IMPORTANCIA ECOLOGICA DE LA GERMINACION Y LA LATENCIA

"Una semilla es un principio y un fin; es la portadora de la esencia de la herencia; simboliza multiplicación y dispersión, continuidad e innovación; sobrevivir, renovarse y nacer" (Heydecker, 1972).

En las diferentes etapas del ciclo de vida de una planta, los individuos tienen que enfrentarse a limitaciones ambientales, bióticas y abióticas. En cada una de estas etapas (maduración, dispersión, latencia, germinación, establecimiento de plántulas y reproducción) hay una tasa de mortalidad que elimina a una cierta proporción de la población, mientras que la que queda se enfrenta a nuevos obstáculos, que son diferentes para cada especie y para los distintos estados del ciclo de vida. Así, por ejemplo, algunas especies poblaciones e incluso individuos, son más susceptibles a un fracaso en la polinización, otros a la depredación de las semillas y otros a la competencia en el establecimiento de las plántulas. La mayor mortalidad suele concentrarse en las primeras etapas, aunque también puede ser alta a lo largo de toda la vida, o bien en las últimas etapas. Como consecuencia de esto, las especies presentan un conjunto de características que maximizan la oportunidad de que sus descendientes se establezcan y reproduzcan exitosamente (Fenner, 1985). La biología reproductiva de cualquier población de plantas productoras de semillas, refleja un compromiso evolutivo entre los diferentes aspectos de la reproducción (Harper, et al, 1970; Stebbins, 1971)

Una vez que las semillas han pasado por las fases de maduración, dispersión y, en su caso, latencia, con sus consecuentes limitaciones, están listas para germinar, siempre y cuando las condiciones ambientales sean las requeridas por la especie (Fenner, 1985). La regulación temporal y espacial de la germinación es de suma importancia, ya que de esto dependerá que las plántulas (a menudo con limitaciones fisiológicas para enfrentarse a condiciones desfavorables) logren establecerse o no (Rathcke & Lacey, 1985). Por ello, en la formación de la semilla, en su dispersión y germinación, cada especie población e individuo presenta un conjunto de características, acordes con las condiciones locales, que hacen pensar en una tendencia para favorecer el establecimiento de la plántula así como el cumplimiento exitoso del ciclo de vida hasta la producción de semillas (Mayer, 1980/81). Para lograr esto, la semilla debe ser capaz de reconocer los lugares potencialmente apropiados. Sin embargo, la seguridad de un lugar depende de las condiciones que ahí se dan durante y después de la germinación y la semilla sólo puede responder a las condiciones presentes, y no a posibles cambios futuros. Como resultado, las especies responden a una combinación de factores que tienen una alta probabilidad de ser seguidos por otra combinación de factores favorables para el establecimiento (Fenner, 1985). Esto es, se encuentran en lugares que no necesariamente son los óptimos para el crecimiento, reproducción, establecimiento o germinación, en los que, sin embargo todos los eventos pueden ocurrir (Barbour, 1973).

Como se mencionó arriba, al ser dispersadas las semillas de la planta progenitora, se enfrentan a un ambiente heterogéneo en

el que pocos sitios son seguros. La latencia es un mecanismo que regula la germinación bajo condiciones que pueden no ser las adecuadas para el establecimiento de las plantulas. Mientras la semilla permanezca viable, hay posibilidad de que eventualmente germine (Fenner, 1985). Así pues, la latencia es un mecanismo que favorece la sobrevivencia de las especies y la distribución de la germinación en el tiempo y en el espacio, por lo que su importancia se entiende mejor dentro de un contexto ecológico.

La calidad del ambiente alrededor de la semilla puede ser detectada a través de las diferencias en las respuestas a los factores que rompen la latencia, lo que influye en la distribución espacial de la germinación. Por otro lado, la distribución temporal se garantiza extendiendo la germinación durante un periodo por medio de la variabilidad en la sensibilidad a los factores que rompen la latencia (Bewley & Black, 1982).

Tomando en cuenta la distribución temporal de la germinación, resultado de los diferentes grados de latencia y las interacciones ambientales con las semillas, Salisbury (en: Bewley & Black, 1982) propone 4 patrones básicos de germinación:

1. Casi simultánea.- todas las semillas de una cohorte germinan durante un breve periodo de tiempo.
2. Continua.- Hay germinación durante un largo periodo de tiempo, sin presencia clara de picos de germinación.

3. Intermittente.- Germinación irregular durante largos periodos de tiempo. La distribución de dicha germinación es multimodal.

4. Periódica.- Germinación multimodal con cierta periodicidad.

Las diferencias en los requerimientos para romper la latencia no sólo se dan entre especies diferentes sino que también son intraespecíficas. Muchas especies producen semillas que difieren en el grado de latencia, lo que contribuye a la distribución temporal y espacial de la germinación de semillas de una misma población y/o especie. La variación es tal, que las semillas de una misma especie pueden caer en dos o más poblaciones discontinuas con características de latencia y germinación totalmente diferentes. A este hecho se le llama polimorfismo, heteromorfia, heterogeneidad fisiológica o heteroblastismo. El polimorfismo es común en las siguientes familias: Compositae, Cruciferae, Chenopodiaceae, Leguminosae y Gramineae. Se manifiesta por diferencias fisiológicas y morfológicas entre semillas de diferentes plantas e inclusive por variabilidad en la latencia entre semillas de la misma planta. En muchos casos la localización en la planta madre es la que influye en el grado de latencia. Sin embargo, se sabe muy poco sobre el control del polimorfismo, aunque está claro que la regulación es genética, ambiental y además depende de la posición de las semillas en la planta progenitora (Bewley & Black, 1982; Silvertown, 1984).

Hoy en día se conocen muchos de los aspectos fisiológicos de las semillas en estado de latencia y durante la germinación, pero poco se sabe sobre la relación de estos procesos con el ambiente

v los cambios, a menudo bruscos, en las condiciones a que se ven⁵
sujetas las semillas durante su dispersión. Además de los
eventos fisiológicos, los físicos, químicos, bioquímicos y
ecológicos también forman parte de la latencia y la germinación,
por lo que para comprender las estrategias con que las semillas
salen exitosas de todos los obstáculos a que se enfrentan, lo
ideal sería tener un enfoque holístico que considerara la
interacción constante entre el organismo y todos los factores
ambientales que lo rodean (Heydecker, 1972).

Tomando en cuenta lo anterior, los objetivos del presente
trabajo son a) conocer el comportamiento germinativo de las
semillas de seis especies de gramíneas de dunas costeras, en
relación con los factores físicos más drásticos existentes en su
hábitat natural y que afectan su germinación y latencia, y b)
tratar de entender la distribución de las especies en relación
con el ambiente.

Los conocimientos obtenidos a través de este trabajo
permitirán conocer las condiciones más adecuadas para lograr la
germinación de las semillas de estas especies fijadoras de arena,
y por lo tanto, evaluar y proponer mecanismos con los que se
obtengan altos porcentajes de germinación en el campo. Esto
facilitará la posterior creación de viveros y el uso de estas
especies en la fijación de zonas móviles, así como en el posible
suministro de forraje para el ganado de la zona, usando especies
naturales de la región.

II ANTECEDENTES

1. Breve descripción de la región y del área de estudio.

Las especies que se estudiaron en el presente trabajo son gramíneas componentes de varios sistemas de dunas a lo largo de la costa del estado de Veracruz. La descripción detallada de las condiciones físicas de la zona se encuentra en Moreno-Casasola, 1982), por lo que a continuación sólo se describirá brevemente la región.

Las dunas costeras están constituidas por grandes acumulaciones de arena con una forma, tamaño y orientación particulares para cada zona, y que están en función de la velocidad y dirección del viento dominante, así como del tamaño de las partículas. Sobre este sustrato se establece un grupo de plantas características, cuya distribución obedece a un conjunto de factores físicos.

El mosaico vegetacional que se encuentra en estas comunidades indica la existencia de una estrecha relación entre los factores físicos y el conjunto de especies presente. La aspersión salina, se presenta en gradiente en los sistemas de dunas y determina una zonación o distribución de las especies respecto a la orilla del mar.

Por otro lado, hay diferentes factores físicos que no se encuentran a manera de gradiente - como temperatura, profundidad del manto freático, iluminación, nutrientes y movimiento de arena

entre otros - pero que en combinación con los ya mencionados, forman los diversos microclimas de las dunas costeras.

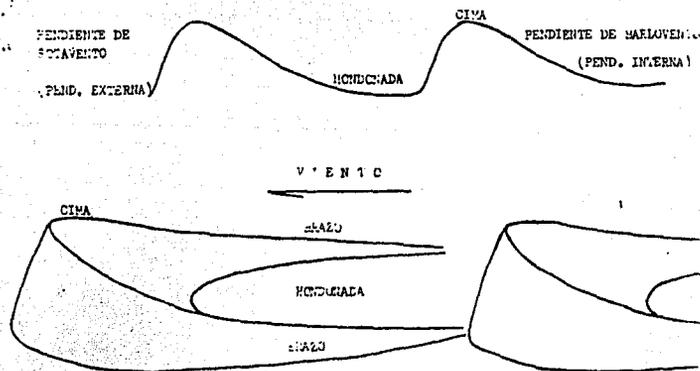
El clima de la zona corresponde al tipo Aw2, cálido, subhúmedo con lluvias en verano. La temperatura máxima extrema es de 34 C, la mínima extrema 16 C y la media anual está entre 22 y 26 C; la precipitación oscila entre 1200 y 1500 mm anuales (Gómez-Pompa et al., 1972 citado por Moreno-Casasola, et al, 1982); el mes con mayor precipitación es variable año con año, siendo los más frecuentes junio y septiembre. Los meses de mayor precipitación coinciden con los de mayor temperatura.

Al hacer una comparación entre la dirección y velocidad de los vientos dominantes con la temperatura y precipitación, se observó que las mayores velocidades corresponden a los vientos con dirección NND (5.5-10.8 m/seg) y las más bajas (2.0 - 4.2 m/seg) a aquellas con dirección SO. Debido a las condiciones meteorológicas de la región, los vientos de mayor intensidad se presentan en las épocas de menor precipitación y temperatura más baja.

2. Descripción de las dunas

Las dunas se pueden definir como una formación topográfica de origen eólico compuesta por partículas de arena depositadas por el viento a partir de una fuente natural de arena. La extensión de la zona de dunas varía desde unos cuantos metros hasta varios cientos (Moreno-Casasola, 1982).

Las dunas presentan una topografía muy particular en la cual se pueden diferenciar varias zonas o áreas con características de exposición, pendiente, movimiento de arena, contenido de humedad, salinidad etc., diferentes. Muchas de estas áreas presentan especies vegetales características en función de las condiciones microambientales presentes (Moreno-Casasola, 1982; Moreno-Casasola et al 1982; Moreno-Casasola y Espejel, 1986). Las diferentes zonas que se pueden apreciar en una duna son: hondonada, pendiente de barlovento (interna), de sotavento (externa), cima y brazos. Sin embargo, cuando el sistema está semiestabilizado, muchas de las pendientes se suavizan y la topografía no es tan clara. Haciendo el esquema de una duna se pueden señalar más fácilmente cada una de las zonas:



ESPECIES CONSIDERADAS

Las semillas elegidas para realizar el presente estudio pertenecen a las siguientes especies: Andropogon glomeratus, Trachypogon quini, Panicum repens, Panicum polygonatum, Aristida adscensionis y Panicum virgatum, que son gramíneas de crecimiento amacollado, cuya altura va desde 20 cm hasta 1 m y el período de fructificación es de mayo a septiembre (Castillo, 1982). Las dos últimas especies fueron sometidas a todos los tratamientos, mencionados posteriormente en la metodología, para romper la latencia, sin que se lograra un porcentaje final de germinación significativamente mayor al 50%, ni a una velocidad rápida. Es por esto que las semillas de dichas especies ya no se expusieron a las distintas condiciones ni se vuelven a mencionar.

La elección de las especies estuvo determinada por la necesidad de contar con gramíneas cuya distribución abarcara diferentes microambientes de las dunas costeras. El microclima afecta el metabolismo de las plantas, semillas, plántulas, etc.; y es modificado por la presencia o ausencia de los organismos vegetales presentes.

El microclima se ve afectado por diferentes factores, entre ellos la pendiente del terreno, el movimiento de la arena y el grado de insolación, de los que dependen el contenido de humedad (fluctuación del manto freático), los nutrientes, la temperatura, la cobertura vegetal, la forma de crecimiento de

Moreno-Casasola (1982) y Moreno-Casasola y Espejel (1986) describen con detalle los microambientes y los tipos de vegetación asociados a estos:

Las hondonadas pueden caracterizarse a través de la fluctuación del manto freático durante el año. Se forman por la alta erosión de dunas móviles. El gran movimiento de las partículas de arena en ocasiones permite el afloramiento del manto freático, constituyéndose así las denominadas hondonadas inundables, ya que al subir el nivel del agua en el subsuelo durante la época de lluvias, estas áreas llegan a inundarse, permaneciendo así durante varios meses.

También existen hondonadas que no llegan a inundarse, y se conocen como hondonadas húmedas. En ambos tipos de hondonadas el manto freático generalmente nunca está a más de 1 m de profundidad, de modo que las raíces de las plantas tienen acceso a la humedad del sustrato a lo largo de todo el año.

Las hondonadas son zonas con alta cobertura vegetal capaz de disminuir la velocidad del viento, favoreciéndose el depósito de arena. Además, también debido a la vegetación, la temperatura de la arena no alcanza valores tan altos como los de la arena desnuda. En estas comunidades con cobertura vegetal cerrada, las temperaturas máximas se dan a cierta altura sobre el sustrato (Chapman, 1976 citado por Moreno-Casasola, 1982).

En las hondonadas húmedas e inundables hay una tendencia hacia la disminución del pH y al incremento en el porcentaje de

materia orgánica, puesto que con la humedad se acelera el proceso de descomposición; hay un incremento en el contenido de Mg y Ca y decrece la cantidad de Na (Moreno-Casasola, 1985a; Moreno-Casasola y Espejel, 1986; Pisanty y García, com.pers., datos preliminares).

Panicum repens alcanza un alto grado de cobertura en las hondonadas húmedas e inundables, donde la vegetación depende en cierta medida del manto freático. En el estudio florístico de las dunas costeras realizado por Moreno-Casasola et al (1982) se obtuvo que para las hondonadas húmedas e inundables hay dos agrupaciones florísticas, en una de las cuales P. repens alcanza un valor de 75% de frecuencia, junto con Hydrocotyle bonariensis. Otras especies frecuentes en esta agrupación son Bidens squarrosa, Cyperus articulatus y Phyla nodiflora, que en conjunto forman una comunidad herbácea baja y cerrada, aunque también se pueden presentar arbustos propios del matorral.

Es notorio el hecho de que Panicum repens aparece únicamente en las zonas que se inundan.

En las hondonadas secas, brazos, cimas, pendientes internas (barlovento) y externas (sotavento) el manto freático se localiza fuera del alcance de las raíces de las plantas y presentan una gran variedad de condiciones topográficas, movimiento de arena, etc. Constituyen hábitats muy diferentes, sobre todo en cuanto a movimiento de arena y condiciones edáficas se refiere, por lo que poseen una gran variedad de agrupaciones florísticas, independientes del manto freático.

En las cimas y pendientes externas e internas de las dunas hay una baja cobertura vegetal y el movimiento de arena es grande, enterrándose o desenterrándose las raíces de las plantas continuamente. En las cimas es donde el viento alcanza su mayor velocidad (Moreno-Casasola, 1982) y está moviendo numerosas partículas de arena, por lo que ésta no llega a alcanzar temperaturas tan elevadas como en los brazos y pendientes. Las cimas son zonas poco estabilizadas donde el pH es alcalino (8.7 en promedio) y la acumulación de materia orgánica es escasa. Las especies que se establecen en estos lugares deben ser tolerantes al desenterramiento y exposición constante de las raíces así como a la constante acreción de arena. Andropogon glomeratus se encuentra en las cimas y en las laderas externas e internas cercanas a las primeras. Es decir, se encuentra en dunas móviles y es de las primeras especies que empiezan a fijar la arena, junto con Chamaecrista chamaecristoides, Trachypogon quoini y Macroptilium atropurpureum. Cuando la zona está más estabilizada A. scoparius var. littoralis y Palafoxia lindenii, entre otras, se establecen (Moreno-Casasola y Espejel, 1986).

En los brazos la cobertura vegetal es mayor que en las cimas y el movimiento de arena aún es alto, pero es menor que en las cimas, debido a la cobertura vegetal presente. Nuevamente en estas zonas las especies son enterradas y desenterradas continuamente. En estos ambientes semiestabilizados las temperaturas máximas se presentan en la superficie de la arena, donde se han llegado a medir temperaturas máximas de 60 C (Moreno-Casasola, 1982). Las fluctuaciones diarias de temperatura pueden ser de hasta 20 C. La acumulación de materia orgánica es

escasa aunque mayor que en las cimas.

En estas zonas semimóviles más planas predominan los grupos formados por Chamaecrista chamaecristoides, Fectis saturejoides, Trachypogon gouini, Andropogon scoparius, Macroptilium atropurpureum, Metastelma pringlei, Falafoxia lindenii, Commelina erecta y Andropogon spp. Esta asociación florística forma un estrato herbáceo bajo que puede ser abierto o cerrado junto con un estrato de pastos más altos (80 - 100 cm) que incluye algunos arbustos bajos.

Trachypogon gouini, gramínea endémica de la costa del Golfo de México, tiene una distribución amplia en el sistema de dunas, abarcando desde el primer cordón detrás de la zona de pioneras, hasta las zonas más estabilizadas. Por ello se puede decir que es una especie en la que parte de la población se ve expuesta a algunas de las condiciones predominantes en la playa (aspersión salina, suelos alcalinos y poca materia orgánica entre otros) y otra a las condiciones predominantes en las zonas semiestabilizadas descritas anteriormente. Trachypogon gouini coloniza áreas en las que la arena ya está siendo estabilizada por otras especies, en especial Chamaecrista chamaecristoides.

Los matorrales son muy diversos y se establecen en las zonas planas. Se desarrollan a partir de las hondonadas húmedas, a las que, poco a poco, van llegando especies arbustivas e incluso arbóreas, que en algunos casos son constituyentes importantes de la selva (Moreno-Casasola, et al, 1982). La humedad es alta, aunque el manto freático no está al alcance de las raíces. En los matorrales hay una tendencia a la acumulación de materia orgánica

y los suelos son menos salinos. Dada la alta cobertura vegetal, la temperatura del suelo es menor que en las zonas no estabilizadas del sistema de dunas.

En estos lugares la vegetación es independiente del manto freático y el movimiento de arena junto con la aspersion salina ya no influyen en la distribución de las plantas (Moreno-Casasola y Espejel, 1986).

Panicum polygonatum domina junto con Perophyllum nummularium, Pectis saturejoides y Bidens squarrosa en los matorrales más bajos y abiertos. Se considera que esta agrupación constituye la transición entre la vegetación herbácea o arbustiva de las zonas secas o húmedas y los matorrales.

Para poder obtener una visión más clara sobre lo dicho anteriormente, se presenta un resumen con las características de cada uno de los microambientes donde crecen las especies estudiadas, en la Tabla 1.

A partir de las descripciones anteriores, se puede decir que las dunas de donde se colectaron las especies estudiadas están cubiertas diferencialmente por vegetación, por lo que presentan diferente grado de movilidad.

El movimiento de la arena implica condiciones particulares de establecimiento y permanencia para las especies, constituyéndose por ello en un elemento esencial del ambiente físico de las dunas, tan importante para las plantas como los nutrientes o el agua.

Ambiente	Hondonadas Húmedas	Cimas	Brazos	Matorrales
Grado de cobertura vegetal	90-100% (muy alta)	40-60% (muy baja)	60-100% (baja)	90-100% (muy alta)
Pendiente	zonas planas	zonas planas (0-10°)	con pendiente (0-30°)	zonas planas a veces con pendiente
Movimiento de arena	mínimo	muy alto	regular	ninguno
Temperatura máxima sobre la arena	mediana (39°C)	baja (30°)	alta (60°C)	mediana (45°C)
Fluctuación del manto freático	menos de 1 m (inundado)	a más de 1 m de profundidad	a más de 1 m de profundidad	a más de 1 m de profundidad
Nutrientes +++	hum M.O. P	pH Na P	pH Na P	N Cl
++	Na Cl	N	N	hum M.O. pH P
+	N pH	hum M.O. Cl	hum M.O. Cl	Na
Agrupación florística (*) especie estudiada	- <u>P. repens</u> (*) - <u>Hydrocotyle bonariensis</u> - <u>Bidens squarrosa</u> - <u>Cyperus articulatus</u> - <u>Phyla nodiflora</u>	- <u>A. glomeratus</u> (*) - <u>Chamaecrista chamaecristoides</u> - <u>T. quini</u> (*) - <u>A. scoparius</u> var <u>litoralis</u> - <u>Palafoxia lindonii</u>	- <u>T. quini</u> (*) - <u>Pectis saturejoides</u> - <u>Chamaecris toides</u> - <u>A. scoparius</u> - <u>A. glomeratus</u> - <u>P. lindonii</u> - <u>Cornelina erecta</u>	- <u>P. polygonatum</u> (*) - <u>Parophyllum nummularium</u> - <u>B. squarrosa</u> - <u>P. saturejoides</u>

Tabla I. Descripción de los microambientes en las dunas costeras de El Morro de La Mancha, donde se encuentran las especies estudiadas. (hum=humedad del sustrato; M.O.= materia orgánica; +++ los valores más altos; ++ valores intermedios; + valores más bajos). (Información de Moreno-Casasola, 1985a; Moreno-Casasola & Espejeli, 1986; Pisanty & García, com.pers., datos preliminares).

El viento es el principal factor que produce el movimiento del sustrato e impide o retarda la estabilización de las dunas carentes de vegetación, lo que es, en muchos casos, problemático para las poblaciones humanas de los alrededores, puesto que provoca el enterramiento de poblados y carreteras. Por este motivo, es importante encontrar aquellas especies que contribuyen a la fijación de la arena, ya sea por su propia propagación vegetativa o por la facilidad de germinación y establecimiento de las plántulas en las condiciones predominantes de las dunas costeras.

Los factores físicos de las dunas varían mucho de un microambiente a otro. Sin embargo, es posible hacer ciertas generalizaciones (basado en Moreno-Casasola, 1982):

1. Existe una clara diferencia entre la temperatura bajo la vegetación y sobre la arena desnuda, donde se alcanzan valores muy altos (52°C).
2. La arena es un mal conductor de calor y por lo tanto, la temperatura del suelo disminuye rápidamente con la profundidad, aún en los primeros centímetros. La máxima temperatura se obtuvo en la superficie de la arena, alcanzándose 59 °C sobre la arena desnuda y 52 °C bajo Chamaecrista chamaecristoides entre las 12:00 y las 14:00.
3. Hay una diferencias entre la temperatura medida bajo diferentes especies a las 12:00 hrs del día. Las especies con una cobertura extensa pero abierta presentan mayores

temperaturas tanto en la superficie de la arena como a 15 cm de profundidad. Además, las fluctuaciones de temperatura son mayores. En cambio, las especies que cubren un área menor pero que crecen de manera mucho más compacta presentan menores temperaturas en la superficie y a diferentes profundidades; las fluctuaciones son menores.

4. Los datos obtenidos de temperatura son importantes para entender las condiciones a las que están sujetas las semillas de especies de dunas costeras, ya que el comportamiento de ellas responde no sólo a las temperaturas máximas y mínimas sino también a los rangos de fluctuación diaria.

Por otro lado, para contenido de humedad, Moreno-Casasola (1982) obtuvo:

1. Para el muestreo realizado en junio que es el inicio de la temporada de lluvias, no existe casi diferencia entre el contenido de humedad de las diferentes zonas (hondonadas secas, inundables, pendiente externa y pendiente interna bajo varias especies y sobre la arena desnuda).

2. Después de la época de lluvias (octubre) se realizó otro muestreo. En este caso se encontraron diferencias en el contenido de humedad entre las distintas zonas. El contenido de humedad de las hondonadas inundables aumentó considerablemente, mientras que en las hondonadas secas el incremento fue mucho menor. En las hondonadas húmedas se encontró una fluctuación importante de humedad durante el día, posiblemente relacionada con el incremento de temperatura.

3. El contenido de humedad del suelo en las dunas sin duda es bajo. En estudios de campo hechos en Gran Bretaña se encontró que la temperatura interna de las dunas alcanza el punto de rocío entre la media noche y las 5:30 am, por lo que hay depósito de rocío en las dunas durante este periodo (Ranwell, 1972, citado por Moreno-Casasola, et al, 1982). Esta es una de las fuentes de donde las plantas obtienen agua.

4. La fluctuación del manto freático es un factor muy importante y su variación determina varios microhábitats ya descritos anteriormente. En los estudios realizados en el campo se encontró que el manto freático asciende rápidamente en época de lluvias en las hondonadas inundables y con menor velocidad en las húmedas y secas sucesivamente.

Finalmente, sobre nutrimentos minerales encontró que hay una fuerte escasez de macronutrimentos, lo que constituye otro factor limitante para el crecimiento de las plantas. Los principales aportes de nutrimentos al sistema provienen de la aspersion salina, la precipitación, la inundación por agua marina, el depósito de detritus y el movimiento de arena (Barbour et al, 1973; Ranwell 1972). Es posible pensar que la morfología, posición topográfica y exposición de tallos y raíces influye en la captación de nutrimentos en la playa y en las dunas.

Moreno-Casasola et al (1982) concluyen lo siguiente para el análisis de suelos: los valores más elevados de pH se presentan en la zona de pioneras y en las partes secas mientras que las zonas húmedas presentan los suelos más ácidos del sistema:

mientras más humedad hay, mayor es el porcentaje de materia orgánica presente; las zonas secas son las más pobres en nutrientes y presentan vegetación abierta, propia de las dunas semimóviles; debido a su riqueza en humedad y nutrientes, en las zonas húmedas es posible encontrar pastizales, vegetación arbustiva y/o arbórea.

Cabe resaltar que las agrupaciones formadas por o que incluyen a las gramíneas, presentan valores de pH, materia orgánica y Calcio muy cercanos entre sí, formando un conjunto relativamente constante (Moreno-Casasola, et al, 1982).

Se puede concluir que la distribución de la vegetación dentro del sistema de dunas está regulada por un conjunto de factores físicos, como son: humedad (profundidad del manto freático), nutrientes, movimiento de la arena (que provoca enterramiento o desenterramiento), temperatura y salinidad (dada por la aspersión salina y por el oleaje en el caso de la zona de pioneras). Estos factores probablemente afectan a las especies a lo largo de sus distintas etapas durante su ciclo de vida, desde la dispersión y germinación de las semillas hasta la madurez sexual de las plantas.

Sabiendo los diversos factores físicos a los que las especies de dunas se enfrentan, es importante conocer los estudios que se han hecho sobre el efecto de estos factores en la germinación y latencia de especies de dunas costeras y que puede servir de referencia para el presente trabajo.

III EFECTO DEL AMBIENTE SOBRE LA GERMINACION Y LA LATENCIA.

Antes de empezar a hablar sobre los factores que afectan la latencia y los procesos de control de la germinación, es necesario aclarar que la ruptura de la latencia no constituye en sí el proceso de germinación, sino que es un requisito, indispensable en muchos casos, para que esta última se dé. Así, una semilla puede necesitar ciertas condiciones ambientales que disparan la germinación (es decir, rompen la latencia), pero que no son las adecuadas para la germinación. Esto es: las condiciones requeridas para romper la latencia no son necesariamente las mismas requeridas para la germinación. Por ello, a continuación se tratarán los temas de germinación y de latencia por separado.

1. Latencia y factores que la afectan

Existen muchas razones por las que una semilla viable no puede germinar, como es el estar seca (condiciones de almacenamiento) o por la carencia de condiciones adecuadas. En estos casos se dice que la semilla está quiescente: cuando el metabolismo y/o el crecimiento disminuyen o se retardan debido al ambiente que no favorece estos procesos. Sin embargo, hay ocasiones en que las semillas están realmente latentes, ya que al ser expuestas a condiciones adecuadas de humedad, temperatura, oxígeno, luz, etc., no logran germinar. Esto sucede por la existencia, en la misma semilla, de algún bloqueo para la germinación. Este bloqueo puede desaparecer lentamente de la semilla por un proceso de postmaduración, o bien por la

aplicación de algún factor no requerido en sí para la germinación, sino para preparar a la semilla para que responda a las condiciones requeridas para esto. Así, una característica de una semilla latente es que puede ser inducida a la germinación con una discontinuidad en las condiciones que la rodean: unas para romper la latencia y otras para la germinación misma (Bewley y Black, 1982). La latencia varía con el tiempo y se ha clasificado de acuerdo con su origen. Sin embargo, hay una gran confusión en los nombres que se les da a las diferentes categorías. Bewley y Black (1982) hicieron una comparación entre los diferentes términos usados:

1. Semillas que desde la planta madre, antes de ser dispersadas, están latentes: latencia, latencia primaria, latencia innata. Requieren un proceso de postmaduración para romper este tipo de latencia.
2. Semillas que no germinan por la presencia de un factor limitante en el ambiente o por la ausencia de un estímulo disparador de la germinación: latencia, latencia primaria, latencia impuesta o relativa.
3. Semillas en las que la latencia persiste aún cuando el factor inhibitorio no está presente: latencia secundaria o inducida.

Los dos mecanismos responsables de cualquiera de estos tipos de latencia son la latencia dentro del embrión o bien la latencia impuesta por la testa (Black, 1972; Bazzaz, 1970; Bewley y Black, 1982; Freas y Kemp, 1983).

La latencia del embrión está dada por su incapacidad de germinar, ya que están inmaduros cuando la unidad de dispersión es liberada y requieren un periodo posterior de desarrollo antes de poder germinar. En el sentido estricto de la palabra, no están latentes.

Los embriones inmaduros son relativamente pequeños, poco diferenciados y deben crecer y desarrollarse para germinar. Esta maduración ocurre mejor bajo condiciones ambientales características para cada especie. Algunas veces este desarrollo termina en una semilla con latencia impuesta por los tejidos que la rodean (Black, 1972; Bewley y Black, 1982).

La inmadurez del embrión puede depender de las condiciones en que se desarrolla la semilla.

Por otro lado, los cotiledones también juegan un papel importante en la latencia del embrión y se ha demostrado que son los responsables de inhibir el crecimiento del eje embrionario. Pero la base fisiológica y bioquímica de su acción es desconocida, aunque se supone la presencia de un inhibidor (ácido abscísico) (Black, 1972; Willemsen y Rice, 1972; Bewley y Black, 1982).

Sin embargo, en la mayoría de las especies la latencia es impuesta por las estructuras que rodean al embrión, normalmente llamada latencia por testa dura, aunque es incorrecto, puesto que estas estructuras incluyen glumas, palea, lemma, pericarpo, testa, perispermo y endospermo. No siempre tienen que ser

eliminadas por completo para que haya germinación, ya que a veces, con un tratamiento (físico o químico) sobre la superficie es suficiente. Estos tratamientos pueden ser perforación, escarificación y exposición a ácido sulfúrico entre otros. Las gramíneas estudiadas tienen diferentes estructuras de protección que se señalan en la tabla 2.

