

EFFECTOS DE TRATAMIENTOS ROBUSTECEDORES DE SEMILLAS SOBRE LA GERMINACIÓN Y ESTABLECIMIENTO DE ÁRBOLES PIONEROS BAJO CONDICIONES DE ESTRÉS

EFFECTS OF SEED HARDENING TREATMENTS ON GERMINATION AND ESTABLISHMENT OF PIONEER TREES UNDER STRESS CONDITIONS

Jorge A. Sánchez, Bárbara Muñoz y Laura Montejo

*Departamento de Ecología Funcional, Instituto de Ecología y Sistemática, Carretera de Varona, Km 3½, Capdevila, Boyeros, A. P. 8029, C. P. 10800, Ciudad de La Habana, Cuba.
E-mail: ecologia.ies@ama.cu*

RESUMEN

Se estudió la respuesta germinativa y de establecimiento de semillas frescas de *Cecropia schreberiana*, *Trichospermum mexicanum*, e *Hibiscus elatus* bajo condiciones controladas de estrés (calórico, hídrico, lumínico y barrera física) y sometidas a tratamientos pregerminativos de hidratación-deshidratación y choque térmico. En las tres especies los mayores porcentajes de germinación final bajo estrés calórico, hídrico y de iluminación se obtuvieron con la aplicación de los tratamientos de hidratación parcial en agua (hasta 2 h antes del inicio de la germinación visible) en combinación o no con un choque térmico a 40°C durante 1 h. Las semillas de *H. elatus* fueron las más sensibles al estrés hídrico y calórico. Bajo irradiaciones continuas de rojo lejano (RL) la germinación de *C. schreberiana* y *T. mexicanum* se fotoinhibió, siendo este fenómeno mayor en la primera. La germinación de *H. elatus* fue indiferente a la calidad de la luz probada (RL y oscuridad). El número de plántulas que emergieron a través de la hojarasca se correlacionó positivamente con la masa fresca de las semillas; los tratamientos robustecedores también incrementaron la cantidad de plántulas que emergieron y su vigor. El comportamiento germinativo y de establecimiento de las especies estudiadas bajo condiciones de estrés corroboró la existencia del continuum *r-K* de estrategias sucesionales dentro del grupo de árboles pioneros.

Palabras clave: *Cecropia schreberiana*, ecología de semilla, estadio sucesional, *Hibiscus elatus*, tratamientos de hidratación-deshidratación y choque térmico, *Trichospermum mexicanum*.

ABSTRACT

Germinative and establishment of fresh *Cecropia schreberiana*, *Trichospermum mexicanum* and *Hibiscus elatus* seeds were tested under controlled stress conditions (heat, water, light and physical barrier) and exposed to pregerminative of hydration-dehydration and heat shock treatments. In the three species the biggest percentages of final germination under heat, water and illumination stress were obtained with the application of partial hydration in water (up to 2 h before the onset of visible germination) in combination or not with a heat shock at 40°C for 1 h treatments. *H. elatus* seeds were the most sensitive to the water and heat stress. Under continuous far-red irradiations (FR) the germination of *C. schreberiana* and *T. mexicanum* photo-inhibited, being this bigger in the first one. Germination of *H. elatus* seeds were indifferent to light quality (FR and darkness). The number of seedling that emerged through the litter was positively correlated with the fresh seed mass; hardening treatments also increased the quantity of seedling that emerged through the litter and its vigor. Germinative and establishment behavior of species studied under stress conditions it corroborated the existence of the *r-K* continuum of successional strategies inside the group of pioneer trees.

Key words: *Cecropia schreberiana*, *Hibiscus elatus*, hydration-dehydration and heat shock treatments, seed ecology, successional status, *Trichospermum mexicanum*.

INTRODUCCIÓN

Las especies arbóreas pioneras tienen como función principal invadir los claros o zonas descubiertas preparando las condiciones ambientales adecuadas para la implantación del ecosistema forestal e inicio de la sucesión vegetal (Whitmore 1989, Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1994). Para ello, dichas plantas tienen caracteres seminales y de crecimiento que les permiten germinar y establecerse en ambientes de alta iluminación y fluctuaciones diurnas de la temperatura (Thompson y Mason 1977). Sin embargo, se conoce que la calidad de la luz que llega al suelo y la temperatura del mismo se encuentran entre los factores climáticos que con mayor importancia regulan la germinación de las especies pioneras de los bosques tropicales húmedos (Vázquez-Yanes y Smith 1982, Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1994, Muñoz y Sánchez 2000). Igualmente, diversos estudios han demostrado que la profundidad de las capas de hojarasca puede determinar un comportamiento diferencial en el establecimiento de algunos árboles pioneros (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1992, Dalling 1995).

Una vía fisiológica conocida para incrementar la germinación y el establecimiento, de especies de interés agrícola, bajo sequía y salinidad es la aplicación de los tratamientos de hidratación-deshidratación de las semillas. Estos procedimientos fueron creados por el fisiólogo ruso P.A. Henckel y sus colaboradores (Henckel *et al.* 1964), y se conocen en la literatura científica como tratamientos robustecedores de semillas o “seed hardening”. Consisten en la imbibición de las semillas en agua (hasta aproximadamente el inicio de la germinación visible) con deshidratación previa a la siembra (Henckel 1964). Otros investigadores, han propuesto métodos de robustecimiento consistentes en someter a las semillas recién germinadas (plántulas) a altas temperaturas (Alschuler y Mascarenhas 1982, Cooper y Ho 1983, Bettey y Finch-Savage 1998). Se plantea que una breve exposición a temperatura supraóptima (choque térmico) induce tolerancia al calor en una variada gama de plantas (Vierling 1991). Este tipo de tratamiento también puede inducir tolerancia a la sequía; pero el efecto que sobre las plantas podría tener la combinación de los tratamientos de choque térmico con los pregerminativos de hidratación-deshidratación ha

recibido muy poca atención (Sánchez *et al.* 2001).

Según Herrera *et al.* (1997), varias son las especies arbóreas pioneras que habitan los bosques siempreverdes y semidecíduos de Cuba, de éstas *Cecropia schreberiana* Miq., *Hibiscus elatus* Sw. y *Trichospermum mexicanum* (DC.) Baill., se hallan entre las más características del occidente del país. La última especie se consideró endémica del Archipiélago cubano (*Trichospermum grewiifolium* (A. Rich) Kosterm) hasta su reciente cambio de sinónima (Rodríguez 2000).

