

00322

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

209



FACULTAD DE CIENCIAS

"ESTUDIO ECOFISIOLÓGICO DE LA
GERMINACIÓN Y ESTABLECIMIENTO
DE *GLIRICIDIA SEPIUM* (JACQ.) STEUD
PAPILIONACEAE CON FINES DE
RESTAURACIÓN ECOLÓGICA"

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
B I Ó L O G O

P r e s e n t a :

ALFONSO DE LA VEGA RIVERA



Directora de Tesis
DRA. ALMA DELFINA LUCÍA GONZALEZ SEGOVIA



FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR



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 esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

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

TESIS CON FALLA DE ORIGEN



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo recepcional.

NOMBRE: De la Vega Rivera Alfonso

FECHA: 8. Feb. 2003

FIRMA:

DRA. MARÍA DE LOURDES ESTEVA PERALTA
Jefa de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito: Estudio ecofisiológico de la germinación y establecimiento de *Gliricidia sepium* (Jacq.) Steud Papilionaceae, con fines de restauración ecológica.

realizado por Alfonso de la Vega Rivera

con número de cuenta 9533405-1, quien cubrió los créditos de la carrera de: Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis
Propietario Dra. Alma Delfina Lucia Orozco Segovia

Propietario Dra. Margarita Collazo Ortega

Propietario Dra. Alicia Gamboa de Buen

Suplente M. en C. Maria Esther Sánchez Coronado

Suplente M. en C. María Guadalupe Barajas Guzmán

FACULTAD DE CIENCIAS
U.N.A.M.

Consejo Departamental de Biología

M. en C. ~~Juan Manuel Rodríguez Chávez.~~



DEPARTAMENTO
DE BIOLOGIA

A MIS PADRES FERNANDO Y JOSEFINA

A MI HERMANO GENARO

AGRADECIMIENTOS

A la Dra. Alma D. L. Orozco Segovia por compartir su conocimiento conmigo, brindarme todo su apoyo y ayudarme a realizar mi trabajo.

A la Dra. Margarita Collazo, a la Dra. Alicia Gamboa, a la M. en C. Ma. Esther Sánchez Coronado y a la M. en C. Guadalupe Barajas, por las correcciones, comentarios, los valiosos consejos, por todo el tiempo que dedicaron a mi trabajo y fungir como jurado.

A la M. en C. Ma. Esther Sánchez Coronado por su apoyo y buen ánimo durante todo el tiempo que trabajé en el laboratorio de ecofisiología tropical.

Al Dr. Víctor Barradas por su colaboración en la planificación y el desarrollo de este trabajo.

A mis padres Fernando y Josefina por su absoluta confianza en mí, por apoyarme siempre y en todo momento, por lo que me enseñaron y me dieron y gracias por su amor. A mi hermano Genaro por ser siempre mi guía y mi ejemplo para todas las cosas. Por todo lo que hemos hecho y seguiremos haciendo. A mi Abuela Felipa, por apoyarme, siempre estar conmigo.

A Hanna, por participar en mi viaje los últimos dos años, acompañarme y llenar mi vida de amor y por hacer realidad mis sueños.

A mis primos Francisco y Reynaldo por todo lo que aprendimos y jugamos juntos, por estar siempre cerca de mí y ser mis hermanos. A mis tíos Reinaldo y Socorro por todo lo que me han enseñado y apoyarme en todo momento.

A mi enorme familia, gracias a todos. Los quiero mucho.

A mis amigos, Elda por hacer mis tiempos de facultad más divertidos, por ser mi amiga y apoyarme durante todo el tiempo que nos conocemos. A Yamil Rezc por cambiar mi forma de ver la vida y ayudarme a entender el mundo. A Rafa, Marcos, Carlo, Diego, Beto y Kim, por ser grandes compañeros y por todas las experiencias que hemos vivido juntos. A Gibrán, Bernardo, Daniela, Ana, Ximena, Fernando, Alejandra, Ismael, Lakshmi, Alex, el Xumo y a todos mis amigos y compañeros de la facultad por todo lo que pasamos juntos y por todo lo que me dieron. A Sofía por todas las asesorías técnicas y por prestarme su sistema para la elaboración de este trabajo. A mis compañeros del taller y a mis vecinos Niza y Enrique por su ayuda.

A la Universidad Nacional Autónoma de México por haberme formado como profesional y como persona, y por haberme permitido participar en la vida universitaria. A todos mis maestros.

Al proyecto CONACYT UNAM G0011-N9607 por el financiamiento de este trabajo y la beca que recibí durante el mismo.

1. Resumen
2. Introducción
3. Objetivos
 - 3.1 Objetivo general
 - 3.2 Objetivos particulares
4. Antecedentes
 - 4.1 Restauración y regeneración
 - 4.2 La semilla
 - 4.3 Germinación
 - 4.4 Factores que determinan la germinación
 - 4.4.1 Luz
 - 4.4.2 Temperatura
 - 4.4.3 Germinación de las especies pioneras en bosques tropicales perennifolios
 - 4.5 Tratamientos de endurecimiento
 - 4.6 Contenido de humedad
 - 4.7 Análisis de crecimiento
 - 4.8 *Gliricidia sepium*
 - 4.8.1 Distribución.
 - 4.8.2 Descripción.
 - 4.8.3 Periodo de reproducción.
 - 4.8.4 Antecedentes de germinación
 - 4.8.5 Usos.
 - 4.9 La reserva de la biosfera de Los Tuxtlas
5. Metodología
 - 5.1 Procedimientos generales
 - 5.2 Determinación del contenido de humedad de las semillas
 - 5.3 Determinación de las temperaturas cardinales de *G. sepium*
 - 5.4 Determinación de los requerimientos para la germinación
 - 5.5 Tratamientos de Priming con Polietilenglicol 8000 (PEG8000)
 - 5.6 Determinación de la respuesta de *G. sepium* al estrés hídrico
 - 5.7 Efecto del Osmopríming y del estrés hídrico sobre el crecimiento de las plántulas de *G. sepium*
6. Análisis de los resultados
 - 6.1 Germinación
 - 6.2 Priming
 - 6.3 Crecimiento
7. Resultados
 - 7.1 Efecto de la luz sobre la germinación
 - 7.2 Efecto de la temperatura sobre la germinación
 - 7.2.1 Efecto de la temperatura sobre la tasa máxima de germinación
 - 7.3 Contenido de humedad de las semillas
 - 7.4 Priming

- 7.4.1 Efecto del tiempo de incubación en las soluciones osmóticas durante el priming sobre la germinación
- 7.4.2 Efecto de los potenciales osmóticos en las soluciones durante el priming sobre la germinación
- 7.4.3 Efecto de los tratamientos de priming sobre la tasa máxima de germinación de semillas de 7 meses de edad
- 7.4.4 Efecto del tiempo de incubación en las soluciones osmóticas durante el priming sobre la germinación
- 7.4.5 Efecto de los potenciales osmóticos en las soluciones durante el priming sobre la germinación
- 7.4.6 Efecto de los tratamientos de priming sobre la tasa máxima de germinación
- 7.4.7 Efecto del tiempo de incubación en las soluciones osmóticas durante el priming sobre la germinación
- 7.4.8 Efecto de los potenciales osmóticos en las soluciones durante el priming sobre la germinación
- 7.4.9 Efecto de los tratamientos de priming sobre la tasa máxima de germinación de semillas
- 7.5 Determinación de las condiciones óptimas en el hidropriming
 - 7.5.1 Efecto del tiempo de incubación en las soluciones osmóticas durante el priming sobre la germinación de las semillas
 - 7.5.2 Efecto de los potenciales osmóticos en las soluciones durante el priming sobre la germinación de las semillas
- 7.6 Efecto del priming sobre la sobrevivencia de las plántulas
 - 7.6.1 Efecto del priming en semillas sobre la respuesta el estrés hídrico de las plántulas

8. Discusión

- 8.1 Efecto de la luz sobre la germinación
- 8.2 Efecto de la temperatura sobre la germinación
- 8.3 Contenido de humedad de las semillas
- 8.4 Efecto del osmopriming sobre la germinación
- 8.5 Efecto del priming sobre la sobrevivencia y el crecimiento de las plántulas
- 8.6 Utilidad de *Gliricidia sepium* en proyectos de restauración

9. Conclusiones

10. Bibliografía

1. Resumen

En el siglo pasado se perdió cerca del 84% de las áreas de selva alta perennifolia en la región de "Los Tuxtlas" en Veracruz, México, siendo esta una tendencia mundial ya que se calcula que por lo menos el 40% de las áreas de selvas altas en el mundo se han perdido. Para revertir esta tendencia, se han buscado métodos que permitan la regeneración de estas áreas perturbadas. Uno de estos métodos es la restauración ecológica la cual se ha utilizado con éxito, esta se basa en los supuestos de la sucesión ecológica. El presente trabajo intenta desarrollar las bases para utilizar a *Gliricidia sepium* en proyectos de restauración ecológica, para lo cual se investigaron aspectos eco fisiológicos de su germinación como son la temperatura óptima (25-35°C.), las temperaturas cardinales de la especie ($5.25 \pm 2.44^{\circ}\text{C}$ y $43 \pm 1.84^{\circ}\text{C}$.), y la respuesta germinativa respecto a diferentes tipos de luz (luz blanca, luz rojo lejano y oscuridad). Las variables de respuesta para evaluar estos tratamientos fueron la capacidad germinativa y la velocidad de germinación.

Se realizaron experimentos para conocer el porcentaje de humedad en base seca de las semillas de *G. sepium* y se encontró que es de 7.37%.

También se evaluó el efecto del osmopriming sobre la germinación, el crecimiento y establecimiento de plántulas de *G. sepium*. Se probaron diferentes potenciales osmóticos (0, -0.2, -0.3, -0.5, -1, -2 y -3 MPa) y el efecto de los días de incubación en las soluciones osmóticas (2, 4 y 6 días). Las variables de respuesta evaluadas fueron: capacidad germinativa y velocidad de germinación. Se determinó el tratamiento óptimo de osmopriming para las semillas de *G. sepium* (-0.3 MPa y 2

días de incubación), Las plántulas sobrevivientes de este experimento fueron utilizados para realizar experimentos de crecimiento y sobrevivencia bajo diferentes condiciones de estrés hídrico. Para el crecimiento se evaluaron las siguientes variables: altura, diámetro basal, cobertura, peso de la raíz, peso de la parte aérea, peso total, relación raíz/ vástago, área foliar, área foliar específica, la tasa relativa de crecimiento y la tasa de asimilación neta. También se evaluó la sobrevivencia de las plántulas.

Se propone a *G. sepium* como una especie idónea para restaurar ambientes tropicales por su alta capacidad germinativa, su resistencia al estrés hídrico y su capacidad de cicatrizar el dosel rápidamente debido a su elevada tasa de crecimiento.

2. Introducción

Durante las últimas décadas el paisaje natural perdido por actividades antrópicas ha sido enorme; la pérdida de hábitats y biodiversidad es uno de los problemas más grandes que existen en la actualidad a nivel económico, social y ético. En la región neotropical habita alrededor del 60% de las especies del mundo, sin embargo es una de las más afectadas por disturbios (Prance, 1977). Por esto es necesario implementar estrategias inteligentes para revertir esta tendencia.

Uno de los ecosistemas más dañados por las actividades humanas ha sido la selva tropical húmeda, en todo el mundo grandes extensiones de este ecosistema han sido transformados en pastizales o campos de cultivo; México no es la excepción, se

han destruido en nuestro país la gran mayoría de este tipo de ecosistemas (Dirzo y García 1992). La transformación del hábitat repercute negativamente sobre las especies vegetales y animales (Vázquez-Yanes *et al.*, 1996).

En los últimos años se ha tratado de revertir el daño antrópico provocado a los ecosistemas con diferentes métodos. Cada uno de ellos contiene una visión distinta sobre lo que significa revertir este daño, como es el caso de la reforestación y la restauración.

La reforestación es un proceso en el cual se siembran especies que no necesariamente son nativas de un lugar, esta estrategia, aunque ha sido favorable en algunos lugares, también ha tenido fracasos, ya que estas especies pueden desequilibrar al ecosistema (Pennington y Sarukhán, 1968).

La restauración, por otra parte, se basa en la siembra de especies nativas. Estas especies, por el hecho de haber crecido en el lugar durante mucho tiempo, están adaptadas para las condiciones particulares de este; la restauración es un método que ha tenido resultados positivos y es menos riesgoso comparado con la reforestación (Pennington y Sarukhán, 1968).

En la restauración de las selvas altas perennifolias pueden utilizarse tanto especies pioneras como primarias sin embargo, la ventaja de utilizar especies de la vegetación secundaria o pioneras es que estas plantas participan en el proceso de regeneración o cicatrización natural de las selvas, esta característica es de suma importancia ya que debido a su alta tasa fotosintética, y su rápido crecimiento son capaces de cerrar el dosel rápidamente y sus ciclos de vida no rebasan los 50 años

(Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes, 1981). Además estas especies son abundantes en los ambientes perturbados y se caracterizan por su capacidad para crecer en condiciones adversas, principalmente después de un disturbio, por lo que tienen una buena adaptación para vivir en las zonas a restaurar (Vázquez-Yanes, 1974b).

La región de Los Tuxtlas en Veracruz, México, es uno de los pocos sitios que a pesar de haber sido altamente deforestado aún conserva áreas con selva alta perennifolia. En ellas se han llevado a cabo numerosos trabajos de investigación que permiten abordar el problema de la restauración de una manera objetiva. Este lugar ha estado bajo presiones antropogénicas severas desde hace 50 años, la tasa de deforestación es del 4 % anual (Dirzo y García, 1992), y la tierra se ha utilizado para crear potreros y terrenos de siembra. Se estima que sólo entre el 7 y 10% del bosque original existe actualmente (Dirzo y García, 1992). Se creó desde 1998 un área natural protegida en la zona, bajo la categoría de Reserva de la Biosfera, que cuenta con un área total de 155, 122ha (SEMARNAP, 2000).

Los trabajos sobre restauración en estas zonas podrían ser de gran utilidad para diseñar una estrategia que permita restaurar la gran cantidad de hectáreas de selva que se han perdido, principalmente durante el siglo pasado. En este trabajo se estudiarán distintos aspectos de la biología de una especie, comúnmente utilizada en la región de "Los Tuxtlas" para crear cercas vivas, *Gliricidia sepium*.

Gliricidia sepium (Jacq.) Steud Papilionaceae, es una planta que reúne varias características favorables para ser utilizada en programas de reforestación y restauración ecológica. Estas son:

A) Esta planta de porte arbóreo es netamente de vegetación secundaria, pertenece a la familia de las Leguminosas (Pennington y Sarukhán, 1968). Tanto la germinación como el crecimiento de esta especie es rápida.

B) Otra característica es que por formar parte de la vegetación secundaria, es capaz de crecer en sitios perturbados.

C) Como todas las leguminosas, *Gliricidia sepium* tiene asociaciones nodulares con bacterias, principalmente con *Rhizobium*, lo que favorece que la planta tenga una acción regenerativa de los sitios perturbados ya que contribuye a la fijación de nitrógeno en el suelo, por lo que éste se acumula y permite el crecimiento de otras especies (Flores *et al.*, 1985).

Con el propósito de contribuir al conocimiento de especies útiles para la restauración ecológica y aportar herramientas útiles para este fin, se realizó una investigación sobre la germinación y el crecimiento en etapas tempranas de *G. sepium*. En la primera parte se determinaron los requerimientos para la germinación y su respuesta a tratamientos de priming, los cuales comúnmente son utilizados para beneficiar la germinación de semillas hortícolas. En la segunda fase se analizó el efecto del priming sobre el crecimiento de plántulas de *Gliricidia sepium* en distintas condiciones de disponibilidad de agua.

3. Objetivos

3.1 Objetivo general

Conocer las características de germinación y el establecimiento de plántulas de *G. sepium*, mediante un estudio ecofisiológico.

3.2 *Objetivos particulares*

- Determinar el porcentaje de humedad de las semillas de *Gliricidia sepium*.
- Determinar los requerimientos de luz y temperatura para la germinación de *G. sepium*.
- Ensayar tratamientos de osmoendurecimiento (osmoprimer) en las semillas de *G. sepium*, para conocer su efecto sobre la germinación y el crecimiento.
- Conocer el efecto del osmoendurecimiento en la capacidad de respuesta al estrés hídrico de la plántulas de *G. sepium* durante el crecimiento temprano en casa de sombra.
- Conocer y probar el papel potencial de *G. sepium* en programas de restauración.

4. **Antecedentes**

4.1 *Restauración y Regeneración*

La restauración es un aspecto asociado a la reparación de los ecosistemas, al igual que la rehabilitación y la recuperación que son estrategias de manejo que buscan revertir las modificaciones antrópicas y sus consecuencias negativas. Es un paso necesario para aumentar las posibilidades de alcanzar la sustentabilidad, dado que

tierras degradadas no pueden contribuir efectivamente al desarrollo económico sostenido (Brown y Lugo, 1994). Al mismo tiempo, constituye una oportunidad práctica de evaluar nuestro entendimiento sobre el desarrollo y funcionamiento del ecosistema y de las especies que lo conforman (Bradshaw, 1987), dándonos la oportunidad de organizar, evaluar y aún criticar la investigación ecológica (Jordan *et al.*, 1987). La restauración requiere de conocimiento teórico sobre como reconstruir ecosistemas que funcionen apropiadamente (Bradshaw, 1987). La restauración además provee herramientas útiles para resolver varios problemas de conservación, ilustrando y examinando desde su perspectiva técnica, problemas tales como los efectos de borde y fragmentación, la generación de bancos genéticos *ex-situ*, la conservación integrada o proyectos de desarrollo sustentable y otros (Young, 2000).