Las estructuras de protección pueden inhibir la germinación de alguna de estas formas: interferencia en la absorción de agua; interferencia en el intercambio gaseoso lo que provoca que haya insuficiencia de oxígeno para soportar el nivel de respiración requerido para la germinación, o bien puede aumentar la producción de inhibidores o que no se oxiden estos; presencia de inhibidores en la cubierta; prevención del escape de inhibidores; la cubierta es un filtro de luz, lo que afecta la proporción de la forma activa e inactiva del fitocromo y restricción mecánica (las cubiertas son muy duras y el embrión no tiene la fuerza necesaria para romperlas) (Bazzaz, 1970; Black, 1972; Roberts, 1972; Grime et al, 1981; Bewley y Black, 1982).

En una especie puede presentarse un tipo de latencia (del embrión) seguido por el otro (cubiertas) (Bewley y Black, 1982). Inclusive, pueden presentar varios en combinación, lo que es común en algunas especies (Silvertown, 1982).

En condiciones ambientales uno o más de los siguientes factores pueden operar para convertir una semilla de latente a no latente (germinable):

a) Luz.- El reconocimiento de los efectos de la luz sobre la latencia de las semillas ha sido objeto de estudio de numerosos investigadores (Wesson y Wareing, 1969; Willemsen y Rice, 1972; Black, 1972; Silvertown y Wilkin, 1983 entre muchos mas). Se ha obtenido que en algunas especies la germinación puede ser activada por la luz, en otras puede ser inhibida y un tercer grupo puede ser insensible a ésta. Los requerimientos de luz tanto en cantidad como en calidad de la misma, son tan variables como las especies, pero el resultado final es que el fitocromo alcanza una proporción de Pfr (forma activa del fitocromo) y Pr (forma inactiva) tal que la germinación comienza. Esta proporción también es variable para cada especie (Black, 1972; Willemsen y Rice, 1972; Smith, 1972; Bewley y Black, 1982).

Es importante, además, no olvidar que la conversión entre ambas formas del pigmento no ocurre en semillas deshidratadas. Se requiere de un cierto nivel de hidratación y una cierta temperatura para que las semillas sean sensibles a la luz roja (660nm), que es la longitud de onda que activa al fitocromo.

Como factor que afecta la latencia, la luz es ecológicamente de gran importancia. Ayuda a que las semillas determinen la posición dentro o sobre el suelo; controla la germinación bajo doseles de vegetación y por último, al interactuar con la temperatura, está involucrada en el control estacional del rompimiento de la latencia (Wesson y Wareing, 1969; Smith, 1972; Black, 1972; Bewley y Black, 1982; Silvertown y Wilkin, 1983).

b) Temperatura.- La temperatura puede actuar de manera independiente o bien en combinación con otros factores, como la luz. En el caso de que exista una interacción entre ambos factores se ha visto que hay un decremento progresivo en el requerimiento de luz conforme la temperatura aumenta. Por otro lado, hay semillas en las que el requerimiento de luz se impone cuando son expuestas a altas temperaturas (Thompson, 1973; 1974; Schat, 1981; Grime, et al, 1981; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1982).

También están aquellas especies en las que la dependencia de la luz para germinar se elimina cuando las semillas imbibidas se ven expuestas a cambios en la temperatura, ya sea con alteraciones diarias de varias horas o bien por cambios bruscos durante un corto periodo de tiempo. Así mismo, las temperaturas bajas también pueden aumentar la respuesta a la luz en otro grupo de especies (Thompson, 1973; 1974; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1982; Bewley y Black, 1982).

El tiempo requerido de exposición a las diferentes temperaturas varía para cada especie, pero el mecanismo de la interacción de la temperatura con la luz aún no está claro. Una posibilidad es que los cambios en la temperatura estén relacionados con la acción y preservación del fitocromo en sus dos formas. Tampoco se sabe a ciencia cierta si los tratamientos con diferentes temperaturas sólo rompen la latencia o si también otros aspectos del crecimiento y la germinación se

manera que la germinación se puede llevar a cabo (Quinlivan, 1961; Evenari, *et al*, 1965; Bewley y Black, 1982; Hanna, 1984; Moreno-Casasola y Grime, 1985).

El tipo y sensibilidad a los factores que rompen la latencia pueden cambiar conforme transcurre el tiempo. El cambio más común es la reducción gradual de la latencia hasta perderla por completo. Este proceso, llamado postmaduración, solo ocurre en semillas que tienen un bajo contenido de agua y es frecuente en la naturaleza, sobre todo en aquellas que pasan por largos períodos de sequía. De esta manera las semillas se hacen total o parcialmente independientes de los requerimientos iniciales y adquieren la habilidad de germinar bajo condiciones que previamente les eran desfavorables (Bewley y Black, 1982).

La postmaduración tiene un efecto gradual y puede eliminar un componente de la latencia (latencia del embrión, por ejemplo), mientras que el otro permanece (testa dura). Estos efectos han sido estudiados en las gramíneas, cuyas unidades de dispersión comúnmente presentan una latencia relativa que se manifiesta por la habilidad de sólo germinar en un cierto intervalo de temperaturas. Este tipo de latencia es roto ya sea por temperaturas bajas durante unos días o bien por la postmaduración de las semillas (Evenari, *et al*, 1965; Bewley y Black, 1982).

Algunos factores importantes en la postmaduración son el contenido de humedad de la semilla, la temperatura y el oxígeno a que se ve sujeta durante este proceso.

5
y los cambios, a menudo bruscos, en las condiciones a que se ven sujetas las semillas durante su dispersión. Además de los eventos fisiológicos, los físicos, químicos, bioquímicos y ecológicos también forman parte de la latencia y la germinación, por lo que para comprender las estrategias con que las semillas salen exitosas de todos los obstáculos a que se enfrentan, lo ideal sería tener un enfoque holístico que considerara la interacción constante entre el organismo y todos los factores ambientales que lo rodean (Heydecker, 1972).

Tomando en cuenta lo anterior, los objetivos del presente trabajo son a) conocer el comportamiento germinativo de las semillas de seis especies de gramíneas de dunas costeras, en relación con los factores físicos más drásticos existentes en su hábitat natural y que afectan su germinación y latencia. y b) tratar de entender la distribución de las especies en relación con el ambiente.

Los conocimientos obtenidos a través de este trabajo permitirán conocer las condiciones más adecuadas para lograr la germinación de las semillas de estas especies fijadoras de arena, y por lo tanto, evaluar y proponer mecanismos con los que se obtengan altos porcentajes de germinación en el campo. Esto facilitará la posterior creación de viveros y el uso de estas especies en la fijación de zonas móviles, así como en el posible suministro de forraje para el ganado de la zona, usando especies naturales de la región.

manera que la germinación se puede llevar a cabo (Quinlivan, 1961; Evenari, et al. 1965; Bewley y Black, 1982; Hanna, 1984; Moreno-Casasola y Grime, 1985).

El tipo y sensibilidad a los factores que rompen la latencia pueden cambiar conforme transcurre el tiempo. El cambio más común es la reducción gradual de la latencia hasta perderla por completo. Este proceso, llamado postmaduración, solo ocurre en semillas que tienen un bajo contenido de agua y es frecuente en la naturaleza, sobre todo en aquellas que pasan por largos períodos de sequía. De esta manera las semillas se hacen total o parcialmente independientes de los requerimientos iniciales y adquieren la habilidad de germinar bajo condiciones que previamente les eran desfavorables (Bewley y Black, 1982).

La postmaduración tiene un efecto gradual y puede eliminar un componente de la latencia (latencia del embrión, por ejemplo), mientras que el otro permanece (testa dura). Estos efectos han sido estudiados en las gramíneas, cuyas unidades de dispersión comúnmente presentan una latencia relativa que se manifiesta por la habilidad de sólo germinar en un cierto intervalo de temperaturas. Este tipo de latencia es roto ya sea por temperaturas bajas durante unos días o bien por la postmaduración de las semillas (Evenari, et al. 1965; Bewley y Black, 1982).

Algunos factores importantes en la postmaduración son el contenido de humedad de la semilla, la temperatura y el oxígeno a que se ve sujeta durante este proceso.

Para dar fin a este apartado, se puede decir que la latencia de cualquier especie puede finalizar no sólo por medio de un factor, sino también por una combinación de estos. Además, puede ser que un factor sustituya a otro o bien que el efecto de uno incremente el de otro. Es decir, la ruptura de la latencia no necesariamente es prerrogativa de un sólo factor, sino que es posible que se requiera la acción combinada de varios y probablemente en la naturaleza esto último es lo que ocurre con más frecuencia. (Bazzaz, 1970; Bewley y Black, 1982; Fenner, 1985).

El hecho de que las semillas tengan algún tipo de latencia les da la posibilidad de que se incorporen al suelo, formando parte del banco de semillas, en el cual pueden permanecer durante mucho tiempo. Si ocurre alguna perturbación, normalmente hay cierta germinación dando lugar a plantas cuyos progenitores pueden haber existido muchas generaciones antes (Fenner, 1985). Altamirano y Guevara (1982), quienes hicieron un estudio sobre banco de semillas en las dunas, obtuvieron un número pequeño de semillas y especies, probablemente debido a la gran movilidad de semillas por la influencia del viento. Las cimas son los lugares donde más semillas encontraron, lo que confirma lo anterior.

2. Germinación y factores que la afectan

Una vez que la latencia se ha roto, los factores requeridos para romperla ya no son necesarios y la germinación ocurre aún sin estos. Sin embargo, el porcentaje y la tasa de germinación

de una semilla no latente se ven afectados por diferentes factores (temperaturas, luz, oxígeno, CO₂, disponibilidad de agua, salinidad, enterramiento, etc.) que actúan durante un tiempo relativamente prolongado.

A continuación se discutirán los factores ambientales que más comúnmente regulan la germinación de semillas no latentes y se tratará de discutir su operación en un contexto ecológico.

a) LUZ

La luz puede promover la germinación, actuando probablemente desde la primera hasta las últimas etapas del proceso germinativo. Actúa cuando emerge el hipocótilo y la radícula. En este momento las células se empiezan a elongar trayendo como consecuencia el crecimiento de los órganos ya mencionados. También actúa en las primeras etapas de la germinación, aunque en este caso no se sabe bien como es el mecanismo (Black, 1972; Bewley y Black, 1982). Los requerimientos de luz (calidad, cantidad y características del fotoperíodo) son tan variables como las especies (Sauer y Struik, 1964; Wesson y Wareing, 1969; Smith, 1972; Ayodele-Cole, 1977; Bewley y Black, 1982).

Como ya se mencionó antes, el fitocromo es el responsable de la sensibilidad a la luz y la proporción de sus dos formas (activa e inactiva) en la semilla es importante para que la germinación pueda llevarse a cabo.

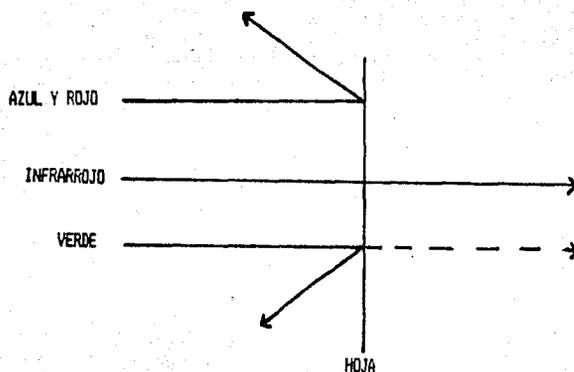
Dada la gran capacidad de reversibilidad de las dos formas del fitocromo, es necesario que transcurra un cierto tiempo con la proporción requerida para que el Pfr active la semilla y se inicie la germinación antes de que las condiciones ambientales (por ejemplo luz infrarroja) conviertan al Pfr en Pr. Al periodo de tiempo durante el cual el Pfr actúa exitosamente y después de éste la reversión del pigmento ya no es inhibitoria, se le llama tiempo de escape. El tiempo de escape es el tiempo durante el que el Pfr debe estar presente para asegurar el inicio de la germinación (Wesson y Wareing, 1969; Black, 1972; Bewley y Black, 1982). Por otro lado, la tasa de conversión de una forma del pigmento a otra, depende de la proporción entre las dos, lo que también puede funcionar como una forma de control.

A través del equilibrio fotoestacionario del fitocromo, la semilla es capaz de detectar la calidad de luz del ambiente, restringiendo de esta manera la germinación a lugares donde la calidad de luz es la adecuada para la especie (Sauer y Struik, 1964; Wesson y Wareing, 1969; Smith, 1972; Bewley y Black, 1982).

Smith (1972) estudió la composición espectral de la radiación natural obteniendo que las proporciones relativas de luz roja e infrarroja no cambian significativamente a lo largo del día. Sin embargo, a través de una hoja es totalmente diferente y la composición de la luz se ve alterada. Las longitudes de onda correspondientes a la luz azul (450-500 nm) y a la roja (660) no penetran la hoja; la luz verde se transmite en una pequeña cantidad, aunque la mayoría es reflejada y la

infrarroja pasa casi por completo. Las hojas verdes actúan como filtro de infrarrojo. Así, la luz que llega abajo de un dosel es infrarroja con un poco de verde al medio día por lo que el Pfr es transformado en Pr y la germinación se ve inhibida en aquellas especies que requieren luz. Lo anterior refleja las características de absorbanza y transmitancia de las hojas.

Haciendo un esquema de lo dicho anteriormente tenemos:



El hecho de que requieran luz de cierta calidad y en cierta cantidad es ventajoso para aquellas semillas enterradas que necesitan estar en la superficie del sustrato para lograr un establecimiento exitoso. Si germinaran a grandes profundidades sus escasas reservas no les permitirían sobrevivir hasta que llegaran a la superficie para poder fotosintetizar. Por otro lado, si germinaran bajo un dosel, quizás no serían capaces de competir eficazmente con las plantas próximas. Gracias al fitocromo y a la irradiación con luz infrarroja las semillas son capaces de detectar su proximidad con otras plantas, en función

de la luz filtrada. De este modo, permanecen inhibidas hasta que³³ el ambiente luminoso es el adecuado y puede, por lo tanto, soportar la fotosíntesis y establecimiento de las plántulas (Sauer y Struik, 1964; Smith, 1972; Bewley y Black, 1982). Las semillas que muestran un requerimiento de luz son generalmente de especies colonizadoras y su tamaño suele ser pequeño. Wesson y Wareing (1969) en su trabajo sobre el papel de la luz en la germinación de poblaciones naturales de semillas de malas hierbas, concluyen que la luz es un factor que dispara la germinación de la mayoría de las semillas enterradas.

En contraste con lo anterior, hay semillas que se ven estimuladas a germinar cuando están enterradas o bajo un dosel. Estas son semillas grandes, con muchas reservas y de comunidades cerradas cuyas plántulas se pueden establecer exitosamente si la germinación ocurre bajo esas condiciones de luz (Smith, 1972).

Los requerimientos de luz pueden ser desde un segundo hasta varios días con o sin un periodo de oscuridad intermedio. Es decir, hay semillas que para poder germinar requieren días cortos y otras días largos; algunas especies presentan un control fotoperiódico. En los casos en los que se necesita un periodo de oscuridad intermedio, la duración de este periodo oscuro es de vital importancia puesto que fotoperiodos potencialmente estimulatorios no pueden sumarse si el periodo de oscuridad es muy largo. Una caída en los niveles de Pfr, resultado de una reversión oscura, puede explicar el efecto desfavorable de periodos prolongados de oscuridad (Black, 1972; Bewley y Black, 1982).

Por otro lado, se sabe que hay variaciones de respuestas aun entre individuos de una misma población. La base de esta heterogeneidad es genética y ambiental. La parte ambiental está determinada por "experiencias" ocurridas durante la maduración y postmaduración de las semillas, tanto en la propia semilla como en la planta madre. La distribución espectral de la luz es uno de los muchos factores que influyen sobre el polimorfismo en el comportamiento germinativo de poblaciones naturales (Sauer y Struik, 1964; Bewley y Black, 1982; Silvertown y Wilkin, 1983).

Las diferencias de las especies en la sensibilidad a los tipos de luz puede ser un factor importante en su distribución (Sauer y Struik, 1964; Wesson y Wareing, 1969; Bewley y Black, 1982; Silvertown 1983).

Redondeando este punto se puede decir que el fitocromo "permite" a las semillas "reconocer" si están enterradas o no; detectar la proximidad con otras plantas y cuando la luz tiene un efecto en conjunto con la temperatura, les permite conocer la estacionalidad del ambiente. Todo esto tiene como resultado la modulación de la germinación, del crecimiento y desarrollo de las plántulas.

Para el caso de semillas de especies de dunas costeras se han obtenido respuestas a la luz muy diversas. Algunas requieren luz para germinar, otras se ven inhibidas por ésta y un tercer grupo de especies no presentan diferencias en la respuesta germinativa entre la luz y la oscuridad. La sensibilidad a la luz puede o no cambiar conforme aumenta la edad de las semillas;

esto depende de la especie (Westra y Loomis, 1966; Barbour, 1970; Harty y McDonald, 1972; Keren y Evenari, 1974; Pemadasa y Lovell, 1975; Ayodele-Cole, 1977; Schat, 1983).

La ventaja ecológica de la respuesta negativa a la luz parece ser que la germinación cerca de o sobre la superficie de la arena, puede exponer a las semillas y plántulas al peligro del movimiento de arena y de sequía. Al ser inhibidas por la luz aumenta la probabilidad de establecimiento (Bewley y Black, 1982).

A través de la sensibilidad a la luz las semillas son "capaces" de "seleccionar" una cierta profundidad para germinar, en la que están protegidas de una posible sequía y donde la distancia para la emergencia de las plántulas no sea demasiado grande (Barbour, 1970; Harty y McDonald, 1972; Keren y Evenari, 1974; Ayodele-Cole, 1977).

Por otro lado, la respuesta positiva a la luz permite a las semillas germinar en lugares donde hay claros en la vegetación, las posibilidades de la presencia de competidores disminuyen y el ambiente luminoso puede, por lo tanto, soportar la fotosíntesis y establecimiento de las plántulas. Las semillas que muestran un requerimiento de luz son generalmente de especies colonizadoras y su tamaño suele ser pequeño (Westra y Loomis, 1966; Schat, 1983).

En condiciones naturales las semillas pueden ser enterradas debido a arena movida por el viento (acresión) y la profundidad a que queden enterradas puede influir en la germinación y emergencia de las plántulas (Femadasa y Lovell, 1975).

Es de suponerse que cuando las semillas son enterradas en el suelo es esencial que estén sujetas a cierto tipo de latencia para que puedan sobrevivir. Esto es necesario ya que en un momento cualquiera las semillas pueden encontrar las condiciones requeridas para germinar (Roberts, 1972). En su trabajo, Femadasa y Lovell (1972) encontraron que las semillas se ven forzadas a permanecer latentes como resultado del enterramiento y el grado de esta latencia impuesta aumenta conforme las semillas están enterradas a mayor profundidad. La germinación y emergencia se reducen conforme aumenta la profundidad.

Las semillas de las especies capaces de formar un banco, desarrollan un requerimiento de luz durante el enterramiento. La latencia y la sensibilidad a la luz cambian, y este cambio puede o no ser cíclico. Este cambio cíclico es explicado por Bewley y Black (1982) del siguiente modo:

a) El desarrollo de una latencia secundaria sensible a la luz es debido a una anaerobiosis parcial o a la acumulación de un inhibidor, ambos en condiciones de enterramiento.

b) Hay un cambio en el nivel total de fitocromo y pérdida de Pir por reversión térmica.

En un principio se pensó que las bajas concentraciones de oxígeno y altas concentraciones de CO₂ dentro del suelo, eran los factores inhibitorios de la germinación en semillas enterradas (Bibbey, 1948; en Roberts, 1972). Sin embargo, Harper (1957) (citado por Roberts, 1972) determinó por medio de una serie de experimentos que estos factores no son los responsables de la latencia. Parece ser que la luz es el factor más importante. Finalmente, Wesson y Wareing (1969) supusieron que el enterramiento induce una dependencia de la luz en semillas que antes no la requerían y por medio de una serie de experimentos encontraron que al estar enterradas, las semillas desarrollan una latencia impuesta que se elimina cuando son expuestas a la luz. Parece ser que esto se debe a un inhibidor gaseoso producido por las mismas semillas.

Wells (1959) (citado por Roberts, 1972) demostró que en un suelo arenoso la luz puede penetrar hasta 10 cm de profundidad y que las longitudes de onda más largas (700-740 nm, que incluye al infrarrojo) son aquellas que penetran más. La transmisión de luz a través del suelo es muy pobre y sólo penetra un 2% (Bewley y Black, 1982). Sin embargo, la irradiación recibida no es suficiente ni en cantidad ni en calidad para que puedan germinar aquellas especies que necesitan luz.

Las semillas no latentes y que están cerca de la superficie pueden crecer exitosamente hasta plántulas después de la germinación. Pero si están enterradas a cierta profundidad, aunque germinen, se terminarán sus reservas alimenticias antes de que los tallos alcancen la superficie y empiece la fotosíntesis. La mayoría de las semillas que se encuentran en el suelo son muy pequeñas y tienen que estar cerca de la superficie para que la germinación termine en un establecimiento exitoso de la plántula. Por ello, las semillas de estas especies tienen mecanismos que impiden la germinación cuando no están cerca de la superficie. Tienen una latencia impuesta relacionada con el ambiente (Roberts, 1972).

Pemadasa y Lovell (1975) encontraron que la variación de respuestas a diferentes profundidades de siembra parece estar relacionada con el tamaño de la semilla; mientras mayor sea, menor será el efecto de la profundidad, ya que el tamaño y vigor de la plántula están relacionados con las características de la semilla. Asimismo, estos autores observaron que el enterramiento tiene un mayor efecto en la emergencia que en la germinación. A profundidades mayores de 1 cm obtuvieron germinación pero no emergencia y las plántulas germinadas, no emergidas, eran débiles, pequeñas y estaban etioladas.

Un prerrequisito para la sobrevivencia de semillas en el suelo es su habilidad de permanecer viables. El patrón de sobrevivencia depende de una serie de factores y de las interacciones que tienen entre sí. Tomando esto en cuenta,

Shaffer y Chilcote (1969) (citados por Roberts, 1972) propusieron un modelo matemático en el que el total de la población de semillas de una sola especie enterradas en un momento dado, es la sumatoria del porcentaje de semillas con latencia impuesta, el porcentaje de semillas con latencia inducida, el porcentaje de semillas que germinan y no emergen, el porcentaje de las semillas que nunca fueron viables, semillas que envejecen y semillas que son depredadas. Sin embargo, algunos de estos parámetros son muy difíciles de medir.

Los efectos de la luz (promotores e inhibidores) en relación con el enterramiento pueden ser una manera de asegurar la posición más favorable en el suelo para germinar: las semillas pequeñas se ven perjudicadas si la germinación ocurre a profundidades grandes, debido a su cantidad limitada de reservas. Si el enterramiento les impone un requerimiento de luz, la germinación sólo ocurre cuando están cerca de la superficie, lo que les es más favorable para el establecimiento de las plántulas. Por otro lado, hay semillas (en general grandes) que deben estar lo suficientemente enterradas para que las plántulas se puedan establecer. En estas circunstancias el efecto inhibitorio de la luz les es favorable (Bewley y Black, 1982).

La distribución de las especies vegetales en las dunas está relacionada, entre otras cosas, con la cantidad de movimiento de arena que cada una pueda soportar, por lo que este movimiento es un factor importante.

Se ha observado que algunas especies de dunas costeras sobreviven y se reproducen exitosamente bajo una cantidad considerable de acresión y erosión, mientras que otras son menos tolerantes a este factor y se encuentran en las zonas donde hay poco movimiento de arena. Las respuestas diferenciales de las especies están dadas por características biológicas inherentes de cada una de ellas.

Las respuestas de especies vegetales a la acumulación de arena han sido estudiadas experimentalmente en pocos casos a pesar de que hay muchas explicaciones ecológicas y ecofisiológicas para este comportamiento. La acumulación de arena produce un crecimiento vigoroso en algunas de estas especies, incrementándose la altura y cobertura vegetal, lo que convierte a estas especies en excelentes fijadoras de dunas (Disraeli, 1984, citado en Moreno-Casasola, 1985b).

Resumiendo, se puede decir que pocas especies pueden tolerar las condiciones de las partes más móviles del sistema y que desaparecen en las zonas más estabilizadas donde hay una composición de especies más rica (Moreno-Casasola, 1985b).

Las semillas de especies de dunas costeras presentan respuestas germinativas muy diversas cuando son enterradas por la arena. Por un lado, hay especies en las que la germinación y emergencia de las plántulas se ve disminuida con el enterramiento. Las semillas se ven obligadas a permanecer latentes como resultado del enterramiento y el grado de esta latencia impuesta aumenta con la profundidad. Al ser

desenterradas las semillas son capaces de germinar rápidamente y ocupar el espacio carente de vegetación de los claros. Parece ser que la intercepción de la luz es la que impide la germinación y también la existencia de sustancias inhibitorias presentes en las cubiertas de las semillas (Barbour, 1970; Femadasa y Lovell, 1975; Schat, 1983).

Por otro lado, otras especies necesitan estar enterradas para germinar, debido al efecto inhibitorio que tiene la luz en ellas. La profundidad debe ser tal que excluya la luz, pero que no impida la emergencia de las plántulas. Estas semillas necesitan tener grandes cantidades de reservas y deben ser por lo tanto, relativamente grandes (Harty y McDonald, 1972; Keren y Evenari, 1974).

Cuando el enterramiento a cierta profundidad no afecta la germinación, el individuo adquiere ciertas ventajas: escapa de los depredadores y evita la posible desecación antes del establecimiento de la plántula (Davidson y Barbour, 1977).

c) SALINIDAD

La salinidad del sustrato es uno de los factores ambientales a los que las semillas de pastos duneros se enfrentan durante la germinación. Las semillas se ven expuestas a diferentes regimenes de salinidad, que van desde inmersión completa en agua de mar (con las mareas altas) durante periodos cuya duración puede ser considerable, hasta la

aspersión salina ocasional. Y siendo la germinación una etapa crucial en la historia de vida de cualquier planta, es de esperarse que las especies costeras muestren cierta tolerancia a la salinidad (Seneca, 1969; Lesko y Walker, 1969; Keren y Evenari, 1974; Woodell, 1983).

Una de las etapas más críticas en el ciclo de vida de las halófitas es el periodo de germinación y establecimiento, ya que la superficie del suelo suele tener salinidades mayores que en el subsuelo, lo que representa un ambiente mucho más extremo para las semillas que para la planta adulta. Esto es un problema en la etapa de germinación para especies que habitan ambientes salinos (Keren y Evenari, 1974; Ungar, 1978).

En su revisión bibliográfica sobre germinación de semillas de halófitas, Ungar (1978) concluye que los resultados de numerosas investigaciones indican que las halófitas son generalmente más tolerantes a la sal que las glicofitas, aunque la germinación óptima ocurre en condiciones no salinas. La tolerancia máxima a la salinidad varía entre las taxa, pudiéndose encontrar un continuo de cambios en los límites de dicha tolerancia. Sin embargo, todas las especies de plantas vasculares investigadas hasta la fecha indican que conforme aumenta la concentración de sales, sobrepasando así los niveles óptimos de germinación, hay un retraso en el inicio de ésta y una reducción en el número total de semillas germinadas. Este retraso y reducción final de la germinación puede ocurrir a concentraciones muy bajas de salinidad para las especies poco tolerantes o a concentraciones muy altas para las halofitas.

Una característica importante de las semillas de halófitas, a diferencia de las glicofitas, es su capacidad de permanecer latentes con salinidades altas y germinar cuando esta ha disminuido. Este hecho asegura que una porción de la población sobreviva, germine y complete su ciclo de vida cuando las condiciones sean más favorables y es de importancia para la sobrevivencia de las especies de lugares donde hay fuertes fluctuaciones en las condiciones salinas del suelo. Por otro lado, algunas semillas de halófitas tienen características que les permiten flotar en agua. Estas especies no pueden germinar en agua de mar; sin embargo, sus porcentajes de germinación aumentan después de haber estado inmersas durante cierto tiempo, iniciándose la germinación antes y a una mayor velocidad; además, la imbibición es mayor. De esta manera el mar actúa como agente dispersor de semillas costeras y después de flotar cierto tiempo, llegan a nuevas playas donde pueden germinar si las condiciones son menos salinas, por ejemplo, después de una lluvia (Uhvits, 1946; Lesko y Walker, 1969; Barbour, 1970; Ungar y Hogan, 1970; Harty y McDonald, 1972; Keren y Evenari, 1974; Davidson y Barbour, 1977; Ungar, 1978; Hnatiuk, 1979; Hocking, 1982; Schat, 1983; Berger, 1984).

La recuperación de las semillas al ser expuestas a salinidades más bajas, indica que no hay una toxicidad iónica permanente y que la inhibición por exceso de sales puede ser un efecto osmótico, ya sea impidiendo la imbibición o inhibiendo alguna actividad hormonal o enzimática (Uhvits, 1946; Seneca, 1969; Ungar y Hogan, 1970; Ungar, 1978; Hocking, 1982; Schat, 1983).

Estudios sobre los efectos específicos de los iones (Na y Cl entre otros) en la germinación de halófitas han sido poco concluyentes, ya que no se han empleado soluciones isotónicas por lo que los resultados no son tan claros. Sin embargo, en los estudios realizados con varias glicofitas se observaron los efectos de los iones. El NaCl que es una de las sales más importantes en el habitat de las halófitas, resultó ser la sal con menores efectos tóxicos en las pruebas realizadas con soluciones isotónicas. Asimismo, también se encontró que el Na⁺ se acumula en ambos tipos de semillas, pero en especies halófitas no se han encontrado efectos tóxicos de los iones, lo que indica una posible diferencia de respuesta a la salinidad entre glicofitas y halófitas (Uhvits, 1946; Ungar, 1978).

También se han encontrado interacciones sinérgicas entre la salinidad y la temperatura: combinaciones de estos dos factores que excedan el óptimo requerido reducen la germinación y los límites de tolerancia mucho más que los factores por separado. La temperatura puede afectar los límites de tolerancia de especies halófitas (Ungar y Hogan, 1970; Ungar, 1978). Aún no se sabe por qué la salinidad es más inhibitoria a altas temperaturas, aunque una posible explicación es que la susceptibilidad de las enzimas a sufrir daño por la sal varía con la temperatura.

Ungar (1978) concluye que el conocimiento del comportamiento de las semillas de halófitas está muy limitado en lo referente a las condiciones naturales a que están sujetas

durante la germinación. Se necesitan mas estudios para poder entender las diferencias en tolerancia a la salinidad entre las especies.