La germinación de semillas frescas de *C. schreberiana* es sensible a la luz y se inhibe a la oscuridad (Muñoz 1998). Mientras que las semillas de *T. mexicanum* e *H. elatus* germinan en la oscuridad (Muñoz 1998), pero no se conocen cómo germinan en ambientes con bajas relaciones de rojo/rojo lejano (R/RL). Además, el comportamiento germinativo de las tres especies se afecta por el mantenimiento de las temperaturas fijas del sustrato y por altas fluctuaciones de este factor (Muñoz 1998). Por último, los tres táxones presentan plántulas pequeñas que pueden quedar fácilmente atrapadas bajo la hojarasca.

Los objetivos del presente estudio fueron: 1) estandarizar los tratamientos pregerminativos de hidratación-deshidratación y de choque térmico en semillas frescas de *C. schreberiana*, *T. mexicanum* e *H. elatus*, 2) conocer cómo los referidos procedimientos influyen sobre la respuesta germinativa de dichas plantas en condiciones controladas de estrés calórico, hídrico y de iluminación, 3) probar los efectos de los tratamientos pregerminativos y la profundidad de la hojarasca sobre la emergencia y vigor de las plántulas, y 4) determinar cómo se agrupa el comportamiento germinativo y de establecimiento de las especies bajo condiciones de estrés.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio de colecta y material vegetal

Las semillas fueron colectadas de frutos maduros sobre las plantas, en el mes de junio de 1998, en más de diez árboles que crecen en la Reserva de la Biosfera “Sierra del Rosario”, Cuba. La zona de colecta está cubierta por un bosque siempreverde mesófilo y se encuentra entre los 82° 57' de LO y 22° 49' LN, tiene una elevación aproximada de 540 m s.n.m. y presenta un régimen

de lluvia de 2014 mm; con una temperatura media anual del aire de 24,4°C. Los valores de esta variable para el suelo del sotobosque durante el verano (de mayo a septiembre) presentan mínimas de 22,3°C y máximas de 24,1°C; mientras que para un claro, en el mismo período de tiempo, las mínimas son de 22,7°C y las máximas de 27,6°C. Para la Sierra del Rosario, la variación del microclima diurno anual a 20 mm de profundidad del suelo en los lugares desprovistos de vegetación, presenta una amplitud de hasta 11°C (Vilamajó *et al.* 1988).

Las semillas tienen una masa fresca promedio que oscila entre 0,0017 g y 0,0215 g y todas presentaron una viabilidad potencial inicial de 98% determinado mediante la prueba de TZ (Cloruro de 2,3,5 Trifenil Tetrazolium) según las normas del International Seed Testing Association, ISTA (1999). Las pruebas de germinación se realizaron inmediatamente después de la colecta.

Procedimientos experimentales generales

Todas las semillas antes de la siembra se esterilizaron mediante la inmersión en solución de Bicloruro de Mercurio (0,1% P/V) durante 10 min y posteriormente se enjuagaron en agua destilada estéril durante 1 min. Las semillas de *H. elatus* presentan dormancia exógena mecánica; por tanto, previo a la aplicación de los tratamientos robustecedores se sometieron a escarificación con H₂SO₄ al 96% durante 20 min y se enjuagaron durante 10 min con agua corriente (Álvarez y Peña 1984). En todas las pruebas de germinación y de emergencia se utilizaron 5 réplicas de 50 semillas cada una por tratamiento y se llevaron a cabo en placas de Petri de 90 y 110 mm de diámetro, respectivamente. Las semillas se consideraron germinadas cuando la radícula atravesó las cubiertas seminales. Los termoperíodos utilizados fueron de 8 h para la temperatura más elevada y 12 h para la baja, con una transición entre las mismas de 4 h. Los ensayos se realizaron según un diseño completamente aleatorio que contiene un arreglo factorial de los tratamientos, de acuerdo a las particularidades de los experimentos que se describen a continuación. Las placas se colocaron en cámaras de crecimiento (Gallenkamp, Londres) equipadas con lámparas fluorescente ó incandescente de 40 w situadas a 200 mm del nivel de las placas, con un fotoperíodo de 8 horas-luz que coincidió con el termoperíodo de mayor temperatura.

Estandarización de los tratamientos pregerminativos

Determinación de la temperatura óptima y subletal para la germinación

Se ensayaron 7 niveles de temperatura del sustrato: 4 correspondientes a fijas de 25, 30, 35 y 40°C, respectivamente y 3 termoperíodos de 25-30°C, 25-35°C y 25-40°C. Las semillas se colocaron en placas sobre papel de filtro humedecido con agua destilada y se incubaron en cámaras de crecimiento, con luz blanca fluorescente. El conteo de la germinación se realizó diariamente durante 15 días, y se determinaron el porcentaje de germinación final y la velocidad de germinación, expresado como el tiempo para alcanzar el 30% de germinación de la muestra (T₃₀). Además, se estimaron el porcentaje de semillas vivas no germinadas (dormantes) y el porcentaje de semillas muertas mediante la prueba de TZ (ISTA 1999).

Determinación del patrón de imbibición y aplicación de tratamientos pregerminativos

Las semillas se colocaron en placas sobre papel de filtro humedecido con agua destilada a temperatura alterna de 25-35°C, en luz blanca fluorescente. En diferentes tiempos de imbibición se pesaron para determinar la dinámica de absorción de agua con relación a la masa fresca. Para tal propósito se tomaron 5 réplicas de 50 semillas cada una por punto de imbibición. El contenido inicial de agua de las semillas se determinó mediante el secado de las mismas durante 17 h en una estufa mantenida a 103 ± 2°C (ISTA 1999).

La hidratación de las semillas se consideró completa 2 h antes de la emergencia de la radícula (Figura 1), debido a que en este punto el eje embrionario es más tolerante a la desecación (Mckersie y Tomes 1980) y por consiguiente, el grado de robustecimiento de las mismas deberá ser el óptimo (Bewley y Black 1982). Las semillas de *H. elatus*, *T. mexicanum* y *C. schreberiana* alcanzaron este momento de hidratación a las 68, 120 y 166 h, respectivamente. La deshidratación se realizó a 25 ± 2 °C (45% de humedad relativa) durante 48 h hasta alcanzar aproximadamente el contenido inicial de humedad de las semillas (7-13% con base a la masa fresca).