Bradshaw (1987) propone que los principios de la restauración de ecosistemas y tierras son los mismos que los de la sucesión ecológica. Bajo este supuesto, al analizar actividades potenciales de restauración de la selva, nos remitimos a su dinámica intrínseca. Pero las situaciones en las que se encuentran los sistemas degradados no tienen paralelo en la naturaleza, ya que en muchos casos son sitio-específicas y no hay certeza de que evolucionen hacia estados predichos por la sucesión (Parrotta, 1992); es decir, como en un bosque secundario maduro, cuando hay disturbios de pequeña escala (Parrotta, 1995).

La formación de estos parches se da por disturbios naturales (e.g. caída de árboles y ramas) y su regeneración se activa por el cambio en las condiciones ambientales (intensidad y calidad de luz que llega a la superficie, humedad y

temperatura a nivel del suelo, etc.) y depende de los atributos de la comunidad (diversidad de las especies que la componen) y de las características de historia de vida de las plantas de la misma. En la colonización de los nuevos parches, la composición florística circundante y los mecanismos de dispersión en espacio y tiempo determinan en gran medida la llegada de nuevos propágulos (Martínez-Ramos, 1994). En condiciones naturales la dinámica de formación de claros y sus procesos de regeneración son un componente fundamental en la renovación del dosel (Martínez-Ramos, 1994).

En términos de la regeneración natural de las comunidades podríamos considerar a los campos de pastura como grandes parches que podrían ser potencialmente recolonizados por plantas que constituyen las primeras etapas de la sucesión. Sin embargo, se ha observado que ésta es mucho más lenta en terrenos abandonados utilizados para pasturas u otros tipos de uso agronómico que en claros naturales (Uhl *et al.*, 1988; Nepstad *et al.*, 1990).

Los limitantes para el establecimiento de especies arbóreas en pastizales se pueden enumerar de acuerdo con las etapas que se dan en la regeneración natural, y la importancia relativa de cada una de estas limitantes varía ampliamente con el clima, el tipo de suelo, la vegetación existente, y la historia y tipo de manejo de la tierra (Holl *et al.*, 2000), dando como resultado un amplio mosaico de disturbio y de posibilidades y limitaciones a la regeneración de la vegetación original. Algunos trabajos han estudiado estos efectos (Nepstad *et al.*, 1990; Aide y Cavellier, 1994; Guariguata *et al.*, 1995; Holl *et al.*, 2000; Zimmerman *et al.*, 2000).

El primer factor limitante en la regeneración secundaria es la dispersión de semillas hacia los campos degradados. Debido a que el tipo y cobertura de la vegetación circundante determina la composición e intensidad de la lluvia de semillas, el número de estas que llega a las pasturas puede disminuir hasta en un 90% conforme aumenta la distancia a los fragmentos o bordes de la selva (Aide y Cavellier 1994; Zimmerman *et al.*, 2000). En otros casos, aún cuando no se afecta el número total de semillas, se altera la composición específica de la lluvia de semillas, que de acuerdo con los síndromes de dispersión se ve sesgada hacia la expresión de determinadas especies que no representan la riqueza y diversidad que se da en el bosque (Alvarez-Buylla y Martínez-Ramos 1990; Aide y Cavellier 1994; Holl y Lulow 1997; Zimmerman *et al.*, 2000). Pocos trabajos han reportado que la composición del banco de semillas en las pasturas sea similar a la encontrada en los bosques. En cuyo caso, la limitación al establecimiento estaría dada por factores posteriores a la dispersión, por ejemplo la depredación post-dispersión (Nepstad *et al.*, 1990; Aide y Cavellier 1994; Holl y Lulow 1997).

En condiciones naturales las especies “pioneras”, también llamadas secundarias, crecen después de la creación de un claro, se caracterizan por poseer una rápida tasa de crecimiento, requerir de mucha luz para crecer, presentar ramificaciones abiertas y por tener en general una vida relativamente corta. Además, estas especies comienzan a reproducirse tempranamente y producen gran cantidad de semillas, generalmente pequeñas y de fácil dispersión, por viento o en algunos casos por animales. Tienen hojas de vida corta, por lo que hay un alto índice de

recambio, y generalmente presentan pocas defensas químicas contra la herbivoría. Por otra parte, las semillas de especies pioneras tienen requerimientos germinativos y tipos de latencia que favorecen su germinación en grandes claros de la selva. Por lo que potencialmente son útiles para cualquier estrategia de restauración, la cual, debe basarse en los procesos de regeneración natural. (Whitmore, 1990).

Las especies de la comunidad madura también llamadas especies primarias son plantas longevas con altas cantidades de defensas químicas contra herbívoros y depredadores, que generalmente germinan y se establecen bajo el dosel. Se caracterizan por tener tasa de crecimiento lenta, semillas generalmente son grandes que no pueden sobrevivir por largos periodos de tiempo en el banco de semillas. Además de no ser muy abundantes, presentar frecuentemente dispersión zoocora y ser producidas anualmente e incluso con menor frecuencia (Whitmore, 1990). Por lo que presentan un gran número de limitaciones tanto para el establecimiento en claros naturales como en aquellos de origen antrópico.

4.2 La semilla

La semilla es la estructura fundamental de dispersión y de reproducción sexual en las plantas; su importancia es fundamental ya que participa en diferentes procesos intrínsecos de la planta como son la dispersión, la renovación, la regeneración y la sucesión (Vázquez-Yanes *et al.*, 1996; Baskin y Baskin, 1998).

Las semillas se forma a partir del óvulo fecundado, una vez que un grano de polen arriba al pistilo y se produce la polinización, para ello se forma el tubo polínico, que contiene dos núcleos haploides, uno de ellos se fusiona con el gameto

femenino para formar el embrión y el otro con los dos núcleos polares del óvulo, con lo que se forma un tejido triploide conocido como endospermo. Este proceso se conoce como la doble fecundación, y es característica de las plantas con flores (angiospermas). Además de formarse el embrión y los tejidos de reserva, la fecundación trae como resultado cambios en las estructuras que rodean al embrión, ya que a partir de estas se originan estructuras que protegen al embrión o participan en forma especializada en la dispersión de la semilla. Las variantes en la forma y tamaño de las semillas son enormes, dependen del grupo taxonómico al que pertenecen, del ambiente en el que crecen, del tipo de dispersión que presenten y de las características fenológicas de las plantas (Raven *et al.*, 1999; Vázquez-Yanes *et al.*, 1997; Baskin y Baskin, 1998).

Dentro de la dinámica de las estructuras poblacionales vegetales, las semillas juegan un papel fundamental, ya que favorecen la colonización de nuevos hábitats, el mantenimiento de las poblaciones ya establecidas e incrementan el flujo genético (Vázquez-Yanes *et al.*, 1996).

4.3 Germinación

La germinación de las semillas, comprende generalmente tres etapas sucesivas (Bewley y Black, 1978; Raven *et al.*, 1999; Vázquez-Yanes *et al.*, 1997; Baskin y Baskin, 1998):

- 1) Absorción de agua (imbibición). Mediante este proceso la semilla se hincha y se rompe la testa.

2) Inicio de los procesos enzimáticos y metabólicos; se comienzan a degradar las sustancias de reserva, principalmente en las zonas de crecimiento del embrión, se igualan los potenciales osmóticos de la semilla con su ambiente, esta etapa no está acompañada por cambios morfológicos aparentes.

3) Crecimiento del embrión provoca la emergencia de la radícula, posteriormente de la plúmula y cambia el estado fisiológico general.

Se considera que la germinación ha ocurrido cuando la radícula emerge. Los procesos metabólicos que la semilla realiza durante la germinación se producen bajo condiciones de temperatura específica, el rango térmico favorable incluye a las temperaturas cardinales: mínima, óptima y máxima de germinación; estas temperaturas están relacionadas con el tipo de ambiente en el que las plantas se desarrollan (Baskin y Baskin, 1998). Existen procesos fisiológicos y bioquímicos que permiten la germinación sólo bajo estrechos rangos de temperatura e incluso existen semillas que requieren de una alternancia de temperaturas específicas para poder germinar (Vázquez-Yanes, 1974b). En los bosques tropicales ésta es una forma de control poblacional, ya que las temperaturas abajo del dosel no son las favorables para la mayoría de las especies que crecen fuera de éste (Vázquez-Yanes *et al.*, 1997).

4.4 Factores que determinan la germinación

4.4.1 Luz.- La luz es un factor de suma importancia para la germinación, existen semillas que requieren de ella para germinar (fotoblásticas positivas); las semillas responden a tres bandas del espectro lumínico: 660 nm que corresponde a la luz roja, 730 nm al rojo lejano y los 450 nm al azul. Para el caso de la luz roja y roja lejana, se ha identificado a una cromoproteína (fitocromo) que actúa como sensor. La interacción del tiempo de exposición y la intensidad de estos tipos de luz activa a esta proteína que dispara la germinación. La relación entre estos tipos de luz en los bosques tropicales cambia dependiendo del micrositio: en lugares expuestos la relación rojo:rojo lejano es alta ya que ambas bandas del espectro se encuentran más o menos en igual proporción: mientras que bajo un dosel vegetal es baja, ya que el rojo lejano es más abundante (Orozco-Segovia y Vázquez-Yanes, 1989), Vázquez-Yanes (1974a), propuso que la luz es una de las principales causas del inicio de la germinación en especies pioneras

4.4.2. Temperatura.- La temperatura afecta la capacidad germinativa y la tasa de germinación. Las semillas poseen la capacidad de germinar en un rango de temperaturas que varía en cada especie, cada una posee un rango de temperatura temperaturas optima, máxima y mínima (Toole, 1973). La temperatura está muy relacionada con procesos de rompimiento de latencia en muchas especies, ha sido difícil encontrar el efecto que ésta tiene sobre la germinación, sin embargo experimentos realizados con semillas sin latencia han dado resultados que correlacionan los rangos de temperatura con la capacidad germinativa. Se ha propuesto a la temperatura como uno de los factores más importantes en la latencia

de las semillas, sin embargo en plantas de hábitos pioneros la temperatura por sí sola no parece ser un factor importante en la germinación. Un factor más importante es la interacción de la luz y de la temperatura, siempre estas dos variables se encuentran muy relacionadas (Bewley y Black, 1985).

4.4.3 Germinación de las especies pioneras en bosques tropicales perennifolios.- En el caso de los bosques tropicales, debido a que las variaciones en la temperatura son muy ligeras, una alta humedad, así como por una presión de herbivoría muy fuerte, las semillas de especies pioneras germinan rápidamente; aunque presentan latencias condicionadas a factores ambientales. Pocos días después de la producción de las semillas, éstas caen al suelo, y generalmente después de un tiempo se manifiesta la radícula y en pocas semanas la germinación de la cohorte se ha terminado por completo, esto impide la depredación de las semillas (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1995; Vázquez-Yanes *et al.*, 1996). En general entre las especies de la comunidad madura pocas presentan mecanismos de latencia, mientras que en las especies pioneras es común la presencia de latencia condicionada o pseudo latencia la cual permite que la germinación y el subsecuente establecimiento ocurran en las condiciones apropiadas de luz y/o temperatura para ello (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1993; Baskin y Baskin, 1998).

4.5 Tratamientos de endurecimiento

Un tratamiento de endurecimiento, "priming" o "hardening", consiste en llevar a cabo una hidratación regulada de las semillas que permita que se lleven a cabo un gran número de procesos bioquímicos y metabólicos en la semilla, pero que impida

la emergencia de la radícula; el tratamiento concluye con la deshidratación de las semillas. La hidratación regulada se logra por medio del uso de soluciones osmóticas, reduciendo la energía libre del agua al reducir la velocidad de imbibición o manejando el tiempo de latencia de las semillas. El método de endurecimiento más común es el conocido como osmoprímig, en éste se coloca a las semillas en soluciones osmóticas con un potencial osmótico que les impida que alcancen el nivel de imbibición que conduciría a la emergencia de la radícula, se mantiene a las semillas durante un tiempo en ellas y después las semillas se secan. Para aplicar los tratamientos de priming generalmente se utiliza una solución osmótica de Polietilenglicol (PEG), sin embargo también se utilizan soluciones salinas o las semillas se hidratan en agua a temperaturas relativamente bajas que permiten la hidratación, pero no la germinación. Sin embargo, la concentración de PEG o sales que tenga la solución también puede tener efectos nocivos en las semillas por lo que es importante determinar tanto el tiempo óptimo de incubación, como el potencial osmótico adecuado para obtener más efectos benéficos que nocivos (Bray, 1995).

La hidratación regulada permite que ocurra la primera parte de la germinación (imbibición), la segunda fase en el caso del osmoprímig se amplía y la semilla nunca llega a la tercera fase, este fenómeno permite la iniciación y culminación de eventos metabólicos esenciales pregerminativos, tales como la división celular sin elongación, la reparación de estructuras como las membranas celulares, complejos proteínicos y RNA ribosomal; En el caso del RNA ribosomal, la concentración se incrementa y los complejos ribosomales son reparados. la

concentración de DNA no aumenta significativamente durante el tiempo de imbibición en la solución osmótica, pero cuando las semillas se someten a condiciones de germinación, hay un rápido incremento en su concentración que es mucho más rápido que en semillas sin priming. Esto se debe a que durante el tratamiento de priming se incrementa la concentración de RNA, tanto mensajero como de transferencia (Bray, 1995; Baskin y Baskin, 1998).

El priming previene la emergencia de la radícula. Después de la deshidratación, las semillas conservan los productos derivados de la actividad metabólica desarrollada durante la hidratación regulada, los cuales se expresan durante la germinación. También se ha comprobado que aumenta la uniformidad y rapidez de la germinación, incrementa el vigor de las semillas, y favorece el desarrollo de la plántula en condiciones de estrés (Bray, 1995).

Se ha propuesto que en la naturaleza, las condiciones de hidratación del suelo producen efectos similares al priming y que los procesos metabólicos que se llevan a cabo durante éste y su expresión han evolucionado durante la permanencia de las semillas en el suelo (Bray, 1995; Baskin y Baskin, 1998; González-Zertuche *et al.*, 2001).

4.6 Contenido de humedad

Tomando en cuenta su contenido de humedad y su conducta en almacén, las semillas se han dividido en dos grupos: ortodoxas y recalcitrantes. Se basa en el contenido de humedad de las semillas. Las ortodoxas son aquellas que son liberadas de la planta madre al medio, con bajos contenidos de humedad y por tanto resisten la desecación

a bajos contenidos de humedad sin ser dañadas y toleran las bajas temperaturas. Para aumentar su longevidad, en el almacenamiento se disminuye el contenido de humedad y la temperatura (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1997).

Las semillas recalcitrantes o “no ortodoxas” deben mantener una humedad relativamente alta para permanecer viables. El almacenamiento de estas semillas es difícil debido a estos requerimientos de humedad, por lo que pueden ser almacenadas sólo por pocos meses. Los requerimientos de almacenamiento de las semillas recalcitrantes no son uniformes, por lo que las condiciones para una especie en particular deben ser determinados por ensayos de prueba y error.

Para determinar la conducta en almacén de las semillas es de gran importancia conocer el contenido de humedad de las semillas. La desecación en estufa es uno de los procedimientos más utilizados para ello, ya que elimina el agua presente en la semilla por calor aplicado a una muestra (Moreno, 1984).

4.7 Análisis de crecimiento

El crecimiento ha sido definido por Chiariello *et al.* (1989) como el cambio irreversible en tamaño de una célula, órgano u organismo. Este proceso implica que la planta tome del medio sustancias como agua y nutrientes que utilizará en la síntesis de productos complejos para aumentar la masa viva de la célula y por consiguiente su tamaño.

El crecimiento de las plantas se centra en las células meristemáticas, que se han clasificado como indeterminadas, presentes en el meristemo apical del tallo y de

la raíz y los meristemas indeterminados (laterales) que son los de las yemas de la flor y hojas.

A lo largo de los años se han diseñado muchos métodos para cuantificar el crecimiento de las plantas. Entre ellos se encuentran los métodos directos que se refieren a la cosecha secuencial destructiva, el cual se ha utilizado en los últimos 100 años en estudios tanto agronómicos como ecológicos. Los métodos indirectos se refieren a una investigación no destructiva, lo que permite a los investigadores medir una misma planta a través de las diferentes etapas de su vida, estos estudios se han utilizado sobre todo en los últimos 20 años. Otro método para evaluar el crecimiento de las plantas se refiere al número de veces que hayamos tomado los datos, es decir que si solo se tienen dos medidas (inicial y final), se denomina integral: pero si se tienen más de 3 mediciones a lo largo del tiempo, se denomina funcional (Chiariello *et al.*, 1989).

En este estudio evaluamos el establecimiento y el crecimiento de las plántulas de *G. sepium* bajo altos niveles de estrés hídrico durante etapas tempranas, para conocer cual era el comportamiento que esta especie tenía frente a condiciones ambientales adversas, esto fue evaluado mediante métodos directos, es decir con cosechas secuenciales destructivas.