En su trabajo sobre salinidad y patrones de germinación en plantas costeras, Woodell (1983) encontró tres tendencias de acuerdo con el tipo de respuesta a la salinidad:

1. La germinación disminuye conforme aumenta la salinidad. Sin embargo, al ser transferidas a agua dulce, la germinación se ve incrementada, pero no sobrepasa el porcentaje final de germinación alcanzado en agua dulce. Las semillas que caen en este grupo son de dunas o de la línea de mareas, donde hay aspersión salina, pero rara vez son inundadas por agua de mar. Las semillas de este grupo pueden dispersarse por el mar y establecerse después de la dispersión ya que una lluvia les puede quitar el exceso de sales.

2. La germinación se ve fuertemente inhibida a concentraciones no muy altas, pero al transferirse a agua destilada se recuperan y germinan igual o un poco menos que con agua dulce. La recuperación no es total. Las especies de este grupo son de hábitats inundables por agua de mar, de manera relativamente frecuente.

3. La germinación es variable, algunas especies germinan con altas salinidades, pero otras no. Al ser transferidas a agua destilada germinaron más que las que no estuvieron en agua de mar. Es decir, el tratamiento salino estimula la germinación posterior.

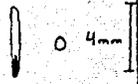
ESPECIE	PESO DE 1 SEMILLA (mg)	LONGITUD DE 1 SEMILLA (mm)	ESTRUCTURAS PROTECCION	FORMA
<u>A. glomeratus</u>	0.35	1.4	2 glumas y 1 lema	
<u>T. guini</u>	1.5	3.95	2 glumas, lema, palea	
<u>P. repens</u>	0.67	2.08	1 gluma	
<u>P. polygonatum</u>	0.14	0.95	glumas, lema palea	

TABLA 2. Morfología comparativa de las semillas de las 4 especies estudiadas. El peso se obtuvo basando 20 semillas de cada especie y promediando; la longitud es el promedio de 20 mediciones.

Por otro lado, Uhvits (1946) y Bewley y Black (1982) hablan de especies que se ven afectadas por la salinidad y que ya no se pueden recuperar. Probablemente esto es debido a la acumulación de iones en niveles tóxicos cuyos efectos continúan en agua dulce.

La habilidad de estas especies de germinar rápidamente al ser puestas en agua dulce, les confiere el potencial para un rápido establecimiento después de la dispersión o inundaciones por agua de mar, seguido por lluvia.

Seneca (1969) hizo estudios sobre la germinación de cuatro pastos de dunas costeras. La salinidad del sustrato es uno de los factores ambientales a los que las semillas de estos pastos duneros se enfrentan durante la germinación. Generalmente, los periodos de salinidad muy alta (por ejemplo con las mareas altas) duran poco tiempo, aunque en los lugares mas bajos y planos el periodo de exposición puede ser de duración considerable. En su trabajo obtuvo dos tipos de respuestas un poco diferentes a las encontradas por Woodell (1983): 1. El porcentaje de germinación disminuye conforme aumenta la salinidad y 2. No hay un decremento gradual en el porcentaje final de germinación, sino que esto permanece estable hasta que la salinidad alcanza ciertos valores umbrales de concentración y entonces la germinación disminuye rápidamente. La salinidad máxima tolerada antes de que se inhiba la germinación es variable para las diferentes especies halófitas (Lesko y Walker, 1969).

En estos estudios, Seneca (1969) encontró diferencias interespecíficas en las respuestas a alta salinidad. Aquellas especies sujetas a inundaciones frecuentes de mar, resultaron ser las más tolerantes, mientras que las otras, sujetas más a aspersión salina que a inundaciones, son menos.

Las plantas expuestas al agua de mar muestran generalmente respuestas de germinación consistentes, que pueden estar relacionadas con la duración e intensidad de su exposición a agua de mar en sus hábitats naturales. Ninguna requiere sal, pero aquellas que con más probabilidad son expuestas al agua de mar, son estimuladas por esta (Lesko y Walker, 1969; Woodell, 1983).

Otro tipo de sales a las que también se ven expuestas las semillas son las sales de nitrito (NO_2) y nitrato (NO_3), cuyos iones pueden ayudar a romper la latencia. Así, la nitrificación del amonio como respuesta a la actividad de la microflora puede jugar un papel muy importante en la ruptura de la latencia de las semillas (Hegarty, 1978).

En estudios realizados por Vicente (1973) y Westra y Loomis (1966) se obtuvo que la aplicación de KNO_3 estimula la germinación de semillas almacenadas durante diferentes períodos de tiempo. Además, el tratamiento con nitratos hace innecesario el requerimiento de termoperiodo y la luz.

Los nitratos, termoperiodos y la luz pueden tener fuertes interacciones entre sí, y sus efectos son muy diversos,

puesto que van desde disminuir hasta aumentar la germinación, dependiendo de la especie y la edad de las semillas. En algunos casos la interacción de los factores es necesaria para que la germinación se incremente (Roberts, 1972; Hegarty, 1978; Hocking, 1982).

d) TESTA DURA

Como ya se mencionó en párrafos anteriores, las estructuras de protección de las semillas (en particular la testa), pueden inhibir la germinación en alguna de las siguientes formas: interferencia en la absorción de agua, en el intercambio gaseoso, presencia de inhibidores químicos en alguna de las estructuras de protección, actúan como barrera de escape contra los inhibidores en el embrión, modifican la calidad y cantidad de la luz que llega al embrión o bien tienen un efecto mecánico (Bewley y Black, 1982).

La impermeabilidad al agua es uno de los principales factores responsables del retraso en la germinación de semillas de muchas especies y la presencia de esta característica varía en el tiempo y en diferentes localidades. Este fenómeno se debe, por lo menos parcialmente, a la existencia de requerimientos ambientales específicos para que ciertas especies o ecotipos puedan germinar. En algunos casos estos requerimientos pueden ser modificados por la acción del ambiente sobre las semillas, cambiando así la permeabilidad al agua en las cubiertas de la semilla (Evenari et al., 1965).

En su trabajo de efectos del ambiente sobre la planta madre y la dureza de las semillas, Evenari et al (1965) encontraron que el grado de impermeabilidad de la testa se ve fuertemente afectado por las condiciones en las que creció la planta madre: las semillas producidas en días cortos resultaron ser más permeables que las producidas por plantas que crecieron en días largos. Además de lo anterior, la dureza de la testa es debida al grado de desecación después de la dispersión.

Quinlivan (1961) hizo estudios para detectar el efecto de la temperatura sobre la dureza de la testa. Concluye que los datos experimentales muestran que la ruptura de la testa parece ser un proceso continuo, aún a temperaturas bajas constantes. El proceso de ablandamiento es acelerado por las altas temperaturas constantes y aún más por un termoperiodo. En general, el máximo ablandamiento fue obtenido con fluctuaciones de temperaturas muy semejantes a las que se presentan en el campo durante el verano. Así, sin descartar otros factores, como la acción de la microflora del suelo o cambios de la humedad es posible sugerir que las fluctuaciones de temperatura son un factor importante y probablemente el principal en la ruptura de la testa en condiciones ambientales.

Este fenómeno se presenta en semillas de especies de dunas costeras, en las que hay una clara respuesta a las fluctuaciones de temperatura. Moreno-Casasola y Grime (1985) encontraron que los termoperiodos con grandes amplitudes fueron efectivos para romper la latencia impuesta por la testa dura, aunque las

fluctuaciones más intensas pueden llegar a ser letales para el embrión. El efecto de un termoperíodo es acumulativo. Puesto que con fluctuaciones de temperaturas menores, aplicadas durante más tiempo, se obtienen los mismos resultados y se rompe la latencia por testa dura.

Este tipo de respuestas permite a las especies detectar y colonizar zonas carentes de vegetación o sin cobertura vegetal densa (Moreno-Casasola y Grime, 1985).

e) TEMPERATURA

Se ha observado que la temperatura afecta la germinación y esto se asocia con la desnaturalización de proteínas a temperaturas altas y bajas. Las semillas de algunas especies no germinan a temperaturas constantes; otras requieren fluctuaciones diarias o bien pueden germinar en un intervalo grande de temperaturas (Thompson, 1973). En el caso de las semillas que necesitan un termoperíodo se piensa que requieren ciertos cambios conformacionales para promover el proceso germinativo. Sin embargo, los cambios pueden ser inhibidos a temperaturas muy bajas o bien, las proteínas se desnaturalizan a temperaturas muy altas. De ahí que la temperatura y el intervalo de fluctuación al que puede haber germinación sea limitado (Bewley y Black, 1982).

En su estudio sobre efectos de temperaturas fluctuantes en la germinación, Thompson (1973) discute la dificultad de definir una fluctuación: el efecto de un termoperíodo se hace

manifiesto porque la tasa de germinación es mayor que a temperaturas constantes. Sin embargo, hay especies que requieren una fluctuación de solo 1.5° C para que el porcentaje y la tasa de germinación aumenten. Thompson propone que hay un continuo de respuestas germinativas en un continuo de fluctuaciones térmicas que van desde mínimas hasta extremas. Este continuo abarca todas las respuestas a las temperaturas.

Algunos de los procesos que se ven afectados por este factor son la tasa de respiración, la tasa de difusión, cambios en la fluidez de las membranas, la tasa de germinación, tasa de imbibición y procesos físicos y químicos en general (Hegarty, 1972) (Bewley y Black, 1982). Los porcentajes y las tasas de germinación máximas tienden a ocurrir dentro de un cierto intervalo de temperaturas característico para cada especie y fuera de éste van disminuyendo (Hegarty, 1972).

Las fluctuaciones térmicas a que se ven sujetas las semillas en condiciones naturales pueden variar de acuerdo con la temperatura del sustrato, el color de las semillas y su posición en relación con la superficie del suelo. A su vez, la temperatura de la superficie de la arena varía según la época del año, el color, la presencia o ausencia de viento y la cantidad de cobertura vegetal presente. Así, es posible encontrar semillas de diferentes especies expuestas a distintas fluctuaciones de temperatura en un lugar cualquiera.

del sistema de dunas. Si están enterradas se verán expuestas a un régimen térmico diferente al de las que están en la superficie (Quinlivan, 1961).

Las respuestas a fluctuaciones térmicas hacen manifiesta la importancia de un sistema sensor capaz de responder a cambios diurnos de temperatura y a características del lugar donde están las semillas: sobre el suelo, enterradas, cerca del agua, flotando en agua, etc. También se ha observado que a menudo la expresión de dichas respuestas depende de la interacción entre temperatura y luz (Thompson, 1973, 1974).

Los estudios sobre las respuestas a temperaturas diferentes son muchos y los resultados son muy variados. Schat (1981) encontró que hay especies con polimorfismo en la respuesta a dicho factor, aún dentro de una misma población, y no necesariamente corresponden a un polimorfismo morfológico. Este hecho tiene importancia ecológica, puesto que puede dispersar la germinación en el tiempo.

Por otro lado, Femadasa y Lowell (1975) observaron que la tasa y el porcentaje final de germinación se ven afectadas por la temperatura, la edad de las semillas y también las condiciones y tiempo de almacenamiento. Además, dichos autores encontraron que dependiendo de las condiciones a que son expuestas las semillas, los patrones de germinación varían desde continua hasta simultánea.

La temperatura tiene muchos efectos sobre la germinación, tan variados como lo son las especies, pero se puede decir que, en general, las temperaturas óptimas suelen ser aquellas que se presentan en los sitios donde las plántulas tienen una mayor probabilidad de establecerse.

Las fluctuaciones de temperatura en el sustrato del hábitat de los pastos de dunas costeras son muy extremas y las semillas tienen la capacidad de responder a las condiciones térmicas de su hábitat (Seneca, 1969; Keren y Evenari, 1974).

Hay numerosos trabajos sobre los efectos y requerimientos de temperatura para especies de dunas costeras y en general se pueden hacer varias agrupaciones en función de las respuestas encontradas:

a) Semillas que requieren pasar por una temperatura fría antes de germinar (Westra y Loomis, 1966; Seneca, 1969; Ungar y Hogan, 1970; Seneca y Cooper, 1971; Seneca, 1972; Pemadasa y Lovell, 1975; Schat, 1983). Se asume que las bajas temperaturas llevan a la destrucción de los inhibidores del crecimiento presentes en la semilla (Westra y Loomis, 1966; Bewley y Black, 1982) y se sugiere además que las altas temperaturas imponen una latencia (Pemadasa y Lovell, 1975).

b) Semillas en las que las altas temperaturas aumentan la velocidad y el porcentaje de germinación (Barbour, 1970; Seneca, 1972; Ayodele-Cole, 1977).

c) Semillas que requieren un termoperiodo para poder germinar (Seneca y Cooper, 1971; Seneca, 1972; Harty y McDonald, 1972; Davidson y Barbour, 1977; Schat, 1983).

d) Semillas que sólo germinan a temperaturas constantes (Ungar y Hogan, 1970; Barbour, 1970).

e) Semillas que germinan en un rango muy amplio de temperaturas, y que, en general, no se ven afectadas por éstas. (Harty y McDonald, 1972; Keren y Evenari, 1974; Berger, 1984).

f) Las temperaturas toleradas dependen de la latitud de las poblaciones (Seneca y Cooper, 1971; Seneca, 1972).

Cabe señalar que en algunas especies la temperatura requerida para la germinación se hace un factor menos limitante conforme las semillas van madurando (Harty y McDonald, 1972; Pemadasa y Lovell, 1975; Schat, 1983).

f) HUMEDAD

Los estudios sobre el comportamiento de semillas en la superficie del suelo han demostrado que la microtopografía del sustrato y el contenido de agua afectan notablemente el porcentaje de germinación. Así, las semillas pueden germinar solo si el microambiente y las propiedades de

la semilla son tales que hacen posible una ganancia neta de agua. Dicho transporte de agua depende del potencial de matriz del sustrato y de la naturaleza y tamaño del área de contacto entre la semilla y el agua. Algunas de las propiedades de la semilla importantes para este proceso son la permeabilidad de la testa, la formación de mucílago, la forma, el tamaño y las regiones de entrada de agua particulares (Harper y Benton, 1966; Comes y Elberse, 1976).

El régimen de humedad requerido varía para cada especie, de tal manera que las semillas germinan en un cierto régimen hídrico que favorecerá el establecimiento posterior de las plántulas. Algunas de las propiedades del sustrato importantes para la aportación de agua a la semilla son la succión y permeabilidad, que en su conjunto conforman el potencial de matriz del medio (Collis-George y Sands, 1959, 1962). Otra característica que debe tener el sustrato es que el contacto semilla-agua debe ser tal que no interfiera con la aireación, puesto que se inhibe entonces la germinación (Seagley, 1963).

Un caso particular del efecto de la humedad en la germinación es cuando las semillas son sometidas a tratamientos de humedad-sequía-humedad sucesivamente, durante uno o varios ciclos. Algunas especies requieren estos ciclos y no germinan hasta que han tenido varios periodos de sequía y humedad en el suelo, antes de que la humedad del sustrato (o cualquier otro factor ambiental) disparen la germinación. Muchos autores han reportado que estos ciclos aumentan la uniformidad y las tasas de germinación cuando las semillas son

finalmente colocadas en un sustrato continuamente húmedo (Hegarty, 1978; Baskin y Baskin, 1982).

En condiciones naturales las semillas pasan por periodos de humedad-sequia y como el tiempo de imbibición previa es acumulativo algunas de las que se han mojado y secado varias veces requieren poco tiempo de imbibición para germinar, mientras que las que no han pasado por estos ciclos requieren más tiempo. De esta manera las plántulas se pueden establecer antes de que la humedad del suelo sea un factor limitante y la probabilidad de sobrevivir es mayor aún (Baskin y Baskin, 1982).

Los ambientes poco húmedos (como es el caso de las dunas) tienen fluctuaciones hídricas muy drásticas que posiblemente permiten el desarrollo de la semilla, ya sea por cambios en la testa o bien por cambios fisiológicos del embrión (como alteraciones de las membranas) (Hegarty, 1978). Sin embargo, el tiempo de imbibición inicial es crítico, ya que mientras más avanzada este la germinación y el crecimiento del embrión, la resistencia de éste a la deshidratación va disminuyendo (Bewley y Black, 1982).

Tomando en cuenta todo lo anterior, se puede decir que es poco probable encontrar mecanismos comunes del control de la germinación comunes a todas las especies, ya que es la diversidad de respuestas lo que estimula la diversidad de las especies (Hegarty, 1978). Sin embargo, los resultados ecofisiológicos que se obtengan, pueden aportar explicaciones sobre el comportamiento germinativo de las especies estudiadas.

IV METODOLOGÍA

Las preguntas básicas inicialmente planteadas en esta investigación son: ¿existe alguna relación entre la germinación de especies de dunas costeras y las condiciones microclimáticas de cada microambiente presente en estas?; y si existe, ¿cuáles son los factores físicos que tienen un mayor efecto? Con el objeto de resolver parcialmente estas preguntas, en este trabajo se ha partido de una serie de conocimientos básicos sobre la ecofisiología de la germinación, para diseñar una secuencia sencilla de experimentos con la finalidad de conocer la respuesta expresada en porcentaje y velocidad de germinación de las semillas de un conjunto de especies de gramíneas, presentes en las dunas costeras cuyas características ya han sido descritas en párrafos anteriores.

La respuesta de las semillas, expresada a través de la germinación, se estudio en condiciones experimentales de laboratorio y en relación con factores físicos del medio ambiente de su hábitat natural. Toda la información obtenida fue finalmente utilizada para elaborar algunas hipótesis sobre el comportamiento germinativo de las semillas y las posibles tendencias en sus respuestas a diferentes factores ambientales.

El presente trabajo se realizó con semillas pertenecientes a las siguientes especies: Andropogon glomeratus, Trachypogon gouvini, Panicum repens y P. polygonatum, cuya distribución abarca diferentes microambientes, como ya se describió con anterioridad.

Los experimentos realizados en el transcurso de esta investigación se presentan en el diagrama de flujo de la Fig.1 que fue diseñado para dar a la experimentación un ordenamiento lógico y obtener el máximo de información comparable de cada especie mediante un mínimo de manipulaciones experimentales.

Las peculiaridades de cada uno de los pasos de la investigación son las siguientes:

Recolección

Las semillas empleadas se obtuvieron principalmente en el área de la estación de Biología de El Morro de La Mancha del INIREB, aunque en algunos casos también se realizaron colectas en otros sistemas de dunas costeras cercanos. Las localidades de colecta se muestran en la Fig.2.

Las colectas de semillas se realizaron de mayo a octubre de 1986 y de mayo a septiembre de 1987, que es la época de fructificación de la mayoría de las gramíneas de dunas costeras (Castillo, 1982):

ESPECIE	LUGAR	FECHA Y NO. DE COLECTA
<u>A. glomeratus</u> (Hack)	Quijote, Pirata	(May-Jun 86 y 87) (833)
<u>T. quinii</u> (Fourn ex. Hems1)	Morro de la Mancha	(Ago 86 y Sep 87) (2074)
<u>P. repens</u> (L.)	Paso de Doña Juana	(May-Jun 86 y 87) (2067)
<u>P. poligonatum</u> (Nees)	Morro de La Mancha	(Sep 86 y 87) (2044)

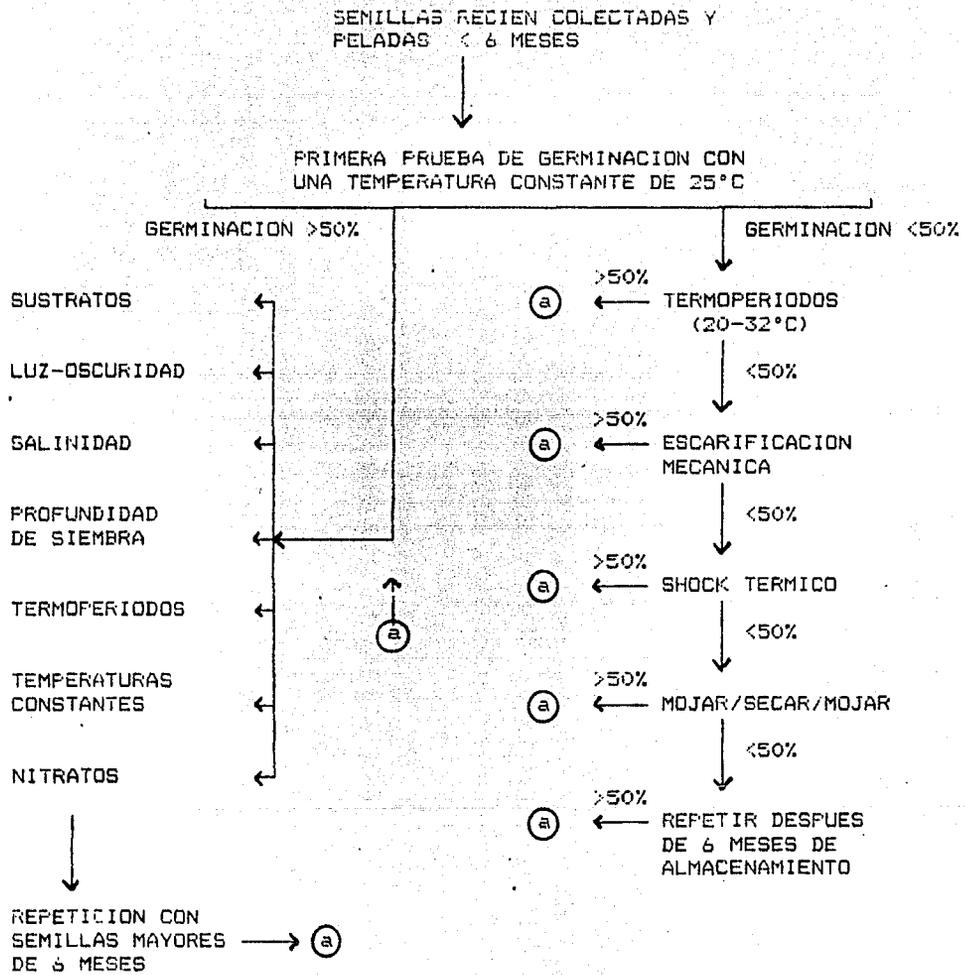


Fig. 1. Diagrama de flujo donde se describe la metodología empleada en el trabajo.

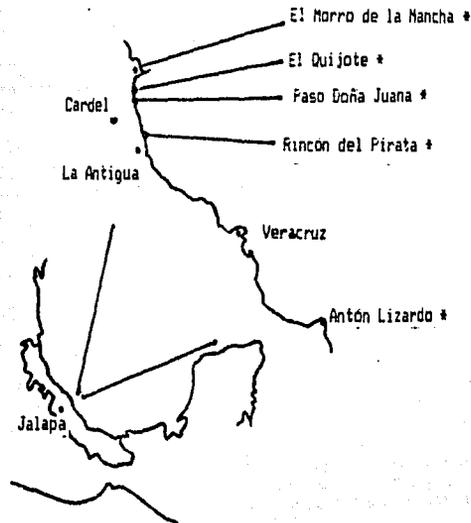
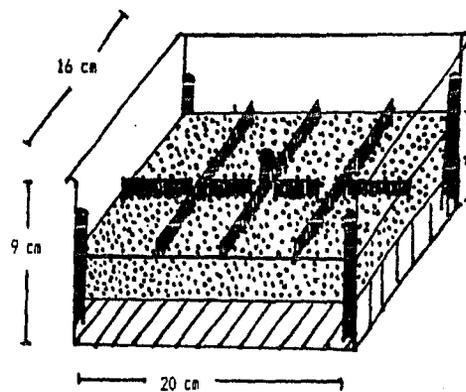


Fig.2. Localización de las zonas de colecta, señaladas con un asterisco (*).

DISTANCIAS:	Morro de La Mancha	60 Km al N de Veracruz
		30 Km al NE de Cardel
	Paso Doña Juana	15 Km al NE de Cardel
		45 Km al N de Veracruz
	Anton Lizardo	10 Km al S de Veracruz
	El Pirata	22 Km al N de Veracruz
		8 Km al SE de Cardel
	El Quijote	50 Km al N de Veracruz
		20 Km al Ne de Cardel



0.5, 1.0 ó 2.0 cm de arena seca

2 cm de arena saturada con
agua destilada

Fig.3. Esquema de la metodología de la profundidad de siembra.

Las semillas se colectaron directamente de las espigas de las plantas, recogiendo solamente aquellas ya maduras (es decir, las que se desprenden fácilmente de la espiga al pasar la mano por esta), asegurando así el contar con semillas nuevas y maduras. También se colectaron ejemplares de herbario para identificación y respaldo de la investigación los cuales fueron depositados en MEXU.

Las semillas fueron trasladadas a la ciudad de México y se almacenaron en bolsas de papel a temperatura ambiente y en oscuridad. Estas condiciones de almacenamiento son radicalmente diferentes de las naturales y probablemente tienen efectos sobre la viabilidad de las semillas (Vázquez-Yanes, 1974).

Pruebas de Germinación:

La secuencia de pruebas de germinación efectuadas fue la siguiente:

1) Condiciones iniciales de germinación.

Una vez colectadas, las semillas se belaron y fueron sembradas en cajas de Petri de vidrio de 10 cm de diámetro conteniendo 50 cm³ de arena colectada de la zona de estudio y saturada con 20 ml de agua destilada. Previo al montaje del experimento, la arena se lavaba con agua de la llave durante 24 horas y se utilizaba una vez que estaba ya seca.

Se sembraron 25 semillas por caja haciéndose 4 repeticiones para cada tratamiento (Barbour, 1970; Harty y McDonald, 1972; Keren y Evenari, 1974; Pemadasa y Lovell, 1975). La orientación del embrión de las semillas con respecto al sustrato fue totalmente aleatoria. Las cajas se colocaron en una cámara de germinación a 25° C con un fotoperiodo de 12 hrs regulado automáticamente en todas las pruebas. Las cámaras están iluminadas con lámparas de luz blanca-fría (Cool white F20T12 Sylvania), cuya intensidad es $9.2 \mu E s^{-1} m^{-2}$. Las semillas fueron mantenidas en cada condición durante un máximo de 40 días o hasta que resultara evidente que todas las viables de cada repetición habían germinado.

La germinación se definió como la clara emergencia de la radícula o epicótilo, que podía estar en diferentes estados de desarrollo. Se hicieron conteos de germinación diariamente removiendo en cada conteo las semillas germinadas, para evitar una perturbación mecánica hacia las semillas vecinas (Collis-George y Sands, 1959) además de la confusión en los conteos.

2) Rompimiento de la testa.

Cuando las semillas no germinaron con un porcentaje significativamente mayor del 50% a 25° C constantes, entonces se realizaron algunos tratamientos para intentar aumentar el porcentaje de germinación o acelerar el proceso en aquellas especies que presentaron una baja germinación. Los tratamientos

consistieron en diferentes termoperiodos, calentamientos, escarificación mecánica y periodos alternados de sequía y humedad.

Termoperiodos.

Los termoperiodos (20-25, 20-32 y 20-40°C) se obtuvieron en cámaras de ambientes controlados marca CONVIRON. El fotoperiodo aplicado durante estas pruebas fue de 12 hrs (Seneca, 1969; Ungar y Hogan, 1969; Seneca y Cooper, 1971; Femadasa y Lovell, 1975; Davidson y Barbour, 1977; Ayodele-Cole, 1977 y Berger, 1984, son algunos de muchos autores que han utilizado metodologías semejantes a la citada).

Calentamientos

El tratamiento de calentamiento de las semillas previo a la siembra en cajas de Petri se realizó sometiendo las semillas a 50°C en estufas colocando después las semillas tratadas a 25°C constante o a un termoperiodo de 20-32 C. El mismo tratamiento se repitió colocando las semillas a 75° C durante dos días, después de haber estado a 50° C durante una semana. Una vez tratadas, también se colocaban a 25°C o a un termoperiodo de 20-32° C (Quinlivan, 1961; Seneca, 1969; Vázquez-Yanes, 1974; Ayodele-Cole, 1977; Moreno-Casasola y Grime, 1985).

Escarificación

Las semillas de algunas especies fueron escarificadas practicándoseles una incisión en el tegumento con un alfiler, antes de la siembra (Bewley y Black, 1982).

Sequia y humedad

Finalmente, los periodos de sequia y humedad consistieron en sembrar las semillas en cajas de Petri, colocándolas a 25°C constantes o a un temperiodo de 20-32° C. Se regaban diariamente durante 3 o 7 días, se dejaban secar durante 3 o 7 días y así sucesivamente hasta hacer el ciclo de mojar y secar 4 veces consecutivas (Davidson y Barbour, 1977; Baskin y Baskin, 1982).

3) Aplicación de los diferentes tratamientos

Una vez que las semillas alcanzaron un porcentaje de germinación alto (mayor del 50%) se procedio a realizar los siguientes tratamientos, para ver los efectos de diferentes factores físicos ambientales presentes en las dunas costeras, sobre la germinación, tanto en el porcentaje final como en la velocidad de la misma.

Las condiciones óptimas de temperatura varían de una especie a otra. Así, para Trachypogon quinii y Angropogon glomeratus la

temperatura del testigo fue de 25° C constantes, mientras que para *Fanicum repens* y *F. polygonatum* se aplicó un termoperiodo de 20-32°C en el testigo.

a) Prueba de sustrato.- esta prueba se realizó con el objetivo de ver si hay diferencia entre el sustrato empleado (arena) y los que distintos investigadores utilizan (agar y papel) para pruebas de germinación (Uhyits, 1946; Ramakrishnan, 1964; Westra y Loomis, 1966; Ungar y Hogan, 1969; Lesko y Walker, 1969; Seneca, 1969; Seneca y Cooper, 1971; Seneca, 1972; Keren y Evenari, 1974; Pemadasa y Lovell, 1975; Ayodele-Cole, 1977, entre muchos otros). Para lograr esto se utilizó arena de la zona de estudio (lavada como ya se mencionó) saturada con 20 ml de agua destilada; agar bacteriológico Bioxon al 1% y un círculo de papel filtro Whatman, No. 40, cortado con un diámetro igual al de las cajas de Petri.

b) Luz y oscuridad.- Todas las pruebas se realizaron exponiendo las semillas a un fotoperiodo de 12 horas, salvo en las pruebas de oscuridad. En este caso, las 4 réplicas se envuelven con papel aluminio grueso y nuevo (para evitar que tenga agujeros) y se mete cada una por separado en una bolsa de plástico, sellada con cinta adhesiva para evitar la evaporación excesiva de agua.

En esta prueba no se hicieron conteos diarios, sino que se esperó durante dos semanas para destapar las cajas y poder ver los efectos de la oscuridad, haciéndose entonces un único conteo. En caso de que quedaran semillas sin germinar, se dejaron en las cámaras expuestas a la luz durante 5 días más, para ver si habían sido incapaces de germinar en la oscuridad o

si habían perdido la viabilidad (Wesson y Wareing, 1968; Barbour, 1970; Harty y McDonald, 1972; Keren y Evenari, 1974; Pemadasa y Lovell, 1975; Ayodele-Cole, 1977; Schat, 1983).