El tratamiento de choque térmico se aplicó a las semillas durante el período de hidratación de los tratamientos pregerminativos, según la

metodología propuesta por Sánchez *et al.* (2001) en semillas de hortalizas. Las semillas fueron sometidas a 38°C ó 40°C durante 1 h y el momento de aplicación del choque térmico fue 3 h antes del inicio de la germinación, para así detener el proceso de imbibición 2 h antes de la primera señal visible de la germinación como se describió anteriormente.

Los tratamientos utilizados en todas las especies fueron:

T1: semillas no tratadas (testigo)

T2: semillas hidratadas a 25-35°C y transferidas a las condiciones de siembra 2 h antes del inicio de la germinación.

T3: semillas hidratadas a 25-35°C y transferidas a choque térmico a 38°C, 3 h antes de la germinación.

T4: Idem a T3, pero el choque térmico se realizó a 40°C

T5: semillas sometidas a un ciclo de hidratación a 25-35°C y deshidratación a 25°C previo a la siembra.

T6: semillas hidratadas a 25-35°C y transferidas a choque térmico a 38°C, 3 h antes de la germinación y seguidamente deshidratadas a 25°C previo a la siembra.

T7: Idem a T6, pero el choque térmico se realizó a 40°C.

El tratamiento T2 se utilizó como control de los tratamientos de choque térmico (T3 y T4) y los tratamientos T6 y T7 representan la combinación de los procedimientos de hidratación-deshidratación de las semillas con los de choque térmico.

Pruebas de germinación y de emergencia de plántulas

Siembra bajo estrés calórico

El comportamiento germinativo de las semillas sometidas a los tratamientos anteriormente descritos se determinó bajo 3 condiciones de estrés calórico a temperaturas alternas de 25-40°C, 25-45°C y 25-50°C. Las semillas se colocaron en placas sobre papel de filtro humedecido con agua destilada, en luz blanca fluorescente. El conteo de la germinación se realizó diariamente durante 15 días y se determinaron el porcentaje de germinación final y la velocidad de germinación (T_{30}).

Siembra bajo estrés hídrico

Las semillas sometidas a los tratamientos T1, T5 y T7 se colocaron en placas sin papel de filtro

con agua destilada o solución osmótica. Se utilizaron soluciones de manitol (MercK) y su potencial osmótico a 35°C se calculó por la ecuación de van't Hoff: $\varnothing = M * R * T$; donde \varnothing , es el potencial osmótico en KPa; M, es la concentración molar en moles l⁻¹; T, es la temperatura absoluta en °K; y R, es la constante de los gases perfectos (8.287 l KPa °K⁻¹ mole⁻¹).

Se establecieron 4 soluciones que representan los siguientes potenciales osmóticos: 0 (agua), -0,49, -0,97, y -1,46 MPa, respectivamente. La solución osmótica se recambió en días alternos para evitar cambios del potencial y las placas se incubaron a temperatura constante de 35°C, en luz blanca fluorescente. El conteo de la germinación se realizó diariamente durante 15 días. Se determinaron el porcentaje de germinación final y el día de inicio del proceso. También a partir de la curva de germinación se estimó, por extrapolación, el potencial de agua teórico donde se alcanza el 40% de germinación (\varnothing_{40}) y el potencial de agua base o requerido para la inhibición de la germinación (\varnothing_b).

Siembra bajo estrés lumínico

Las pruebas de germinación bajo condiciones adversas de iluminación se realizaron sembrando las semillas tratadas o no (T1, T5 y T7), bajo irradiaciones continuas de rojo lejano y en oscuridad a temperatura alterna de 25-35°C, durante 15 días. La luz roja lejano se logró colocando las placas dentro una caja plástica (340x440x100 mm) hecha con acrílico rojo y azul (número de serie 2423 2424, Rohm y Hass, México, DF.). Una capa de acrílico roja y una azul se utilizaron para obtener luz roja lejano (R/RL = 0,01, > 670 nm) en una incubadora iluminada con luz incandescente (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1992). Las condiciones de oscuridad se alcanzaron envolviendo las placas de Petri en 2 capas de papel de aluminio.

Los tratamientos T5 y T7 se realizaron en condiciones de oscuridad total para estas pruebas de germinación. Todas las manipulaciones se llevaron a cabo bajo luz verde de seguridad y la siembra se hizo en placas que contenían agar sin nutrientes al 1%. La germinación se registró después de 2 semanas.

Siembra bajo barrera física para la emergencia de plántulas

Las semillas sometidas a los tratamientos T1, T5 y T7 se colocaron en placas con agar sin

nutrientes al 1% y se incubaron a temperatura alterna de 25-35°C, bajo luz fluorescente. La barrera física para la emergencia de las plántulas se realizó con hojarasca de acículas de pino (*Pinus caribaea* var. *caribaea*), que constituyen un filtro neutro de la luz (Bliss y Smith 1985) y se colocó directamente sobre las semillas. Se utilizaron los siguientes tratamientos de cobertura: 1) semillas sin cubrir o control, 2) semillas cubiertas con 2 capas aproximadamente de hojarasca (0,030 g/cm²), y 3) semillas cubiertas con 4 capas aproximadamente de hojarasca (0,061 g/cm²). Las acículas de pino previo a su utilización se seccionaron en pedazos de 20 mm y se esterilizaron.

La cantidad de plántulas que emergieron a través de la hojarasca se determinó diariamente durante 4 semanas, así como, el número de plántulas atrapadas bajo la hojarasca y la cantidad de semillas que sólo lograron germinar. También, se estimó la masa seca de las plántulas recién emergidas (primera señal visible de los cotiledones) de aquellas semillas que se colocaron en placas sin tratamientos de cobertura.

Procesamiento de los datos

Se calculó la media y el error estándar de cada variable germinativa y de establecimiento. La normalidad de los datos se verificó mediante la prueba de bondad de ajuste de Kolmogorov-Smirnov y la homogeneidad de varianzas a través de la prueba de Bartlett. Los datos expresados en porcentajes se transformaron en arcsenv%. Los resultados se procesaron mediante análisis de varianza (ANOVA) de clasificación simple o factorial. Las relaciones entre la respuesta germinativa (variable dependiente) y el potencial osmótico de la solución (variable independiente) se analizaron mediante técnicas de regresión lineal. Los datos obtenidos en el experimento bajo barrera física para la emergencia de plántulas se analizaron por una prueba *G* de clasificación triple. Se aplicó análisis de componentes principales (ACP) para determinar cómo se interrelaciona y agrupa las especies estudiadas en función de su respuesta germinativa y de establecimiento bajo condiciones de estrés. El ACP se realizó a partir de una matriz de varianza-covarianza y el significado de las variables se determinó por el círculo de correlación interno propuesto por Fariñas (1996). En este último análisis se utilizaron los valores individuales de cada muestra o réplica por tratamiento.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Temperatura óptima y subletal para la germinación