Evaluamos las siguientes variables:

Establecimiento

Crecimiento:

Altura, diámetro basal, cobertura, área foliar, peso foliar, peso de la raíz, peso de la parte aérea, peso total, peso foliar específico.

Se calcularon las tasas de crecimiento relativo, la tasa de asimilación neta y la relación raíz/ vástago.

4.8 *Gliricidia sepium* (Jacq.) Steud Papilionaceae

4.8.1 Distribución.- *Gliricidia sepium* tiene una amplia distribución en América Tropical, de México a Colombia, Venezuela y las Guayanas (Little y Wadsworth, 1964). En México esta especie se distribuye en la vertiente del Golfo, en Tamaulipas, S.L.P., el norte de Puebla y Veracruz, hasta la península de Yucatán y desde Sinaloa hasta Chiapas en la del Pacífico (Pennington y Sarukhán, 1968).

4.8.2 Descripción.- Es un árbol de tamaño pequeño a mediano, de hasta 12 m, y d.a.p. hasta 35cm. tiene el tronco torcido, las ramas ascendentes y la copa irregular (Pennington y Sarukhán, 1968). Tiene hojas alternas, pinnadas con 7-15 foliolos ovados o elípticos, opuestos en el ráquis; el envés de las hojas es grisáceo con pequeñas manchas de color púrpura claro. La venación es reticulada. Las flores son rosadas y se agrupan en racimos axilares. La vaina es lineal y dehiscente (Flores y Rivera, 1985). Tiene una corteza externa escamosa, pardo amarillenta a pardo grisácea, fibrosa con olor y sabor a rábano con un grosor total de 8- 10 mm. El color de las partes florales varía en tonos de rosado desde oscuros hasta muy pálidos. Posee semillas ortodoxas (Hong *et al.*, 1996), pardo amarillentas de 15 a 18 mm de largo por 12 a 15 mm de ancho. Su forma es discoidal y la superficie es lisa. La testa es dura, ósea y está formada por capas de tegumento externo. El embrión es

de cotiledones anchos, elípticos, de base redondeada, isocótilos y de consistencia carnosa. La posición radicular es sintropa y la semilla es cotiledosperma. (Flores y Rivera, 1985). Esta especie también se puede reproducir fácilmente a través de estacas (reproducción asexual).

4.8.3 Periodo de reproducción.- En México florece de diciembre hasta abril (Pennington y Sarukhán, 1968). La época reproductiva ha sido descrita para la selva de Costa Rica, en dos comunidades: el Valle central y Guanacaste; en la zona de Guanacaste la floración ocurre en los meses de diciembre, enero y febrero, mientras que en Valle central ocurre de febrero a abril, se forman densos racimos de flores rosadas y el árbol carece de follaje durante el tiempo de floración. A fines de febrero comienza el desarrollo de los frutos en Guanacaste, a finales de marzo, durante abril y mayo, maduran las vainas y tiene lugar la dehiscencia del fruto, las valvas se abren violentamente y se enrollan hacia atrás lanzando las semillas a varios metros de distancia. En el Valle central, la maduración del fruto ocurre de abril a junio. En la región de Guanacaste, el follaje se pierde por completo en febrero, pero se recupera paulatinamente a partir de marzo. En la época de semilleo los árboles están cubiertos por follaje (Flores y Rivera, 1985).

4.8.4 Antecedentes de germinación de *Gliricidia sepium*.- Las semillas presentan germinación epigea y fanerocotilar. No requieren de ningún tipo de escarificación para germinar. En el campo el mantillo provee un medio húmedo adecuado para la germinación de las semillas durante la época lluviosa. Se han observado plántulas cerca de las plantas madre, pero nunca debajo de su sombra. La

emergencia de la radícula vía micrópilo se observó entre 48-96 h después de sembradas las semillas; 24 h después de la emergencia radicular salen de la testa los cotiledones. A los primeros 4 días aparecen las primeras raíces laterales y comienza la expansión de los cotiledones. La primera eófila aparece a los 5-7 días y es simple, a los 45 días ya tiene hojas compuestas heptafoliadas. La caída de los cotiledones tiene lugar a los 25-30 días. La longitud del eje a los 45 días es de 25-30 cm y el inicio del crecimiento secundario del tejido vascular se presenta de los 38 a 43 días (Flores y Rivera, 1985).

Los experimentos realizados por Flores y Rivera (1985), han revelado un alto índice de germinación por parte de esta especie, se comparó la germinación de semillas en zonas de selva y semillas bajo condiciones controladas en un laboratorio y se encontró un índice de germinación del 90% para las semillas de las selva y un 75% para las semillas de laboratorio.

4.8.5 Usos.- *G. sepium* ha sido utilizada desde hace mucho tiempo como cerca viva en lugares dedicados a la agricultura o la ganadería.

4.9 La reserva de la biosfera de Los Tuxtlas

La reserva de la biosfera de Los Tuxtlas se localiza en la parte sur de la llanura del Golfo, en la porción Sureste del estado de Veracruz (Fig 1), con dirección NO-SE, su eje mayor mide aproximadamente 78 km y el menor 40 km, la superficie total del área natural protegida es de 155, 122 ha. Está conformada por un gran número de conos volcánicos que brinda una heterogeneidad de ambientes digna de destacarse. Su rango altitudinal va de los 200 hasta los 1700 msnm. En esta región se localizan

tres zonas térmicas, en la porción suroeste se encuentra la muy cálida, con una temperatura media anual mayor de 26°C; en dirección noreste y altitudes menores de 200m, la temperatura alcanza valores entre 24 y 26°C, que es la condición térmica que predomina en la mayor parte de la región. En altitudes aproximadas a 600 m en

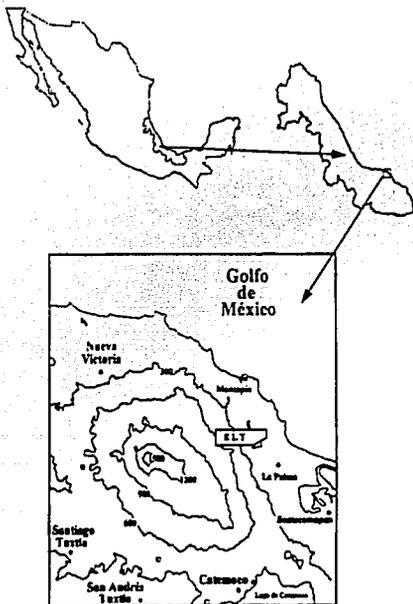


Fig. 1 Ubicación de la zona de Los Tuxtlas, se muestra también la ubicación de la Estación de biología tropical (ELT)

la vertiente del golfo y de 1000m en la continental, la temperatura media anual es de 22°C. En las partes más altas de la sierra la temperatura promedio es de 18°C. Forma parte del eje neovolcánico transversal, en su parte oriental. Dentro de los cráteres allí formados encontramos el volcán San Martín, el Santa Marta y el de San Martín Pajapan (García, 1981; Dirzo, 1991, González *et al.*, 1997).

El 28 de abril de 1980, la zona de los Tuxtlas fue decretada zona de protección forestal y refugio de la zona silvestre por el presidente José López Portillo. En 1983 el manejo de la reserva pasó a manos de la SEDUE,

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

donde se le asignó la categoría de reserva especial de la biosfera. El 13 de Noviembre de 1998 el presidente Zedillo firmó el decreto que establece la zona como área natural protegida. La vegetación dominante es la selva alta perennifolia, representada por árboles de gran talla (30m), como son los de los géneros *Ficus*, *Ceiba* y de menor tamaño como *Astrocarium* (González *et al.*, 1997).

La vegetación secundaria domina en diferentes zonas de la reserva y es producto de procesos de sucesión secundaria y actividades drásticas de perturbación antropogénica de la selva. En la reserva se encuentran también los siguientes tipos de vegetación: la selva mediana perennifolia, distribuida en zonas de altura intermedia aproximadamente a los 550 msnm, es una comunidad un poco más baja en estatura y diferente en la estructura compuesta por árboles de menos de 30m. Algunas plantas tienen abundancia particular como *Rheedia* y *Chamaedorea*. Forma parte de la vegetación dominante de la reserva junto a los pastizales (SEMARNAP, 2000). Se puede distinguir vegetación ruderal, pastizales y secundaria. Los pastizales son producto de la siembra de especies de pastos exóticos para el mantenimiento de la ganadería, la vegetación ruderal se compone por plantas y hierbas de tipo maleza aunque también crecen árboles de talla menor en estos lugares. Los acahuales son comunidades secundarias que se caracterizan por poseer especies heliófilas de crecimiento rápido.

Según Sousa (1968) en la región de los Tuxtlas se han caracterizado, además de los tipos de vegetación descritos anteriormente, la selva baja perennifolia, la selva mediana subcaducifolia, pinar, vegetación costera, manglar, encinar y sabana.

La zona de Los Tuxtlas presenta un interés adicional: representa la porción más norteña de selva alta en el continente (González *et al.*, 1997). Esto hace que la biota de la reserva sea no sólo rica en cantidad, sino también en calidad; crecen aquí especies de origen tropical, de origen más templado, así como especies endémicas (Gómez Pompa *et al.*, 1976).

5. Metodología

5.1 Procedimientos generales (diagrama 1)

Se colectó una población de semillas proveniente de más de 10 individuos de *Gliricidia sepium* en la selva alta perennifolia, en la “reserva de la biosfera de Los Tuxtlas”. Las semillas fueron colectadas directamente de los árboles en la época de dispersión (Febrero-Marzo) de 2001 y las más favorables para ser recolectadas fueron las de color café claro y que no parecieran dañadas. Fueron almacenadas en bolsas de papel en el laboratorio a una temperatura de entre 23 y 25°C y a una humedad relativa de 40-50%.

Se consideró que la germinación había ocurrido cuando la radícula emergió a través de la cubierta seminal. Ésta fue registrada diariamente durante el tiempo necesario para que la germinación se completara. Para todas las pruebas de germinación se colocaron tres réplicas de 25 semillas por cada tratamiento. Las semillas se sembraron en cajas de Petri de vidrio de 150*20 mm (Pirex, Corning No. 3160-152) sobre agar (BIOXON at 150-1. Bioxon de México) al 1% en agua destilada. Todos los ensayos tuvieron 12h de fotoperiodo y fueron realizados en

cámaras de germinación (Biotronette 844, Lab-line instruments, Inc, Melrose Park, Ill, USA), para evitar la contaminación por hongos previamente a la siembra las semillas fueron tratadas con Captan al 2% {cis-N[(triclorometil)tio]-4- ciclohexano-1,2-dicarboximida}, A. G. M. México.

5.2 Determinación del contenido de humedad de las semillas

Una submuestra de semillas se sometió a un procedimiento de desecación para determinar el contenido de humedad de las semillas. Para ello se pesaron diez semillas de *G. septum* en forma individual en una balanza analítica electrónica (OHAUS GA200D USA, OHAUS Scale corp. Florham Park, N.J.) y se colocaron en un horno (RJOSSA, HSCFME. México) a 75°C durante siete días, después de lo cual se sacaron y se pesaron individualmente en una balanza analítica electrónica (OHAUS GA200D). El contenido de humedad se calculó de acuerdo a la siguiente fórmula:

$$\text{Contenido de humedad \%} = \left(\frac{\text{Peso fresco de la semilla} - \text{Peso seco de la semilla}}{\text{Peso fresco de la semilla}} \right) \cdot 100$$

Esta prueba ha sido definida por la International Seed Testing Association (ISTA) como la prueba estándar para conocer la humedad contenida en las semillas (Bewley y Black, 1985).

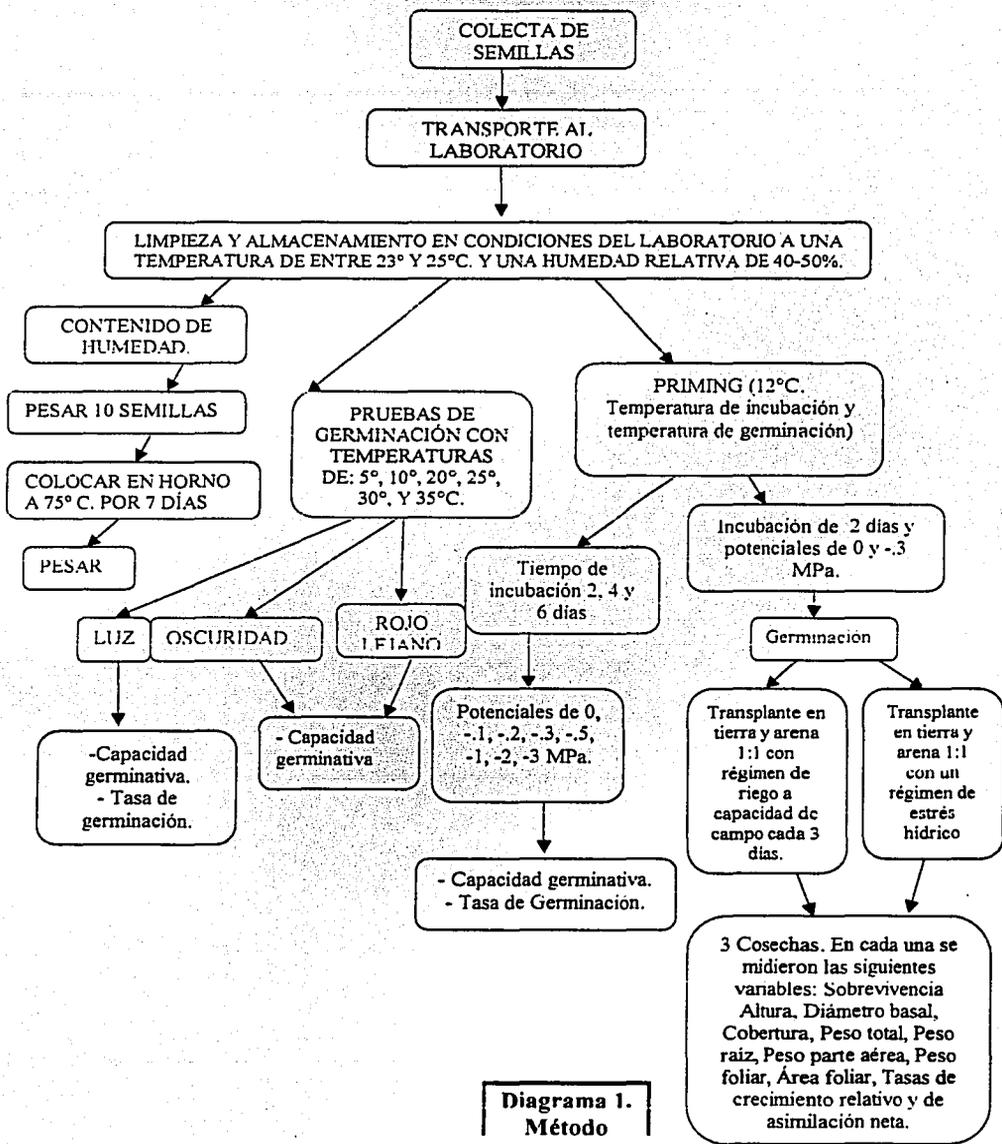


Diagrama 1.
Método

5.3 Determinación de las temperaturas cardinales

Se ajustaron los valores de germinación máxima alcanzada en cada una de las temperaturas a una curva exponencial sigmoide según el modelo de Orozco-Segovia et al. (1996) mediante la fórmula de la ecuación gaussiana de la forma:

$$y = \frac{A}{1 + B \cdot \exp(-m)},$$
 a partir del intercepto de la pendiente en los puntos de inflexión

(donde se tienen la 1ª derivada mínima y 1ª derivada máxima) con el eje de las ordenadas, se obtienen las temperaturas cardinales, que son: el rango de temperatura mínima y máxima en el cual germinan las semillas.

5.4 Determinación de los requerimientos para la germinación

Se ensayaron en el laboratorio tratamientos con diferentes temperaturas y distintos tipos de luz para conocer el efecto individual y la posible interacción de estos factores en la germinación.

Para los tratamientos de luz las cajas de Petri se colocaron en cajas de pexiglass de colores, lo que en combinación con la fuente luminosa, determinó la calidad de luz que la semilla recibió. Para obtener la luz rojo lejano las cajas fueron construidas con una capa de pexiglass rojo y otra de pexiglass azul y se iluminaron con luz incandescente ($R/IR = 0.01$). Para simular la luz blanca, se utilizó una lámpara fluorescente. Para obtener el tratamiento de oscuridad, las cajas de Petri se envolvieron con dos capas de papel aluminio. Las cajas se pusieron a germinar dentro de las cámaras de germinación a temperaturas constantes de 5°C, 10°C, 20°C, 25°C, 30°C y 35°C.

5.5 Tratamientos de Priming con Polietilenglicol 8000 (PEG8000)

Otra submuestra de semillas se sometió a tratamientos de osmoprimer. Se colocaron 25 semillas de *G. sepium* en soluciones de polietilenglicol (PEG 8000, Baker, USA) con potenciales osmóticos de: 0MPa, -0.1MPa, -0.2MPa, -0.3 MPa, -0.5MPa, -1MPa, -2MPa, y -3MPa, la concentración de PEG para obtener estos potenciales fue calculada según Burlyn (1983). Tanto los tratamientos de priming como la germinación de *G. sepium* se llevaron a cabo a 12° C, que es una temperatura cercana a la mínima registrada para la región de Los Tuxtlas, en la cual se reduce la tasa germinativa, pero se restringe poco la capacidad germinativa, cubriendo así los requisitos necesarios para aplicar los tratamientos de priming y para evaluar su efecto:

1. Inhibición de la germinación durante el proceso de imbibición en las soluciones osmóticas.
2. Permitir que una vez terminada la imbibición las semillas, estas germinaran en el medio de cultivo a menor velocidad que a temperaturas más altas.
3. Debía ser una temperatura existente en la zona de estudio.