Por otro lado, para las semillas que alcanzan su máximo porcentaje de germinación rápidamente (por ejemplo, Trachypogon quinii), el tiempo de exposición a la oscuridad fue menor (10 días), puesto que se corría el riesgo de que las plántulas murieran por desecación, dificultándose entonces el conteo de semillas germinadas).

c) Salinidad.- para realizar las pruebas del efecto de la salinidad sobre las semillas, su porcentaje final y velocidad de germinación, se colectó agua de mar de la zona de estudio (Morro de la Mancha) cuya salinidad es 15 ‰. Los tratamientos aplicados consistieron en agua de mar diluida con agua destilada a las siguientes concentraciones: 25% (5 ‰); 50% (10 ‰); 75% (12 ‰) y 100% (15 ‰). Igual que en los otros tratamientos la arena se saturó con 20 ml de cada una de las diluciones (Seneca, 1969; Lesko y Walker, 1969; Barbour, 1970; Woodell, 1983).

Las condiciones arriba mencionadas se mantuvieron durante 30 días, después de los cuales las semillas no germinadas se lavaron con agua destilada para asegurar que no persistieran sales inhibidoras en la superficie y se sembraron en arena con agua destilada. La germinación se observó durante diez días más. Este último procedimiento se realizó con el fin de comprobar si

las semillas seguían viables o no después de haber sido expuestas a las diferentes concentraciones de agua de mar (Woodell, 1983).

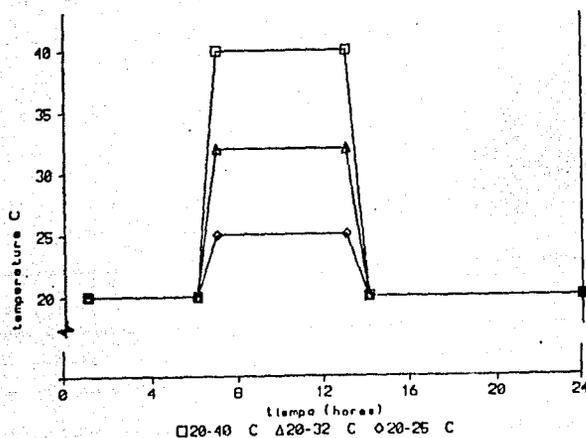
d) Profundidad de siembra.- Las pruebas de profundidad de siembra se llevaron a cabo en recipientes de plástico con las siguientes dimensiones: 20 cm de largo, 16 cm de ancho y 10 de alto. Se vertió arena en cada uno de ellos hasta alcanzar 2 cm de profundidad. Una vez hecho esto se procedió a saturarla con agua destilada y a dividir todo el sustrato en 8 partes iguales con fragmentos de mica transparente, capaces de sobresalir una vez cubiertas las semillas con arena seca. En cada esquina y en el centro del recipiente, se colocó una pequeña manguera de hule que llegaba hasta la arena saturada para regar a través de estas, sin humedecer la superficie y así no impedir la emergencia de las pequeñas plántulas a través de la arena compactada por el exceso de agua. En cada recipiente se sembraron 2 especies y cada repetición de 25 semillas se sembró en uno de los cuadrillos formados con la mica. Una vez sembradas, las semillas se cubrieron con arena seca hasta alcanzar 0.5 cm en un recipiente, 1.0 cm en otro y 2.0 cm en el último. Es decir, se trabajó con tres profundidades: 0.5, 1.0 y 2.0 cm (Barbour, 1970; Harty y McDonald, 1972; Keren y Evenari, 1974; Pemadasa y Lovell, 1975; Davidson y Barbour, 1977; Schat, 1983)

Cada recipiente fue cubierto con plástico transparente para evitar la evaporación excesiva de agua. En la Fig.3 se presenta un esquema de la metodología antes descrita.

Al igual que en otros tratamientos, se hicieron conteos diarios, pero no del número de semillas germinadas, sino del número de plántulas emergidas, ya que el diseño experimental no lo permitía.

Las semillas se mantuvieron en estas condiciones durante un periodo de 25 a 35, días después de los cuales la arena de cada cuadro se tamizó con tamices del número 50 (0.297 mm de apertura de malla) y 35 (0.50 mm de apertura de malla), para determinar lo que había pasado con las semillas no germinadas. Las que se encontraron fueron sembradas en cajas de Petri bajo las condiciones descritas al inicio de la metodología, manteniéndose así durante 10 días más. Esto fue con el fin de determinar su viabilidad después del tratamiento.

e) Termoperiodos.- los termoperiodos aplicados están representados gráficamente en la Fig.4, fueron medidos con termohidrógrafo,



y se obtuvieron utilizando cámaras de ambiente controlado CONVIRON. Las semillas se sembraron en las condiciones ya señaladas revisándose diariamente durante 30 días o hasta que resultara evidente que todas las semillas viables de cada repetición habían germinado (Seneca, 1969; Seneca y Cooper, 1971; Harty y McDonald, 1972; Thompson, 1974; Femadasa y Lovell, 1975; Schat, 1981 y Berger, 1984).

Cabe aclarar que en estos experimentos el periodo de la temperatura máxima coincidía con el de luz, como puede verse claramente en la figura anterior.

f) Temperaturas constantes.- además de hacer pruebas de germinación con diferentes termoperiodos, también se hicieron pruebas a tres temperaturas constantes diferentes: 15, 25 y 35°C en las cámaras con ambientes controlados. Las condiciones de siembra fueron las ya mencionadas anteriormente (algunos autores que han trabajado con diferentes temperaturas constantes son: Quinlivan 1961; Westra y Loomis, 1966; Seneca, 1969; Ungar y Hogan 1970; Barbour, 1970; Harty y McDonald, 1972; Keren y Evenari, 1974; Femadasa y Lovell, 1975; Ayodele-Cole, 1977 y Berger, 1984, entre otros).

g) Prueba de Nitratos.- la última prueba que se realizó fue la de nitratos. En este caso se utilizaron tres soluciones de nitrato de potasio (KNO₃): 0.05%, 0.2% y 0.3%. La arena fue saturada con 20 ml de cada una de estas soluciones (hechas con

4) Análisis estadístico.

Se utilizaron dos tipos de análisis: uno para poder comparar los porcentajes finales de germinación obtenidos en cada tratamiento, y otro para comparar y describir el comportamiento germinativo (velocidad de germinación) de las especies bajo las diferentes condiciones físicas a lo largo del tiempo.

La comparación de los porcentajes finales se hizo por medio de una comparación de proporciones, que se realiza con cocientes de similitudes para probar la hipótesis nula: $H_0: P_1 = P_2$, donde P_1 y P_2 son los parámetros de distribución binomial independiente. La velocidad de germinación se analizó comparando el coeficiente de velocidad de Kotowski (Heydecker, 1966; Côme, 1968) transformado ($\arcsin \sqrt{c.v.}$). Se obtuvo este coeficiente para cada repetición y después de la transformación, se aplicó un análisis de varianza de una vía con los promedios del coeficiente de velocidad transformado para cada grupo de curvas obtenido en cada tratamiento (para más detalles ver apéndice 2).

nitrate de potasio (KNO₃): 0.05%, 0.2% y 0.3%. La arena fue saturada con 20 ml de cada una de estas soluciones (hechas con agua destilada) y la humedad del sustrato fue mantenida con agua destilada (Westra y Loomis, 1966; Roberts, 1972; Vicente, 1973)..

Cabe aclarar que diariamente, después de hacer los conteos, cada caja de Petri o bien las charolas empleadas en la prueba de profundidad de siembra, se regaron con agua destilada para mantener constantes las condiciones de humedad del sustrato. En el caso de las pruebas de nitratos o de salinidad, se regó por las orillas para evitar el lavado de las semillas antes de tiempo. Las charolas de profundidad de siembra se regaron por medio de las mangueritas colocadas en contacto con el sustrato saturado con agua destilada. La prueba de oscuridad no se regó durante el experimento, para evitar la exposición de las semillas a la luz.

Dado que por las condiciones de trabajo no fue posible realizar todas las pruebas con semillas de la misma edad, y que este es un factor que afecta el comportamiento germinativo de las semillas (Ramakrishnan, 1965; Keren y Evenari, 1974; Pemadasa y Lovell, 1975; Davidson y Barbour, 1977; Hocking, 1972; Schat, 1983), se trabajó con dos intervalos grandes de edades: semillas de 1-6 meses y semillas de 6-14 meses. Además, también fue necesario hacer una nueva colecta de semillas en 1987, para poder terminar todos los experimentos. En los resultados se aclararán los casos en que se empleó la cohorte de 1987 en lugar de la de 1986.

4) Análisis estadístico.

Se utilizaron dos tipos de análisis: uno para poder comparar los porcentajes finales de germinación obtenidos en cada tratamiento, y otro para comparar y describir el comportamiento germinativo (velocidad de germinación) de las especies bajo las diferentes condiciones físicas a lo largo del tiempo.

La comparación de los porcentajes finales se hizo por medio de una comparación de proporciones, que se realiza con cocientes de similitudes para probar la hipótesis nula: $H_0: P_1=P_2$, donde P_1 y P_2 son los parámetros de distribución binomial independiente. La velocidad de germinación se analizó comparando el coeficiente de velocidad de Kotowski (Heydecker, 1966; Côme, 1968) transformado ($\arcsin c.v.$). Se obtuvo este coeficiente para cada repetición y después de la transformación, se aplicó un análisis de varianzas de una vía con los promedios del coeficiente de velocidad transformado para cada grupo de curvas obtenido en cada tratamiento (para más detalles ver apéndice 2).

V DESCRIPCIÓN DE RESULTADOS

En esta investigación se obtuvo mucha información que permite muchas oportunidades de análisis. Por conveniencia de interpretación los resultados para cada factor aplicado se describen en dos partes. La primera abarca el efecto de los seis tratamientos aplicados sobre las 4 especies, en un período que va de 1 a 6 meses después de la colecta de las semillas. La segunda parte incluye también el efecto de estos seis tratamientos, pero en semillas de 7 a 14 meses de colectadas.

La germinación de las especies estudiadas es considerada en términos de porcentaje final de germinación y la velocidad con que esta ocurrió.

A partir de las pruebas de sustrato realizadas se decidió usar arena para los demás experimentos, puesto que no hubo diferencia significativa ($p < 0.05$) con los otros dos sustratos utilizados en este tipo de experimentos (agar y papel filtro), ni en el porcentaje final de germinación ni en la velocidad ($p < 0.05$). Además, es el sustrato del hábitat natural de las especies y facilita el trabajo para las demás condiciones estudiadas (Fig.5).

En la serie de experimentos reportados en este estudio se obtuvieron los siguientes resultados para la influencia de la luz, salinidad, nitratos, enterramiento, temperaturas constantes y termoperíodos, sobre el fenómeno germinativo de las especies.

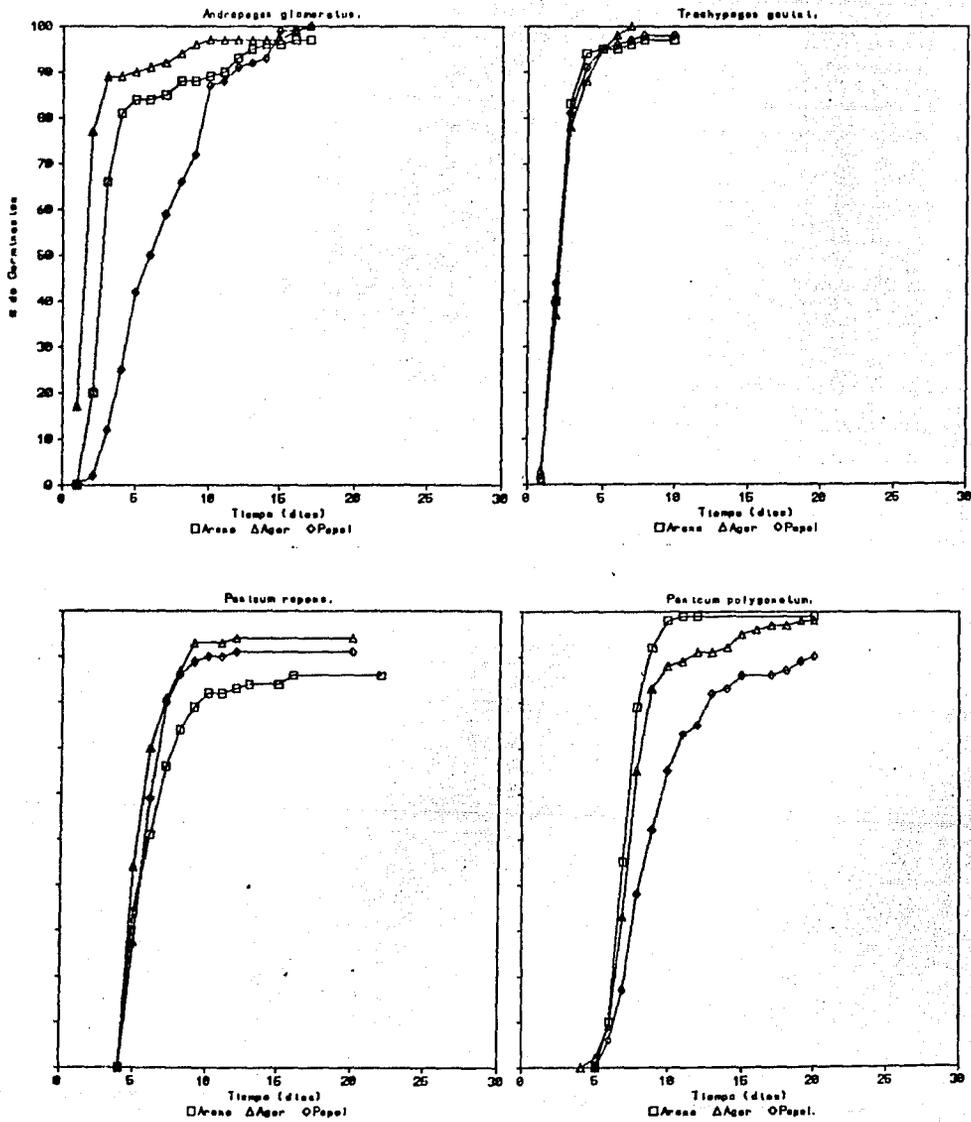


Fig.5. SUSTRATOS. Porcentaje de germinación acumulada en diferentes sustratos. La edad de las semillas es: *A. glomeratus*: 3 meses, *T. goudotii*: 1 mes; *P. repens*: 1 mes y *P. polyanthum*: 2 meses. Cada punto representa la media de cuatro observaciones con 25 semillas.

1. Respuesta a la luz y oscuridad.

En esta prueba, Andropogon glomeratus resultó ser la especie más afectada por la oscuridad, mostrando un porcentaje final de germinación significativamente ($p < 0.05$) menor al del lote de semillas en condiciones luminosas. Esta respuesta va cambiando conforme las semillas maduran y aumentan gradualmente el porcentaje final de germinación en la oscuridad, como se muestra en la Fig. 6 y en la siguiente tabla:

Edad (meses)	0	2	4	6	10	14	
luz	96	99	94	97	99	100	% final de
oscuridad	44	42	55	66	73	85	germinación
valores de	73.5	95.4	44.1	36.4	34.1	22.1	
prueba							
estadística	(todas son diferencias significativas)						

Es importante aclarar que, aunque el porcentaje final de germinación fue aumentando con la edad de las semillas, siempre resultó ser significativamente diferente al del lote con luz.

Aparentemente, las otras tres especies (Trachypogon quinii, Panicum repens y P. polygonatum) no se ven tan afectadas por la

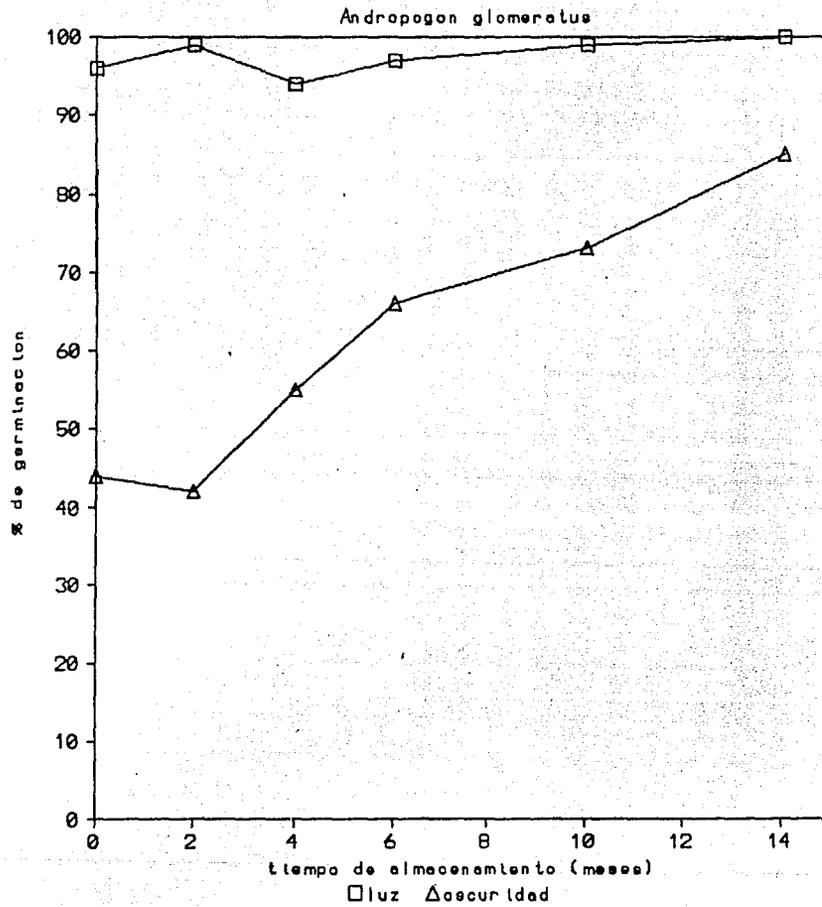


Fig. 6. LUZ Y OSCURIDAD. Efecto de la oscuridad en semillas de *A. glomeratus*. Con la edad las semillas se van haciendo menos sensibles al requerimiento de luz para poder germinar. Cada punto representa la media de cuatro observaciones con 25 semillas.

oscuridad aplicada durante la germinación (Tabla 3). Sin embargo, al comparar estadísticamente los porcentajes finales, se obtuvo que hay diferencia significativa ($p < 0.05$) entre los dos tratamientos aplicados a las semillas de P. repens y P. polygonatum con 6 a 7 meses de edad, mientras que en las semillas más jóvenes de estas especies el efecto de la oscuridad no fue significativo. Esto parece indicar que, al contrario que A. glomeratus las semillas de P. repens y P. polygonatum van haciéndose sensibles a la luz conforme maduran.

T. gouini no se vio afectada por la oscuridad ni en las semillas jóvenes ni en las maduras.

ESPECIE	Tratamiento			
	< 6 meses		> 6 meses	
	luz	osc.	luz	osc.
<u>T. gouini</u>	100	100	98	100
		(0)		(2.79)
<u>P. repens</u>	86	93	95	83
		(2.65)		(7.72)
				(*)
<u>P. polygonatum</u>	99	95	100	92
		(2.99)		(11.4)
				(*)

Tabla 3. Porcentajes finales de germinación obtenidos con el tratamiento de luz u oscuridad. El valor entre paréntesis es la comparación de la prueba estadística y el asterisco indica diferencia significativa respecto al testigo.

2. Respuestas a las temperaturas constantes y con fluctuaciones.

Las semillas de las 4 especies trabajadas presentaron dos tipos de respuestas cuando fueron sometidas a temperaturas constantes.

a) I. guini y A. glomeratus germinaron muy bien con temperaturas constantes alcanzando porcentajes finales muy altos.

La germinación de A. glomeratus es estimulada por las altas temperaturas (25, 20-32 y 35°C) y se alcanzan porcentajes finales que son significativamente iguales ($p < 0.05$) entre sí, a una velocidad alta, aunque a veces hay diferencias significativas entre éstas. En cambio, las bajas temperaturas (15°C) retrasan el inicio de la germinación, la velocidad ($p < 0.05$) y disminuyen el porcentaje final ($p < 0.05$) (Fig. 7).

Con el almacenamiento la germinación se hace aún más uniforme y veloz para las tres temperaturas superiores (deja de haber diferencia significativa entre los coeficientes de velocidad de las curvas) y a 15°C aumenta la velocidad y el porcentaje final, sin llegar a alcanzar los valores de germinación obtenidos para las temperaturas más cálidas (en ambas especies el porcentaje final y la velocidad siguen siendo significativamente diferentes con $p < 0.05$ a las obtenidas con temperaturas mayores) (Fig. 8).

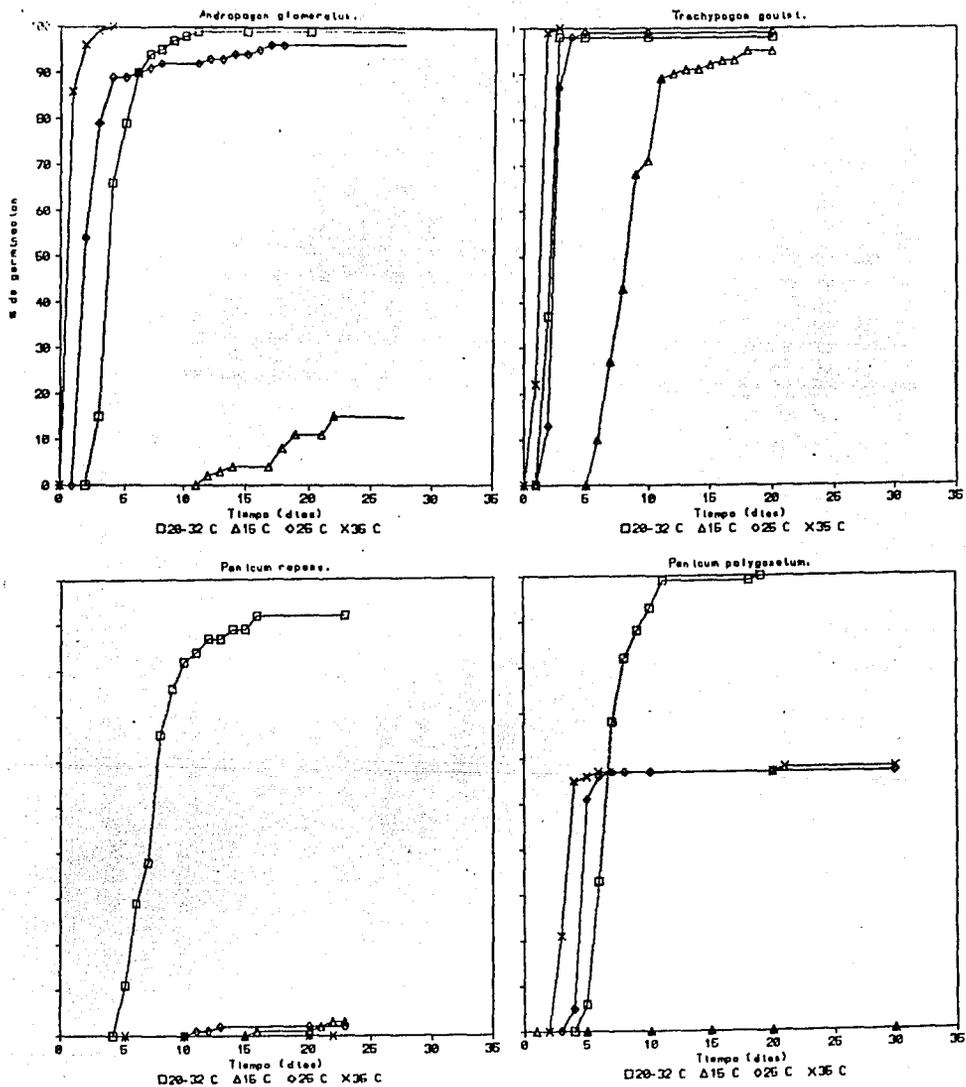


Fig.7. TEMPERATURAS CONSTANTES. Curvas de porcentaje acumulado de germinación obtenidas con semillas jóvenes. La edad de las semillas en cada tratamiento y para cada especie es: *A. glomeratus*, 6 meses; *T. gouletii*, 2 meses; *P. repens*, 3 meses y *P. polyanthum*, 5 meses. En las dos primeras especies el testigo está a 35°C y en las dos últimas a 20-32°C. Cada punto representa la media de 4 observaciones con 25 semillas. Semillas de la segunda colecta, meros *P. polyanthum*.

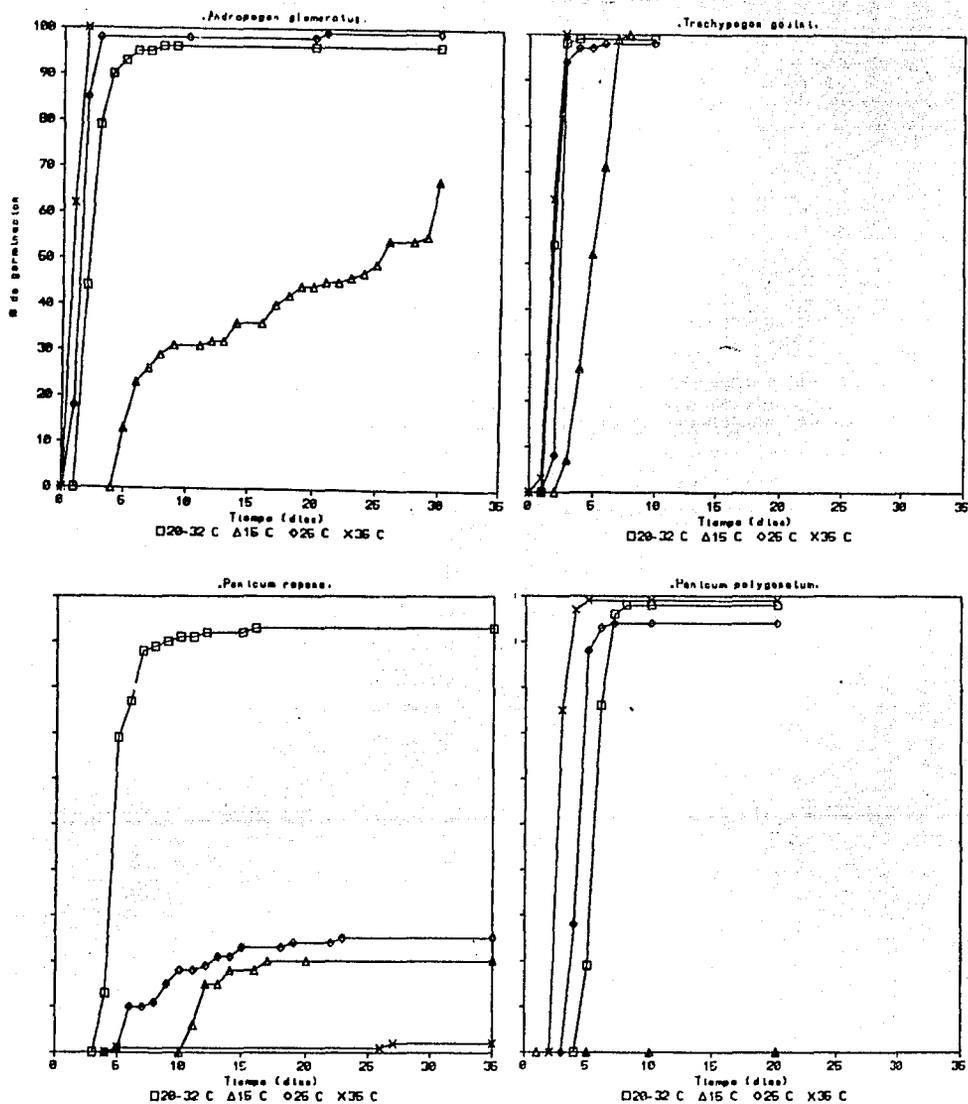


Fig. 8. TEMPERATURAS CONSTANTES. Curvas de porcentaje de germinación acumulada obtenidas a diferentes temperaturas en semillas almacenadas, cuya edad es: *A. glomeratus*, 10 meses; *T. galini*, 10 meses; *P. repens*, 7-8 meses y *P. polyanthum*, 14 meses. En las dos primeras especies el testigo está a 25°C y en las dos últimas a 20-32°C. Cada punto representa la media de 4 repeticiones con 25 semillas.

T. quini mostro un comportamiento germinativo semejante a A. cioneratus, excepto en el tratamiento a 15°C. En este caso la germinación se inició despues y la velocidad fue menor ($p < 0.05$), sin embargo, el porcentaje final de germinación fue igual que en las temperaturas superiores ($p < 0.05$). Con el almacenamiento la velocidad de germinación aumenta con todas las temperaturas aplicadas.

Los resultados parecen indicar que estas dos especies no se ven limitadas por las temperaturas, a diferencia de las descritas a continuación.

b) En las semillas jóvenes de F. polygonatum y F. repens las temperaturas constantes afectaron notablemente la tasa ($p < 0.05$) y el porcentaje final de germinación ($p < 0.05$), aunque la proporción de semillas que permaneció latente durante el tratamiento es diferente para cada especie. En F. polygonatum la germinación no excedió el 60 % mientras que en F. repens no fue superior del 3 % en ninguna de las tres temperaturas constantes aplicadas. Las semillas de estas dos especies germinan mucho mejor bajo un régimen de fluctuaciones de temperatura, por lo que se puede decir que dichas especies requieren de estas condiciones térmicas para obtener un mayor porcentaje y una mayor velocidad de germinación ($p < 0.05$) (Figs. 7 y 8).

Con el almacenamiento los requerimientos específicos de temperatura se van haciendo más laxos y ocurre, para el caso de F. polygonatum que la germinación a 25 y 35°C constantes aumenta tanto en el porcentaje final como en la velocidad de

germinación. Se alcanzan porcentajes finales iguales al del termoperiodo 20-32°C ($p < 0.05$), aunque aún hay diferencias significativas en el coeficiente de velocidad. A 15°C constante no hubo germinación ni en las semillas jóvenes ni en las almacenadas.

Con la edad de las semillas, en P. repens hubo un incremento en el porcentaje final y en la velocidad de germinación, aunque dicho porcentaje siempre se mantuvo muy inferior al del lote sometido a 20-32°C ($p < 0.05$) y la velocidad siempre fue diferente ($p < 0.05$).

Es importante hacer notar que en P. repens, cuando hubo germinación a temperaturas constantes (semillas almacenadas), la velocidad y el porcentaje final menores, se obtuvieron para la temperatura máxima empleada (35°C) y no para la mínima como ocurrió en las otras tres especies.

Como se observa en las Figs. 9 y 10, en I. quini y A. glomeratus no hay diferencia entre las temperaturas constantes y las fluctuaciones.

Las semillas de A. glomeratus alcanzan porcentajes finales similares y a una velocidad semejante, aunque con la fluctuación mas amplia de temperatura (20-40°C) se obtuvo un porcentaje final significativamente menor ($p < 0.05$) al de los otros tratamientos (Figs. 9 y 10) y la velocidad fue diferente entre 20-32°C y 20-25°C ($p < 0.05$).