En semillas frescas de *C. schreberiana*, *T. mexicanum* e *H. elatus* los mayores porcentajes de germinación final se obtuvieron a temperatura alterna de 25-35°C (Tabla 1). En este termoperíodo se alcanzaron las mayores velocidades de germinación, expresado en la disminución del tiempo para alcanzar el 30% de germinación en la muestra. Por tanto, dicho rango de temperatura también debe considerarse el óptimo para llevar a cabo la imbibición de las semillas, como ha sido reportado en la mayoría de las plantas cultivadas (Bewley y Black 1994, Bradford 1995). En cambio, tanto la temperatura constante de 40°C, como la alterna de 25-40°C fueron subletales (i.e., supraóptimos) para la germinación debido a que afectaron significativamente la viabilidad de las semillas que no lograron germinar.

Cuando las semillas se sembraron a temperaturas fijas de 25, 30 y 35°C, respectivamente, también se observó una disminución significativa de la velocidad y germinación final con relación a los resultados obtenidos a 25-35°C; pero en estos casos, se debió al incremento del porcentaje de semillas vivas no germinadas. Sin embargo, se apreció que al incrementarse la temperatura fija del sustrato (i.e., hasta el valor de 35°C) aumentó la germinación de todas las especies, siendo más evidente éste fenómeno en las semillas de *T. mexicanum*, que adquieren termodormancia a 25°C (Muñoz 1998) y también a 30°C. La eliminación de esta dormancia impuesta también se puede lograr con la alternancia de la temperatura del sustrato, tal como quedó establecido con los termoperíodos ensayados.

En general, resultados similares obtuvo Muñoz (1998) utilizando las mismas especies y temperaturas del sustrato; lo cual, evidencia que la germinación de estos árboles pioneros se desencadena fundamentalmente por la oscilación de la temperatura del suelo, como ocurre en otras plantas que ocupan sitios abiertos (Bazzaz 1996). Por su parte Hand *et al.* (1982), señalaron que la germinación de las plantas pioneras está condicionada fundamentalmente por mecanismos enzimáticos que se activan solamente ante fluctuaciones de la temperatura del suelo y no a valores fijos de este factor. Vázquez-Yanes y

TRATAMIENTOS ROBUSTECEDORES EN SEMILLAS DE ÁRBOLES PIONEROS

Tabla 1. Efectos de la temperatura del sustrato sobre la respuesta germinativa de 3 árboles pioneros. El ANOVA indicó que existen diferencias significativas ($P \leq 0.01$) entre tratamientos. EE (error estándar de las medias).

Especies	Temperatura (°C)	Germinación final (%)	Velocidad de germinación (días)	Semillas vivas no germinadas (%)	Semillas muertas (%)
<i>C. schreberiana</i>	25	62,8	14,3	33,8	4,4
	30	63,2	12,0	32,0	4,6
	35	66,6	11,0	28,2	5,2
	40	50,3	14,2	10,6	39,1
	25-30	71,2	13,1	20,0	8,8
	25-35	92,4	10,0	6,0	1,6
	25-40	74,3	12,0	8,9	16,8
	EE (±)	4,9	0,6	4,3	4,9
<i>T. mexicanum</i>	25	1,6	---- ¹	94,8	3,6
	30	6,0	----	91,3	2,6
	35	80,0	10,4	16,4	3,6
	40	59,3	15,0	10,5	30,2
	25-30	79,3	9,3	18,3	2,4
	25-35	94,2	6,3	3,8	2,0
	25-40	80,2	8,2	7,5	12,3
	EE (±)	14,3	1,4	15,2	3,9
<i>H. elatus</i>	25	36,0	17,0	42,6	21,4
	30	48,2	15,3	30,6	22,0
	35	48,0	15,0	26,0	26,0
	40	27,0	----	2,7	70,3
	25-30	56,3	12,3	21,4	10,1
	25-35	92,4	5,4	4,0	3,2
	25-40	40,4	8,3	5,3	54,3
	EE (±)	7,9	1,8	5,8	9,1

¹Datos no disponibles.

Orozco-Segovia (1994) además plantearon que la capacidad de las especies pioneras a responder a las fluctuaciones de temperaturas le sirve como un mecanismo más en la detección de claros, sobre todo en aquellas con semillas no fotoblásticas.

Patrón de imbibición de las semillas

Cuando las semillas frescas de todas las especies se hidrataron, en nuestras condiciones

experimentales, siguieron un patrón trifásico de absorción de agua (Figura 1) como la generalidad de las semillas de todos los cultivos (Bewley y Black 1994, Bewley 1997, Sánchez *et al.* 2001). La fase I se caracterizó por una rápida imbibición, sobre todo en las semillas de *T. mexicanum* e *H. elatus*, en esta última especie debido posiblemente a la escarificación de sus semillas. La fase II fue un largo período de absorción de agua para *C.*

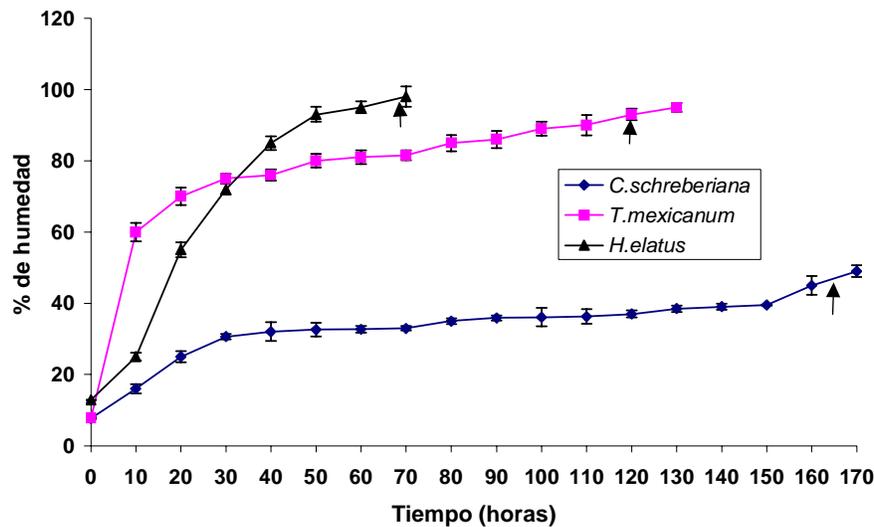


Figura 1. Curvas de hidratación de semillas frescas de 3 especies de árboles pioneros. Las flechas indican aproximadamente la primera señal visible de la germinación y las barras verticales el error estándar de la media (\pm) cuando es más grande que el símbolo.

schreberiana y *T. mexicanum* (segmento estacionario de la curva), y muy rápida para *H. elatus*. La última fase de la curva de imbibición (fase III) esta asociada con la emergencia de la radícula (Bewley y Black 1994). En semillas de *H. elatus*, *T. mexicanum* y *C. schreberiana* la primera señal visible de la germinación ocurrió a las 70, 122 y 168 h, respectivamente.