Las semillas se incubaron en las soluciones osmóticas por 2, 4 y 6 días en la luz con un fotoperiodo de 12h, a 12°C en cajas de Petri de vidrio de 150 X 20mm (Pirex, Corning, No.3160-152) con 25 ml de solución, a la luz y en condiciones de buena oxigenación, para lo cual se colocó una tela de organza para evitar que las semillas quedaran sumergidas en las soluciones osmóticas. Después del endurecimiento las

semillas se lavaron con agua destilada durante 30 segundos y se secaron durante dos días en la oscuridad en el laboratorio a temperatura ambiente. Después de lo cual se hicieron las pruebas de germinación en luz blanca con un fotoperiodo de 12h, y a 12°C.

5.6 Determinación de la respuesta de G. sepium al estrés hídrico

Se colocaron plántulas recién germinadas en bolsas de plástico con una mezcla 1:1 de arena y tierra en el invernadero húmedo. A los 4 meses de edad se les sometió a los siguientes tratamientos de riego para determinar el punto de marchitamiento y el punto de estrés hídrico: 15 plántulas fueron regadas inicialmente a capacidad de campo, y las macetas fueron pesadas en una balanza analítica digital (OHAUS Brainweigh B5000 USA, OHAUS Scale corp. Florham Park, N.J.). Posteriormente fueron colocadas en el invernadero seco y cada tres días se pesaron y revisaron para evaluar indirectamente la pérdida de agua y definir el estado en el que se encontraban las plántulas. Se requirieron de entre 52 y 60 d para que la pérdida de turgencia aún fuera reversible, esto es que cuando se observaba que se presentaba el marchitamiento una submuestra de 3 plántulas fue regada a capacidad de campo y se observaba si se reestablecían; fueron necesarios 70 días para que las plántulas llegaran a un punto de pérdida de turgencia irreversible, esto es que cuando se observó el marchitamiento fueron regadas a capacidad de campo, pero murieron, esto se presentó entre los 360 y 400 ml de agua.

5.7 Efecto del Osmopriming y del estrés hídrico sobre el crecimiento de las plántulas de G. sepium

Para este experimento se colocaron semillas de *G. sepium* en un tratamiento de osmopríming como el descrito anteriormente, en un potencial osmótico de -0.3 MPa durante 2 días de incubación. Este tratamiento fue determinado con base en los resultados previos de germinación. Las semillas se deshidrataron y posteriormente se pusieron a germinar; a las dos semanas, cuando la raíz tenía aproximadamente 3 cm. las plántulas en buen estado (sin señales de daño por pudrición) se trasplantaron a macetas de plástico de PVC de 13 cm de diámetro. Se sembraron un total de 45 macetas, 3 réplicas para cada tratamiento (2) y para cada cosecha (3). Los tratamientos fueron 1) Las plántulas fueron colocadas bajo un régimen de estrés hídrico constante desde el momento de la siembra hasta el momento de las cosechas de entre 360 y 400 ml de agua (este régimen fue determinado como se describió en la sección anterior). 2) Otro lote fue colocado en condiciones de irrigación a capacidad de campo cada 3 días. La primera cosecha se hizo 90 d después de la siembra (después de evaluar la sobrevivencia), la segunda cosecha a los 120 d y la tercera a los 150 d. También se germinaron semillas control, y se repitió el mismo procedimiento que para las semillas con priming. Sin embargo, no se pudo seguir el experimento con estas plántulas debido a la nula sobrevivencia. De las plantas sobrevivientes, a los 90 días del transplante y en las cosechas posteriores se midieron las siguientes variables:

Sobrevivencia de las plántulas: El número final de plántulas sobrevivientes hasta el momento de la cosecha.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Largo: El tamaño en milímetros que la plántula alcanza desde su raíz más larga hasta la punta de la rama más alta, medido con un vernier.

Altura: Longitud en centímetros de la base del vástago hasta la parte superior.

Diámetro basal: El diámetro en milímetros que presenta el tallo en su parte basal en las plántulas, medido con un vernier.

Cobertura: El radio máximo en milímetros alcanzado por las hojas de las plántulas horizontalmente, medido con un vernier.

Área foliar: Es el área de acumulada en centímetros cuadrados de todas las hojas presentes en la plántula, se midió con un aereómetro portátil (Li-Cor Mod. LI-3000, U.S.A).

Peso foliar: Es el peso fresco de todas las hojas de la plántula, se pesó con una balanza analítica (OHAUS 200D).

Peso raíz: Es el peso fresco de la parte subterránea de la plántula se pesó con una balanza analítica (OHAUS 200D)

Peso parte aérea: Es el peso fresco de la parte aérea (tallo y hojas) de las plántulas.

Peso total: Es el peso fresco total de toda la plántula (raíz, tallo y hojas).

Peso foliar específico: Es el peso total de las hojas dividido entre el área foliar.

Relación Raíz/ vástago: Peso de la raíz entre el peso de la parte aérea.

Tasa de asimilación neta promedio: Es un índice de la eficiencia de las hojas como productores de nueva biomasa; se calcula con la siguiente fórmula

$$\bar{E} = \frac{Peso\ sec\ 02 - Peso\ sec\ 01}{t2 - t1} * \frac{\ln\ área\ foliar\ 2 - \ln\ área\ foliar\ 1}{área\ foliar\ 2 - área\ foliar\ 1} \quad (\text{Hunt, 1978}).$$

Tasa relativa de crecimiento promedio: Es un índice de la eficiencia de las plantas para incrementar su biomasa por unidad de peso de material vegetal en la unidad de tiempo, se calcula con la siguiente fórmula:

$$\bar{R} = \frac{\ln\ peso\ seco\ 2 - \ln\ peso\ seco\ 1}{t2 - t1} \quad (\text{Evans, 1972}).$$

6.0 Análisis de los Resultados

Para todos los tratamientos se monitoreó la germinación durante los días necesarios para que la muestra germinara a su máxima capacidad.

6.1 Germinación

En el caso de la luz blanca y todas las temperaturas se analizaron: Capacidad germinativa y tasa de germinación.

Para la luz rojo lejano y oscuridad: Capacidad germinativa.

Para los análisis de los resultados, se utilizó la transformación arcoseno sobre los porcentajes finales de germinación, esto con el objeto de cumplir con los supuestos de normalidad para realizar análisis estadísticos paramétricos (Zar, 1974).

Las curvas del porcentaje acumulado de germinación fueron ajustadas a la función exponencial sigmoide $y = \frac{a}{(1+b) * (\exp(-c * x))}$ con el software Table curve 2D, ver.

3.0 (AISN. Software, INC., Chicago, Illinois, USA). Con los resultados de este análisis se encontró la primera derivada máxima que corresponde a la tasa de germinación (Boas, 1983; Finkelstein y Carson, 1986). Los efectos de los tratamientos de interacción de la temperatura y la luz sobre la capacidad germinativa y sobre la tasa de germinación fueron analizados mediante un Análisis de Varianza (ANOVA), el número de factores incluidos en el análisis de varianza dependió del diseño experimental aplicado en cada caso, todos estos análisis fueron realizados utilizando el programa Statgraphics, ver. 5.0 (Statistical Graphics Corporation, Englewood Cliffs, N.J., U.S.A.)

6.2 Priming.

Las respuestas germinativas que se obtuvieron del priming fueron: capacidad germinativa y tasa de germinación.

Una vez más, para cada uno de los porcentajes de germinación acumulado de cada una de las réplicas de cada tratamiento se hizo un ajuste con la función exponencial sigmoide de la forma:
$$Y = \frac{a}{(1 + b) * (\exp(-c * x))}$$
, con los resultados de este ajuste se obtuvieron la tasa de germinación y en todos los tratamientos fueron comparados la tasa de germinación y la capacidad germinativa mediante un análisis de varianza (ANOVA).

6.3 Crecimiento

Para el análisis de la fase de crecimiento se utilizó la prueba de t de student para conocer las diferencias en la sobrevivencia de las plántulas bajo los distintos

tratamientos (Zaar, 1974) estos análisis se realizaron en el programa STATISTICA ver 5.5 (Stat. Soft. Inc, Tulsa Oak. USA.). Para los análisis de las respuestas de crecimiento, se realizaron ANOVA's con el programa Statgraphics ver 5.0 (Statistical Graphics Corporation, Englewood Cliffs, N.J., U.S.A.).

7.0 Resultados

7.1 Efecto de la luz sobre la germinación

No hubo un efecto de la luz sobre la germinación de *G. sepium* ($F_{(2, 53)} = 1.02$, $P = 0.37$; Fig. 2). Sin embargo, la germinación en la oscuridad fue mayor y la germinación en luz blanca fue la menos favorable.

7.2 Efecto de la temperatura sobre la germinación

Se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos ($F_{(5, 53)} = 1.02$, $P = 0.0001$). La temperatura de 5°C fue significativamente inhibitoria para la germinación, sólo se obtuvo una germinación del 4.5%. Difieron entre sí la germinación alcanzada en las temperaturas de 10 y 25°C, siendo más baja la germinación en la primera. El análisis de rango múltiple, indica que entre las temperaturas de 20°, 30° y 35°C, no hubo diferencias significativas, tampoco entre estas y las anteriores. La germinación entre 10 y 35°C varió desde 68.96% hasta de 88.39% (Fig. 3, Tabla 1). Se obtuvo que las temperaturas cardinales son: de los 3.55° a los 7° C., y de los 41.7° a los 44.3° C. (Fig. 4).

En un análisis más fino para encontrar la relación entre la temperatura y los diferentes tipos de luz (Fig. 2), En luz blanca la temperatura de 5°C fue totalmente

inhibitoria para la germinación y significativamente diferente de la temperatura de 10°C, ésta a su vez es menor y significativamente diferente al resto de las temperaturas, entre las que no hay diferencia significativa. la máxima capacidad germinativa se encontró en 30°C con un porcentaje de 90% ($F_{(5,17)} = 50.016$, $P = 0.0001$). En la oscuridad a 5°C la germinación fue baja (4.45%). En 20 y 25°C se encontró la germinación más alta, diferente de la germinación en 10°C; sin embargo, la germinación en éstas dos temperaturas no difiere significativamente de la germinación en 30 y 35°C ($F_{(5, 17)} = 12.327$; $P = 0.0002$). Para el caso de la luz rojo lejano, las semillas tampoco germinan en 5°C, los demás tratamientos se agruparon en un grupo estadísticamente homogéneo y en este caso el máximo porcentaje de germinación fue obtenido con la temperatura de 25°C ($F_{(5, 17)} = 32.222$, $P = 0.0001$).

Temperatura (°C)	Porcentaje promedio de germinación acumulada	Error estándar
5	4.49	0
10	68.97	64.35
20	85.4	5.46
25	88.39	5
30	77.16	22.25
35	71.23	25.12

Tabla 1. Porcentajes promedio de germinación y error estándar en las diferentes temperaturas, con luz blanca.

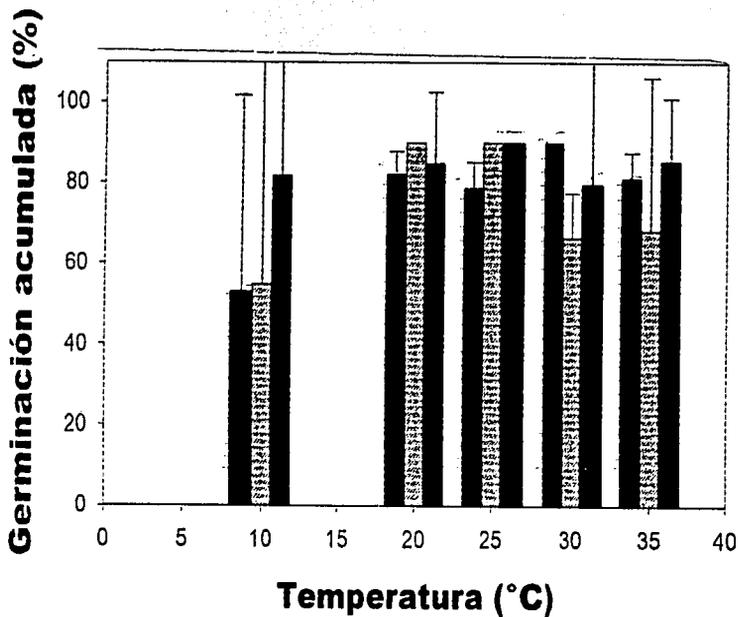


Fig. 2 Porcentaje de germinación acumulado en el tiempo, bajo diferentes calidades de luz:

■ Luz blanca. □ Oscuridad. ■ Luz rojo-lejano. En las diferentes temperaturas. Las barras indican el error estándar.

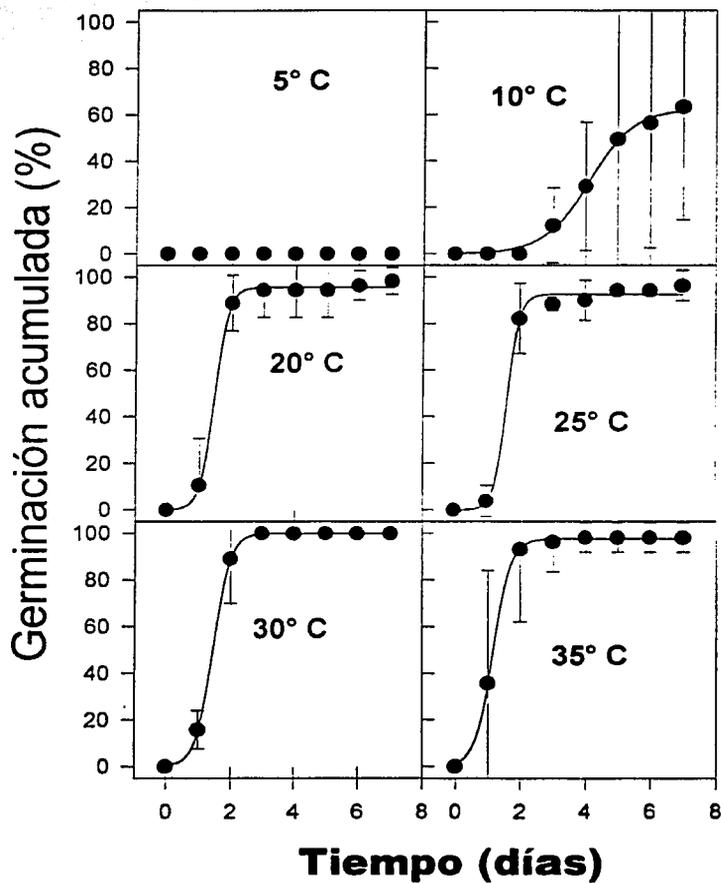


Fig. 3 Porcentaje de germinación acumulada en el tiempo en las diferentes temperaturas. Las barras indican el error estándar.

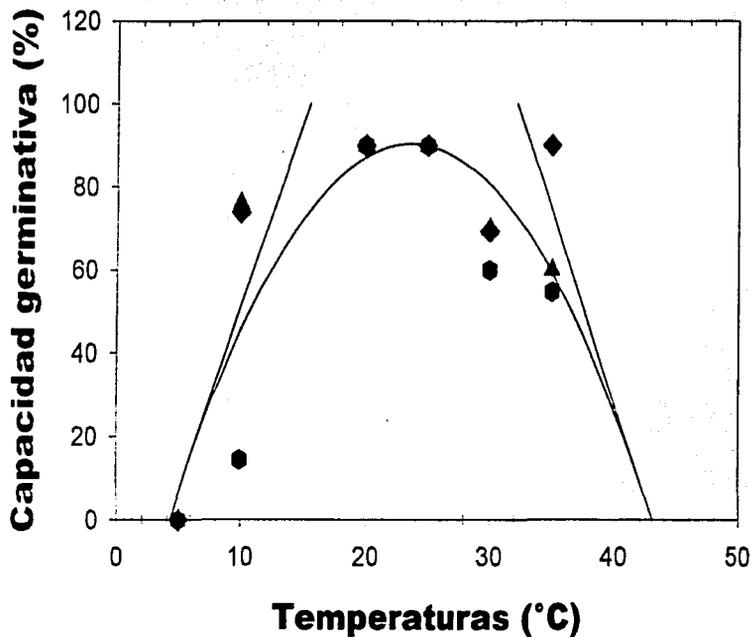


Fig. 4 Porcentajes de germinación en un gradiente de temperatura con tres repeticiones, los puntos están ajustados a una curva gaussiana de la forma $y=A/(1+b*\exp(n-t))$. Las rectas indican el punto de inflexión de la curva (1ª derivada máxima y 1ª derivada mínima).

7.2.1 Efecto de la temperatura sobre la tasa máxima de germinación.- La velocidad de germinación en la luz blanca no se encuentra afectada por la temperatura a la cual germinan las semillas, la tasa más baja se presentó en 5°C, y la más alta en 20°C, entre las que si hubo diferencias significativas ($(F_{(5, 17)} = 8.49, P = 0.002; \text{Tab. 2})$).