En semillas jóvenes y almacenadas de I. quini, la

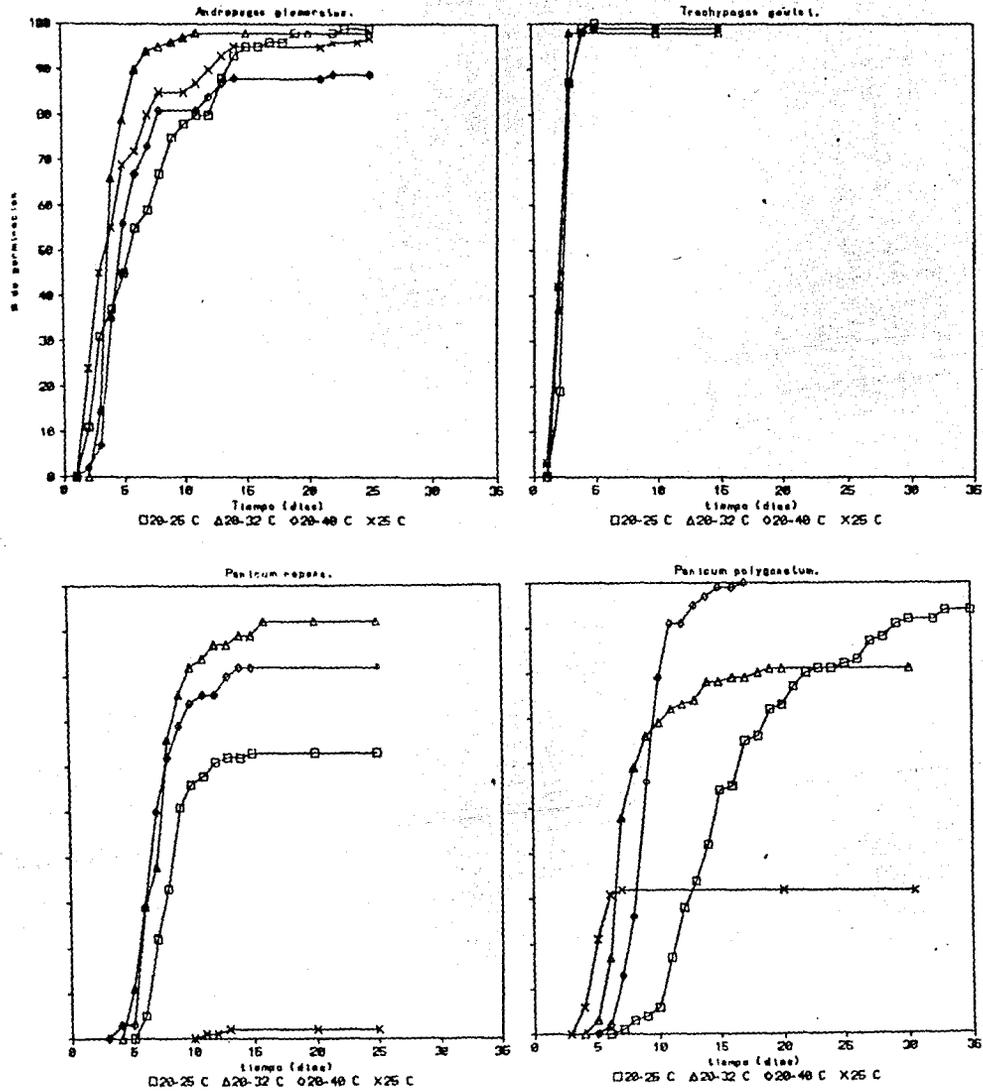


Fig.9. TERMOFERTILIDAD. Curvas de porcentaje de germinación acumulada, sostenidas con diferentes temperaturas fluctuantes en semillas jóvenes cuyos edades en cada tratamiento son: *Alopecurus*, 5, 1, 2 y 2 meses respectivamente; *Syntherisma*, 1, 2, 4 y 1 meses; *P. repens*, 1, 3, 5 y 3 meses y *P. polyanthum*, 1, 2, 4 y 4 meses respectivamente. En las dos primeras especies el testigo es 25°C y en las dos últimas 30-32°C. Cada punto representa la media de 4 repeticiones de 25 semillas. Todas las semillas son de la sembrera colecta.

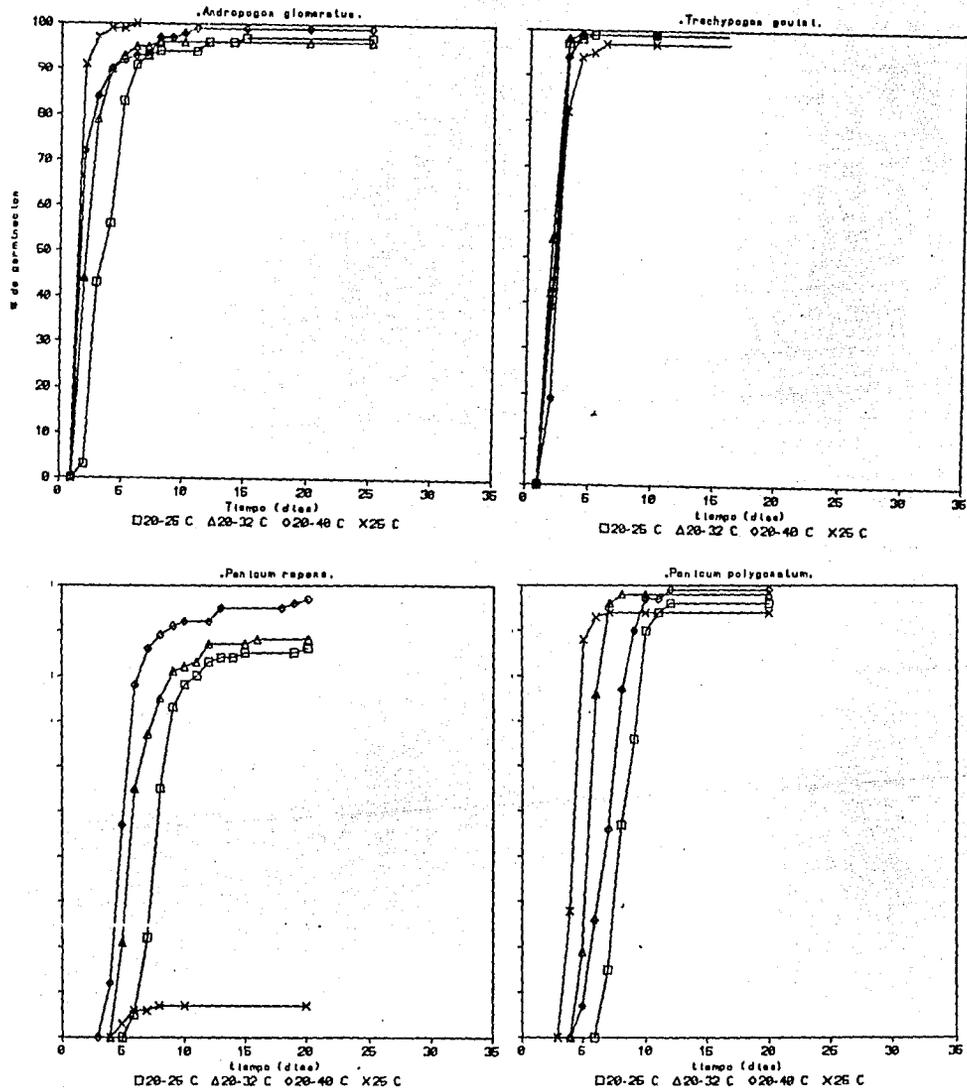


Fig.10. TERMOPERIODOS. Curvas de porcentaje acumulado obtenidas con diferentes temperaturas fluctuantes en semillas almacenadas cuyas edades en cada tratamiento son: *A. glomeratus*, 17, 9, 14 y 14 meses respectivamente; *T. goudotii*, 14, b, 12 y 14 meses; *P. repens*, 10, 12, 14 y 14 y *P. polyanthum*, 10, 9, 11 y 11 meses respectivamente. En las dos primeras especies el testigo está a 25°C y en las dos últimas a 20-32°C. Cada punto representa la media de 4 repeticiones con 25 semillas.

germinación es simultánea, a la misma velocidad ($p < 0.05$) y alcanzando porcentajes finales iguales entre si ($p < 0.05$) para cualquiera de los termoperiodos aplicados.

Con la edad la germinación se hace más homogénea para todas las temperaturas aplicadas y los porcentajes finales son iguales ($p < 0.05$), al igual que las velocidades ($p < 0.05$), excepto a $20-25^{\circ}\text{C}$, en que se mantiene significativamente diferente ($p < 0.05$) a la de otros termoperiodos.

Las dos especies sensibles a los termoperiodos mostraron un comportamiento germinativo diferente en respuesta a cada una de las fluctuaciones aplicadas:

a) Las semillas de *P. repens* germinaron en los tres termoperiodos (Figs. 9 y 10), pero la germinación máxima se observó cuando la fluctuación de temperatura fue de 12°C ($20-32^{\circ}\text{C}$). En este intervalo el porcentaje final fue mayor ($p < 0.05$), aunque la velocidad se mantuvo muy semejante a la del tratamiento con $20-40^{\circ}\text{C}$ y $20-25^{\circ}\text{C}$ ($p < 0.05$). Se puede decir que con fluctuaciones de temperatura diferentes a 12°C , el porcentaje final de germinación es menor.

Nuevamente, con la edad la germinación se hace más homogénea y se alcanzan porcentajes mayores en los lotes sujetos a las menores fluctuaciones ($20-25^{\circ}\text{C}$) en comparación con los lotes de semillas más jóvenes. Sin embargo, sigue habiendo diferencia significativa ($p < 0.05$) entre los porcentajes finales aunque la velocidad alcanzada en los tres tratamientos de temperaturas fluctuantes son iguales.

En las semillas almacenadas la germinación a 20-40° C se inició antes, a una velocidad mayor y se alcanzó un porcentaje final mayor que el lote de 20-32°C ($p < 0.05$). hecho que ocurrió al revés en las semillas jóvenes.

La fluctuación del termoperíodo se hace menos importante en las semillas almacenadas, aunque sigue siendo necesario, como se ve en la gráfica para la respuesta a 25°C * constantes, en comparación con los otros termoperíodos.

b) La respuesta germinativa de F. polygonatum a los termoperíodos es más heterogénea que en las otras tres especies (Fig.9).

En las semillas jóvenes las fluctuaciones con mayor amplitud dieron como resultado una velocidad de germinación mayor y los porcentajes finales fueron significativamente diferentes ($p < 0.05$) entre sí. Conforme la amplitud de la fluctuación es menor se retrasa el inicio de la germinación y la velocidad se hace más lenta ($p < 0.05$), por lo que se hace necesario más tiempo para alcanzar el porcentaje final máximo.

Como se observó en los otros experimentos, al madurar las semillas, la germinación se hace más homogénea y en el caso de F. polygonatum la amplitud de la fluctuación térmica no es necesaria en las semillas almacenadas para alcanzar los máximos porcentajes finales (Fig.10), que dejan de ser

significativamente diferentes entre sí ($p < 0.05$), aunque sigue habiendo diferencias significativas en la velocidad con respecto al lote a 25°C.

3. Respuestas al enterramiento.

Los resultados de este experimento se ilustran en la Fig. 11 y en la tabla 4 donde se ve que el número de semillas que germinan disminuye conforme aumenta la profundidad de siembra. Muchas de las semillas que no fueron capaces de germinar cuando estaban enterradas sí germinaron al ser desenterradas y sembradas sobre la superficie de la arena. Se puede observar que el enterramiento tuvo un mayor efecto en P. repens y A. glomeratus, hecho que puede estar relacionado con el tamaño de las semillas y el vigor de las plántulas. El efecto fue comparativamente menor en las semillas más grandes.

En la tabla 2 se hace una breve comparación morfológica entre las semillas de las cuatro especies estudiadas, para tener mayor información sobre las diferencias de tamaño, peso, forma y estructuras de protección.

Al estar enterradas, las semillas respondieron de las siguientes maneras:

- a) Germinar y lograr emerger. - conforme aumenta la profundidad de siembra disminuye la capacidad de emergencia de las plántulas.

TABLA 4 Resultados de la prueba de enterramiento, donde se detallan las semillas germinadas mientras estaban enterradas (sem.germ.); semillas germinadas y no emergidas (sem.germ.no emerg.); semillas podridas (sem.podridas); semillas no germinadas (sem.no germ.) y semillas germinadas en la superficie despues de ser tamizadas (sem.germ.en la sup). Se presentan datos para semillas juvenes (< 6 meses) y almacenadas (> 6 meses). Los números son porcentajes.

Prof. de siembra	sem. germ.	sem.germ. no emerg.	sem. podridas	sem. no germ.	sem.germ. la sup.	edad
<u>Andropogon glomeratus</u>						
testigo	97	--	6	51	50	< 6
0.5 cm	43	4	3	57	50	
1.0 cm	36	36	--	51	51	
2.0 cm	13					
testigo	95	1	10	17	17	> 6
0.5 cm	72	--	3	20	18	
1.0 cm	77	--	4	29	28	
2.0 cm	68					
<u>Trachypogon quinii</u>						
testigo	100	--	2	--	--	< 6
0.5 cm	98	--	6	--	--	
1.0 cm	100	--	--	--	--	
2.0 cm	82	12				
testigo	98	--	--	--	--	> 6
0.5 cm	100	--	2	--	--	
1.0 cm	98	--	6	--	--	
2.0 cm	93	1				
<u>Panicum repens</u>						
testigo	9	--	--	5	--	< 6
0.5 cm	95	--	--	--	--	
1.0 cm	96	7	1	10	4	
2.0 cm	86					
testigo	9	--	--	5	--	> 6
0.5 cm	99	--	--	4	--	
1.0 cm	99	4	1	4	1	
2.0 cm	89	6				
<u>Panicum polygonatum</u>						
testigo	100	--	--	73	71	< 6
0.5 cm	23	5	2	73	69	
1.0 cm	20	16	1	83	73	
2.0 cm	11					
testigo	98	8	--	6	4	> 6
0.5 cm	86	15	1	13	10	
1.0 cm	81	17	2	27	20	
2.0 cm	54					

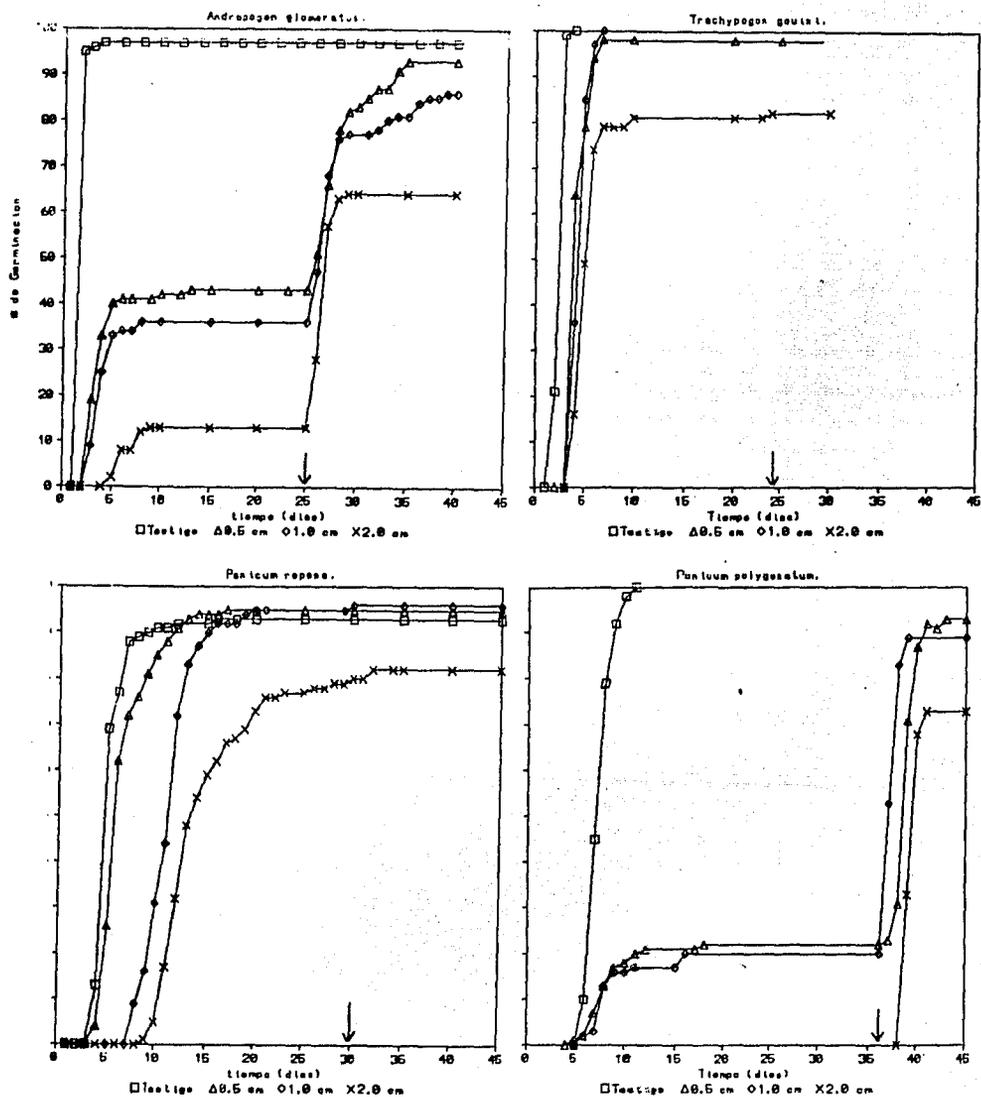


Fig. 11. PROFUNDIDAD DE SIEMBRA. Porcentaje acumulado de germinación donde se muestra el efecto de la profundidad de siembra en las semillas jóvenes de las 4 especies, cuyas edades son: *A. glomeratus*, 3 meses; *T. gusati*, 4 meses; *P. repens*, 3 meses / *P. polyanthum*, 4 meses. La flecha en cada gráfica indica el día en que se tamizó la arena. Cada punto representa la media de 4 repeticiones con 25 semillas.

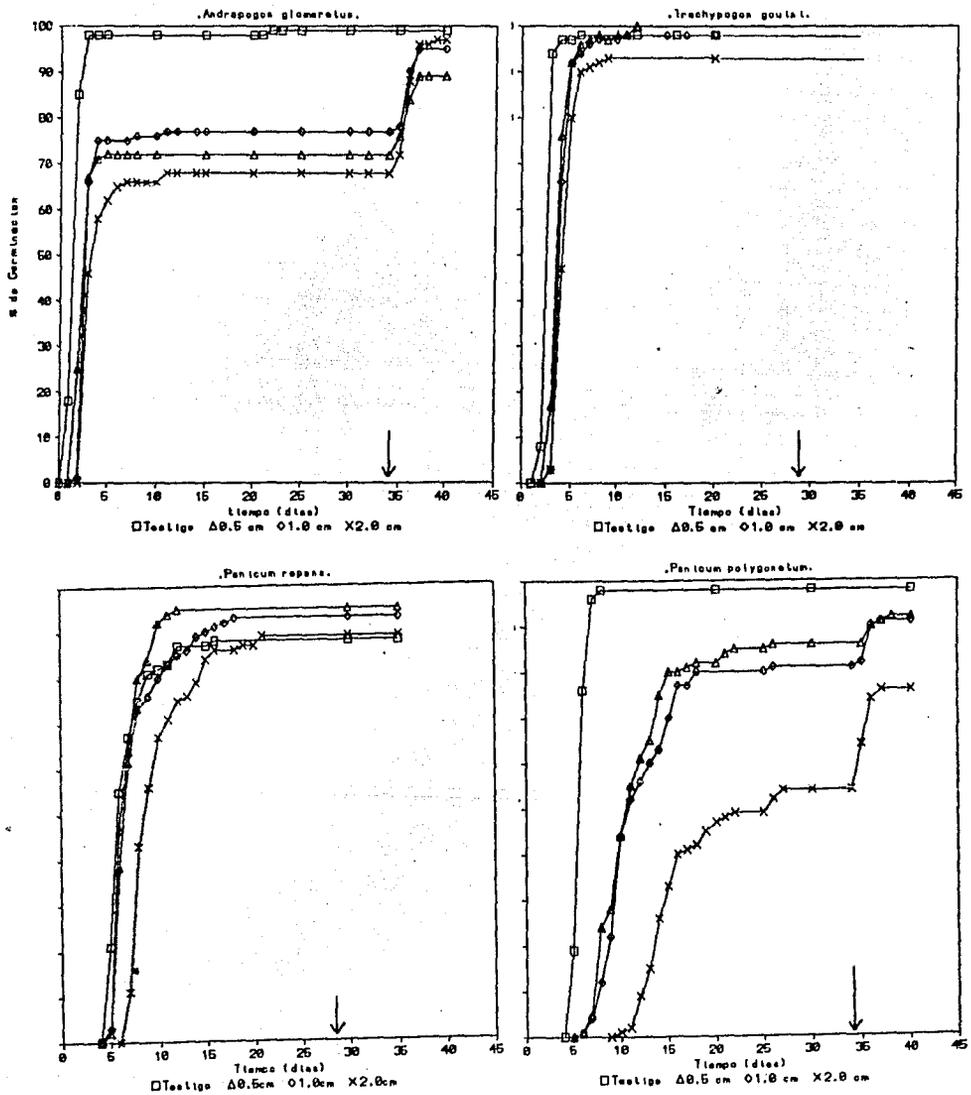


Fig. 12. PROFUNDIDAD DE SIEMBRA. Porcentaje acumulado de germinación donde se muestra el efecto de la profundidad de siembra en las semillas de las 4 especies. Prueba con semillas almacenadas, cuya edad es: *A. glomeratus*, 11 meses; *T. goudotii*, 6 meses; *P. repens*, 8 meses y *P. polygonatum*, 8 meses. La flecha en cada gráfica indica el día en que se tamizó la arena. Cada punto representa la semilla de 4 repeticiones de 25 semillas.

b) Semillas que germinan pero que no pueden emerger. Las plantulas en este caso son muy débiles, pequeñas y están etioladas.

c) Semillas que no germinan.- Mientras están enterradas, un cierto porcentaje (variable según la especie) de semillas no germina y al ser sembradas en la superficie de la arena germinan alcanzando un alto porcentaje y a una velocidad semejante a la del testigo ($p < 0.05$). Esta respuesta se presenta principalmente en las especies con semillas muy chicas (A. glomeratus y P. polygonatum).

Cabe señalar además, que de un 10 a un 15 % de las semillas enterradas se pudrieron.

Es interesante observar que las semillas almacenadas se ven menos afectadas por la profundidad de siembra que las semillas más jóvenes (Fig.12).

Las semillas almacenadas de A. glomeratus mostraron un notable aumento en la capacidad de germinación (en porcentaje y velocidad) y emergencia para las tres profundidades empleadas, aunque también aumenta el porcentaje de semillas podridas. El número de semillas no germinadas disminuye y la capacidad de germinación en la superficie de la arena se mantiene igual.

En P. polygonatum es aún más notorio el incremento en la capacidad de germinación y emergencia de las semillas, puesto que, por ejemplo, a 2 cm de profundidad no hubo emergencia en

semillas jóvenes mientras que en las almacenadas aumentó hasta un 34 % bajo las mismas condiciones. Debido a que hay un mayor número de semillas germinadas y emergidas, las no germinadas son menos que en las jóvenes, pero su capacidad de germinar en la superficie se mantiene igual.

Las semillas más grandes de las otras dos especies no mostraron tanta diferencia en la respuesta entre las más jóvenes y las almacenadas. Sólo se puede decir que con la edad, disminuye el efecto de las mayores profundidades, ya que el porcentaje final y la velocidad tienden a igualarse con los obtenidos para las otras condiciones (ambas comparaciones con $p < 0.05$).

Es interesante señalar que el mayor cambio en la capacidad de emergencia se dio en las semillas más pequeñas, que son las que inicialmente se vieron más afectadas por la profundidad de siembra.

4. Respuesta a la salinidad.

Los datos de germinación de las semillas de A. glomeratus a diferentes concentraciones de agua de mar, muestran que las altas concentraciones (50 y 75 %) retardan el inicio y velocidad ($p < 0.05$) de germinación, mientras que el agua de mar al 100% la inhibe por completo. Aparentemente las bajas salinidades (25%) estimulan la germinación, sin embargo, el análisis estadístico indica que no hay diferencia significativa ($p < 0.05$) entre el porcentaje final de germinación del lote testigo y el lote a 25 %. Cuando las semillas son enjuagadas y colocadas en un sustrato

saturado con agua destilada la recuperación es completa y se alcanzan los mismos porcentajes finales que en lote con agua no salina. ($p < 0.05$). La velocidad alcanzada en las semillas a 75% fue diferente al testigo con $p < 0.05$.

Las semillas maduras de esta especie muestran una respuesta que es similar a la de semillas más jóvenes, salvo a 50 % de agua de mar, puesto que la velocidad y el porcentaje final de germinación son mayores que en las semillas jóvenes. (Fig.13).

T. quini mostró una respuesta germinativa muy diferente a la de las otras especies, ya que presenta una alta capacidad de germinar, aún en agua de mar al 100%, aunque la velocidad y porcentajes finales son inversamente proporcionales a la salinidad (diferencias significativas con $p < 0.05$ en ambas comparaciones). Las semillas de T. quini no pueden permanecer viables durante mucho tiempo cuando están imbibidas sin lograr germinar, puesto que se hacen susceptibles a la contaminación por hongos. Esta es una razón por la que la capacidad de recuperación después del tratamiento con agua salina es menor que en las otras especies. (Fig.14) (el porcentaje final en agua destilada es significativamente diferente con $p < 0.05$ y la velocidad es diferente a 25 y 50%).

Con la edad, las semillas de T. quini se ven menos afectadas por la salinidad ya que alcanzan porcentajes finales mayores y la velocidad también es mayor, aunque sigue habiendo diferencias respecto al testigo. En esta segunda prueba las

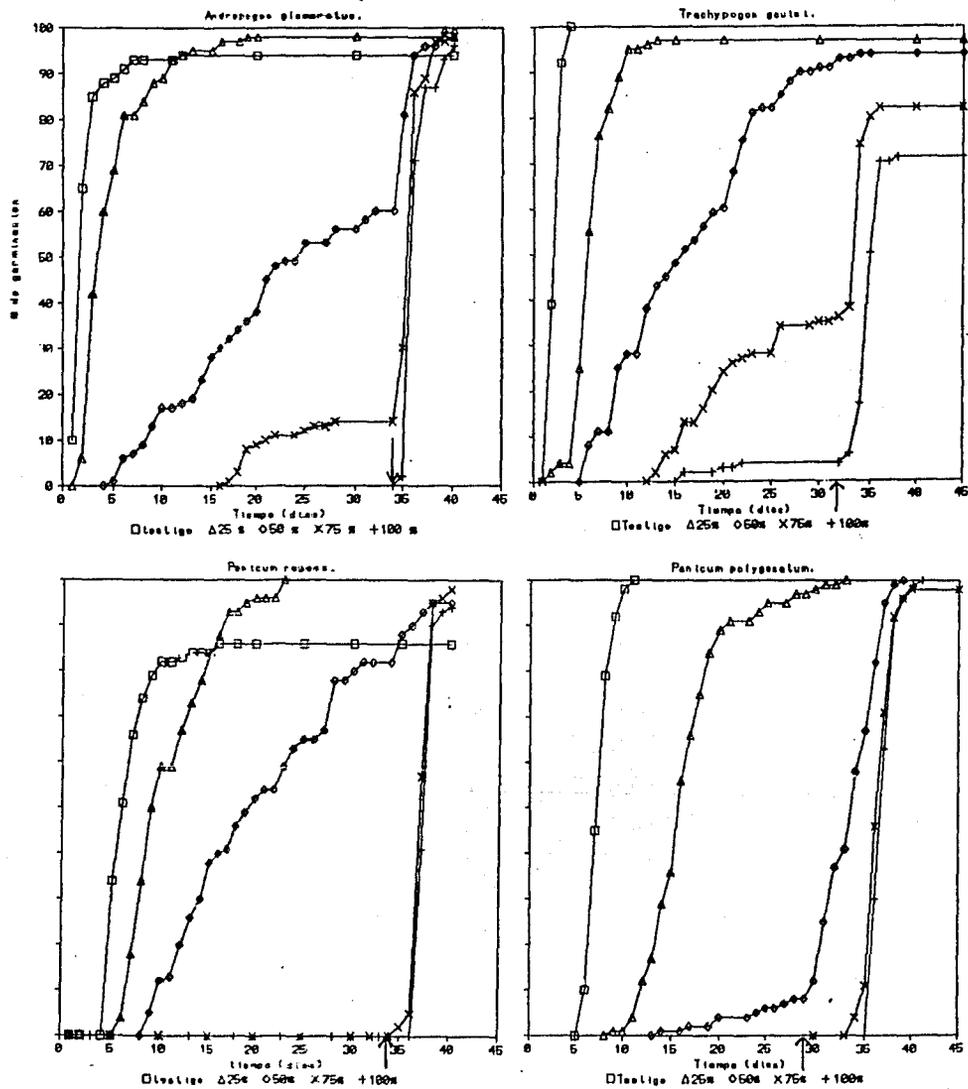


Fig.13. GERMINACIÓN. Porcentaje acumulado de germinación de semillas jóvenes expuestas a diferentes concentraciones de agua de mar. La edad de las semillas es: *A. glomerata*, 4 meses; *T. gaulti*, 1 mes; *P. repens*, 1 mes y *P. polygonatum*, 2 meses. La flecha en cada gráfica indica el día en que se cambiaron las semillas a agua destilada. Cada punto representa la suma de 4 repeticiones de 25 semillas.