Germinación bajo estrés calórico

Las variables germinativas analizadas, en todas las especies, dependieron significativamente de la interacción que se estableció entre el tratamiento pregerminativo aplicado y la temperatura del sustrato (Tabla 2). Resultados similares se han obtenidos por El-Sharkwi y Springuel (1977), Welbaum y Bradford (1991) y

Tabla 2. ANOVA para los efectos tratamiento pregerminativo, temperatura y sus interacciones sobre la germinación. Símbolos: **, *** significativo a 0.01 y 0.001 niveles de probabilidad, respectivamente.

Variable dependiente	Fuente de variación	Prueba -F		
		<i>C. schreberiana</i>	<i>T. mexicanum</i>	<i>H. elatus</i>
Porcentaje de germinación	Trat. pregerminativo (A)	50,3 ***	30,4 ***	32,3 ***
	Temperatura (B)	172,9 ***	160,2 ***	93,3 ***
	A x B	12,3 ***	8,2 ***	3,1 **
Velocidad de germinación	Trat. pregerminativo (A)	20,2 ***	33,6 **	--- ¹
	Temperatura (B)	30,3 ***	49,2 ***	---
	A x B	4,2 **	6,3 ***	---

¹Datos no disponibles

TRATAMIENTOS ROBUSTECEDORES EN SEMILLAS DE ÁRBOLES PIONEROS

Tabla 3. Efectos de los tratamientos pregerminativos de hidratación-deshidratación y de choque térmico sobre el porcentaje de germinación final y la velocidad de germinación de 3 árboles pioneros bajo estrés calórico. Medias con letras distintas, por columnas y especies, difieren significativamente ($P \leq 0,05$) mediante la prueba de Duncan. EE (error estándar de las medias).

Especies/Tratamientos ¹	Germinación final (%)			Velocidad de germinación (días)			
	25-40°C	25-45°C	25-50°C	25-40°C	25-45°C	25-50°C	
<i>C. schreberiana</i>	T1	70,2 c	25,0 d	---- ²	13,3 a	----	----
	T2	78,3 b	30,2 c	4,0 d	13,1 a	15,0 a	----
	T3	85,0 b	40,2 b	12,0 c	11,6 b	13,8 ab	----
	T4	87,5 ab	44,4 b	17,0 c	11,0 b	13,8 ab	----
	T5	92,6 a	52,0 a	35,0 a	1,8 b	12,6 b	14,7 a
	T6	90,2 a	43,0 b	24,0 b	10,7 b	13,7 ab	----
	T7	95,3 a	59,3 a	38,0 a	1,9 b	12,7 b	14,2 a
	EE(±)	3,3	4,4	4,9	0,4	0,3	0,2
<i>T. mexicanum</i>	T1	80,0 b	24,0 d	----	6,4 a	----	----
	T2	86,0 b	39,0 c	10,0 d	5,6 ab	4,1 a	----
	T3	88,0 ab	45,0 b	31,0 c	5,0 b	4,6 a	12,6 a
	T4	89,0 ab	50,0 b	32,0 c	5,0 b	4,3 a	9,3 a
	T5	94,0 a	56,0 b	40,4 b	2,6 c	3,2 b	5,2 b
	T6	92,0 a	50,0 b	34,0 c	3,3 c	4,3 b	9,8 a
	T7	96,0 a	76,0 a	51,0 a	2,2 c	2,6 c	3,9 b
	EE(±)	2,0	6,0	5,9	0,6	0,3	1,5
<i>H. elatus</i>	T1	34,4 c	----	----	8,1 a	----	----
	T2	42,2 b	5,6 c	----	7,3 a	----	----
	T3	48,2 b	15,4 b	8,3 b	7,0 a	----	----
	T4	49,3 b	8,8 c	5,4 c	7,2 a	----	----
	T5	67,6 a	30,2 a	20,5 a	6,0 b	5,6	----
	T6	55,2 b	20,6 b	12,3 b	6,4 b	----	----
	T7	56,3 b	22,3 b	10,5 b	6,9 ab	----	----
	EE(±)	4,0	3,7	2,5	0,2	----	----

¹T1: semillas no tratadas.

T2: semillas sembradas a 25-35°C hasta 2 antes del inicio de la germinación.

T3: semillas sembradas a 25-35°C y transferidas a choque térmico en 38°C, 3 horas antes de la germinación.

T4: Idem a T3, pero el choque térmico se realizó a 40°C.

T5: un ciclo de hidratación-deshidratación.

T6: semillas sembradas a 25-35°C y transferidas a choque térmico en 38°C, 3 horas antes de la germinación y seguidamente deshidratadas previo a la siembra.

T7: Idem a T6, pero el choque térmico se realizó a 40°C.

²Datos no disponibles.

Sánchez *et al.* (2001) en semillas de diversos cultivos sometidas a diferentes tratamientos de hidratación-deshidratación y condiciones físicas del medio durante la emergencia de la radícula y la plúmula.

Todos los tratamientos pregerminativos ensayados resultaron adecuados para incrementar el porcentaje de germinación final con relación al control en cualquier condición de siembra (Tabla 3). Aunque, al incrementarse el estrés calórico del medio, el porcentaje de germinación disminuyó, al igual que la velocidad de dicho proceso (i.e., tiempo para alcanzar el 30% de germinación, T_{30}). La disminución del porcentaje de germinación final en todas las especies, independientemente del tratamiento aplicado a las semillas, se inició cuando el sustrato alcanzó el termoperíodo de 25-45°C, siendo más drástica esta situación en las semillas no tratadas de *H. elatus* que sólo lograron germinar a temperatura alterna de 25-40°C. En las tres especies, los mejores resultados para incrementar y acelerar la germinación se consiguieron con la aplicación de los tratamientos de hidratación-deshidratación (T5) en combinación o no con los de choque térmico a 38°C ó 40°C (T6 y T7, respectivamente). Sin embargo, sólo cuando el estrés calórico se hizo más severo se incrementaron las diferencias entre los tratamientos antes mencionados y el testigo (semillas no tratadas). Este es un resultado sumamente interesante debido a que las condiciones de estrés son las que usualmente encuentran las semillas cuando llegan al suelo (Khan 1992).