Temperatura (°C)	Tasa máxima de germinación (%/día)
5	2.05
10	24.78
20	26.69
25	23.29
30	25.59
35	12.26

Tabla 2. Tasas de germinación en diferentes temperaturas

7.3 Contenido de humedad de las semillas de *G. sepium*

El contenido promedio de humedad de las semillas fue de 7.37%, con una desviación estándar de 0.46.

7.4 Priming

Experimentos con semillas de 7 meses de almacenamiento

7.4.1 Efecto del tiempo de incubación en las soluciones osmóticas durante el priming sobre la germinación.- No hubo un efecto significativo sobre la germinación. Sin embargo la capacidad germinativa más baja se presentó después de 4 días de incubación ($(F_{(2,44)} = 1.55, P = 0.225)$).

El análisis de rango múltiple agrupó a los tres tiempos de incubación y nos habla de que no hay diferencias significativas en la respuesta que los días de incubación tienen sobre la germinación ($F_{(2,44)} = 1.55$, $P = 0.225$), Fig. 5, 6, 7).

7.4.2 Efecto de los potenciales osmóticos en las soluciones durante el priming sobre la germinación.- Si hubo una respuesta diferenciada sobre la capacidad germinativa. Con el potencial osmótico de -0.5 MPa se obtuvo la capacidad germinativa más baja, la cual fue significativamente menor a los otros tratamientos. En el hidropriming (potencial osmótico de 0) y en el potencial de -0.3 MPa se obtuvo la capacidad germinativa más alta, siendo significativamente más baja en éste último, pero significativamente más alta que en los otros tratamientos, por lo que el hidropriming presentó la mejor respuesta al priming. ($F_{(4, 44)} = 7.29$, $P = 0.000$, Fig. 5, 6, 7).

7.4.3 Efecto de los tratamientos de priming sobre la tasa máxima de germinación.- Sin diferencias significativas en la velocidad de germinación de *G. sepium* debidas al tiempo o al potencial osmótico de las soluciones en las que las semillas fueron incubadas ($F_{(1, 23)} = 0.586$, $P = 0.46$, $F_{(3, 23)} = 0.797$, $P = 0.51$; respectivamente; Tab. 3 y 4).

Días de incubación	Tasa máxima de germinación (%/día)
2 días	2.04
4 días	4.28
6 días	7.09

Tabla 3. Tasas de germinación para diferentes días de incubación

Potencial osmótico (Mpa)	Tasa máxima de germinación (%/día)
0	2.65
-0.3	4.52
-0.5	3.5
-1	7.21

Tabla 4. Tasas de germinación para diferentes potenciales osmóticos

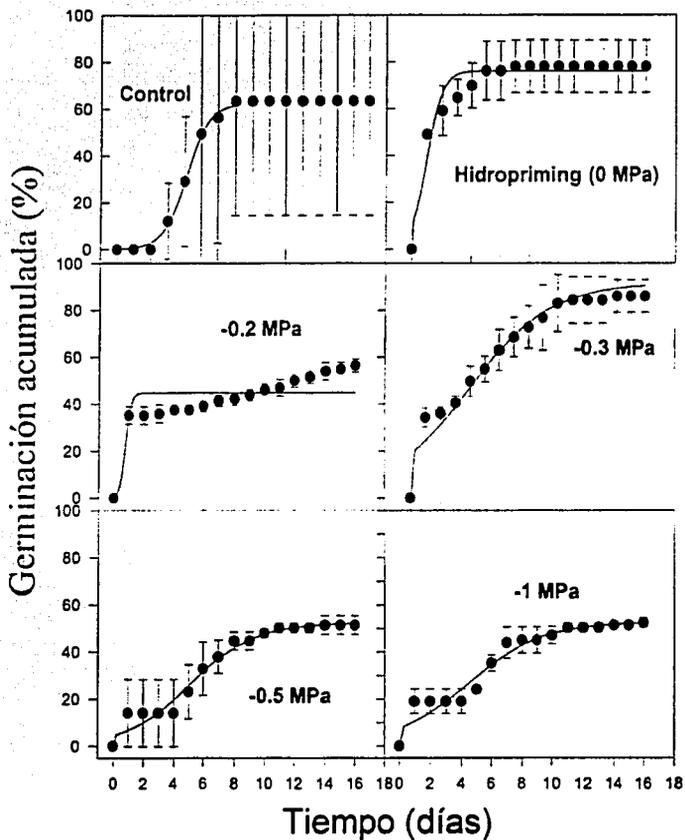


Fig. 5 Porcentaje de germinación acumulada en el tiempo, después de 2 días de incubación, en una temperatura de 12°C, en los diferentes potenciales osmóticos con semillas de 7 meses de almacenamiento. Las barras indican el error estándar.

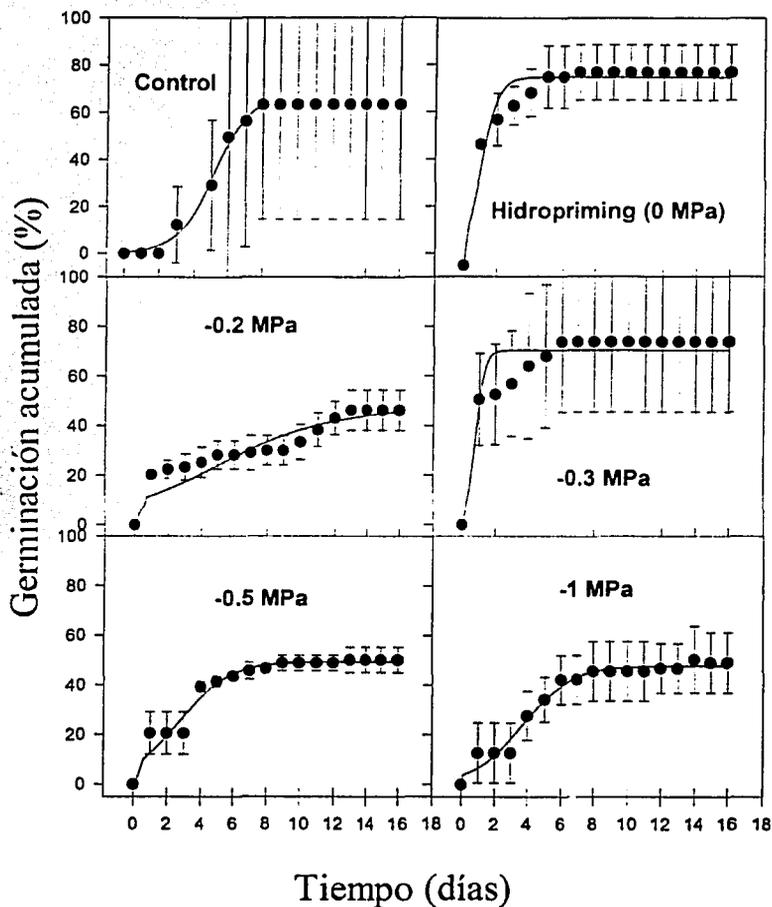


Fig. 6 Porcentaje de germinación acumulado en el tiempo, después de 4 días de incubación, en una temperatura de 12°C, en los diferentes potenciales osmóticos con semillas de 7 meses de almacenamiento. Las barras indican el error estándar.

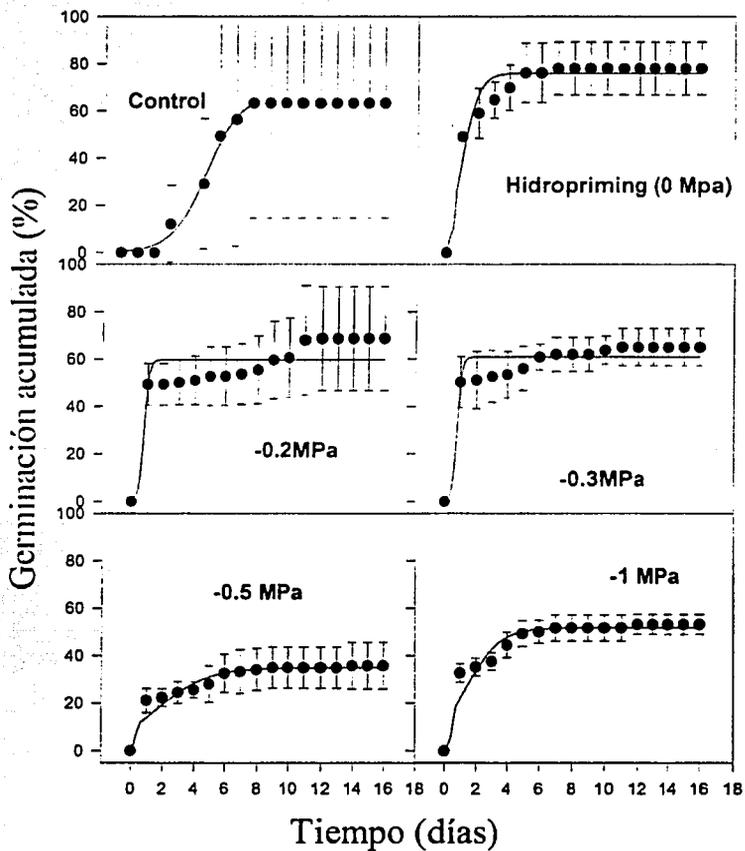


Fig. 7 Porcentaje de germinación acumulada en el tiempo, después de 6 días de incubación, en una temperatura de 12°C, en los diferentes potenciales osmóticos con semillas de 7 meses de almacenamiento. Las barras indican el error estándar.

Germinación de semillas de 8 meses de almacenamiento

7.4.4 Efecto del tiempo de incubación en las soluciones osmóticas durante el priming.- Se probaron 2 y 6 días de incubación. No hubo diferencias significativas entre los 2 y 6 días de incubación ($F_{(1, 29)} = 6.8$, $P = 0.017$), con dos días de imbibición la capacidad germinativa fue de 54.65% y con 6 días de 51.32%. Fig. 8 y 9).

7.4.5 Efecto de los potenciales osmóticos en las soluciones durante el priming sobre la germinación.- Para este experimento los tratamientos de potenciales osmóticos fueron muy bajos, pero ninguno de ellos tuvo un efecto significativo sobre la germinación ($F_{(4, 29)} = 0.82$, $P = 0.526$) en este experimento el hidropriming (0MPa), fue el que obtuvo el mayor porcentaje de germinación (55.88%), después el control con 53.85%, de -1MPa con 52.98%, -2MPa 52.28%, -3MPa 50.81%; las pruebas de rango múltiple nos dicen que no existen diferencias significativas entre los tratamientos. (Fig. 8 y 9).

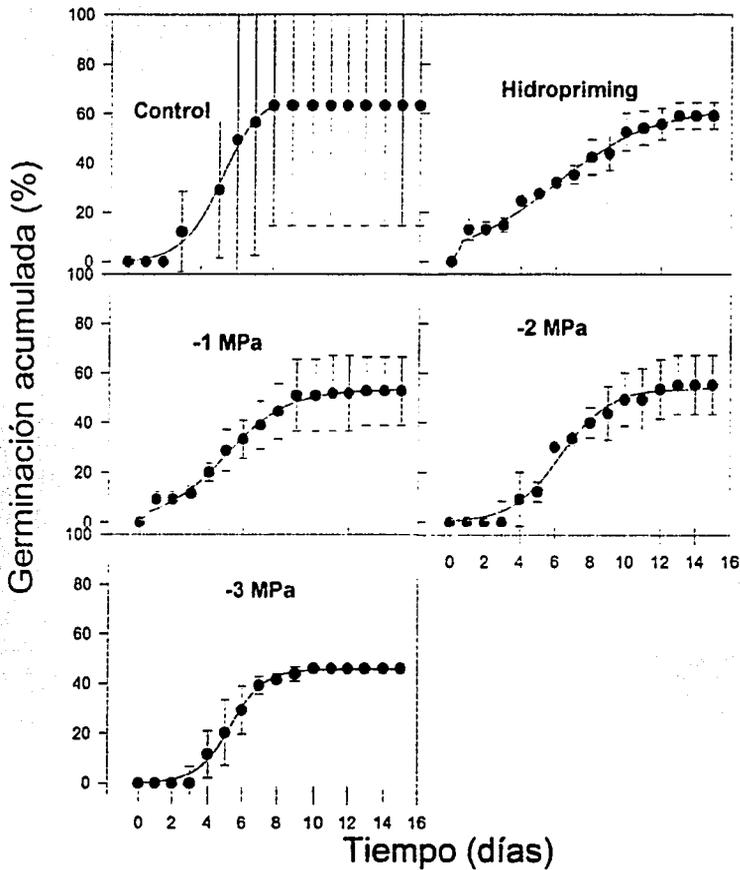


Fig. 8 Porcentaje de germinación acumulada en el tiempo, después de 2 días de incubación, en una temperatura de 12°C, en los diferentes potenciales osmóticos con semillas de 8 meses de almacenamiento. Las barras indican el error estándar.

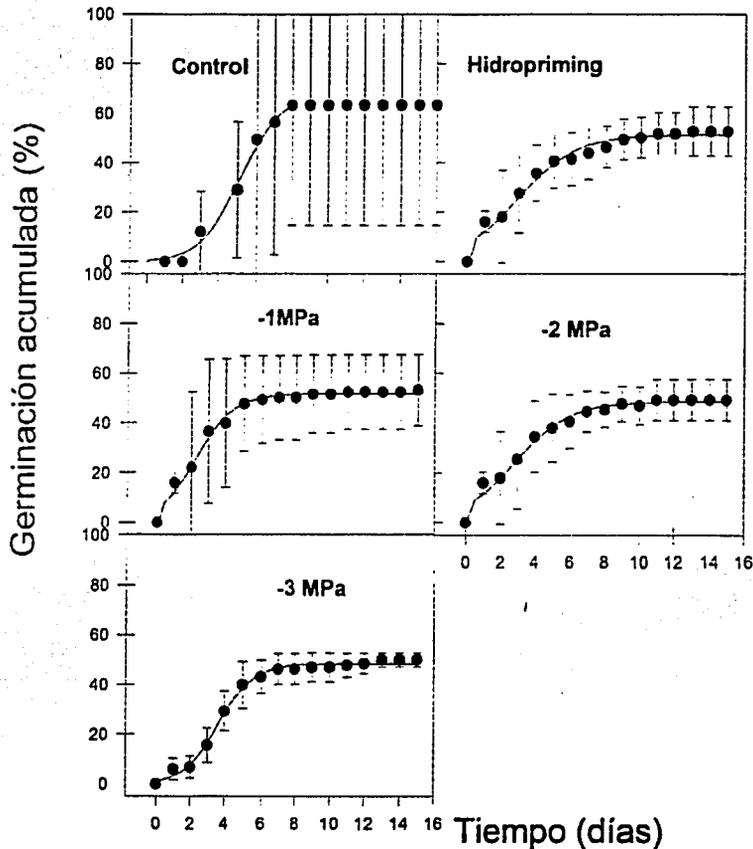


Fig. 9 Porcentaje de germinación acumulada en el tiempo, después de 6 días de incubación, en una temperatura de 12°C, en los diferentes potenciales osmóticos con semillas de 8 meses de almacenamiento . Las barras indican el error estándar.

7.4.6 Efecto de los tratamientos de priming sobre la tasa máxima de germinación.- En este caso no se identificaron diferencias significativas debidas al tiempo de incubación en las soluciones osmóticas. No existieron diferencias significativas entre los tratamientos de 2 y 6 días de priming ($F_{(2, 35)} = 2.782$, $P = 0.0819$). Pudimos distinguir también un patrón de comportamiento que dice que a mayor tiempo de incubación la germinación presenta una velocidad mayor (Tab. 5).

Días de incubación	Tasa máxima de germinación (%/día)
2 días	9.05
4 días	13.17

Tabla 5. Tasas de germinación para diferentes días de incubación

Potencial osmótico (Mpa)	Tasa máxima de germinación (%/día)
0	5.86
-1	17.33
-2	11.75
-3	9.51

Tabla 6. Tasas de germinación para diferentes potenciales osmóticos

El análisis de rango múltiple para evaluar los efectos de los diferentes potenciales osmóticos sobre la tasa máxima de germinación, no mostró, efectos significativos de los diferentes potenciales osmóticos sobre la tasa máxima de germinación ($F_{(3, 35)} = 1.278$, $P = 0.3043$). Sin embargo a pesar de que no existieron diferencias significativas, los análisis mostraron una tendencia al incremento de la velocidad de germinación debido al aumento en la negatividad de las soluciones osmóticas en las cuales fueron embebidas las semillas (Tabla 6).

Germinación de semillas de 10 meses de almacenamiento

7.4.7 Efecto del tiempo de incubación en las soluciones osmóticas durante el priming sobre la germinación.- En este experimento utilizamos todos los tratamientos analizados anteriormente, según el Análisis de Varianza, encontramos que hay diferencias significativas entre los días de incubación ($F_{(2,71)} = 44.1$, $P = 0.000$) el análisis de rango múltiple colocó a 2 días con un efecto significativamente mayor (78%), y agrupó a los tratamientos de 4 y 6 días de imbibición con 55 y 53.6 % de germinación, respectivamente. (Fig. 10, 11 y 12).