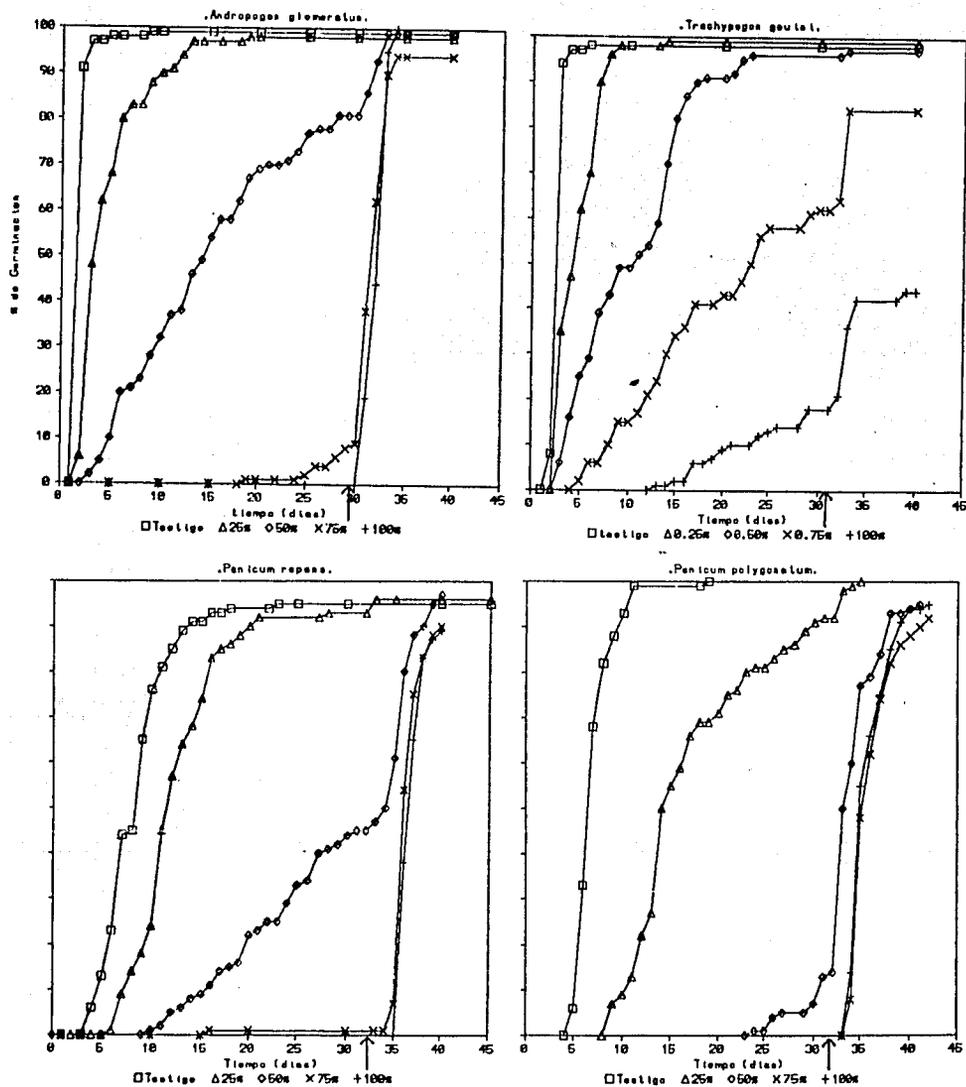


Fig.14. SALINIDAD. Porcentaje acumulado de germinación de semillas almacenadas expuestas a diferentes concentraciones de agua de mar. La edad de las semillas es: *A. glomeratus*, 8 meses; *T. gauti*, 8 meses; *P. repens*, 5 meses y *P. polygonatum*, 6 meses. La flecha en cada gráfica indica el día en que se transfirieron las semillas a agua destilada. Cada punto representa la media de 4 repeticiones de 25 semillas.

semillas sometidas a agua de mar al 100 % se vieron muy afectadas por hongos y además no tuvieron la misma capacidad de recuperación que el lote de semillas jóvenes.

Es importante resaltar la capacidad de las semillas de I. couini para germinar en agua de mar al 100 % aunque a porcentajes y velocidades muy bajos, ya que las otras tres especies se vieron fuertemente inhibidas por concentraciones tan altas de salinidad.

P. repens presenta una respuesta diferente. A concentraciones mayores del 25% la germinación se vio inhibida, resultando ser inversamente proporcional a la salinidad. Sin embargo, al transferir las semillas a agua destilada estas mostraron el fenómeno que Woodell (1983) denomina "estimulación salina", ya que la tasa de germinación y el porcentaje final se incrementaron después del pretratamiento salino ($p < 0.05$ en ambas comparaciones). (Fig.13).

A una concentración de 25 % de agua de mar la germinación se inició dos días después que con agua destilada y con una velocidad menor, alcanzando sin embargo un porcentaje final significativamente mayor ($p > 0.05$). Cabe aclarar que las diferencias entre los porcentajes finales alcanzados en todos los tratamientos después del cambio a agua destilada y el lote testigo, resultaron significativas ($p < 0.05$), así como las velocidades de los lotes que estaban a 75 y 100%

Con la edad, la respuesta de las semillas de P. repens a la salinidad cambia. La germinación de semillas almacenadas ya no

es estimulada por la salinidad. La germinación que llega a ocurrir es inversamente proporcional a la salinidad y al ser transferidas a agua destilada se alcanzan altos porcentajes finales de germinación, aunque aquellas semillas expuestas a las mayores concentraciones de agua de mar (75 y 100%) alcanzaron un porcentaje final menor que en los otros tratamientos ($p < 0.05$). (Fig. 14). Es decir, la capacidad de recuperación fue menor, pero la velocidad obtenida en los lotes que estaban a 75 y 100% fue igual al testigo ($P < 0.05$).

Nuevamente en P. polygonatum la germinación es inversamente proporcional a la salinidad y a concentraciones mayores del 50% (75 y 100%) es totalmente inhibida. Al transferir las semillas a agua destilada se llega a porcentajes finales altos con una velocidad semejantes a las del lote testigo ($p < 0.05$). Sin embargo, esta capacidad de recuperación disminuye con la edad y los porcentajes finales después de ser transferidas a agua destilada son significativamente diferentes ($p < 0.05$) del lote testigo y al de agua de mar al 25 %, aunque la velocidad es igual ($p < 0.05$), menos en el lote que estuvo a 50%, en que se encontró diferencia significativa ($p < 0.05$) con el testigo. Es decir, las semillas expuestas a la mayor salinidad tuvieron el menor porcentaje final de germinación y su capacidad de recuperación también fue menor (Figs. 13 y 14)

5. Respuesta a los nitratos.

Los experimentos de germinación bajo las tres concentraciones de nitratos indican que estos tienen un efecto en el porcentaje final pero no en la velocidad ni en el inicio

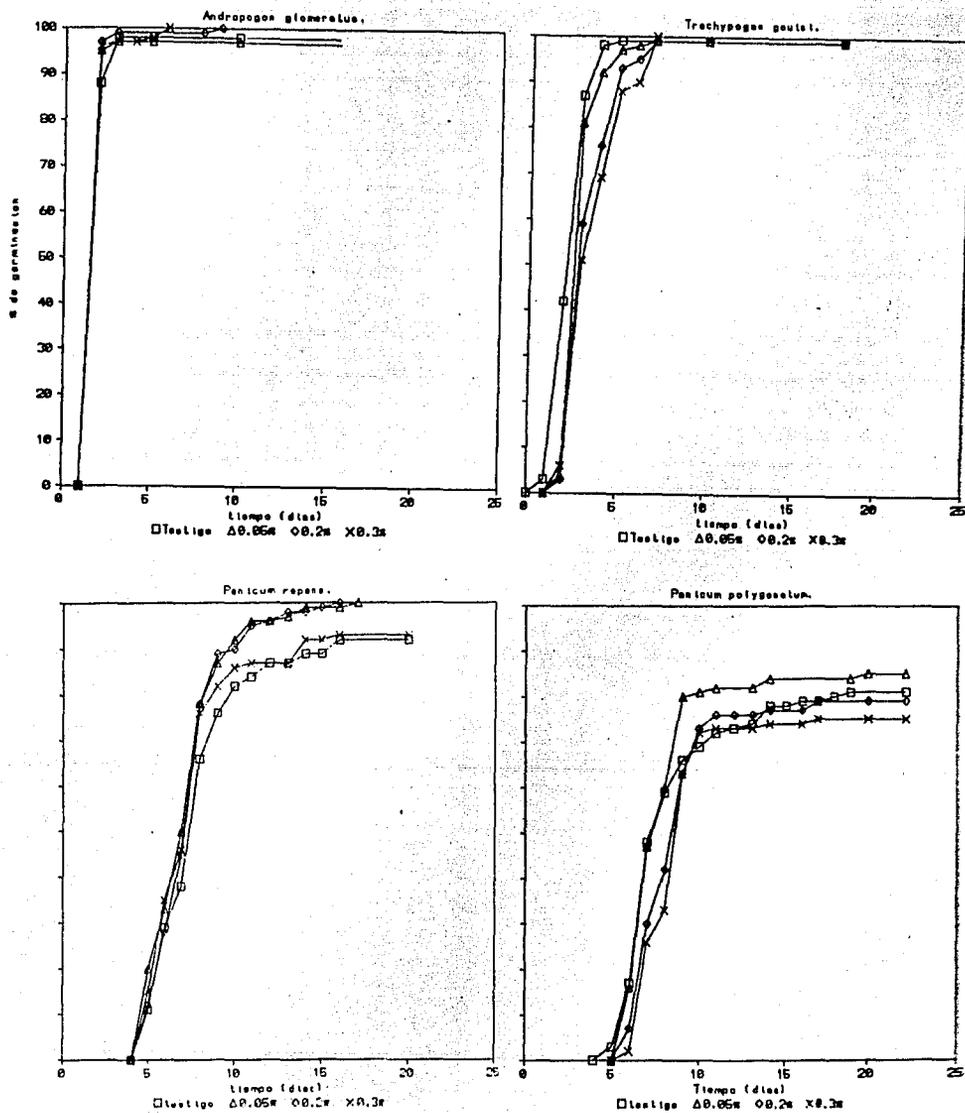


Fig. 15. NITRATO. Porcentaje acumulado de germinación de semillas jóvenes en 3 concentraciones de HNO_3 . Las edades son: *A. glomeratus*, 1 mes; *T. gouti*, 1 mes; *P. repens*, 3 meses y *P. polyanthum*, 2 meses. Semillas de la segunda colecta. Cada punto representa la media de 25 repeticiones de 25 semillas.

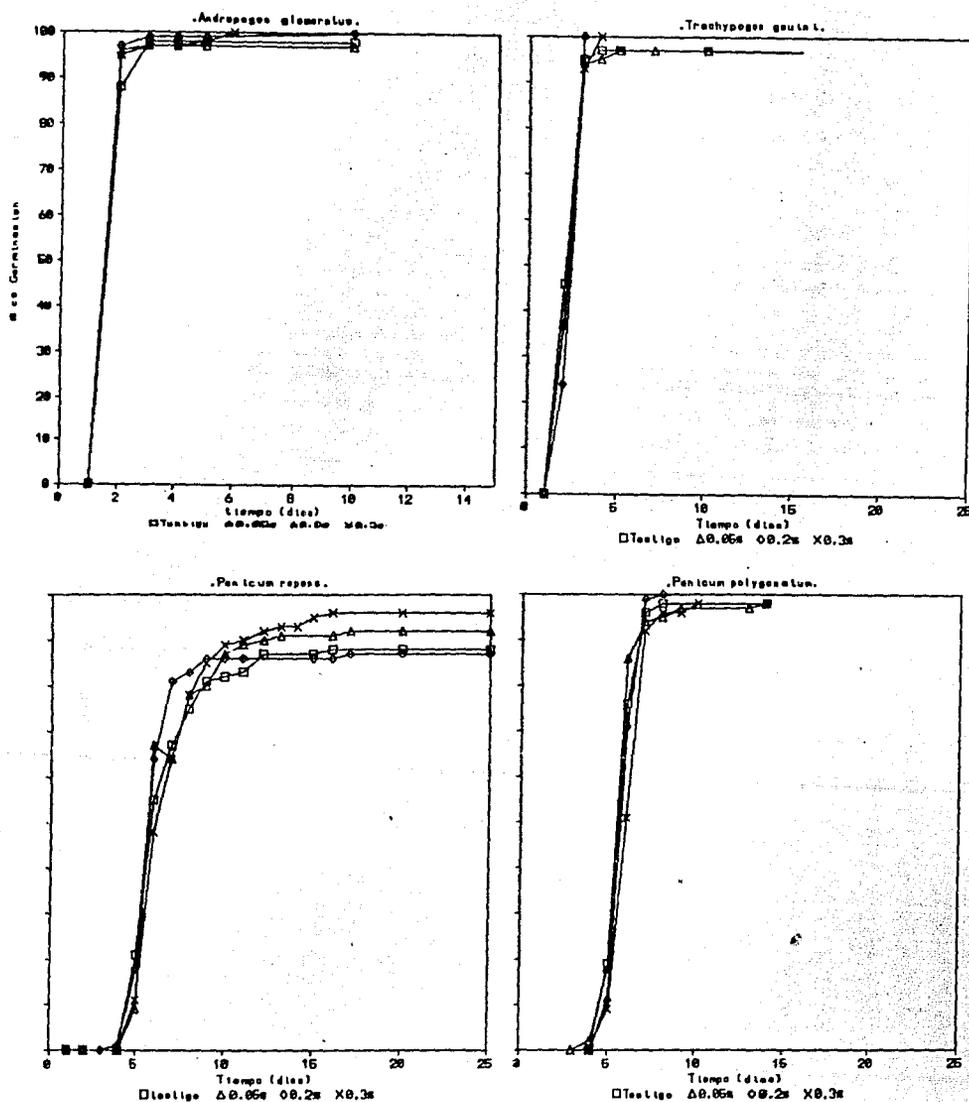


FIG. 16. NITRATOS. Porcentaje acumulado de germinación de las semillas almacenadas de las 4 especies en varias concentraciones de NaNO_2 . La edad de las semillas son: *A. glomeratus*, 12 meses; *T. gauti*, 12 meses; *P. repens*, 12 meses y *P. polyanatum*, 9 meses. Cada punto representa la media de 4 repeticiones de 25 semillas.

de la germinación ($p < 0.05$). Aparentemente el KNO_3 es estimulante, puesto que en todos los experimentos el valor máximo de germinación de los lotes sujetos a las diferentes concentraciones de nitratos fue mayor o igual al lote testigo. La "concentración estimulante" varió para cada especie. Así, en A. glomeratus y T. quini se obtuvo un mayor porcentaje de germinación a 0.2 y 0.3 % de KNO_3 , mientras que en P. polygonatum fue 0.05% para semillas jóvenes y 0.2% para las almacenadas. En P. repens la concentración "óptima" fue 0.3% en las semillas almacenadas (Fig.15).

El almacenamiento de las semillas tiene como resultado una mayor homogeneidad en la germinación bajo cualquiera de los tratamientos (Fig.16).

6. Efecto del almacenamiento en los lotes testigo.

Dado que las condiciones de trabajo no permitieron realizar todos los experimentos al mismo tiempo, fue necesario emplear semillas de diferentes edades y de dos colectas diferentes. Además, debido a que se observaron cambios en las respuestas germinativas en función del tiempo de almacenamiento, es importante poder comparar las curvas de algunos de los testigos con diferentes edades y de colectas distintas (Fig.17).

Se observa que en A. glomeratus conforme pasa el tiempo y las semillas maduran, la germinación ocurre a una velocidad mayor que en las jóvenes, cuya germinación es algo más continua

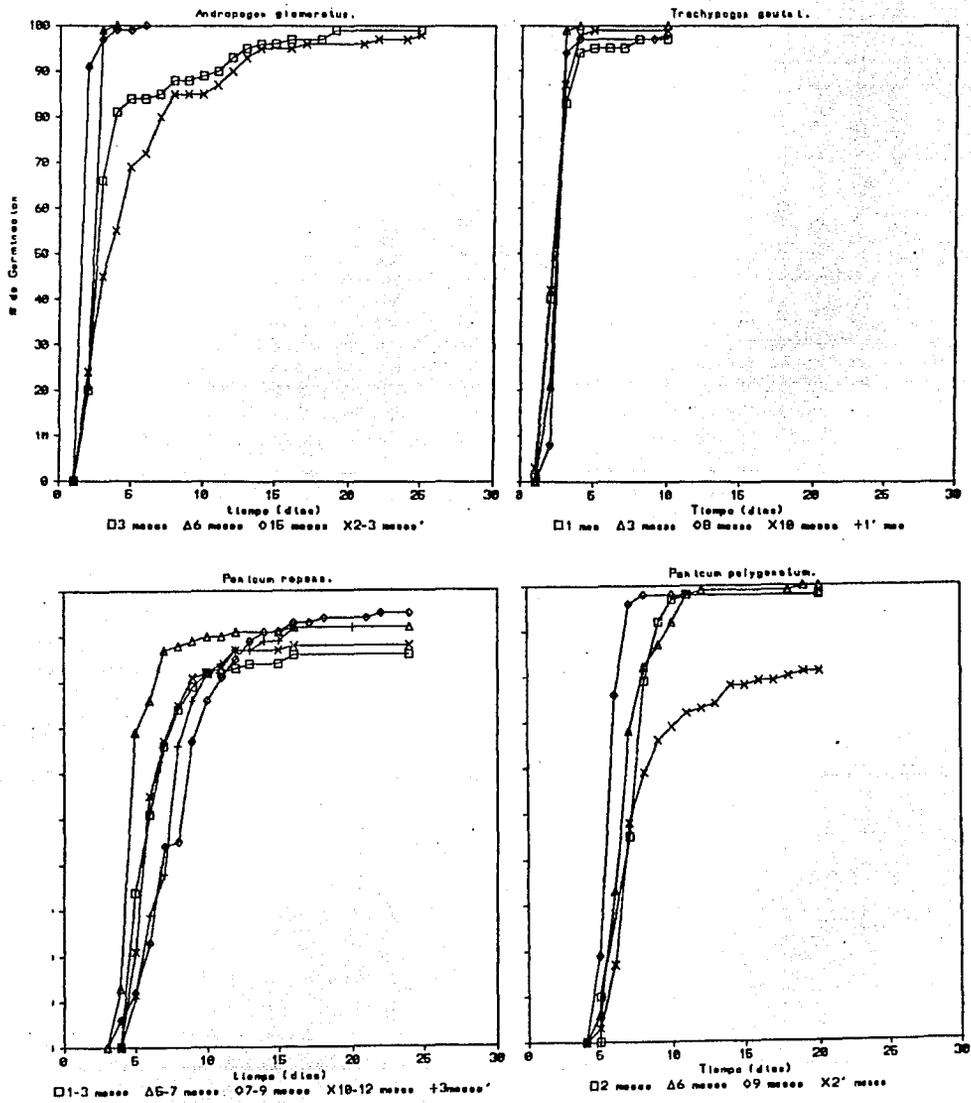


Fig. 17. EDAD. Porcentajes acumulados de las 4 especies, donde se presenta el efecto del almacenamiento en la germinación de los lotes testigo. En cada gráfica, la edad señalada con una coquilla (') indica que son semillas de la segunda colecta.

y no instantánea como ocurre en los lotes de semillas maduras. El análisis estadístico no demuestra diferencias entre las semillas de las dos colectas y con la misma edad.

En T. quini la germinación es simultánea en los testigos de las dos colectas y de todas las edades. Y lo mismo sucede en P. polygonatum, aunque en este caso, las semillas de la segunda colecta alcanzaron (bajo las mismas condiciones de germinación que las primeras) un porcentaje final menor y a la misma velocidad, lo que parece indicar una diferencia en las semillas de un año con respecto a otro. Las colectas se realizaron en la misma zona del sistema de dunas. Cabe aclarar además, que la maduración de las semillas en el campo ocurrió un mes más tarde en 1987 en comparación con 1986.

Este hecho debe ser tomado en cuenta para la interpretación de resultados de termoperiodos y nitratos en semillas jóvenes puesto que en estos dos experimentos se utilizaron semillas de la segunda colecta.

La germinación de los testigos de P. repens es más variable que la de las otras 3 especies. Conforme aumenta la edad de las semillas, la velocidad y el porcentaje final aumentan, para después volver a disminuir en las semillas más viejas.

Es importante añadir que la viabilidad de las semillas de todas las especies estudiadas no disminuyó durante el tiempo que duraron los experimentos.

VI DISCUSIÓN

La germinación es una etapa crítica en el ciclo de vida de las plantas e importante en la manutención de la continuidad genética de las especies. El éxito de esta etapa dependerá de la detección y respuesta apropiada a la variación biótica y abiótica del ambiente (Angevine y Chabot, 1979). Por ello, es importante interpretar los comportamientos germinativos de las especies desde diferentes puntos de vista que consideren los procesos fisiológicos y ecológicos.

Estudios sobre la fisiología de la germinación han demostrado la existencia de una gran diversidad de mecanismos para poder reconocer aspectos particulares del ambiente externo a una semilla y que regulan la germinación en respuesta a dichos aspectos. Por esto, se favorecen mecanismos que tienden a disminuir la probabilidad de enfrentarse a condiciones de crecimiento desfavorables después de la germinación (Angevine y Chabot, 1979).

Los resultados obtenidos en la presente investigación indican una gran diversidad de respuestas germinativas entre las cuatro gramíneas. Sin embargo, es posible definir varias tendencias en los patrones de germinación que son comunes en las cuatro especies estudiadas, aunque la importancia del efecto de los factores aplicados sea diferente para cada una de ellas.

1. Luz. Los resultados revelan considerables diferencias interespecíficas entre Andropogon glomeratus y las otras 3

especies, respecto a la estrategia de germinación cuando las semillas son expuestas a condiciones de luz y oscuridad.

En el caso de Andropogon glomeratus el porcentaje final de germinación es significativamente mayor en condiciones luminosas. Esta inhibición en la oscuridad con la posterior estimulación en la luz es una característica de especies de lugares perturbados (Roberts, 1972; Smith, 1972; Grime et al 1981), que puede facilitar la germinación conforme las semillas son desenterradas o están en lugares carentes de vegetación. En esta especie la luz juega un papel muy importante para la germinación de las semillas jóvenes y maduras, aunque en estas últimas es en menor grado.

Grime et al (1981) obtuvieron además que la inhibición por la oscuridad se presenta más comúnmente en semillas pequeñas de lugares con perturbaciones frecuentes, capaces de formar grandes bancos de semillas. El requerimiento de luz (reforzado a veces por el doseo de la vegetación antes del enterramiento) evita la germinación y la inicia cuando las semillas son desenterradas o están en lugares con baja cobertura vegetal.

Es interesante la presencia de un mayor requerimiento de luz en las semillas recién colectadas de Andropogon glomeratus que en las almacenadas. Grime et al (1981) sugieren que las propiedades filtradoras de los tejidos que rodean a la semilla durante su desarrollo pueden ser las causantes de este fenómeno y que el efecto inhibitorio de estas cubiertas disminuya con la edad. Es decir, la sensibilidad a la luz cambia con la edad (Pemadasa y Lovell, 1975).

Como se observo en las tablas, las otras tres especies no requieren luz para germinar y el mecanismo que regula este proceso es otro factor ambiental diferente de la luz (Ungar y Hogan, 1970).

Se puede decir que en las especies estudiadas hay una tendencia hacia la insensibilidad a la luz, incluso en Andropogon glomeratus, puesto que las semillas van perdiendo el requerimiento luminoso conforme maduran.

2. Temperatura. Las 4 gramíneas estudiadas respondieron de diferente manera a las temperaturas constantes y a las fluctuaciones de temperatura. Estas respuestas varían desde un requerimiento casi absoluto de termoperiodo para poder germinar, hasta una insensibilidad a este factor. Las curvas de respuestas obtenidas muestran los dos tipos de comportamiento.

El tipo I está representado por Panicum repens y P. polygonatum en cuyas semillas las fluctuaciones diarias de temperatura son necesarias para la germinación. En estas dos especies se obtuvieron porcentajes altos con fluctuaciones de temperatura de una amplitud que va desde 5°C (20-25 °C) hasta 20°C (20-40 °C) y conforme aumenta la temperatura máxima del termoperiodo la germinación se incrementa. Los requerimientos específicos de temperatura mostrados, sugieren la presencia de un control bioquímico termosensible que es destruido por las temperaturas fluctuantes y con la maduración de las semillas. La

destrucción de estas sustancias inhibidoras depende de la ¹⁰⁶
temperatura máxima de los termoperiodos a que son expuestas las
semillas (Seneca, 1969).

Algunos autores como Quinlivan (1961); Ungar y Hogan (1969); Thompson (1973); Keren y Evenari (1974); Pemadasa y Lovell (1975) y Vázquez-Yanes y Drozco (1982), han sugerido o demostrado que el desarrollo de fluctuaciones diarias de temperatura en condiciones naturales actúa como un indicador ambiental de las condiciones apropiadas de germinación y establecimiento para muchas especies. Esto también parece ser cierto en el caso de F. polycanatum y Panicum repens.

Es posible que el requerimiento de un termoperiodo ayude a las semillas de estas dos especies a detectar claros en la vegetación, donde la ausencia de una cobertura vegetal bien desarrollada produce una fluctuación diurna de temperatura en el suelo (Moreno-Casasola, 1982) que aumenta las posibilidades de germinación de las semillas y de establecimiento de las plántulas (Vázquez-Yanes y Drozco, 1982).

El tipo II está representado por Trachypogon quini y Andropogon glomeratus los cuales no requieren termoperiodos para alcanzar altos porcentajes de germinación y sus semillas germinan bien en temperaturas constantes o con cualquier fluctuación. Los resultados indican que es posible una buena germinación de estas dos especies en temperaturas mayores de 20 ° C, mismas que se alcanzan rápidamente en la arena directamente expuesta al sol.

Sin embargo, a pesar de que estas dos gramíneas no tienen un requerimiento de temperatura muy específico para germinar, las semillas mostraron cierta sensibilidad a este factor. En ambas especies la tasa de germinación decrece conforme disminuye la temperatura. Esta respuesta es mucho más notoria en A. glomeratus que en T. gouini, ya que en la primera, además, el porcentaje final de germinación disminuye significativamente. Lo anterior sugiere que las bajas temperatura (15 °C) imponen cierta latencia en las semillas de A. glomeratus, mientras que el hecho de que la germinación de T. gouini sea continua (la velocidad es lenta en estas condiciones) parece indicar que las semillas requieren un período de hidratación mayor antes de iniciar la germinación (Ungar y Hogan, 1969; Femadasa y Lovell, 1975).

La habilidad de Trachypogon gouini para germinar a bajas temperaturas permite a las semillas germinar durante la época de nortes (observación personal) en que hay cierta acumulación de humedad y las temperaturas son bajas. Estos resultados concuerdan con las observaciones de campo del tiempo de germinación de las semillas de esta especie en su hábitat natural. Por otro lado, su tolerancia a las altas temperaturas diurnas también puede favorecer la germinación en épocas más cálidas y en lugares de las dunas donde la temperatura de la arena es alta, como por ejemplo, en los brazos.

Asimismo, una proporción de la población de semillas de A. glomeratus puede germinar en época de nortes o bien en latitudes

más templadas, donde también se encuentra distribuida esta especie.

Es claro que hay un cambio en la respuesta conforme la edad de las semillas aumenta, con lo que los rangos de temperatura en los que ocurre la germinación se hacen menos estrictos, es decir, disminuye el grado de dependencia de la temperatura conforme maduran las semillas. Las semillas almacenadas alcanzan un mayor porcentaje de germinación, a una velocidad mayor y la germinación se hace más homogénea en todas las temperaturas. Un mejoramiento similar en la habilidad de germinar en las semillas almacenadas ha sido reportado por otros autores (Harty y McDonald, 1972; Thompson, 1973; Keren y Evenari, 1974; Pemadasa y Lovell, 1975) y se le atribuye a cambios fisiológicos que ocurren dentro de la semilla, conocidos como postmaduración (Baskin y Baskin, 1970; Pemadasa y Lovell, 1975; Bewley y Black, 1982) y/o al incremento en la permeabilidad de la testa dura (Quinlivan, 1961).

El grado de dependencia de las temperaturas fluctuantes y su amplitud es variable entre especies y aún entre colectas diferentes (en particular *F. polygonatum*), motivo por el cual hay que interpretar cuidadosamente las comparaciones entre las diferentes colectas, ya que es sabido que los requerimientos germinativos de una especie pueden variar con la historia de la semilla y su interacción con condiciones ambientales particulares que varían año con año. La variación en la estrategia germinativa dentro de una misma especie puede aportar una mayor probabilidad de sobrevivencia en un ambiente cambiante como el de las dunas costeras (Hnatiuk, 1979).

El comportamiento germinativo de P. polygonatum en diferentes temperaturas constantes para semillas jóvenes y almacenadas requiere un comentario aparte: en las semillas jóvenes, una proporción de estas no germinó (46%) a menos de que fueran expuestas a temperaturas fluctuantes. Esto implica un polimorfismo para la germinación dentro de la población y previene la germinación sincrónica. Dicho comportamiento permite que haya germinación en diferentes estaciones del año y favorece el establecimiento de poblaciones sujetas a ciclos climáticos anuales inconsistentes, que aportan diferentes ventajas al germinar en varias estaciones que además varían de un año a otro (Thompson, 1973).

Conforme la edad de las semillas aumenta, el polimorfismo va desapareciendo y la germinación se hace más homogénea para todas las temperaturas aplicadas.

A partir de lo anterior se puede decir que en las dunas costeras, la temperatura aparentemente es un factor limitante de la germinación de los 4 pastos estudiados.

Al observar los efectos de la luz en Andropogon glomeratus y de las fluctuaciones de temperatura en Panicum repens y P. polygonatum en pruebas de laboratorio bajo condiciones controladas, es posible plantear la hipótesis de que la detección de lugares abiertos se logra a través de diferentes mecanismos: en uno de ellos la calidad y cantidad de luz y en otro por las fluctuaciones de temperatura en la arena expuesta, sin una cobertura vegetal intensa.

3. Enterramiento. La germinación se ve inhibida cuando las semillas de las 4 especies son enterradas y mientras mayor es la profundidad de siembra mayor es el efecto inhibitorio. Diferentes autores han sugerido diversas explicaciones para entender este fenómeno.

Por un lado, Wesson y Wareing (1968) consideran que un cambio en la composición gaseosa del suelo puede ser el responsable de la latencia en semillas enterradas, aunque la validez de dichas teorías no ha sido completamente probada.

Por otro, los mismos autores sugieren la posibilidad de que una porción de las semillas enterradas posee requerimientos de luz no observados previamente, o bien, que dicho enterramiento induce una dependencia de la luz en semillas que anteriormente no lo eran.

Finalmente, Bazzaz (1970) propone que cuando las semillas son enterradas adquieren una latencia inducida que es rota cuando alcanzan la superficie nuevamente. Esto puede favorecer la sobrevivencia de las especies, puesto que permite a las semillas permanecer en el suelo y mantener su viabilidad hasta que son desenterradas.

A partir de los trabajos realizados en la presente investigación, no es posible sugerir cuál, si es que es una, de las tres explicaciones es el caso de las semillas

estudiadas. Probablemente sea una combinación de todas. Se requiere hacer otro tipo de experimentos para poder entender la fisiología de este comportamiento germinativo.

En su trabajo sobre la respuesta germinativa de 4 especies de pastos de dunas costeras, Symonides (1978) dice que el efecto de la profundidad de siembra depende del tamaño de la semilla. En este caso, las plántulas de semillas más grandes (Trachypogon quini y Fanicum repens) (tabla 4) emergen antes, en mayor cantidad y a mayor velocidad, que las de semillas más pequeñas (Andropogon glomeratus y P. polygonatum) y esta diferencia se hace más marcada en las mayores profundidades.

Los estudios realizados por dicha autora revelan una relación importante entre la tasa de crecimiento de las plántulas y el tamaño de las semillas. Estos resultados confirman que un porcentaje considerable muere en sus primeras etapas de vida antes de lograr emerger y coincide con lo obtenido para Andropogon glomeratus y P. polygonatum.

Para que la plántula de una semilla enterrada pueda emerger, necesita realizar cierto trabajo físico que está en función de la profundidad de siembra, la compactación del suelo y la forma de la plántula emergente. Cada semilla tiene una profundidad de siembra óptima para un tipo de sustrato dado y para un tamaño de semilla determinado. Así, en general se puede decir que profundidades mayores de 1 cm son dañinas para semillas pequeñas (Harper, Lovell y Moore, 1970).