En semillas de *C. schreberiana* y *T. mexicanum* los mayores porcentaje de germinación siempre se alcanzaron con el tratamiento T7 (semillas robustecidas mediante un ciclo de hidratación parcial en combinación con un choque térmico a 40°C). Esto evidencia, la efectividad de la combinación de ambos procedimientos sobre los tratamientos tradicionalmente utilizados de choque térmico (T3 y T4) y de hidratación parcial (T5), aunque, los resultados obtenidos con este último pueden considerarse muy satisfactorios si se comparan con el tratamiento T6 (un ciclo de hidratación-deshidratación más un choque térmico a 38°C) y el resto de los ensayados. Además, los resultados conseguidos con los tratamientos T3 y T4 con relación al procedimiento T2 (semillas sembradas a 25-35°C hasta 2 h antes del inicio de la germinación y seguidamente transferidas a condiciones de estrés calórico) evidenciaron que

el incremento de la germinación obtenidos con los primeros (fundamentalmente al incrementarse el estrés calórico del medio) se debe a los tratamientos térmicos aplicados y no sólo al avance de la germinación alcanzado con dichos procedimientos.

La respuesta germinativa obtenida en semillas de *C. schreberiana* y *T. mexicanum* demuestra el sinergismo que establece la combinación de los tratamientos pregerminativos de hidratación-deshidratación con los de choque térmico para incrementar la respuesta germinativa de estas especies a temperaturas extremas para la germinación (Bewley y Black 1994). Resultados similares obtuvieron Sánchez *et al.* (2001) con la combinación de estos tratamientos robustecedores en semillas de diversas hortalizas sembradas en condiciones de estrés calórico. Diversos autores (Henckel 1964, Welbaum y Bradford 1991, Bray 1995, McDonald 2000) lograron mejorar el comportamiento germinativo de diferentes cultivos bajo condiciones ecológicas muy variadas al acondicionar o robustecer las semillas previo a la siembra. Concluyeron, que tales efectos se deben a la activación que producen los referidos tratamientos en el aparato metabólico relacionado con la germinación, y en los numerosos mecanismos bioquímicos-fisiológicos de tolerancia al estrés que permanecen latente, estos últimos bajo condiciones ambientales óptimas (Heydecker 1977).

Igualmente, se conoce que la adquisición de la termotolerancia en los organismos sometidos a los tratamientos de choque térmico se correlaciona con una mayor síntesis de proteínas de alto peso molecular o de estrés calórico (Cooper y Ho 1983, Betty y Finch-Savage 1998); que al parecer, evitan la desnaturalización de las proteínas de membranas al ser sometidas las plantas a altas temperaturas. Vierling (1991) planteó, que no estaba definido aún como las proteínas de choque térmico contribuyen a la capacidad de los organismos a sobrevivir al estrés calórico. Cooper y Ho (1983) determinaron que existe una temperatura óptima de síntesis de proteínas de estrés calórico, que en nuestro experimento se alcanzó a 40°C. Esto explicaría los resultados altamente satisfactorios obtenidos en la germinación de las semillas de *C. schreberiana* y de *T. mexicanum* con este tratamiento en combinación con los de hidratación parcial. Medina y Cardemil (1993) lograron inducir termotolerancia en plántulas de *Prosopis chilensis* (Mol.) Koch cuando inicialmente sembraron las semillas a 35°C; aunque los mejores resultados para inducir

Tabla 4. ANOVA para los efectos tratamiento pregerminativo, potencial osmótico y sus interacciones sobre la germinación. Símbolos: **, *** significativo a 0,01 y 0,001 niveles de probabilidad, respectivamente.

Variable dependiente	Fuente de variación	Prueba -F		
		<i>C. schreberiana</i>	<i>T. mexicanum</i>	<i>H. elatus</i>
Porcentaje de germinación	Trat. pregerminativo (A)	30,0 ***	20,4 ***	52,6 ***
	Potencial osmótico (B)	182,3 ***	85,2 ***	193,2 ***
	A x B	22,3 ***	5,0 **	13,1 ***
Inicio de la germinación	Trat. pregerminativo (A)	30,2 ***	63,2 ***	43,2 ***
	Potencial osmótico (B)	130,5 ***	149,2 ***	103,2 ***
	A x B	4,2 **	6,3 ***	16,3 ***

tolerancia al calor lo alcanzaron al someter las plántulas a temperaturas subletales para el crecimiento (40°C ó 45°C).

Por otra parte, la tolerancia adquirida al calor por las semillas de *C. schreberiana* y de *T. mexicanum* demuestra que el efecto del tratamiento se mantiene durante la deshidratación de las mismas a 25°C, así como en las temperaturas alternas de siembra. La naturaleza transiente de las proteínas de estrés calórico ha sido observada en cotiledones de semillas de soya (*Glycine max* L.) (Altschuler y Mascarenhas 1982) y en plántulas de maíz (*Zea mays* L.) (Cooper y Ho 1983) cuando se someten a cambios de temperatura. Sin embargo, Lin *et al.* (1984) determinaron en plantas de soya, que la tolerancia adquirida al calor permanece aún si después del tratamiento a 40°C se vuelve a temperatura de 28°C por 4 h antes que las plantas sean sometidas a 45°C. De esto se concluye, que el patrón de síntesis de proteínas activado durante el tratamiento de choque térmico presenta cambio en su tiempo de permanencia (Vierling 1991).

En las semillas de *H. elatus* los mejores resultados para incrementar y acelerar la germinación se alcanzó cuando éstas se sometieron solamente a un ciclo hidratación-deshidratación (T5); aunque la combinación de este procedimiento con los de choque térmico también lograron resultados mayores con relación al resto de los ensayados en cualquier condición de siembra. Este efecto podría deberse a la falta de estandarización de los tratamientos térmicos en las semillas. Cooper

y Ho (1983) y Vierling (1991) señalaron, que la efectividad de los procedimientos de choque térmico para incrementar la termotolerancia, depende del momento y tiempo de aplicación de los mismos; así como de la temperatura del tratamiento. Por consiguiente, la aplicación del choque térmico en diferentes etapas de patrón de imbibición de las semillas podría ser sujeto de futuras investigaciones.