7.4.8 Efecto de los potenciales osmóticos en las soluciones durante el priming sobre la germinación.- El Análisis de Varianza y las pruebas de rango múltiple indican una respuesta diferencial: ($F_{(7,71)} = 8.12$, $P = 0.0001$) el tratamiento que obtuvo la mayor capacidad germinativa fue el de -0.3 , que alcanzó una germinación del 77.17%, y no es significativamente diferente del tratamiento de -0.2 MPa, este a su vez se agrupó con el control y -1 MPa. El tratamiento de -3 MPa fue el que obtuvo el menor porcentaje de germinación, pero no fue estadísticamente diferente de los tratamientos de hidropriming, -2 y -0.5 MPa. (Fig. 10, 11 y 12).

7.4.9 Efecto de los tratamientos de priming sobre la tasa máxima de germinación.- Los días de imbibición de las semillas en los potenciales osmóticos si presentaron un efecto sobre la tasa máxima de germinación de *G. sepium* ($F_{(2,71)} = 44.1$, $P = 0.0001$), parece que este fue un efecto generalizado ya que en los tratamientos encontramos un efecto significativo (Tabla 7).

Días de incubación	Tasa máxima de germinación (%/día)
2 días	1.3
4 días	3.2
6 días	6.5

Tabla 7. Tasas de germinación para diferentes días de incubación

La tasa máxima de germinación no fue afectada por el potencial osmótico al que se sometían las semillas ($F_{(3,78)} = 32.1$, $P = 0.087$), esto es similar a los resultados de los experimentos anteriores, donde tampoco se observó un efecto del osmoprímido sobre la velocidad de germinación (Tabla 8).

Potencial osmótico (Mpa)	Tasa de germinación (%/día)
0	2.65
-3	4.52
-2	4.02
-5	3.5
-1	14.3
-2	15.1
-3	15.4

Tabla 8. Tasas de germinación para diferentes potenciales osmóticos

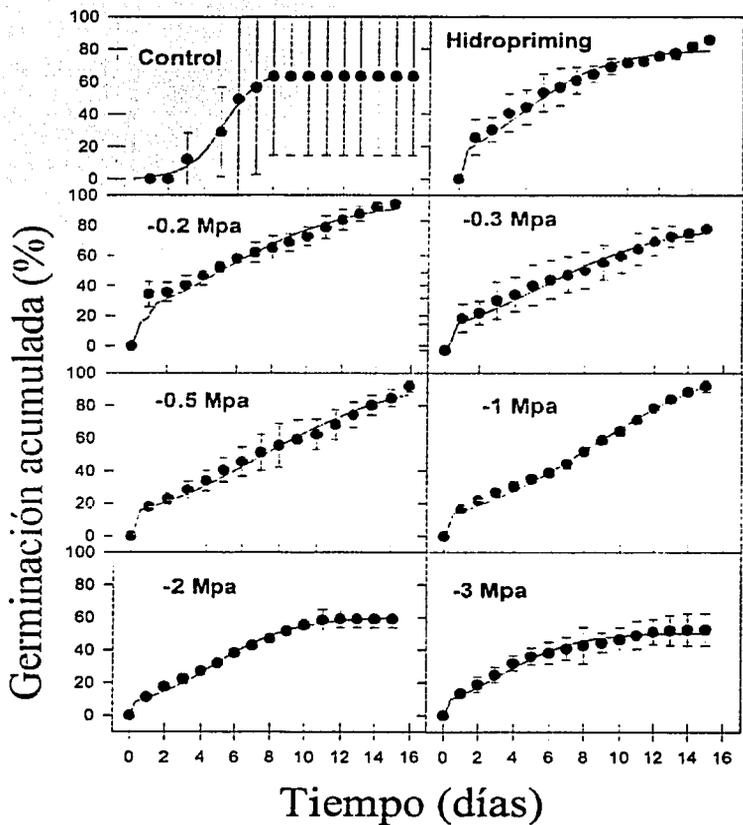


Fig. 10 Porcentaje de germinación acumulada en el tiempo, después de 2 días de incubación, en una temperatura de 12°C, en los diferentes potenciales osmóticos con semillas de 10 meses de almacenamiento. Las barras indican el error estándar.

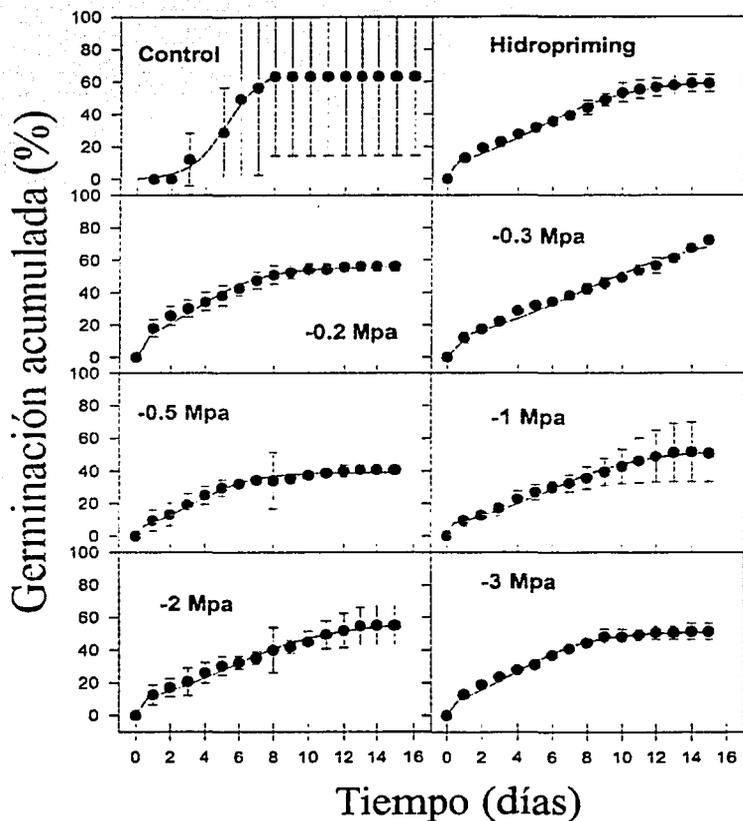


Fig. 11 Porcentaje de germinación acumulada en el tiempo, después de 4 días de incubación, en una temperatura de 12°C, en los diferentes potenciales osmóticos con semillas de 10 meses de almacenamiento. Las barras indican el error estándar.

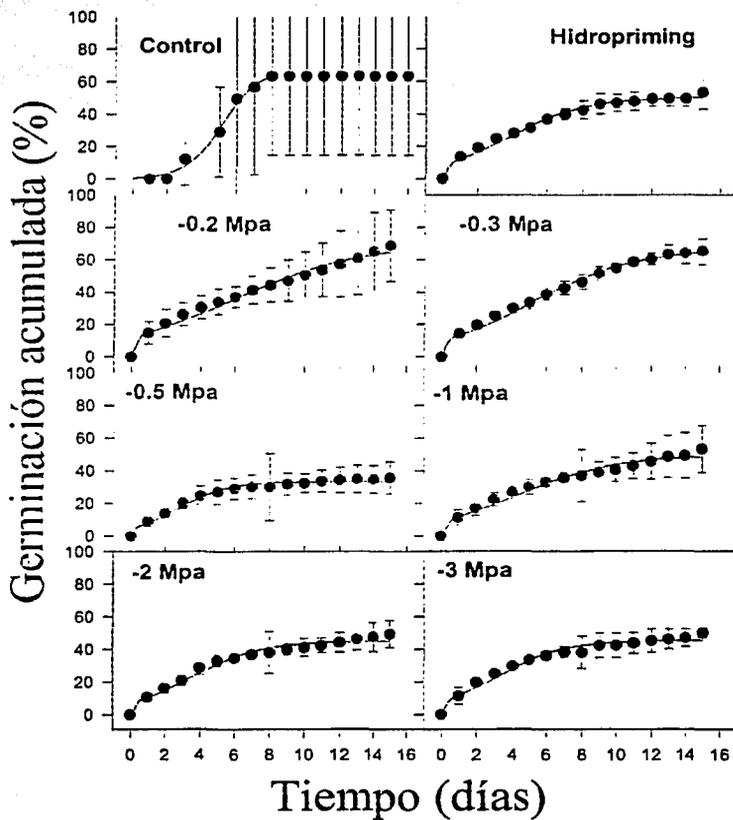


Fig. 12 Porcentaje de germinación acumulado en el tiempo, después de 6 días de incubación, en una temperatura de 12°C. en los diferentes potenciales osmóticos con semillas de 10 meses de almacenamiento . Las barras indican el error estándar.

7.5 Determinación de las condiciones óptimas en el hidropriming

Dado que en las tres fechas en que se realizaron las pruebas de priming no se realizaron pruebas en todos los potenciales osmóticos se determinó con pruebas de *t* de student el efecto del tiempo de almacenamiento sobre la germinación de semillas. En este análisis se evaluó el efecto de -1 MPa en semillas de 7, 8 y 10 meses de edad y con 2 y 6 días de incubación en las soluciones osmóticas. Para el caso de semillas incubadas durante dos días encontramos que existen diferencias significativas entre la germinación de semillas de 7 y 8 meses y 7 y 10 meses ($P = 0.045$, $t = -2.88$; $P = 0.0001$, $t = -58.33$ respectivamente), sin embargo no hubo diferencias significativas entre los tratamientos de semillas de 8 y 10 meses ($P = 0.26$, $t = -1.3$). Para el caso de semillas incubadas durante 6 días, no hubo diferencias significativas en la germinación de semillas de 7, 8 y 10 meses de edad ($P = 0.1 - 0.65$, $t = -2.13 - 0.48$).

Debido a que la capacidad germinativa, en algunos potenciales osmóticos, disminuyó con el tiempo de almacenamiento, para eliminar el efecto de éste la germinación se estandarizó al 100%, se consideró como 100% la germinación más alta obtenida en cualquier réplica de cualquier tratamiento en cada fecha en que se corrieron los tratamientos de priming.

7.5.1 Efecto del tiempo de incubación en las soluciones osmóticas durante el priming sobre la germinación de las semillas.- El tratamiento de 2 días obtuvo el porcentaje de germinación más alto (76.94%), fue significativamente diferente a los demás tratamientos. En los tratamientos de 4 y 6 días de incubación se presentaron

los porcentajes más bajos y no hubo diferencias significativas entre ellos, estos tratamientos presentaron una germinación de 56.1 y 60.77% respectivamente ($F_{(2,132)} = 16.02, P = 0.000$);

7.5.2 Efecto de los potenciales osmóticos en las soluciones durante el priming sobre la germinación de las semillas.- El potencial osmótico en el cual se incuban las semillas si tuvo efectos significativos sobre la germinación ($F_{(7,132)} = 5.28, P = 0.000$). En la solución de -0.3 MPa la germinación fue significativamente más alta (78.97%) que en los grupos que presentaron la germinación más baja, el control, y los potenciales de -0.5, -1, -2 y -3 MPa (51.73, 53.85, 60.42, 62.06 y 63.37% de germinación respectivamente); los cuales se agruparon en un grupo estadísticamente homogéneo. A su vez los análisis de rango múltiple mostraron que los tratamientos de -1, -2 y -3 a su vez no presentaron diferencias significativas con respecto al tratamiento de hidropriming, que tuvo una germinación de 70.25%. Aunque la germinación en -0.3 MPa fue la más alta no difirió significativamente del hidropriming y del tratamiento de -0.2 (76.21%).

Con base en estos resultados se determinó que el tratamiento óptimo de priming es incubar durante dos días en una solución osmótica de -0.3 MPa

7.6 Efecto del osmopriming sobre la sobrevivencia de las plántulas de *G. sepium*

Este análisis se realizó mediante una t-pareada, encontramos que si hubo diferencias significativas en la sobrevivencia de *G. sepium* entre plántulas que

fueron tratadas con priming y plántulas que no lo fueron ($P = 0.00018$, $t = 13.42$), ya que la sobrevivencia en las plántulas que no fueron tratadas fue mínima (0.66 %), comparada con la sobrevivencia de plántulas tratadas que ascendió a 10.66%. Este porcentaje se mantuvo en 10 y 12%, con respecto al número inicial de plántulas, a los 120 y 150 d, respectivamente, aunque para estas últimas mediciones se consideró al total de las macetas y tratamientos, la mortalidad fue prácticamente nula después de los 90d, en todas las macetas.

7.6.1 Efecto del priming en semillas sobre la respuesta al estrés hídrico de las plántulas.- No hubo diferencias significativas en los tratamientos de plántulas provenientes del priming que fueron expuestas o no al estrés sobre las siguientes variables: altura, largo, diámetro basal, cobertura, peso total, peso de la raíz, peso de la parte aérea, peso foliar, área foliar, relación raíz/vástago, peso foliar específico, tasa de asimilación neta y tasa de crecimiento relativo ($F_{(1,35)} = 0.03-1.56$, $P = 0.22-0.86$; en todos los casos).

En cuanto a las cosechas, encontramos que respecto a las variables de: largo, altura, diámetro basal, cobertura, peso total, peso de la raíz, peso de la parte aérea, peso foliar, área foliar, tasa de asimilación neta y tasa de crecimiento relativo, existieron diferencias significativas entre la primera cosecha (realizada a los 3 meses después de la siembra) y un grupo homogéneo formado por la segunda y tercera cosecha de 120 y 150d después de la siembra, ($F_{(2, 35)} = 0.9-21.86$, $P = 0.000-0.81$)

La tasa de asimilación neta promedio para la especie durante el experimento fue de: $0.04489 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{mes}^{-1}$.

La tasa de crecimiento relativo promedio total durante todo el experimento, este fue igual a $0.019 \text{ g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{d}^{-2}$.

Variables de respuesta	COSECHAS			TRATAMIENTOS	
	90 d	120 d	150 d	Con priming	Sin priming
Peso foliar (grs)	1.56	2.03	2.46	1.6	2.44
Relación Raíz/vastago	0.6	0.55	0.53	0.57	0.56
Peso foliar específico (g/cm^2)	0.022	0.053	0.011	0.035	0.022
Largo (cm)	27.33	42.46	42.54	37.64	37.25
Altura (cm)	18.4	26.7	27.8	19.89	19.5
Cobertura (cm)	8.19	13.42	14.78	11.82	12.44
Peso fresco total (grs)	1.99	5.77	6.28	4.39	4.98
Peso seco total (grs)	0.026	0.075	0.082	0.057	0.065
Peso fresco raíz (grs)	0.76	2.06	1.94	1.52	1.66
Peso fresco parte aérea (grs)	1.23	3.55	4.33	2.85	3.24
Area foliar (cm^2)	1.57	2.03	2.41	1.56	2.44
Sobrevivencia (%)	5	5.5	5.5	10.6	0.6
Tasa de crecimiento relativo ($\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{d}^{-2}$)	0.0008	0.002	0.019		
Tasa de asimilación neta ($\text{g} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{mes}^{-1}$)	0.04	0.02	0.017		

Tabla. 9 Variables de respuesta para los experimentos de crecimiento

8.0 Discusión.

8.1 Efecto de la luz sobre la germinación.

Las semillas de *G. Sepium* tienen una alta capacidad germinativa, germinan en un tiempo corto, de manera sincrónica y no presentan ningún tipo de latencia. En los tratamientos de la luz podemos observar que en la germinación de *G. sepium*, no

existen diferencias estadísticas entre luz blanca, luz roja u oscuridad, esto nos indica que las semillas son fotoblásticas indiferentes (Vázquez-Yanes *et al.*, 1997). *G. sepium* es una especie considerada como pionera (Pennigton y Sarukhan, 1968), la mayoría de las especies dentro de este grupo son fotoblásticas positivas, se caracterizan por una germinación elevada principalmente en las condiciones lumínicas de los claros de la selva (Vázquez-Yanes, 1974b). este parece que no es el caso de *G. sepium*, que puede tener ventajas de adecuación en comparación con otras especies pioneras, así que la gran capacidad germinativa de *G. sepium* presenta grandes ventajas como un árbol idóneo para la restauración (Vázquez-Yanes *et al.*, 1996)

La luz es un factor determinante para la germinación de las especies pioneras (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1993), y también es un factor importante en el crecimiento de las plántulas en los ambientes tropicales, las especies pioneras tienen la capacidad de responder positivamente a las condiciones lumínicas creadas por la caída de grandes árboles, por lo que estas especies se encuentran distribuidas principalmente en claros o en zonas perturbadas. Al parecer *G. sepium* es capaz de germinar también en los microclimas lumínicos que existen debajo del dosel o bajo la hojarasca, donde la luz es rica en rojo lejano o incluso en la oscuridad como ocurre durante el enterramiento (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1990; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1993).

8.2 Efecto de la temperatura sobre la germinación

Se observó un efecto de la temperatura sobre la germinación de *G. sepium*. La temperatura de 5° es inhibitoria ya que sólo un 4.5% de las semillas germinaron, esta misma respuesta fue obtenida en todos los tratamientos de luz. A mayor temperatura la capacidad germinativa aumentó, así encontramos que en luz blanca a 35°C la capacidad germinativa es de 88.4%. Este comportamiento varía un poco en relación con el tipo de luz a la que la semilla está sometida, así encontramos que en la oscuridad y en rojo lejano la relación entre la temperatura y la germinación no fue directa, en los tratamientos en rojo lejano la temperatura óptima fue de 30°C y en la oscuridad de 25°C. Los climogramas de la región de los Tuxtlas indican una temperatura mínima de 11°C (González *et al.*, 1997), por lo que las poblaciones que colectamos de semillas de *G. sepium* nunca están expuestas a temperaturas tan bajas como 5°C y puede considerarse que todo el año hay condiciones térmicas adecuadas para la germinación. Las semillas de *G. sepium* sin embargo aumentaron su capacidad germinativa con el aumento de la temperatura.