El enterramiento de las semillas tiene un efecto inhibitorio en la germinación y conforme la profundidad es mayor, la germinación es menor. Esto indica que sólo aquellas semillas que están cerca de la superficie del sustrato son capaces de una germinación rápida. La incapacidad de las semillas de germinar a profundidades grandes parece tener ciertas ventajas ecológicas. En primer lugar, aun cuando las semillas logren germinar al estar enterradas, la probabilidad de emergencia de las plántulas de semillas chicas es muy baja, por lo que esta germinación no exitosa implica una pérdida de individuos potenciales. En segundo lugar, si las semillas pueden permanecer viables en el suelo, puede ser posible que contribuyan a la población del siguiente año, siempre y cuando el movimiento de arena las exponga (Pemadasa y Lovell, 1975). Las semillas de las cuatro especies permanecen viables por lo menos durante año y medio, tiempo que duraron los experimentos, sin que disminuyera notablemente el porcentaje de germinación.

Una respuesta interesante que vale la pena discutir un poco más, es el hecho de que la profundidad de siembra tiene un efecto mucho menor en la germinación de especies almacenadas que en las jóvenes. Es decir, con la edad, las semillas se van haciendo menos sensibles a la profundidad. Se necesitan más datos para establecer con certeza la menor sensibilidad al enterramiento y diferentes experimentos en condiciones naturales para poder entender su posible importancia ecológica. La base fisiológica de este comportamiento no es clara, aunque se

113
pueda sugerir que es el resultado de una cierta postmaduración en el metabolismo de las semillas que les permite una mayor germinación cuando las semillas almacenadas están enterradas.

4. Salinidad. En diversas investigaciones se ha demostrado que el principal efecto de un exceso de sales en la germinación de las semillas es osmótico (Ungar, 1962; Seneca, 1969; Ungar y Hogan, 1970; Woodell, 1983).

Las semillas de las cuatro gramíneas estudiadas se ven expuestas a diferentes condiciones de salinidad:

P. repens está en hondonadas inundables con aguas salinas, por lo que sus semillas pueden estar en ocasiones inmersas en altas concentraciones de sal.

Esto no sucede con las otras especies. A. glomeratus está en zonas expuestas donde la aspersión salina es alta, mientras que T. quini y P. polygonatum están en zonas más protegidas donde el efecto de la salinidad probablemente es menor.

Todas ellas son tolerantes a la salinidad del sustrato. Dentro de esta tolerancia hay diferentes tipos de respuestas:

El tipo I incluye a A. glomeratus y P. polygonatum. Estas especies son inhibidas por las altas concentraciones de sal, pero germinan al ser transferidas a agua dulce, recuperándose totalmente del tratamiento salino.

En el tipo II está F. repens cuyas semillas son inhibidas fuertemente por la salinidad, pero al cambiarlas a agua dulce presentaron un porcentaje de germinación significativamente mayor ($p < 0.05$) que el alcanzado en los lotes con agua destilada. A este comportamiento Woodell (1983) le denomina estimulación salina.

Aparentemente, en Andropogon glomeratus, F. polygonatum y Fanicum repens no hay un efecto tóxico permanente inducido por el NaCl, que inhiba la germinación de estas semillas (Uhvits, 1946). La información obtenida en este trabajo indica que el principal efecto de un exceso de sales en estas tres especies no es de toxicidad iónica, ya que la reducción en la germinación conforme aumenta la salinidad del sustrato, no es permanente. Conforme se diluyen las sales, las semillas se recuperan y germinan de manera similar al control. Esta tolerancia a diferentes concentraciones de salinidad permite la sobrevivencia de las semillas durante la época de secas, cuando la salinidad del sustrato aumenta (Ungar, 1968; Ungar y Hogan, 1970). Las lluvias enjuagan o diluyen el exceso de sales y las semillas de estas tres especies son capaces de germinar. La germinación después de la época de lluvias o nortes, momentos en que el suelo está más húmedo, la salinidad del sustrato disminuye y la evaporación de agua es menor, facilita el crecimiento posterior de las plantulas (Ungar y Hogan, 1970).

El incremento en la germinación de las semillas de Fanicum repens después de haber estado a diferentes concentraciones de agua de mar, sugiere que este pasto no solo es tolerante a la

aspersión salina, sino que, aparentemente, recibe ciertos nutrimentos a partir de esta. Es decir, es posible que en el agua de mar también se incluyan otros iones o compuestos estimulantes de la germinación (Seneca, 1972).

El tipo III, por último, incluye a I. gouvini, cuyas semillas pueden germinar en altas salinidades (incluso en agua de mar al 100 ‰), pero son incapaces de recuperarse porque se vuelven susceptibles a los hongos al estar imbibidas durante mucho tiempo, sin lograr germinar. En todas las salinidades las semillas de Trachypogon gouvini germinan menos que cuando están en agua destilada.

Muchas de las semillas de esta especie que no lograron germinar en las mayores concentraciones de sal, tampoco lo hicieron al ser transferidas a agua destilada, por lo que en este caso, la inhibición de la germinación puede haber sido debida a la toxicidad del ión cloro en una parte de la población de semillas, lo que hace que disminuya la capacidad de mantener la viabilidad durante la exposición a un sustrato saturado con agua de mar y aumenta la susceptibilidad al ataque por hongos (Evenari, Koller y Gutterman, 1965; Seneca, 1969).

Los resultados obtenidos concuerdan con otros experimentos en los que las semillas fueron expuestas a diferentes concentraciones de salinidad y después se transfirieron a agua destilada (Harty y McDonald, 1972; Keren y Evenari, 1974; Ungar, 1978; Hnatiuk, 1979; Woodell, 1983). A

pesar de las diferencias interespecificas, se ha confirmado en este trabajo la habilidad de las semillas para sobrevivir en agua marina.

Las cuatro especies son tolerantes a cierta salinidad en el sustrato, aunque ninguna requiere sal para germinar; sin embargo, Woodell (1983) propone que aquellas que con más probabilidad son expuestas a agua de mar, son estimuladas por ésta, como es el caso de F. repens.

Si se toma en cuenta: primero, que las especies estudiadas no se ven afectadas por la salinidad del sustrato y que se recuperan al ser transferidas a agua destilada; segundo, la capacidad de las semillas de germinar en soluciones de baja salinidad y tercero, que en algunas especies ciertas concentraciones de salinidad estimulan la germinación, se puede decir que estas características aumentan las posibilidades de sobrevivencia de las especies en un ambiente donde la inmersión en agua de mar o la aspersion salina son sucesos probables (Keren y Evenari, 1974; Hnatiuk; 1979).

Aunque la informacion sobre la aspersion salina y la salinidad del sustrato en cada uno de los microambientes aún esta en proceso, es posible decir que la salinidad juega un papel importante en la distribución de las gramineas estudiadas. dada la diversidad de respuestas germinativas a este factor.

Con base en los resultados de estos experimentos de germinación, los 4 pastos pueden ser ordenados de acuerdo con su tolerancia relativa a los diferentes niveles de salinidad. Si

se considera que: a) Trachypogon quini es capaz de germinar aún en agua de mar, aunque las semillas que no germinan pierden su viabilidad y se ven muy afectadas por hongos y b) que las tres especies restantes se ven fuertemente inhibidas por las altas salinidades, pero su recuperación es muy buena, llegando incluso a superar el porcentaje final obtenido con agua destilada, se puede decir que P. repens es la especie más tolerante, A. glomeratus y P. poligonatum le siguen y finalmente, T. quini es la especie cuyas semillas son las menos tolerantes.

Aunque las halófitas estrictas requieren agua salada, se puede decir que las semillas de estas cuatro especies de pastos también lo son, puesto que en mayor o menor grado, toleran a la salinidad. Sin embargo, el conocimiento del comportamiento germinativo de semillas de halófitas en la naturaleza es todavía muy limitado y se necesita aún mucha información sobre las condiciones ambientales en el campo en el momento de la germinación, las tasas de germinación en la naturaleza y el periodo de germinación. Estos datos son esenciales para diseñar experimentos de laboratorio que contribuyan al conocimiento del proceso de germinación en semillas de halófitas. El comportamiento de las halófitas durante la germinación necesita más estudios que ayuden a contestar preguntas críticas, como el por qué algunas especies tienen semillas más tolerantes a la salinidad que otras, cuando comparten un mismo tipo de hábitat.

5. Nitratos. Los resultados de las pruebas demostraron que el KNO_3 no estimula significativamente la germinación en las semillas de las 4 especies, excepto en las semillas almacenadas de P. repens a 0.3%.

Vicente (1973) obtuvo que el efecto estimulante de los nitratos fue más visible cuando se aplicaron en condiciones desfavorables para la germinación; que la aplicación de estas sales sobre el sustrato reemplaza la necesidad de termoperíodos y luz para obtener altos porcentajes de germinación y que los nitratos hacen que este proceso sea más homogéneo en semillas con diferentes períodos de almacenamiento.

Aunque los datos no lo muestran directamente, es posible que estas condiciones se presenten en las especies estudiadas. Sin embargo, para poder afirmar lo anterior, se hacen necesarios más experimentos de campo y de laboratorio que consideren la interacción de estos factores, así y como lo hizo Vicente (1973).

6. Edad. A pesar de que en repetidas ocasiones se ha mencionado el efecto de la edad de las semillas en la respuesta germinativa, se puede decir nuevamente que, en general, los efectos de los diferentes factores físicos aplicados disminuyen y la germinación se hace más homogénea en las 4 especies y para todos los tratamientos.

Los resultados obtenidos sobre las características germinativas de estas 4 gramíneas, indican una diversidad de comportamientos entre las especies que puede ser un reflejo de la distribución geográfica de cada una de ellas, puesto que el comportamiento germinativo de las especies en relación con su ambiente, es un aspecto importante en el ciclo de vida de las

especies, en su establecimiento y en la restricción de las poblaciones a sus hábitats naturales.

En las gramíneas es común encontrar respuestas germinativas comunes en la familia:

- La alternancia de temperaturas es más favorable para la germinación que las temperaturas constantes. Algunas especies llegan incluso a requerir un período de frío para romper la latencia. Aparentemente se distribuyen inhibidores termosensibles (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1980). Hay diferencias intrapoblacionales que están en función de la distribución geográfica.

El requerimiento de un termoperíodo ha sido reportado para especies del género Fanicum (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1980).

- El fotoblastismo es una condición poco frecuente en las gramíneas (Come, 1970).

- Presentan cierta tolerancia a la salinidad: la salinidad tiene principalmente efectos osmóticos, aunque en algunos casos inducen cierta latencia (Seneca, 1969).

Estos resultados coinciden con lo obtenido en el presente trabajo.

El tipo y efecto de los factores ambientales a que se ven sometidas las especies, son diferentes, al igual que las

respuestas de cada una de ellas. Sin embargo, si es posible agrupar riesgos ambientales predominantes para un determinado habitat, también puede ser posible encontrar grupos de respuestas relacionados con dichos riesgos.

En la presente investigación se obtuvo que existen diversos factores que afectan la germinación de las 4 gramíneas estudiadas: temperatura continua o con fluctuaciones; luz (en una de ellas); sales en el suelo y enterramiento. Es decir, el movimiento de la arena, la aspersion salina, el agua de mar, los vientos fuertes y la poca humedad en la superficie de la arena se combinan, haciendo que este hábitat sea poco favorable para un crecimiento continuo de las plantas. Las especies se enfrentan a cada uno de estos factores por medio de diferentes mecanismos fisiológicos que tienden a garantizar el establecimiento exitoso de las plántulas.

Con el fin de obtener una posible relación entre las respuestas germinativas de las especies estudiadas y su distribución geográfica, se construyó la tabla 5 donde se agrupan ambas características para cada especie.

Analizando cuidadosamente la información resumida en dicha tabla, se pueden hacer inferencias entre el comportamiento germinativo y los hábitats donde están las poblaciones de cada especie:

Los estudios realizados sugieren que para A. glomeratus la luz, las altas salinidades, la profundidad de siembra y las temperaturas bajas o con fluctuaciones extremas, son los

ESPECIE	DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA	CARACTERÍSTICAS GERMINATIVAS
<u>A. olomeratus</u>	En suelos arenosos o rocosos, bosques de pino-encino, terrenos con vegetación sabanoide, selva baja caducifolia y matorral espinoso. Distribuida desde el centro de Norteamérica hasta Sudamérica. Común en México.	- Requiere luz. * - Temperaturas bajas y termoperiodos amplios disminuyen la germinación. Las altas temperaturas son estimulantes. * - Profundidad inhibe. Las plántulas no emergen. * - Salinidad inhibe. Buena recuperación. * - Nitratos estimulan
<u>T. goujini</u>	Endémica de la costa de Veracruz. En dunas costeras	- No requiere luz - Germina en todas las temperaturas * - A 2 cm de profundidad se inhibe germinación y emergencia * - Germina en agua de mar Poca recuperación - Nitratos estimulan
<u>P. repens</u>	En costas tropicales y subtropicales de ambos hemisferios. Introducida a América de Europa.	- No requiere luz. - Termoperiodo es indispensable para germinar. * - Profundidad no afecta la germinación - Inhibida por la sal Estimulación salina * - Nitratos estimulan
<u>P. polygonatum</u>	En planicies, valles y costas. Desde el centro de Norteamérica, hasta Sudamérica.	- No requiere luz. - Termoperiodos son necesarios * - Profundidad inhibe * - Salinidad inhibe Buena recuperación * - Nitratos estimulan

TABLA 5 Descripción de la distribución geográfica de las especies y de sus características germinativas. El asterisco (*) significa que el efecto del tratamiento disminuye con la maduración de las semillas.

factores que principalmente afectan la germinación,¹²²
contribuyendo a distribución de la especie.

Las características germinativas le dan la posibilidad de establecerse en diferentes tipos de comunidades vegetales y en climas desde templados hasta tropicales, salinos o no.

El requerimiento de luz probablemente le permite detectar claros en las comunidades vegetales cerradas; la tolerancia a la salinidad ayuda a la colonización de lugares salinos como las dunas costeras y el mantenimiento de la viabilidad cuando las semillas están enterradas pueden favorecer el que se forme un banco de semillas.

T. guini no requiere luz, germina aún en agua de mar, aunque tiene poca capacidad de recuperación ; a 2 cm la germinación es inhibida y tiene una gran capacidad de germinar en todas las temperaturas.

Esta especie es endémica de las costas de Veracruz por lo que se puede decir que, en este caso, las características germinativas que presenta, le permiten habitar en las dunas y ser una de las gramíneas dominantes en estos hábitats.

Por otro lado, las semillas de F. repens no requieren luz, pero sí un termoperiodo, la profundidad de siembra no afecta la germinación de las semillas y un pretratamiento salino es estimulante.

Sus características germinativas le permiten germinar en lugares abiertos o cerrados y en las costas, donde la salinidad estimula la germinación. La distribución geográfica de esta especie abarca climas templados, además de los tropicales, por lo que no es sorprendente que necesite fluctuaciones térmicas para poder germinar, puesto que muchas especies de climas templados requieren estas condiciones (Seneca, 1969; Seneca y Cooper, 1971; Thompson, 1973; Keren y Evenari, 1974; Ungar y Hogan, 1979). Además, este requerimiento permite a las semillas detectar claros en la vegetación.

Finalmente, P. polygonatum no requiere luz; las fluctuaciones de temperatura son estimulantes; la germinación es inhibida por la profundidad de siembra y por las altas concentraciones de sales en el sustrato.

Las respuestas a la luz y temperatura permiten a la especie germinar en diferentes comunidades vegetales localizadas en diversas latitudes (desde templadas hasta tropicales) y la tolerancia a la salinidad le permite probablemente, colonizar ambientes salinos como las dunas costeras.

La inhibición de la germinación cuando las semillas están enterradas y el mantenimiento de la viabilidad en estas condiciones pueden favorecer la formación de un banco de semillas.

A partir de los comportamientos germinativos encontrados se puede decir que:

1. En un hábitat determinado, se puede llegar a un cierto patrón de germinación a través de diversos mecanismos fisiológicos.
2. En un hábitat puede haber más de un patrón de germinación.
3. Entre diferentes tipos de hábitats a menudo hay similitudes en el comportamiento germinativo.

Cabe aclarar que la extrapolación de los resultados de laboratorio hacia las condiciones de campo siempre debe verse con precaución, por lo que los resultados de estos experimentos deben considerarse simplemente como base para futuros experimentos en las dunas, ya que es peligroso hacer generalizaciones concernientes a la ecología de estos pastos, basándose únicamente en el estudio del comportamiento germinativo obtenido en laboratorio.

Por lo anterior, se hace necesario crear hipótesis para diseñar experimentos y llevarlos a cabo en el campo.

Tomando en cuenta lo anterior, se puede decir que aún es necesario reunir información sobre la germinación y establecimiento de plántulas en el campo, puesto que el comportamiento germinativo de las semillas en relación con su hábitat natural, es una etapa importante en el ciclo de vida de las especies, en el establecimiento de sus plántulas y en la restricción de las poblaciones a sus hábitat naturales (Quinlivan, 1961; Ramakrishnan, 1964; Seneca y Cooper, 1971; Berger, 1984).

Al discutir las tendencias encontradas en las especies trabajadas, se pueden observar algunas diferencias inter e intraespecíficas en el tiempo, en la germinación y en la emergencia de las plántulas, que, en parte, están determinados genéticamente y son por lo tanto, ajenos a muchos factores ambientales.

Las respuestas germinativas y la distribución geográfica de las especies parecen indicar una gran plasticidad genética, sobre todo en aquellas que abarcan latitudes templadas y tropicales, así como diferentes tipos de hábitats. Esta diferenciación permite a cada población sobrevivir mejor en su ambiente original (Bradshaw, 1984).

El rango ecológico de una especie está dado por su ocurrencia y sobrevivencia en diferentes hábitats, lo que implica una capacidad para:

- invadir diferentes hábitats
- desarrollarse y reproducirse en dichos hábitats
- persistir en los hábitats nuevos soportando y sobreviviendo a cualquier cambio ambiental
- y, sobre todo, desarrollar diferenciaciones que están limitadas por la plasticidad genética de cada especie (Bradshaw, 1984).

Sería muy interesante conocer las respuestas germinativas de otras poblaciones de estas especies, para observar las diferencias en la tolerancia a diferentes factores ambientales.

Al analizar las diferencias obtenidas entre las especies en las respuestas a los tratamientos hay que tener en cuenta que en algunos experimentos se utilizaron semillas colectadas en distintos años, por lo que no puede descartarse la posibilidad de que las diferencias en las respuestas germinativas se deba a que las semillas no son de la misma colecta.

Posiblemente para poder enfrentarse a la heterogeneidad espacial de las dunas costeras las gramíneas germinan simultáneamente y en diferentes lugares de las dunas, donde los eventos catastróficos son distintos para cada uno de ellos (Schat, 1983)

De acuerdo con Salisbury (1929, citado por Pemadasa y Lovell, 1975) la germinación simultánea es ecológicamente desventajosa porque una población de plántulas resultado de este tipo de germinación, puede estar en peligro de extinción local si todas las plántulas son destruidas por una catástrofe ambiental. Sin embargo, dadas las condiciones físicas de las dunas y debido a la ausencia de reservas y nutrimentos en las semillas, se hace necesario para las especies en consideración una germinación rápida en el momento en que las condiciones son favorables. En algunos casos, cuando las condiciones no son óptimas, la germinación es continua, lo que permite que haya una disponibilidad de plántulas aun en estos momentos. Parece ser,

por lo tanto, que estas especies obtienen las ventajas de los dos tipos de germinación.

El éxito en el establecimiento de las plántulas depende de la rápida explotación de las condiciones temporal y espacialmente favorables y la sobrevivencia y reproducción durante etapas posteriores del ciclo de vida pueden verse fuertemente afectadas por la velocidad de germinación y la tasa de desarrollo de las plántulas (Grime et al 1981).

Las condiciones experimentales usadas a lo largo de este trabajo fueron extremadamente simples, comparados con las complejas fluctuaciones de muchos factores a que se ven sujetas las semillas en condiciones naturales. El enfoque aplicado se basa en 3 suposiciones: a) que se puede lograr muy poco transfiriendo al laboratorio las complejidades que dificultan tanto el trabajo de campo; b) que las posibles extrapolaciones al campo dependen del examen de las especies adecuadas y del reconocimiento de las causas de una respuesta diferencial y c) que las inferencias sobre la importancia ecológica de un cierto factor frecuentemente se pueden detectar a través de las respuestas de grupos de plantas de ecología contrastada bajo condiciones experimentales estandarizadas.

El análisis más interesante es aquel en el que los resultados de laboratorio son complementados por estudios de la producción, destino y germinación de las semillas bajo condiciones naturales.

Considerando la capacidad de germinación inmediata de las especies, sería poco seguro afirmar que la habilidad de germinación en el laboratorio de las semillas recién colectadas es una indicación confiable de que en condiciones naturales la germinación ocurre justo después de la dispersión. Aunque las 4 especies estudiadas mostraron una capacidad de germinación inmediata, también presentan otras características (requerimiento de termoperiodo o luz, por ejemplo) que sugieren que la germinación de las semillas recién dispersadas puede inhibirse por la presencia de algún factor limitante, presente en el hábitat natural y excluido en las condiciones de laboratorio.

La germinación regulada por factores ambientales contribuye a la maximización de la probabilidad de éxito de la maduración y establecimiento de las plántulas, por lo que se hacen necesarios enfoques experimentales y de campo para comprender mejor la germinación de las semillas como un proceso adaptativo dentro de un contexto ecológico.

Por último, cabe mencionar que el comportamiento germinativo no sólo puede reflejar la distribución geográfica de las especies, sino que también explica, en cierta manera, la distribución de éstas en las dunas, como ya se mencionó antes. Sin embargo, para tener una mayor claridad en el entendimiento

de la distribución de las especies en el sistema de dunas. ¹²⁹ es
importante conocer cada etapa del desarrollo de las especies
(crecimiento, reproducción, dispersión germinación y
establecimiento) así como los probables sitios seguros para cada
una de ellas en el tiempo y en el espacio, para lo que hace
falta realizar más investigaciones en condiciones naturales y de
laboratorio.

VII CONCLUSIONES

1. Hay una tendencia hacia la insensibilidad a la luz. Incluso en Andropogon glomeratus, donde, a pesar de que las semillas juvenes requieren luz para germinar, van perdiendo el requerimiento luminoso conforme maduran.
2. Las cuatro especies estudiadas en este trabajo respondieron de diferentes maneras a las temperaturas constantes y termoperiodos. Estas respuestas varían desde un requerimiento casi absoluto de termoperiodo para poder germinar (Panicum repens y P. polygonatum) hasta una insensibilidad a la temperatura (Andropogon glomeratus y Trachypogon quinii). Las bajas temperaturas disminuyen la germinación. Sólo Trachypogon quinii y Andropogon glomeratus en menor grado, fueron capaces de germinar en estas condiciones lo que probablemente les permite germinar durante la época de nortes y a A. glomeratus en otras latitudes.
3. La germinación se ve inhibida cuando las semillas de las 4 especies son enterradas. A mayor profundidad de siembra y a menor tamaño, el efecto es mayor.
4. La salinidad en el sustrato juega un papel importante en la distribución de las 4 especies estudiadas. Las 4 son tolerantes a la salinidad, pero cada una tiene una respuesta particular a este factor:

Las semillas de Andropogon glomeratus y P. polygonatum son inhibidas por la alta salinidad y se recuperan bien en agua destilada.

Panicum repens es muy inhibida por la salinidad y al transferirse a agua destilada la germinación es mucho mayor que en el lote testigo. Es estimulada por la salinidad. Con el almacenamiento, la estimulación salina disminuye.

Trachypogon doulini es capaz de germinar en agua de mar, pero las semillas no se recuperan. Probablemente hay una cierta toxicidad iónica.

5. El nitrato de potasio estimula la germinación. Este estímulo fue más elevado en las semillas jóvenes que en las almacenadas.

6. Conforme las semillas maduran, los efectos de los diferentes factores físicos aplicados disminuyen y la germinación se hace más homogénea en las 4 especies y para todos los tratamientos.

7. Analizando cuidadosamente la información obtenida y con todas las consideraciones que al hacer una extrapolación se debe tener, es posible utilizar el comportamiento germinativo de las especies para sugerir una posible explicación sobre la distribución geográfica de cada una de las 4 gramíneas.

8. El rango de estrategias germinativas encontradas concuerda en muchos aspectos con la variedad de situaciones ambientales presentes en las dunas costeras.

9. A pesar de la gran cantidad de estudios que hay sobre la germinación, aún es escaso el conocimiento sobre los patrones de germinación en el espacio y en el tiempo en condiciones naturales. Se hace necesario empezar a intensificar estudios de germinación en el hábitat natural de las especies.

10. Para entender la distribución de las especies en el sistema de dunas no sólo hace falta conocer sus características germinativas, sino también sus síndromes de dispersión y otras etapas de su desarrollo como el crecimiento, la reproducción, la germinación y el establecimiento.

TESIS CON FALLAS DE ORIGEN

133

BIBLIOGRAFIA

1. Altamirano, R.M. & S. Guevara 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: semillas en el suelo. *Biótica* 7(4):569-575.
2. Angevine, M.W. & M.F. Chabot. 1977. Seed germination syndromes in higher plants. EN: Goldbrig, V.T., S.Jain, G.S. Johnson & P.H. Raven. (eds). Topics in plant population biology. Columbia University press. N.Y. pp. 188-206.
3. Ayodele-Cole, H.H. 1977. Effect of light, temperature and flooding on seed germination of the neotropical Panicum laxum SW. *Biotropica* 9(3):191-194.
4. Barbour, M.G. 1970. Germination and early growth of the strand plant Cakile maritima Bull.Torr.Bot.Club 97(1):13-22.
5. Barbour, M.G. 1973. The grassland ecosystem. Ch.2. In: Barbour, M.G., R.B. Craig, F.R. Drysdale & M.T. Ghisselin (eds). Coastal Ecology. Bodega Head. University of California press. p:27-92.
6. Barbour, M.G., M. Rejmanek, A.I. Johnson & B.M. Pavlik. 1987. Beach vegetation and plant distribution patterns along the northern Gulf of Mexico. *Phytocoenologia* 15(2):201-233
7. Baskin, J.M. & C.C. Baskin. 1982. Effects of wetting and drying cycles on the germination of seeds of Cyperus inflexus. *Ecology* 63(1):248-252.
8. Bazzaz, F.A. 1970. Secondary dormancy in the seeds of the common ragweed Ambrosia artemisiifolia. Bull.Torr.Bot.Club 97:302-305.
9. Berger, A. 1984. Seed dimorphism and germination behaviour in Salicornia patula *Vegetatio*
10. Bewley, J.D. & M. Black. 1982. Physiology and biochemistry of seeds in relation to germination. Vol.2. Viability, dormancy and environmental control. N.Y. Chap. 2,3 & 6. (pp:127-335).
11. Binet, M.P. 1965. Action de la temperature et de la salinite sur la germination des graines de Cochlearia anglica *Revue Gen.Ect.* 72:221-236.
12. Black, J.N. 1958. Competition between plants of different initial seed sizes in swards of subterranean clover (Trifolium subterraneum L.) with particular reference to leaf area and the light microclimate. *Aust.J.Agric.Res.* 9:299-318
13. Black, M. 1972. Control processes in germination and dormancy *Oxford Biology Readers Series* 20:3-16.
14. Bradshaw, A.D. 1984. Ecological significance of genetic variation between populations. Ch. 10. In: Dirzo, R. & J. Sarukhán (eds). Perspectives on plant population ecology. Sinauer. p:213-228.
15. Castillo, S. 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: Fenología. *Biótica* 7(4):551-568.

16. Collis-George, N. & J.E. Sands. 1959. The control of seed germination by moisture as a soil physical property. *Austr.J.Agric.Res.* 10:628-636.
17. Collis-George, N. & J.E. Sands. 1962. Comparison of the effects of the physical and chemical components of soil water energy on seed germination. *Aust.J.Agric.Res.* 13:375-384.
18. Côme, D. 1968. Problèmes de terminologie posés par la germination et ses obstacles. *Bull.Soc.Franc.Physiol.Veget.* 14:3-9
19. Côme, D. 1970. Les obstacles à la germination. Masson et Cie éditeur, Paris 162 p.
20. Davidson, E.D. & M.G. Barbour. 1977. Germination establishment and demography of coastal bush lupine (Lupinus arboreus) at Bodega Head, California. *Ecology* 58:592-600.
21. Evenari, M., D. Koller & Y. Guterman. 1965. Effects of the environment of the mother plant on germination by control of seed-coat permeability to water in Oenonis sicula Guss. *Aust.J.Bio. Sci.* 19:1007-1016.
22. Fenner, M. 1985. *Seed Ecology*. Chapman & Hall. Great Britain. 151 pp.
23. Freas, K.E. & P.R. Kemp. 1983. Some relationships between environmental reliability and seed dormancy in desert annual plants. *J.Ecol.* 71:211-217.
24. Grime, J.P., G. Mason, A.V. Curtis, J. Rodman, S. Vaad, M.A.G. Mowforth, A.M. Neal & S. Schaw. 1981. A comparative study of germination characteristics in a local flora. *J.Ecol.* 69:1017-1059.
25. Hanna, P.J. 1984. Anatomical features of the seed coat of Alecia kempiana (mueller) which relates to increased germination rate induced by heat treatment. *New Phytl.* 96:000-000
26. Harper, J.L. & R.A. Benton. 1966. The behaviour of seed in soil. II. The germination of seeds on the surface of a water supplying substrate. *J.Ecol.* 54:151-166.
27. Harper, J.L., P.H. Lovell & K.G. Moore. 1970. The shapes and sizes of seeds. *A.Rev.Ecol.Syst.* 1:327-356.
28. Harty, R.L. & T.J. McDonald. 1972. Germination behaviour in beach spinifex (Spinifex hirsutus Labill.) *Aust.J.Bot.* 20:241-251.
29. Hegarty, T.W. 1972. Temperature relations of germination in the field. EN: Heydecker, W. *Seed Ecology*. Chap.23.p411-431.
30. Hegarty, T.W. 1973. The physiology of seed hydration and the relation between water stress and the control of germination: a review. *Plant, Cell and Environment* 1:101-119.