En conclusión, el comportamiento germinativo de las semillas de *C. schreberiana* y de *T. mexicanum* indican que estas especies pueden germinar en ambientes sometidos a altas fluctuaciones de temperatura como son los claros. En cambio, la respuesta germinativa de *H. elatus* confirma que ocupa ambientes protegidos (como es bajo el dosel del bosque) donde la fluctuación de la temperatura es menor. Por otra parte, los resultados altamente positivos obtenidos en las semillas de las tres especies (fundamentalmente en *T. mexicanum*) con los tratamientos robustecedores corroboran que estos influyen en la norma de reacción de las plantas, permitiéndole la adquisición de tolerancia al calor durante la germinación, aspecto que podría ser muy importante en los trópicos debido al cambio climático que está sucediendo.

Germinación bajo estrés hídrico

El porcentaje de germinación final dependió significativamente de la interacción que se estableció entre el potencial osmótico de la solución y el tratamiento pregerminativo (Tabla 4). Al

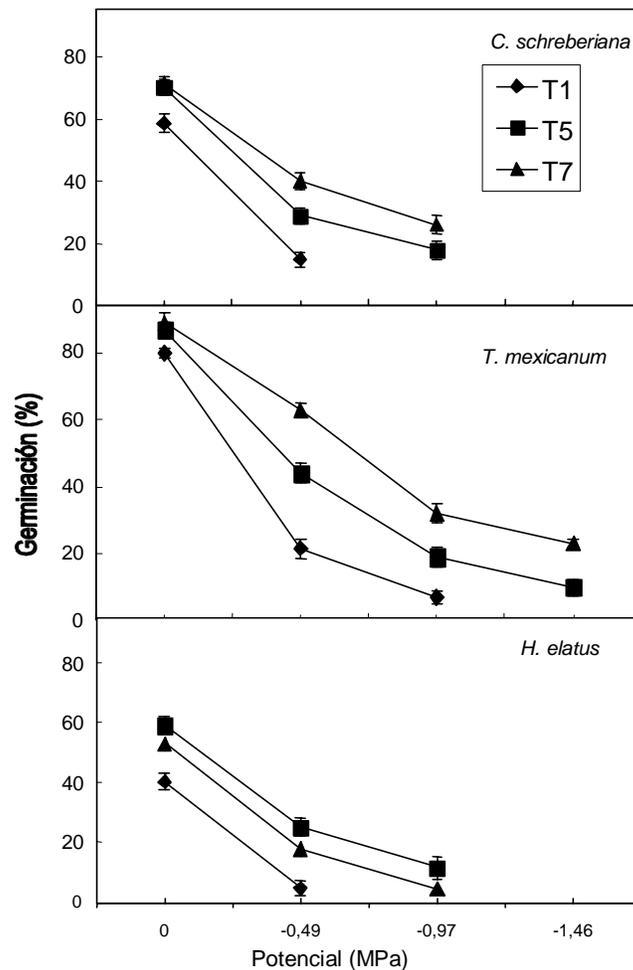


Figura 2. Efectos de la disminución del potencial osmótico sobre el porcentaje de germinación final, T1: semillas no tratadas; T5: un ciclo de hidratación-deshidratación, y T7: un ciclo de hidratación-deshidratación más un choque térmico a 40°C. Las líneas verticales indican el error estándar de la media (\pm). Las ecuaciones de regresión son: en *C. schreberiana* T5, $y = 80,1 + 8,63x$, ($\pm 0,80$) $r^2=0,80$; y T7, $y = 83,4 + 2,5x$, ($\pm 0,32$) $r^2=0,88$; en *T. mexicanum* T1, $y = 83,9 + 14,6x$, ($\pm 1,0$) $r^2=0,72$; T5, $y = 84,0 + 12,5x$, ($\pm 0,30$) $r^2=0,85$; y T7, $y = 89,4 + 10,3x$, ($\pm 0,95$) $r^2=0,80$; y en *H. elatus* T5, $y = 61,3 + 7,9x$, ($\pm 0,80$) $r^2=0,71$; y T7 $y = 67,1 + 8,7x$ ($\pm 1,23$) $r^2=0,78$. Sólo aparecen las ecuaciones de regresión que fueron significativas ($P \leq 0,05$).

incrementarse el déficit hídrico del medio disminuyó la capacidad germinativa de todas las especies (Figura 2), y este efecto fue aún mayor en las semillas no tratadas o control. Las semillas de *C. schreberiana* e *H. elatus* sólo lograron germinar en condiciones de estrés hídrico moderado (-0,49 MPa) y cuando se sometieron a los tratamientos pregerminativos propuestos (T5 y T7) incrementaron el porcentaje de germinación final con relación al testigo, logrando germinar en condiciones de estrés hídrico más severo (-0,97 MPa). En *H. elatus* con

el tratamiento pregerminativo T5 se obtuvieron los mejores resultados y en *C. schreberiana* el tratamiento T7 fue el más efectivo.

Las semillas de *T. mexicanum* siguieron un comportamiento germinativo muy similar al de las especies anteriormente señaladas (Figura 2), disminuyó el porcentaje de germinación final al incrementarse el déficit hídrico del medio. Sin embargo, las semillas no tratadas (T1) lograron germinar en condiciones de humedad muy crítica (-0,97 MPa) y cuando éstas se robustecieron se