Según el modelo de Orozco-Segovia *et al.* (1996), para calcular las temperaturas cardinales, encontramos que el rango de temperatura mínima para que se presente la germinación es de los 3.55° a los 7.09°C, y el rango de temperaturas máximas se encuentra entre los 41.7° y 44.34°C. A parte del conocido efecto de la temperatura sobre las enzimas que intervienen en el proceso de germinación (Bewley y Black 1985) se sabe que hay un efecto de la temperatura sobre la membrana plasmática, la cual entre 30° y 35° C comienza a permitir el libre paso de

aminoácidos endógenos que favorecen la germinación, lo cuales, al igual que otros solutos que son vitales para el proceso, son lixiviados; el grado en que éstos salen hacia el medio de incubación es una medida del daño sufrido por la membrana plasmática (Hendricks y Taylorson, 1976 y 1978). Esto se ha descrito para muchas especies de diferentes lugares del mundo, este comportamiento ha sido atribuido a la composición polar de los lípidos, que tienen una temperatura de transición de entre los 30° y los 35° C. Por lo tanto las especies cuyas semillas pueden germinar a estas temperaturas o por encima de ellas se consideran termófilas (Hendricks y Taylorson, 1976, 1978).

Se han descrito tendencias generales que nos hablan del efecto benéfico que la temperatura tiene sobre la germinación, una de éstas indica que las semillas tropicales poseen tasas de germinación más rápidas que especies de ambientes templados o fríos (Ng, 1980). La ecofisiología de las semillas pioneras nos habla de que éstas en general poseen una alta velocidad de germinación cuando se presentan las condiciones apropiadas, esto está relacionado con el hecho de que estas semillas germinan cuando se les presenta una oportunidad, como la apertura de un claro u otra perturbación (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1993, 1994). Sin embargo las semillas de *G. sepium* tuvieron una alta tasa germinativa, además no tuvo requerimientos germinativos muy específicos, ya que no posee ningún tipo de latencia; como hemos demostrado en este trabajo esta especie es capaz de germinar bajo diferentes condiciones de luz, temperatura, y condiciones existentes en el sustrato. Esto explica porqué esta especie no se encuentra en el banco de semillas.

En estudios realizados en la zona de Los Tuxtlas sobre el banco de semillas existente en sitios con diferentes condiciones microclimáticas (claros de la selva, acahuales y bajo el dosel), no registraron semillas de *G. sepium* (Gómez-Pompa *et al.*, 1976, Salmerón 1984).

Los estudios realizados en diferentes lugares por Liew (1973) y Cheke *et al.* (1979) en Asia, o en América por Gómez-Pompa *et al.* en 1972, muestran que el banco de semillas de selvas tropicales esta dominada por especies pioneras. En las selvas mexicanas, está principalmente formado por especies de los géneros *Cecropia*, *Laetia*, *Palicourea*, *Trema*, *Piper* y *Didymopana*. Entre las cuales, no se cita a *G. sepium* (Blum, 1968; Kellman, 1974).

En un análisis más profundo es claro que a pesar de que *G. sepium* es una especie tropical pionera la tasa de germinación antes y después de los tratamientos de priming es más rápida que la de las especies pioneras de la región de los Tuxtlas, las cuales inician la germinación con la emergencia de la radícula vía micrópilo, entre 48-96 h después de sembradas, y la terminan en un intervalo de 25 a 30 d; el inicio del crecimiento secundario del tejido vascular se presenta de los 38 a 43 d (Flores y Rivera, 1985). Comparada esta tasa con la reportada para más de 1000 especies de la selva de Malasia reportadas por Ng (1980), queda comprendida en la tasa que exhiben la gran mayoría de las especies leñosas. Este comportamiento germinativo se considera un mecanismo de evasión ante la presión de selección ejercida por los predadores, que se presenta principalmente en semillas de gran

tamaño, comunes entre las especies de la selva madura, las cuales ofrecen una mayor recompensa para los depredadores (Dalling y Hubbell, 2002).

Según lo anterior diseñamos los experimentos de osmopriming usando una temperatura constante de 12°C y un régimen de 12h de luz/oscuridad. La longevidad ecológica de las semillas tropicales está muy por debajo de la longevidad de especies de otros ecosistemas, esto es debido a que germinan rápida y continuamente gracias a las condiciones favorables de luz, temperatura y humedad, de lo contrario son rápidamente presa de parásitoides y depredadores (Vázquez-Yáñez y Orozco-Segovia 1996).

8.3 Contenido de humedad de la semilla de G. sepium

El contenido de humedad de las semillas de *G. Sepium* es bajo, contiene un 7.36 % de agua (base húmeda) después de la diseminación, por lo que corresponde al grupo de especies con semillas que presentan un comportamiento en almacén de tipo ortodoxo (Baskin y Baskin, 1998), de hecho es reportada como una especie perteneciente a este grupo por (Hong *et al.*, 1996, Vázquez-Yanes *et al.*, 2000). Se observó que la capacidad germinativa disminuyó con respecto al tiempo de almacenamiento de las semillas, lo cual puede deberse a cambios fisiológicos que las semillas presentaron durante el tiempo que permanecieron guardadas en el laboratorio antes de las pruebas de germinación, en dado caso esto correspondería al desarrollo de una latencia de secundaria (Baskin y Baskin, 1998), lo cual puede confundirse con la muerte de las semillas cuando no se sigue una estrategia rigurosa para identificar a la latencia secundaria.

La longevidad en almacenaje depende de algunos factores de naturaleza intrínseca y extrínseca como la herencia, la estructura de la semilla, la composición, la fisiología, la proveniencia de la semilla, la calidad y madurez, y la constancia en las condiciones de almacenaje (Villiers, 1972) por lo que es importante someter a las semillas de esta especie al protocolo sugerido por Hong y Ellis (1996) para determinar sin lugar a dudas su conducta en almacén y poder definir una estrategia para su conservación.

*8.4 Efecto del osmopríming sobre la germinación de *G. sepium**

No hubo respuesta germinativa diferencial a los tratamientos en que se varió el número de días en que las semillas estuvieron incubadas en las soluciones osmóticas, lo que sugiere que las semillas no se ven afectadas por el tiempo que pudieran permanecer imbibidas durante su permanencia en el suelo, pero en condiciones inadecuadas para la germinación, ya sea por estar expuesta a potenciales osmóticos negativos o por un tiempo de hidratación insuficiente para la germinación.

El potencial osmótico en el que las semillas se colocaron si demostró tener un efecto sobre la germinación, los potenciales de -0.3 y -0.2 MPa fueron los tratamientos óptimos, indujeron la germinación incluso por arriba de la alcanzada después del hidropríming o en el tratamiento control. Sin embargo no hay una relación directa entre el potencial osmótico de la solución del tratamiento de osmopríming y la capacidad germinativa. Los potenciales osmóticos más negativos fueron más inhibitorios para la germinación. Es pertinente analizar que las

precipitaciones pluviales de la zona de los Tuxtlas son muy abundantes (4500 mm), lo que produciría que el potencial osmótico del suelo en el que las semillas se establecen fuera la mayor parte del tiempo relativamente alto, en especial en sitios protegidos por la vegetación o por la hojarasca.

El tratamiento de osmoprímung ha sido utilizado para acelerar y sincronizar la germinación de semillas principalmente de uso agrícola. Existen muy pocos trabajos en los que se haya utilizado para especies silvestres. Estos resultados nos indican que debido a que las semillas de esta especie no permanecen mucho tiempo en el suelo antes de germinar, y sus requerimientos germinativos no son muy específicos, el priming no es necesario para acelerar la germinación, como ocurre en otras especies (Gonzales Zertuche *et al.*, 2001 y 2002).

Encontramos que independientemente del tiempo de duración de los tratamientos, los potenciales osmóticos más negativos (-1, -2, -3 MPa) o el hidropriming tuvieron un efecto positivo en la velocidad de germinación. Se encontró que a medida que aumentan los días de imbibición, también aumenta la velocidad de germinación, aunque este aumento no fue significativo. En los experimentos realizados, encontramos que la respuesta de días de imbibición y potencial osmótico de las soluciones fueron independientes y en todos los casos después de la rehidratación por lo menos germinó el 50% de la muestra por lo que desde el punto de vista ecológico se espera que por lo menos esa parte de la población de *G. sepium* germine cuando las condiciones de humedad del suelo sean

las adecuadas independientemente de las fluctuaciones en las condiciones de hidratación previas en el sustrato.

Gliricidia sepium es una especie considerada como pionera, para las cuales se espera un comportamiento ortodoxo (Vázquez-Yanes *et al.*, 2000), a diferencia de las semillas tropicales de la comunidad madura que presentan en general una rápida germinación, por lo que no se encuentran equipadas fisiológica y anatómicamente para una larga viabilidad en condiciones naturales o de almacenamiento (Priestley, 1986).

Gliricidia sepium no presenta todos los atributos que identifican a las pioneras, tales como: el fotoblastismo positivo de las semillas (Vázquez-Yanes, 1974b). Sin embargo, este atributo no es una característica de todas las semillas pioneras, ya que especies pioneras con semillas relativamente grandes (p. e. *Ceiba spp.*, *Guazuma spp.*, *Apeiba spp.*, etc.) responden a las condiciones de temperatura más que a la luz. Esto se ha atribuido al grosor de la testa en las semillas grandes, la cual no permite el paso de la luz. (Pearson *et al.*, 2002), pero en el caso de *G. sepium* tampoco hay requerimientos particulares de temperatura para la germinación. Otro atributo que no comparte con estas es el tamaño relativamente grande de las semillas, esta característica se ha planteado como uno de los predictores más importantes del éxito de reclutamiento y de la abundancia de plántulas, las semillas relativamente grandes tienen la capacidad de producir plántulas que resisten más el estrés hídrico y físico, aunque el poseer una semilla grande resulta una desventaja para la dispersión (Dalling y Hubbell, 2002). Las

especies pioneras se encuentran presentes en gran número en el banco de semillas, no así *G. sepium*. Sin embargo esta planta comparte muchos otros atributos que la hacen pertenecer a las plantas de vegetación pionera como son: crecimiento rápido, una rápida germinación, mucha producción de semillas, no presenta ningún tipo de latencia fisiológica, completan la germinación en unos pocos días (Vázquez-Yanes, 1976). Por último, las semillas de *G. sepium* comparten atributos con la vegetación primaria de la selva como son el gran tamaño de su semilla, la dispersión zoocora, y la falta de requerimientos de luz.

Gliricidia sepium es una planta que habita las zonas de selva húmeda y también selvas secas, esta amplia distribución demuestra la gran capacidad plástica que esta planta presenta, ya que las condiciones ambientales en estos lugares son muy contrastantes. *G. sepium* posee una semilla que comparte las siguientes características con la vegetación de selvas secas: la mayoría de las semillas de las selvas secas son ortodoxas, la capacidad de germinar en estrés hídrico y tener una alta sobrevivencia de plántulas bajo estas condiciones, esto fue probado con los tratamientos de priming, donde a concentraciones tan bajas como -3Mpa las semillas germinaron y las plántulas que se colocaron en estrés hídrico pudieron sobrevivir a él. Las temperaturas existentes en un bosque tropical seco son muy altas (>30°C), las semillas de *G. sepium* son capaces de sobrevivir a estas temperaturas y fueron capaces de germinar en ellas. Para la mayoría de las especies de ambientes tropicales secos la luz no es uno de los factores más importantes, lo mismo sucede

con *G. septium*. La dispersión de las especies tropicales secas es zoocora (Khurana y Singh, 2001).

También comparte las siguientes características con especies típicamente de ambientes tropicales húmedos: las semillas no presentan ninguna latencia, se ha calculado que en más de un 62% de las semillas de estos lugares la principal vía de dispersión es por animales. (Vázquez-Yanes *et al.*, 2000)

8.5 Efecto del priming sobre la sobrevivencia y el crecimiento de las plántulas

Encontramos que si hay un efecto del priming sobre la sobrevivencia de plántulas de *G. septium*, las diferencias entre las plántulas sobrevivientes con priming y sin priming fueron significativas, para el caso de plántulas sin priming la sobrevivencia fue casi nula, sólo un 0.66% de las semillas germinadas pudieron establecerse, mientras que la sobrevivencia de las plántulas provenientes de semillas con priming fue mayor (10.66%). Esto nos habla de las ventajas que este método tiene. Al parecer los procesos metabólicos que se desencadenan durante el priming juegan un papel fundamental durante las primeras etapas en la vida de las plántulas (Bray, 1995). A lo largo del tiempo observamos que el porcentaje de sobrevivencia fue muy similar, ya que al término del experimento (150 d) la sobrevivencia sólo se incrementó en 2%. lo que nos indica que el momento crítico en la vida de las plántulas es en etapas tempranas, ya que después prácticamente no se presenta mortalidad; para disminuir este efecto negativo, el transplante debe hacerse inmediatamente después de la germinación o intentar la germinación en las macetas.

El efecto del priming entre los tratamientos de estrés hídrico sobre las variables de crecimiento de las plántulas no fue significativo, por lo que hay una alta capacidad que las plántulas con priming para resistir el estrés hídrico, la cual ha sido una de las ventajas más grandes que este método brinda a las semillas (Bray, 1995). En cuanto al crecimiento en el tiempo observamos que las plántulas con o sin estrés mostraron diferencias entre las cosechas de 90d respecto a las de 120 y 150d. esto nos indica de que el crecimiento en etapas tempranas (90d) es muy acelerado, esta tendencia se reduce posteriormente, y así encontramos que entre 120d y 150d no hay diferencias ya que el crecimiento es más lento.

La tasa de asimilación neta muestra la gran capacidad de la especie para desarrollar nueva biomasa. Comparando este índice con los obtenidos para otras especies de Los Tuxtlas encontramos que es alta. En un trabajo realizado en cuatro especies de la familiar *Piper* (Sánchez-Coronado, 1990), se encontraron tasas de asimilación neta menores en especies de *Piper*, con excepción de *P.aff.hispidum* y *P.umbellatum*, que tienen una tasa de asimilación neta mayor, cuando se encontraba creciendo con alta disponibilidad lumínica, esto significa que *G. sepium* posee una alta tasa de asimilación, comparable con especies de rápido crecimiento, como *P.aff.hispidum* y *P.umbellatum*, en ambientes favorables. Otros estudio realizados con otras especies tropicales (Huante, 1996). muestran tasas de asimilación neta menores que las que encontramos en *G. sepium*. Sin embargo, las tasas de crecimiento relativo reportadas en este trabajo son mayores que las encontradas para *G. sepium* aún considerando un periodo de crecimiento similar. Por lo que una tasa

de asimilación neta o de tasa de crecimiento, aún menor que la de *P. aff. hispidum* y *P. umbellatum* podría derivarse en plantas de talla adecuada para transplantarse de la casa de sombra al campo, al término de 90 días. Debido al tamaño de las semillas de *G. sepium* (15 a 18 mm de largo por 12 a 15 mm de ancho) las plántulas son de mayor tamaño que el de las especies de Piper, cuyas semillas son muy pequeñas (menores a 0.6 mm).

Huante (1996) utilizó en sus experimentos semillas con diferentes tasas de crecimiento y diferentes tamaños, en su trabajo evaluó el crecimiento en dos especies del género *Caesalpinia*, las cuales pertenecen a la familia de las leguminosas al igual que *G. sepium*, además el tamaño de sus semillas es del doble del que *G. sepium* presenta. Comparando sus valores en cuanto a la tasa de asimilación neta, encontramos que estos son menores que los que se presentaron en *G. sepium*. En el trabajo de Huante (1996) las especies del género *Caesalpinia* son clasificadas como especies con tasas de crecimiento intermedias. Esto quiere decir que *G. sepium* debería ser considerada como una especie con tasas de crecimiento rápido.

Gliricidia sepium, posee además la característica de poder reproducirse vegetativamente, esta ha sido la principal forma de reproducción de la especie en la zona; su elevada tasa de crecimiento, le permite rápidamente adaptarse y desarrollar raíces y ramas rápidamente, desafortunadamente esta forma de reproducción posee desventajas importantes como son la depresión genética causada por la reproducción asexual, y el hecho de que pierde resistencia ante plagas o enfermedades por la

erosión genética, así como también la pérdida de plasticidad para enfrentar a ambientes distintos, sin embargo observamos en este trabajo que el periodo crítico en la vida de las plántulas es en las etapas tempranas, un poco después del trasplante, por lo que la técnica vegetativa, reduce la mortalidad debido a que se salta la etapa crítica (Hartmann y Kester, 1998).

8.6 Utilidad de *Gliricidia sepium* en proyectos de restauración

En este trabajo *G. sepium* ha probado su potencial utilidad para ser utilizada en programas de restauración tropical, en este trabajo probamos que las semillas de *G. sepium* tratadas con osmoprímung son capaces de resistir altos niveles de estrés hídrico, esto le brinda a la plántula la capacidad de sobrevivir y poder establecerse en lugares donde las condiciones ambientales no son las mejores, además, como ya discutimos, el hecho de que la plántula se derive de una semilla, le brinda una alta capacidad de adaptarse y responder ante cambios en el ambiente.