31. Heydecker, W. 1966. Clarity on recording germination. *Nature* 210:754-755.
32. Heydecker, W. 1972. Seed ecology II. Butterworths. p 1-3.
33. Hnatiuk, S.H. 1979. A survey of germination of seeds from some vascular plants found on Aldabra atoll. *J. Biogeography* 6:105-114.
34. Hocking, P.J. 1982. Salt and mineral nutrient levels in fruits of two strand species, Cakile maritima and Arctotheca populifolia with special reference to the effect of salt on the germination of Cakile. *Ann. Bot.* 50:335-343.
35. Keren, A. & M. Evenari. 1974. Some ecological aspects of distribution and germination of Pancratium maritimum L. *Israel Journal of Botany*. 23:202-215.
36. Lesko, G.L. & R.B. Walker. 1969. Effect of sea water on seed germination in two Pacific atoll beach species. *Ecology* 50(4):730-734.
37. Linhart, Y.B. 1976. Density dependent seed germination strategies in colonizing versus non-colonizing plant species. *J. Ecol.* 64(1):375-380.
38. Mayer, A.M. 1980/81. Germination research. The state of the art. *Israel Journal of Botany*. 29:1-3.
39. Moreno-Casasola, P. 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: factores físicos. *Biótica*. 7(4):577-602.
40. Moreno-Casasola, P., E. van der Maarel, S. Castillo, M.L. Huesca e I. Pisanty. 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: Estructura y composición en El Morro de La Mancha. *Biotica* 7(4):491-526.
41. Moreno-Casasola, P. 1985a. Patterns of plant species distribution on mexican coastal dunes along the Gulf of Mexico. Ph.D. Thesis. Uppsala University.
42. Moreno-Casasola, P. 1985b. Sand movement as a factor in the distribution of plant communities in a coastal dune system. Ph.D. Thesis Uppsala.
43. Moreno-Casasola, P. & J.P. Grime. 1985. A comparative study of the effects of fluctuations in temperature and moisture supply on hard coat dormancy in the seeds of coastal tropical legumes. Ph.D. Thesis. Uppsala University.
44. Moreno-Casasola, P. & I. Espejel. 1986. Classification and ordination of coastal sand dune vegetation along the Gulf and Caribbean sea of Mexico. *Vegetatio* 66:147-182.
45. Domes, M.J.M. & W.Th. Elberse. 1976. Germination of six grassland herbs in microsites with different water contents. *J. Ecol.* 64:745-755.

46. Orozco-Segovia, A. y C. Vázquez-Yanes. 1980. La germinación de Panicum hirsutum Swartz.: una arvense de cultivos de zonas inundables. Bolatin de la Sociedad Botánica de México. 39:91-106.
47. Pemadasa, M.A. & P.H. Lovell. 1975. Factors controlling germination of some dune annuals. J.Ecol. 63:41-59.
48. Quinlivan, B.J. 1961. The effect of constant and fluctuating temperatures on the permeability of hard seeds of some legume species. Aust.J.Agr.Res. 12:1009-1022.
49. Ramakrishnan, P.S. 1965. Studies on edaphic ecotypes in Euphorbia thymifolia L. I. Seed germination.
50. Rathcke, B. & E. Lacey. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. Ann.Rev.Ecol.Syst. 16:179-214.
51. Roberts, E.H. 1972. Dormancy: a factor affecting seed survival in the soil. In: Roberts, E.H. 1972. Viability of seeds. Chapman & Hill. Chap. 11:321-359.
52. Sarukhán, J. 1974. Studies on plant demography: Ranunculus repens L. R. bulbosus L. & R. acris L. : II. Reproductive strategies and seed population dynamics. J.Ecol. 62:151-177.
53. Sauer, J. & G. Struik. 1964. A possible ecological relation between soil disturbance, light-flash and seed germination. Ecology 45(4):
54. Schaal, B.A. 1980. Reproductive capacity and seed size in Lupinus texensis Amer.J.Bot. 67(5):703-709.
55. Schat, H. 1981. Seed polymorphism and germination Ecology of Plantago coronopus L. Acta Decologica. Decol.Plant. Vol. 2(16) no.4:367-380.
56. Schat, H. 1983. Germination Ecology of some dune slack pioneers. Acta.Bot.Neerl. 32(3):203-212.
57. Sedgley, R.H. 1963. The importance of liquid seed contact during the germination of Medicago tribuloides Desr.. Aust.J.Agric.Res. 14:646-653.
58. Seneca, E.D. 1969. Germination response to temperature and salinity of four dune grasses from the outer banks of North Carolina. Ecology 50:45-53.
59. Seneca, E.D. & A.W. Cooper. 1971. Germination and seedling response to temperature, daylength and salinity by Ammophila breviligulata from Michigan and North Carolina Bot.Gaz. 122(3):203-215.
60. Seneca, E.D. 1972. Germination and seedling response of Atlantic and Gulf coasts populations of Uniola paniculata Ga.J.Bot. 59(3):290-296.

51. Silvertown, J.W. 1981. Seed size, life span and germination date as coadapted features of plant life history. *Am.Nat.* 118:860-864.
52. Silvertown, J.W. 1982. Introduction to plant population Ecology. Longman, London. 109 pp.
53. Silvertown, J.W. & F.R. Wilkin. 1983. An experimental test of the role of microspatial heterogeneity in the co-existence of congeneric plants. *Biological Journal of the Linnean Society.* 19:1-8.
54. Silvertown, J.W. 1984. Phenotypic variety in seed germination behaviour: the ontogeny and evolution of somatic polymorphism in seeds. *Amer.Natur.* 124(1):1-16.
55. Smith, H. 1972. Light quality and germination: Ecological implications. Ch. 12. In: Heydecker, W. (ed) *Seed ecology.* Butterworths, London. p.219-231.
56. Stebins, G.L. 1971. Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms. II. Seeds and seedlings. *A.Rev.Ecol.Syst.* 2:237-260.
57. Symonides, E. 1978. Effect of seed size, density and depth of sowing on the germination and survival of psammophyte seedlings. *Ekologia Polska* 26(1):123-139.
58. Thompson, P.A. 1973. Effects of fluctuating temperatures on germination. *J.Exp.Bot.* 25(81):164-175.
59. Thompson, P.A. 1974. Germination of celery (*Apium graveolens* L.) in response to fluctuating temperatures. *J.Exp.Bot.* 25(84):156-163.
60. Uhvits, R. 1946. Effect of osmotic pressure on water absorption and germination of alfalfa seeds. *Amer.J.Bot.* 33:278-285.
61. Ungar, I.A. & W.C. Hogan. 1970. Seed germination in *Iva annua* L. *Ecology* 51(1):150-154.
62. Ungar, I.A. 1973. Halophyte seed germination. *The Botanical Review.* 44:233-264.
63. Vázquez-Yanes, C. 1974. Estudios sobre ecofisiología de la germinación en una zona calido húmeda de México. Facultad de Ciencias, UNAM. Tesis doctoral.
64. Vázquez-Yanes, C. & A.Grozco-Segovia. 1982. Seed germination of a tropical rain forest pioneer tree (*Heliocarpus donnell-smithii*) in response to diurnal fluctuation of temperature. *Physiol.Plant.* 56:295-298.
65. Vicente, M. 1973. Germinacao de sementes de *Solanum viarum* Dunal IV. Nitrato de Potássio. *Rev.Brasil.Biol.* 33(2):321-326.

76. Wasson, G. & P.F. Wareing. 1969. The role of light in the germination of naturally occurring populations of buried weed seeds. *J.Exp.Bot.* 20(63):403-413.
77. Westoby, M. 1981. How diversified seed germination is selected. *Am.Nat.* 118:882-885.
78. Westra, R.N. & W.E. Loomis. 1966. Seed dormancy in Uniola paniculata *AmJ.Bot.* 53(4):407-411.
79. Willemsen, R. & E. Rice. 1972. Mechanism of seed dormancy in Ambrosia artemisiifolia. *Amer.J.Bot.* 59(3): 248-257.
80. Woodall, S.R.J. 1983. Salinity and seed germination in coastal plants. *Vegetatio* 442:

APENDICE I

Tablas con los porcentajes finales obtenidos para cada tratamiento con semillas recién colectadas (menores de 6 meses y representadas con el símbolo <6) y almacenadas (mayores de seis meses y representadas >6).

El número entre paréntesis es el valor obtenido en la comparación estadística de dichos porcentajes, con respecto al testigo, el cual no tiene comparación.

El asterisco (*) señala las diferencias significativas con $p < 0.05$.

1.

ESPECIE	SUSTRATOS		
	Arena	Agar	Papel
<u>A. glomeratus</u>	97	100 (1.07)	100 (1.07)
<u>T. ovini</u>	97	100 (1.07)	98 (2.8)
<u>P. repens</u>	86	94 (3.64)	92 (1.86)
<u>P. polygonatus</u>	98	98 (0)	90 (6.16) (*)

2.

ESPECIE	TEMPERATURAS CONSTANTES							
	15°C		25°C		35°C		20-32°C	
	<6	>6	<6	>6	<6	>6	<6	>6
<u>A. glomeratus</u>	15 (156) (*)	67 (44) (*)	96	99	100 (2.2)	100 (1.4)	99 (1.9)	96 (1.9)
<u>T. ovini</u>	95 (2.9)	100 (2.8)	99	98	100 (1.4)	100 (2.8)	98 (0.4)	99 (0.4)
<u>P. repens</u>	3 (174) (*)	20 (124) (*)	2 (201) (*)	25 (107) (*)	0 (220) (*)	2 (266) (*)	92	93
<u>P. polygonatus</u>	0 (277) (*)	0 (257) (*)	57 (71) (*)	94 (2.2)	58 (69) (*)	99 (0.34)	100	98

3.

ESPECIE	TEMPERIODOS							
	20-32°C		20-25°C		20-40°C		25°C	
	<6	>6	<6	>6	<6	>6	<6	>6
<u>A. glomeratus</u>	98 (0.2)	96 (1.9)	99 (1.1)	97 (1.1)	89 (5.2) (*)	99 (1.4)	97	100
<u>T. quini</u>	98 (0.4)	99 (1.1)	100 (1.4)	99 (1.06)	99 (0)	99 (1.1)	99	97
<u>P. repens</u>	92	88	63 (25) (*)	86 (0.2)	80 (6.1) (*)	97 (6.2) (*)	2 (201) (*)	25 (88) (*)
<u>P. polygonatum</u>	81	98	94 (8.1) (*)	96 (0.7)	93 (6.6) (*)	99 (0.4)	32 (51) (*)	94 (2.2)

4.

ESPECIE	PROFUNDIDAD DE SIEMBRA (enterradas)							
	Superficie		0.5 cm		1.0 cm		2.0 cm	
	<6	>6	<6	>6	<6	>6	<6	>6
<u>A. glomeratus</u>	97	99	43 (80) (*)	72 (36) (*)	36 (97) (*)	77 (28) (*)	13 (171) (*)	68 (43) (*)
<u>T. quini</u>	100	98	98 (2.8)	100 (2.8)	100 (0)	98 (0)	82 (27) (*)	93 (3.07)
<u>P. repens</u>	93	88	95 (0.4)	95 (3.23)	96 (0.9)	93 (1.47)	82 (5.7) (*)	89 (0.04)
<u>P. polygonatum</u>	100	98	22 (162) (*)	86 (11) (*)	20 (162) (*)	81 (18) (*)	0 (277) (*)	52 (67) (*)

5.

ESPECIE	PROFUNDIDAD DE SIEMBRA (desenterradas)							
	Superficie		0,5 cm		1,0 cm		2,0 cm	
	<6	>6	<6	>6	<6	>6	<6	>6
<u>A. gicceratus</u>	97	99	93 (1.7)	89 (10) (*)	86 (8.4) (*)	95 (2.9)	64 (40) (*)	97 (1.06)
<u>T. quini</u>	TODAS		GERMINARON		ENTERRADAS			
<u>P. repens</u>	93	88	95 (0.4)	95 (3.3)	96 (0.9)	93 (1.47)	86 (2.6)	90 (0.2)
<u>P. polygonatum</u>	100	98	93 (9.9) (*)	92 (4.1) (*)	89 (15) (*)	91 (5.1) (*)	73 (42) (*)	72 (31) (*)

6.

ESPECIE	SALINIDAD (en agua de mar)									
	testigo		25%		50%		75%		100%	
	<6	>6	<6	>6	<6	>6	<6	>6	<6	>6
<u>A. gicceratus</u>	94	99	98 (2.2)	98 (0.4)	60 (35) (*)	81 (22) (*)	14 (150) (*)	9 (204) (*)	0 (231) (*)	0 (266) (*)
<u>T. quini</u>	100	98	97 (2.8)	99 (0.4)	92 (12) (*)	96 (0.7)	38 (115) (*)	64 (44) (*)	6 (231) (*)	21 (148) (*)
<u>P. repens</u>	86	95	100 (20) (*)	96 (0.12)	82 (0.6)	47 (63) (*)	0 (192) (*)	1 (226) (*)	0 (192) (*)	0 (237) (*)
<u>P. polygonatum</u>	100	100	98 (2.8)	91 (13) (*)	12 (201) (*)	7 (225) (*)	0 (277) (*)	0 (277) (*)	0 (277) (*)	0 (277) (*)

7.

ESPECIE	SALINIDAD (cambio a agua destilada)									
	testigo		25%		50%		75%		100%	
	<6	>6	<6	>6	<6	>6	<6	>6	<6	>6
<u>A. glomeratus</u>	94	99	98 (2.2)	92 (0.34)	99 (4.1) (*)	99 (0)	98 (2.2)	94 (4.1) (*)	96 (0.4)	100 (1.4)
<u>T. gouvini</u>	100	98	97 (1.1)	99 (0.34)	92 (11.4) (*)	97 (0.2)	22 (27) (*)	84 (14) (*)	71 (45) (*)	44 (84) (*)
<u>P. repens</u>	86	95	100 (21) (*)	96 (0.12)	96 (6.4) (*)	99 (2.7)	98 (11) (*)	91 (1.2)	94 (3.5)	90 (1.8)
<u>P. polygonatum</u>	100	100	100 (0)	100 (0)	100 (0)	95 (2.9)	99 (2.8)	92 (11.4) (*)	100 (0)	95 (2.9)

8.

ESPECIE	NITRATOS							
	testigo		0.05%		0.2%		0.3%	
	<6	>6	<6	>6	<6	>6	<6	>6
<u>A. glomeratus</u>	98	99	97 (0.2)	97 (0.2)	100 (2.8)	100 (2.8)	100 (2.8)	100 (2.8)
<u>T. gouvini</u>	99	97	99 (0)	97 (0)	99 (0)	100 (1.1)	100 (1.4)	100 (1.1)
<u>P. repens</u>	92	88	100 (11) (*)	92 (0.9)	100 (11) (*)	87 (0.04)	95 (0.1)	96 (4.5) (*)
<u>P. polygonatum</u>	81	98	85 (0.6)	98 (0)	79 (0.1)	100 (2.2)	75 (1.05)	98 (0)

9.

ESPECIE	EDAD (meses)			
	3	6	15	2-3+
<u>A. glomeratus</u>	99 (1.4)	100 (1.4)	100 (1.4)	98 (0.4)
<u>T. gouvini</u>	1 (*)	3 (*)	8 (0.2)	1+ (1.1)
<u>P. repens</u>	1-3	5-7	7-9	3+
	86	92 (1.9)	95 (4.9) (*)	92 (1.9)
<u>P. polygonatum</u>	2	6	9	2+
	98	100 (2.8)	98 (0)	81 (17.5) (*)

AFENDICE III Tablas donde se presentan los resultados de la comparación de las curvas obtenidas con la aplicación de los distintos tratamientos. La comparación se hizo de la siguiente manera:

1. Se calculó el coeficiente de velocidad (cv) de Kotowski (Heydecker, 1966; Come, 1968), que está determinado por la siguiente fórmula, donde se integran los tiempos de germinación de cada semilla:

$$cv = (\sum n / \sum (n \cdot J_n)) \cdot 100$$

donde J_n es el número de días después de la siembra y n el número de semillas germinadas en el día J_n .

Se calculó el cv para cada repetición y en cada tratamiento.

2. Con el fin de que la suposición de linealidad tuviera mayor probabilidad de ser válida, se hizo una transformación angular del cv. Es decir, se trabajó con $\arcsin \sqrt{cv}$.
3. Se realizó un ANOVA de una vía, que permitió detectar alguna diferencia significativa entre las curvas con $p < 0.05$.
4. Si con el ANOVA se detectaron diferencias significativas, entonces se realizó una comparación de medias por el método de Scheffe, que es aplicable después de un ANOVA. Con esta prueba se obtiene una F calculada para ciertos grados de libertad. Si F calculada es mayor que la F de tablas se rechaza la hipótesis nula de que no hay diferencia significativa entre los tratamientos con una $p < 0.05$.

Cabe aclarar que con el ANOVA de una vía es posible detectar las diferencias entre los tratamientos más extremos (señalados en las tablas como (+)), por lo que ya no fueron comparados en la prueba de Scheffe.

El tratamiento número 1 siempre es el testigo.

CT = comparación de tratamientos. Se anotan las comparaciones con respecto al testigo y los tratamientos que son diferentes entre sí.

Fc = F calculada

Ft = F de tablas

G1 = grados de libertad

DS = diferencia significativa

* = hay diferencia significativa

- = no hay diferencia significativa

(d) = curvas obtenidas después del tratamiento (i.e. en agua destilada o semillas desenterradas).

' = semillas de la segunda colecta (1987)

ESPECIE:		<i>Andropogon glomeratus</i> 6 meses					
Tratamiento		ANOVA 1 via	Comparación de Scheffe				
			CT	Fc	Ft	G1	DS
1. Arena	(+)	F = 59 (*)	1-2	1.93	4.26	2-9	-
2. Agar		g1 = 9					
3. Papel	(+)	p<0.05					
1. 25 °C		F = 76.7 (*)	1-2	1.49	3.49	3-12	-
2. 15 °C		g1 = 12	1-3	1.43	3.49	3-12	-
3. 35 °C		p<0.05	1-4	0.35	3.49	3-12	-
4. 20-32 °C			2-3	5.87	3.49	3-12	*
1. 25 °C		F = 3.99 (*)	1-2	0.05	3.49	3-12	-
2. 20-32 °C	(+)	g1 = 12	1-3	0.11	3.49	3-12	-
3. 20-25 °C	(+)	p<0.05	1-4	0.02	3.49	3-12	-
4. 20-40 °C							
1. Testigo	(+)	F = 179.8 (*)	1-2	6.48	3.49	3-12	*
2. 0.5 cm		g1 = 12	1-3	7.21	3.49	3-12	*
3. 1.0 cm		p<0.05	2-4	1.37	3.49	3-12	-
4. 2.0 cm	(+)						
1. Testigo	(+)	F = 89.92 (*)	1-2	5.35	3.49	3-12	*
2. 0.5 cm (d)		g1 = 12	1-4	2.83	3.49	3-12	-
3. 1.0 cm (d)	(+)	p<0.05	2-4	0.39	3.49	3-12	-
2. 2.0 cm (d)							
1. Testigo	(+)	F = 134.8 (*)	1-2	1.31	3.06	4-15	-
2. 25% mar		g1 = 12	1-3	4.76	3.06	4-15	*
3. 50% mar		p<0.05	2-3	1.08	3.06	4-15	-
4. 75% mar	(+)						
5. 100% mar	(+)						
1. Testigo	(+)	F = 4.56 (*)	1-2	0.28	3.49	3-12	-
2. 50% mar (d)		g1 = 12	1-4	0.01	3.49	3-12	-
3. 75% mar (d)	(+)	p<0.05					
4. 100%mar (d)	(+)						
1. Testigo		F = 0.66 -					
2. 0.05% KNO3		g1 = 12					
3. 0.2 % KNO3		p<0.05					
4. 0.3 % KNO3							

ESPECIE:		Andropogon glomeratus > 6 meses					
Tratamiento		ANOVA 1 via	Comparación de Scheffe				
			CT	Fc	Ft	G1	D5
1. 25 °C		F = 24.81 (*)	1-2	4.73	3.49	3-12	*
2. 15 °C	(+)	g1 = 12	1-3	1.23	3.49	3-12	-
3. 35 °C	(+)	p<0.05	1-4	0.29	3.49	3-12	-
4. 20-32 °C							
1. 25 °C		F = 33.19 (*)	1-2	0.57	3.49	3-12	-
2. 20-32 °C	(+)	g1 = 12	1-3	2.74	3.49	3-12	-
3. 20-25 °C	(+)	p<0.05	1-4	0.46	3.49	3-12	-
4. 20-40 °C							
1. Testigo	(+)	F = 8.05 (*)	1-2	0.16	3.49	3-12	-
2. 0.5 cm		g1 = 12	1-3	0.38	3.49	3-12	-
3. 1.0 cm		p<0.05					
4. 2.0 cm	(+)						
1. Testigo	(+)	F = 5.68 (*)	1-2	0.18	3.49	3-12	-
2. 0.5 cm	(d)	g1 = 12	1-3	0.50	3.49	3-12	-
3. 1.0 cm	(d)	p<0.05					
4. 2.0 cm	(d)(+)						
1. Testigo	(+)	F = 176.46 (*)	1-2	1.91	3.06	4-15	-
2. 25% mar		g1 = 15	1-3	5.71	3.06	4-15	*
3. 50% mar		p<0.05					
4. 75% mar	(+)						
5. 100% mar	(+)						
1. Testigo		F = 1.34 -					
2. 75% mar	(d)	g1 = 9					
3. 100% mar	(d)						
1. Testigo		F = 0.66 -					
2. 0.05% KNO3		g1 = 12					
3. 0.2 % KNO3		p<0.05					
4. 0.3 % KNO3							
1. 3 meses	(+)	F = 134.97 (*)	1-2	2.01	3.49	3-12	-
2. 6 meses		g1 = 12	1-4	0.22	3.49	3-12	-
3. 14 meses	(+)	p<0.05	3-4	9.02	3.49	3-12	*
4. 2 meses							

ESPECIE:		<i>Trachypogon douini</i> 6 meses					
Tratamiento	ANOVA 1 via	Comparación de Scheffe					
		CT	Fc	Ft	G1	DS	
1. 25 °C		F = 327.3 (*)	1-2	9.27	3.49	3-12	*
2. 15 °C (+)		g1 = 12	1-3	2.78	3.49	3-12	-
3. 35 °C (+)		p<0.05	1-4	1.57	3.49	3-12	-
4. 20-32 °C			2-4	18.5	3.49	3-12	*
1. 25 °C (+)		F = 8.09 (*)	1-2	0.8	3.49	3-12	-
2. 20-32 °C		g1 = 12	1-4	0.4	3.49	3-12	-
3. 20-25 °C (+)		p<0.05					
4. 20-40 °C							
1. Testigo (+)		F = 34.01 (*)	1-2	1.6	3.49	3-12	-
2. 0.5 cm		g1 = 12	1-3	1.8	3.49	3-12	-
3. 1.0 cm		p<0.05					
4. 2.0 cm (+)							
1. Testigo							
2. 0.5 cm (d)							
3. 1.0 cm (d)							
4. 2.0 cm (d)							
		T O D A S					
1. Testigo (+)		F = 354.1 (*)	1-2	2.44	3.06	4-15	-
2. 25% mar		g1 = 12	1-3	9.25	3.06	4-15	*
3. 50% mar		p<0.05	1-4	14.3	3.06	4-15	*
4. 75% mar			2-4	4.92	3.06	4-15	*
5. 100% mar (+)							
1. Testigo (+)		F = 77.67 (*)	1-3	1700	3.06	4-15	*
2. 75% mar (d)(+)		g1 = 9					
3. 100% mar (d)		p<0.05					
1. Testigo		F = 0.81 -					
2. 0.05% KNO3		g1 = 12					
3. 0.2 % KNO3		p<0.05					
4. 0.3 % KNO3							
1. 1 mes		F = 2.62 -					
2. 3 meses		g1 = 15					
3. 8 meses		p<0.05					
4. 10 meses							
5. 1 mes							

G E R M I N A R O N
E N T E R R A D A S

ESPECIE:		<i>Panicum repens</i> 6 meses				
Tratamiento	ANOVA 1 vía	Comparación de Scheffe				
		CT	Fc	Ft	G1	DS
1. Arena	F = 1.35 -					
2. Agar	gl = 9					
3. Papel	p < 0.05					
1. 20-32 °C	*					
2. 15 °C						
3. 25 °C						
4. 35 °C						
	N A D A	G E R M I N O				
1. 20-32 °C	F = 4.06 -					
2. 20-25 °C	gl = 9					
3. 20-40 °C	p < 0.05					
4. 25 °C						
1. Testigo (+)	F = 112.1 *	1-2	0.54	3.49	3-12	-
2. 0.5 cm	gl = 12	1-3	4.77	3.49	3-12	*
3. 1.0 cm	p < 0.05	2-4	3.82	3.49	3-12	*
4. 2.0 cm (+)						
1. Testigo						
2. 0.5 cm (d)						
3. 1.0 cm (d)	T O D A S	G E R M I N A R O N				
4. 2.0 cm (d)		E N T E R R A D A S				
1. Testigo (+)	F = 62.86 *	1-2	2.23	4.26	2-9	-
2. 25% mar	gl = 9					
3. 50% mar (+)	p < 0.05					
1. Testigo (+)	F = 122.2 *	1-3	9.06	4.26	2-9	*
2. 75% mar (d) (+)	gl = 9					
3. 100% mar (d)	p < 0.05					
1. Testigo	F = 0.18 -					
2. 0.05% KNO3	gl = 12					
3. 0.2 % KNO3	p < 0.05					
4. 0.3 % KNO3						

ESPECIE:		<i>Panicum repens</i> > 6 meses					
Tratamiento		ANOVA 1 vía	Comparación de Scheffe				
			CT	Fc	Ft	G1	DS
1. 20-32 °C	(+)	F = 5.31 *	1-3	0.27	3.49	3-12	-
2. 15 °C	(+)	g1 = 12	1-4	0.38	3.49	3-12	-
3. 25 °C		p<0.05					
4. 35 °C							
1. 20-32 °C	(+)	F = 8.24 *	1-3	0.05	3.49	3-12	-
2. 20-25 °C	(+)	g1 = 12	1-4	0.21	3.49	3-12	-
3. 20-40 °C		p<0.05					
4. 25 °C							
1. Testigo	(+)	F = 14.14 *	1-2	0.04	3.49	3-12	-
2. 0.5 cm		g1 = 12	1-3	0.18	3.49	3-12	-
3. 1.0 cm		p<0.05					
4. 2.0 cm	(+)						
1. Testigo							
2. 0.5 cm	(d)						
3. 1.0 cm	(d)						
4. 2.0 cm	(d)						
		T O D A S					
1. Testigo	(+)	F = 213.2 *	1-2	4.68	4.26	2-9	*
2. 25% mar		g1 = 9	2-3	7.24	4.26	2-9	*
3. 50% mar	(+)	p<0.05					
1. Testigo	(+)	F = 58.84 *	1-2	1.07	3.49	3-12	-
2. 50% mar	(d)	g1 = 12	1-4	0.71	3.49	3-12	-
3. 75% mar	(d)(+)	p<0.05					
4. 100% mar	(d)						
1. Testigo		F = 0.4 -					
2. 0.05% KNO3		g1 = 12					
3. 0.2 % KNO3		p<0.05					
4. 0.3 % KNO3							
1. 1-3 meses	(+)	F = 18.10 *	1-2	0.21	3.06	4-15	-
2. 5-7 meses		g1 = 15	1-4	.003	3.06	4-15	-
3. 7-9 meses	(+)	p<0.05	1-5	0.13	3.06	4-15	-
4. 10-12 meses							
5. 3 meses							

G E R M I N A R O N
E N T E R R A D A S

ESPECIE:		<i>Panicum polygonatum</i> < 6 meses				
Tratamiento	ANOVA 1 vía	Comparación de Scheffe				
		CT	Fc	Ft	G1	DS
1. Arena	F = 4.16 -					
2. Agar	gl = 9					
3. Papel	p<0.05					
1. 20-32 °C (+)	F = 34.73 *	1-3	1.07	4.26	2-9	-
2. 15 °C (+)	gl = 9	1-4	3.85	4.26	2-9	-
3. 25 °C	p<0.05					
4. 35 °C						
1. 20-32 °C	F = 250.2 *	1-2	5.69	3.49	3-12	*
2. 20-25 °C (+)	gl = 12	1-3	3.73	3.49	3-12	*
3. 20-40 °C	p<0.05	1-4	20.6	3.49	3-12	*
4. 25 °C (+)		3-4	6.81	3.49	3-12	*
1. Testigo	F = 4.2 -					
2. 0.5 cm	gl = 9					
3. 1.0 cm	p<0.05					
4. 2.0 cm						
1. Testigo (+)	F = 77.09 *	1-2	0.74	3.49	3-12	-
2. 0.5 cm (d)	gl = 12	1-4	2.11	3.49	3-12	-
3. 1.0 cm (d) (+)	p<0.05					
4. 2.0 cm (d)						
1. Testigo (+)	F = 502.2 *	1-2	2.23	4.26	3-12	-
2. 25% mar	gl = 9					
3. 50% mar (+)	p<0.05					
4. 75% mar (+)						
1. Testigo (+)	F = 63.05 *	1-3	0.18	3.49	3-12	-
2. 50% mar (d) (+)	gl = 12	1-4	0.05	3.49	3-12	-
3. 75% mar (d)	p<0.05					
4. 100% mar (d)						
1. Testigo	F = 2.18 -					
2. 0.05% KNO3	gl = 12					
3. 0.2 % KNO3	p<0.05					
4. 0.3 % KNO3						

ESPECIE:		Panicum polygonatum > 6 meses					
Tratamiento		ANOVA 1 via	Comparación de Scheffe				
			CT	Fc	Ft	G1	DS
1. 20-32 °C	(+)	F = 1160 *	1-3	93.3	4.26	2-9	*
2. 15 °C	(+)	g1 = 9	1-4	0.12	4.26	2-9	-
3. 25 °C		p<0.05	3-4	100.1	4.26	2-9	*
4. 35 °C							
1. 20-32 °C		F = 137.8 *	1-2	3.21	3.49	3-12	-
2. 20-25 °C	(+)	g1 = 12	1-3	1.23	3.49	3-12	-
3. 20-40 °C		p<0.05	1-4	1.89	3.49	3-12	-
4. 25 °C	(+)		3-4	6.16	3.49	3-12	*
1. Testigo	(+)	F = 404.4 *	1-2	15.18	3.49	3-12	*
2. 0.5 cm		g1 = 12	1-3	14.17	3.49	3-12	*
3. 1.0 cm		p<0.05					
4. 2.0 cm	(+)						
1. Testigo		T O D A S	G E R M I N A D A S				
2. 0.5 cm (d)		P E R O	S I N				
3. 1.0 cm (d)			E M E R G E R				
4. 2.0 cm (d)							
1. Testigo	(+)	F = 248.9 *	1-2	12.34	4.26	2-9	*
2. 25% mar		g1 = 9					
3. 50% mar	(+)	p<0.05					
1. Testigo	(+)	F = 24.65 *	1-3	0.15	3.49	3-12	-
2. 50% mar (d)	(+)	g1 = 12	1-4	0.35	3.49	3-12	-
3. 75% mar (d)		p<0.05					
4. 100% mar (d)							
1. Testigo		F = 3.25 -					
2. 0.05% KNO3		g1 = 12					
3. 0.2 % KNO3		p<0.05					
4. 0.3 % KNO3							
1. 2 meses	(+)	F = 48.27 *	1-2	0.08	3.49	3-12	-
2. 6 meses		g1 = 12	1-4	0.13	3.49	3-12	-
3. 9 meses	(+)	p<0.05	3-4	3.54	3.49	3-12	*
4. 2 meses							