9. Conclusiones

- *Gliricidia sepium* es una especie fotoblástica indiferente.
- *Gliricidia sepium* es una especie termófila, su germinación se incrementa entre los 20 y 35°C.
- La semilla de *G. sepium* es del tipo ortodoxa, debido a que contiene un 7.36% de humedad en las semillas.
- Las temperaturas cardinales según el modelo de Orozco Segovia *et al.* (1996) son: $5.25 \pm 2.44^{\circ}\text{C}$ y $43 \pm 1.84^{\circ}\text{C}$.

- ✓ Bajas concentraciones osmóticas en las soluciones (0, -0.2 y -0.3) durante el osmopríming favorecen la germinación, sin embargo con concentraciones osmóticas elevadas (-0.5, -1, -2 y -3MPa) la germinación se vio reducida.
- ✓ No hubo una respuesta diferencial en la germinación de *G. sepium* respecto de los tratamientos de días de incubación en las soluciones osmóticas.
- ✓ El tratamiento de 2 días de incubación y -0.3 y -0.2 MPa fueron los tratamientos óptimos de osmopríming.
- ✓ Las semillas de *G. sepium* no forman parte del banco permanente de semillas debido a su rápida germinación.
- ✓ El establecimiento de plántulas de *G. sepium* es significativamente mayor después de que las semillas se sometieron a tratamientos de osmopríming. Este mismo comportamiento se encontró en plántulas expuestas a estrés hídrico.
- ✓ El crecimiento de las plántulas de *G. sepium* no se vio afectado por el tratamiento de osmopríming ni por el tratamiento de estrés hídrico.
- ✓ *G. sepium* comparte atributos de la vegetación madura de la selva, sin embargo se le considera perteneciente a la vegetación de tipo pionero.
- ✓ Las semillas de *G. sepium* son ideales para su uso en restauración ecológica, debido a que germinan en un amplio rango de temperaturas, presenta una capacidad germinativa muy alta, no tiene requerimientos específicos de luz, no presenta ningún tipo de latencia fisiológica, puede sobrevivir en condiciones de estrés hídrico, su crecimiento es muy rápido y sus semillas son ortodoxas.

10. Bibliografía

- Acuña, P. y N. C. Garwood. 1987 Efecto de la luz y de la escarificación en la germinación de las semillas de cinco especies de árboles tropicales secundarios. *Revista de Biología Tropical*, 35: 203-207.
- Aide T. M. and J. Cavelier. 1994 Barriers to lowland tropical forest restoration in the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Res. Ecol.* 2: 219-229
- Alvarez-Buylla E. R. and M. Martínez-Ramos. 1990 Seed bank versus seed rain in the regeneration of a tropical pionner tree. *Oecologia* 84: 314-325
- Baskin C.C. y J.M. Baskin 1998 Ecology, biogeography and evolution of dormancy and germination. San Diego, Academic Press. E.U.A.
- Bewley J.D. y M. Black. 1978 Physiology and biochemistry of seeds in relation to germination. *Development, germination and growth*. Springer-Verlag, Berlin.
- Bewley J.D. y M. Black. 1985 *Seed physiology of development and germination*. E.U.A.
- Blum K.E. 1968 Contributions toward an understanding of vegetational development in the Pacific lowlands of Panamá, PhD Thesis Fla. State University Tallahassee Florida E.U.A. 119p.
- Boas M.L. 1983 *Matematical methods in the physical science*. 2ª ed. Jonh Wiley & Sons. E.U.A.

- Bray, C.M. 1995 Biochemical processes during osmopriming of seeds. Pp767-789.
En Kigel, J. y Galil, G. Eds *Seed development and germination*. New York,
Marcel Dekker, Inc. E.U.A.
- Bradshaw A. D. 1987 Restoration: an acid test for ecology. *In*: W. R. Jordan III, M.
E. Gilpin and J. D. Aber. Eds. *Restoration ecology: A synthetic approach to
ecological research*. Cambridge University Press. pp. 23-29
- Brown S. y A. E. Lugo. 1994 Rehabilitation of tropical lands: A key to sustaining
development. *Res. Ecol.* 2: 97-111
- Burlyn E. Michael. 1983 Evaluation of the water potentials of solutions of
Polyethylene glycol 8000 both in the absence and presence of other solutes.
Plant Physiol. 72: 66-70.
- Cheke A.S., Nanokorn W. y C. Yankoses 1979 Dormancy and dispersal of seeds of
secondary forest species under the canopy of a primary tropical rainforest in
northern Thailand. *Biotropica* 11: 88-95.
- Chiariello Nona, Mooney Harold y Williams Kimberlyn 1984 Growth, carbon
allocation and cost of plant tissues. Eds. Pearcy R.W., Ehleninger.J., Mooney
H. Chapman and Hall Ltd.
- Dalling J.W. y S.P. Hubbell 2002 Seed size, growth rate and gap microsite
conditions as determinants of recruitment success for pioneer species. *Journal
of Ecology* 90: 557-568

- Dalling, JW, HC Muller-Landau, SJ Wright y SP Hubbell 2002 Role of dispersal in the recruitment limitation of neotropical pioneer species. *Journal of Ecology* 90 (4).
- Dirzo Rodolfo 1991 Rescate y restauración ecológica de la selva de Los Tuxtlas. *Ciencia y desarrollo* 13:33-45. México.
- Dirzo, R. Y M.C. García. (1992) *Rates of deforestation and species extinction*. World Wild life fund, Washington D.C.
- Evans G.C. 1972 *The quantitative analyses of plant growth*. Blackwell science, Oxford.
- Finkelstein L y Carson E.R. 1986 *Mathematical modeling of dynamic biological system*. 2ªed. Research studies press. E.U.A.
- Flores E. y Rivera D. 1985 Germinación y desarrollo de la plántula de *Gliricidia sepium* (Jacq.) Steud Papilionaceae). *Rev. Biol. Trop.* 33 (2): 157-161.
- Gómez-Pompa, A., C. Vázquez-Yanes, S. Guevara. 1972. The tropical rain forest: a non renewable resource. *Science* 177: 762-765.
- Gómez- Pompa, A., C. Vázquez-Yanes, Del Amo S. Y A Butanda (editores). 1976 *Investigaciones sobre la regeneración de las selvas altas en Veracruz*. Ed Continental, México.
- Gómez-Pompa A. y C. Vázquez-Yanes 1981 Sucesional studies of a rain forest in México. En: *Forest succession*. Shugart, H.H., Botkin, D.B. (Eds), Springer-Verlag. E. U.A.

González Soriano E., R. Dirzo Minjarez y R. Vogt 1997 *Historia natural de los Tuxtlas*. UNAM. Instituto de Ecología. Mexico.

González-Zertuche L., A. Orozco-Segovia, y C. Vázquez-Yanes, 2000. El ambiente de la semilla en el suelo, su efecto en la germinación y en la sobrevivencia de las plántulas. *Boletín de la sociedad botánica de México*. 65: 73-81.

González-Zertuche L., C. Vázquez-Yanes, A. Gamboa, M.E. Sanchez-Coronado, P. Aguilera y A. Orozco-Segovia 2001 Natural priming of *Wigandia urens* seeds during burial: effects on germination, growth and protein expression. *Seed science research*. 11, 27-34.

González-Zertuche L., A. Orozco-Segovia, C. Baskin y J.M. Baskin 2002 Effects of priming on germination of *Buddleja cordata* ssp. *Cordata* (Loganiaceae) seeds and possible ecological significance. *Seed Sci. & Technol.* 30:535-548.

Guariguata M. R., R. Rheingans y F. Montagnini. 1995 Early woody invasion under tree plantations in Costa Rica: implications for forest restoration. *Res. Ecol.* 3: 252-260

Hartmann H.T. y D.E. Kester 1998 *Propagación de plantas. Principios y prácticas*. CECSA. México 760pp.

Hendricks B. Sterling y B. Taylorson Ray 1976 Variation in Germination and amino acid leakage of seeds with temperaturae related to membrane phase change. *Plant Physiol.* 58:7-11.

Hendricks B. Sterling y B. Taylorson Ray 1978 Dependence of thermal responses of seeds on membrane transitions. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 76: 778-781.

- Holl K. D. y M. E. Lulow. 1997 Effects of species, habitat and distance from edge on post-dispersal seed predation in a tropical rain forest. *Biotropica* 29: 459-468
- Holl K. D., M. E. Loik, E. H. V. Lin y I. A. Samuels 2000 Tropical montane forest restoration in Costa Rica: overcoming barriers to dispersal and establishment. *Res. Ecol.* 8 (4): 339-349
- Hong T.D., S. Linington y Ellis R.H. 1996 Seed storage behaviour: a compendium. Handbooks for genebanks No.4 International plant genetic resources institute, Rome.
- Huante Perez Maria del Pilar 1996 Plasticidad, disponibilidad de recursos y crecimiento en plántulas de la selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco: Un enfoque experimental. Tesis de Doctorado (Biología), Centro de Ecología, U.N.A.M
- Hunt R. 1978 *Plant growth analysis*. Arnold, London.
- Ibarra-Manriquez G. 1985 Descripción y fenología de especies de los Tuxtlas, estudios preliminares sobre la flora leñosa de la estación los Tuxtlas. Tesis Licenciatura. Biología. Fac de Ciencias. U.N.A.M.
- Ibarra-Manriquez G. y Sinaca C. S. 1995 Lista florística comentada de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz, Mexico. *Revista de Biología Tropical* 43(1-3): 75-115
- Jordan III W. R., M. E. Gilpin y J. D. Aber. 1987 Restoration ecology: ecological restoration as a technique for basic research. *In:* W. R. Jordan III, M. E.

- Gilpin and J. D. Aber (Eds.) *Restoration ecology. A synthetic approach to ecological research*. Cambridge University Press, pp. 3-21
- Kellman M.C. 1974 The viable weed seed content of tropical agricultural soils. *J. Appl. Ecol.* 11: 669-677.
- Khurana Ekta y J.S. Singh 2001 Ecology of seed and seedling growth for conservation and restoration of tropical dry forest: a review. *Environmental conservation* 28 (1): 39-52.
- Liew T. C. 1973 Occurrence of seeds in virgin forest top soil with particular reference to secondary species in Sabah, Malay. *Forest* 36:185-193.
- Little, E.L. y F. Wadsworth 1964 *Common trees of Puerto Rico and the Virgin Islands*. Agriculture Handbook No.249. USDA Forest Service. Washington D.C. 548p.
- Machargue, L.A. y G. S. Hartshorn, 1983 Seed and seedling of *Carapa guianensis*. *Turribalba*. 33: 399-404
- Martínez-Ramos M. 1994 Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas. *Bol. Soc. Bot. México*. 54: 179-224
- Moreno Ernesto. 1984. *Análisis físico y fisiológico de semillas agrícolas*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Nepstad D. C., C. Uhl y E. A. S. Serrao. 1990 Surmounting barriers to forest regeneration in abandoned, highly degraded pastures: a case study from Paragominas, Pará, Brazil. *In: A. B. Andersoni (Ed). Alternatives to*

deforestation: steps toward sustainable use of the Amazon rain forest.

Columbia University Press, NY, pp. 215-229

Ng. FSP 1980 Germination ecology of Malasian woody plants. *Malay forest* 43: 406-437.

Orozco-Segovia A. y C. Vázquez-Yanes 1989 Light effect on seed germination.

Piper L. Acta. Oecologica. *Oecologica plantarum* 10, 123-146.

Orozco-Segovia, C. Vázquez-Yanes, Coates-Estrada y Pérez-Nasser. 1987

Ecophysiological characteristics of the seed of the tropical forest pioneer

Urera caracasana (Urticaceae) *Tree physiology*. 3: 375-386.

Orozco-Segovia A., L. González-Zertuche, A. Mendoza y S. Orozco 1996 A

mathematical model that uses Gaussian distribution to analiza the germination of *Manfreda brachystachya* (Agavaceae) in a thermogradient

Physiologia Plantarum 98:431-438.

Parrotta J. A. 1992 The role of plantation forest in rehabilitating degraded tropical

ecosystems. *Agr. Ecosys. Environ.* 41: 115-133

Parrotta J. A. 1995 Influence of overstory composition on understory colonization

by native species in plantations on a degraded tropical site. *J. Veg. Sci.* 6:

627-696

Pennington T.D. y J. Sarukhán 1968. *Árboles tropicales de México*. Instituto Nal.

De investigaciones forestales, Secretaria de Agricultura y Ganaderia, México

413 p.

- Prance G.I. 1977 Floristic inventory of the tropics: where do we stand? *Ann. Missouri Bot. Garden.* 64: 659- 684.
- Priestley, D. A. 1986 Seed aging. *Implication for seed storage and persistence in the soil.* Comstock, Cornell University Press.
- Raven Peter H., Evert Ray F. y Eichhorn Susan E. 1999 *Biology of plants* 6ª edición. W.H. Freeman and company. E.U.A. 914 pp.
- Salmerón Estrada Rosalía 1984 Germinación de semillas acumuladas en el suelo de una selva húmeda tropical "Los Tuxtlas" Veracruz, México. Tesis de Licenciatura (Biología), Fac de Ciencias, U.N.A.M.
- Sánchez-Coronado M. E., Rincón E., Vázquez-Yanes C. 1990 Growth responses of trycoms, contrastingb *Piper* species growing under different light conditions. *Canadian Journal of Botany.* 68:1182-1186.
- SEMARNAP 2000. *Áreas naturales protegidas de México.*
- Sousa S. Mario. 1968 Ecología de las leguminosas de Los Tuxtlas, Veracruz. *Anales del Instituto de Biología. UNAM. Serie. Botánica* 39(1): 121-160
- Toole, V. K. 1973, Effects of light, temperature and their interactions on the germination of seeds. *Seed Sci. Technol.* 1.339-396.
- Uhl C., R. Buschbacher y E. A. S. Serrao 1988 Abandoned pastures in eastern Amazonia. I. Patterns of plant succession. *J. Ecol.* 76: 663-681
- Vázquez-Yanes, C. 1974a. Estudios sobre ecofisiología de la germinación en una zona cálido húmeda de México. En Gómez-Pompa, A., C Vázquez-Yanes. S

del Amo y A. Butanda (Cds.) *Regeneración de selvas*. México, Editorial Continental.

Vázquez-Yanes, C. 1974b. Estudios sobre la ecofisiología de la germinación en especies de la vegetación secundaria. En: A. Gómez-Pompa A. y Vázquez-Yanes C. (eds.) *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. Inst. Biol. UNAM. México D.F.

Vázquez-Yanes, C. 1976 Seed dormancy and germination in secondary vegetation, tropical plants: The role of light. *Comp. Physiol. Ecol.* 1 (1):30-34

Vázquez-Yanes C. y A. Orozco-Segovia 1990 Seed dormancy in the tropical rainforest. En: *ductive ecology of Tropical Forest Plants: Man and the biosphere* (eds. Bawa K.S. & M. Hadley) UNESCO- Pathenon Publishing, Camfort, United Kingdom.

Vázquez-Yanes, C., y A. Orozco-Segovia 1993 Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 69-87

Vázquez-Yanes, C., y A. Orozco-Segovia 1994 Signals for seeds to sense and respond to gaps. En: *Exploitation of environmental heterogeneity by plants*. Academic press. E.U.A.

Vázquez-Yanes, C. y A. Orozco-Segovia 1996 Physiological ecology of seed dormancy and longevity. En: *Tropical forest plant ecophysiology*. (eds. Mulkey S.S., R.L. Chazdon y A.P. Smith) Chapman & Hall.

- Vázquez-Yanes C. y A. Orozco 1995 Comparative longevity of seed of five tropical rain forest woody species stored under different moisture conditions. *Can. J. Bot.* 74:1635-1639.
- Vázquez-Yanes C, M. Batis, S. Alcocer, M. Gual y D. Sánchez 1996. *Árboles y arbustos nativos potencialmente valiosos para la restauración ecológica y la reforestación*. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Vázquez-Yanes C, A. Orozco-Segovia, M.E. Sánchez-Coronado y M. Rojas-Arechiga (1997) La reproducción de las plantas: semillas y meristemos. Colección la ciencia para todos número 157 edit. Fondo de cultura económica. México.
- Vázquez-Yanes C., A. Orozco-Segovia, M.E. Sánchez-Coronado, M. Rojas-Arechiga y A.I. Batis 2000. Seed ecology at the northern limit of the tropical rain forest in America. En *Seed biology: Advances and applications* eds M. Black, K.J Bradford y J. Vázquez-Ramos.
- Villiers T.A. 1972 Seed dormancy. En: *Seed biology*. Koslowsky, T. (editor). VolIII. Academic Press. 220-281.
- Whitmore T.C. 1990 *An introduction to Tropical Rain Forests*. Clarendon Press, E.U.A.
- Young T. P. 2000 Restoration ecology and conservation biology. *Res. Ecol.* 9: 73-83
- Zaar J.H., 1974 *Bioestadistical análisis*. Prince Hall. U.K

Zimmerman J. K., J. B. Pascarella y T. M. Aide 2000 Barriers to forest regeneration in an abandoned pasture in Puerto Rico. *Res. Ecol.* 8 (4): 350-360.