TRATAMIENTOS ROBUSTECEDORES EN SEMILLAS DE ÁRBOLES PIONEROS

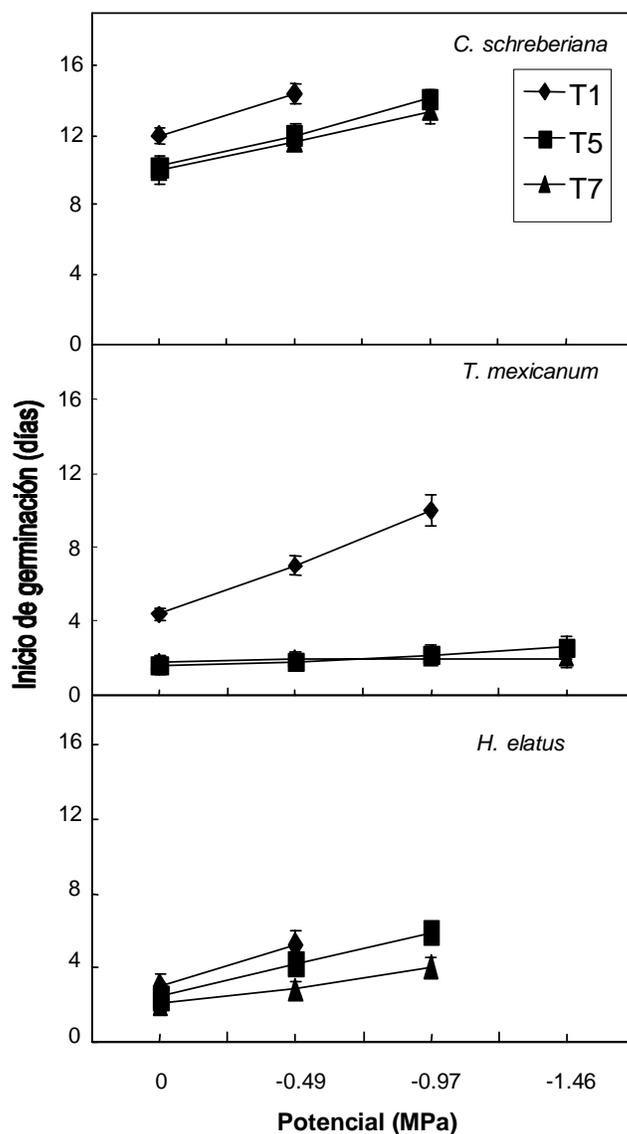


Figura 3. Efectos de la disminución del potencial osmótico sobre el día de inicio de la germinación, T1: semillas no tratadas; T5: un ciclo de hidratación-deshidratación, y T7: un ciclo de hidratación-deshidratación más un choque térmico a 40°C. Las líneas verticales indican el error estándar (\pm). Las ecuaciones de regresión son: en *C. schreberiana* T5, $y = 9,92 - 11,0x$, ($\pm 0,80$) $r^2 = 0,87$; y T7, $y = 9,6 - 1,3x$, ($\pm 0,37$) $r^2 = 0,79$; en *T. mexicanum* T1, $y = 3,8 - 9,9x$, ($\pm 0,23$) $r^2 = 0,92$; y en *H. elatus* T5, $y = 2,5 - 0,5x$, ($\pm 0,14$) $r^2 = 0,73$; y T7 $y = 2,0 - 0,76x$ ($\pm 0,23$) $r^2 = 0,75$. Sólo aparecen las ecuaciones de regresión que fueron significativas ($P \leq 0,05$).

incrementó significativamente la germinación con relación al control dentro de un mismo nivel de humedad. Además, con la aplicación de los tratamientos pregerminativos las semillas lograron germinar en las condiciones más críticas de disponibilidad de agua del sustrato (-1,46 MPa),

obteniéndose los mejores resultados con el tratamiento hidratación parcial en combinación con el choque a 40 °C (T7).

El inicio de la germinación en todas las especies dependió significativamente del potencial osmótico de la solución y del tratamiento aplicado

Tabla 5. Efectos de los tratamientos pregerminativos de hidratación-deshidratación y choque térmico sobre el potencial de agua teórico necesario para alcanzar el 40% de germinación (Ψ_{40}) y el potencial de agua base o requerido para la inhibición de la germinación (Ψ_b), Medias con letras distintas, por filas y especies, difieren significativamente ($P \leq 0,05$) mediante la prueba de Duncan, EE (error estándar de las medias).

Especies/Tratamientos ¹		T1	T5	T7	EE(±)
<i>C. schreberiana</i>	Ψ_{40}	-0,24 c	-0,36 b	-0,49 a	0,07
	Ψ_b	-0,85 c	-1,28 b	-2,08 a	0,37
<i>T. mexicanum</i>	Ψ_{40}	-0,34 c	-0,61 b	-0,85 a	0,14
	Ψ_b	-1,33 c	-2,10 b	-2,37 a	0,31
<i>H. elatus</i>	Ψ_{40}	0,00 c	-0,28 a	-0,20 b	0,08
	Ψ_b	-0,59 c	-1,58 a	-1,21 b	0,28

¹T1: semillas no tratadas.

T5: un ciclo de hidratación-deshidratación.

T7: un ciclo de hidratación-deshidratación + choque térmico a 40°C.

a las semillas (Tabla 4). Al incrementarse el estrés hídrico del medio el comienzo de la germinación se retardo y siguió, en general, un comportamiento lineal (Figura 3); siendo más evidente éste fenómeno en las semillas no tratadas (T1). Sin embargo, con la aplicación de los tratamientos pregerminativos T5 y T7 en las semillas de *T. mexicanum* se logró mantener casi estable el día de inicio de la germinación aún cuando se incrementó el estrés hídrico del medio.

El potencial de agua teórico necesario para alcanzar el 40% de la germinación (Ψ_{40}) y para la inhibición de la germinación o base (Ψ_b) también presentaron diferencias significativas entre tratamientos y disminuyeron cuando las semillas fueron sometidas a los tratamientos robustecedores (Tabla 5). En *C. schreberiana* y *T. mexicanum* se alcanzaron los valores más negativos del Ψ_{40} y Ψ_b con el tratamiento T7, y en *H. elatus* con el tratamiento T5. Igualmente, se apreció que las semillas no tratadas de *H. elatus* sólo puede obtener el 40% de germinación cuando el potencial del medio de imbibición es 0 MPa, y su germinación se inhibió en valores de potenciales de agua muy altos (menos negativos). El resto de las especies presentaron un comportamiento germinativo inverso, fueron más tolerante a la desecación.

Resultados similares han sido obtenidos por diversos investigadores (Welbaum y Bradford 1991, Bradford y Somasco 1994) en semillas de hortalizas sometidas a tratamientos pregerminativo en soluciones osmóticas (conocidos internacionalmente como acondicionadores de semillas o “seed priming”) y sembradas bajo estrés hídrico o calórico. Bradford (1995) planteó que la disminución del Ψ_b (valores de potenciales de agua más negativos) implica que las semillas tengan mayor velocidad de germinación bajo condiciones de sequía. Por su parte, la efectividad de los tratamientos robustecedores se debe fundamentalmente a la activación de procesos metabólicos relacionados con la germinación y tolerancia al estrés ambiental como se señaló en el resultado previo.

Las semillas de las tres especies según Vilamajó y Menéndez (1988) y Albert *et al.* (2000) llegan al suelo en el período de las máximas precipitaciones para Cuba (de mayo a octubre, estación de verano); aunque para *H. elatus* la estación seca o de invierno (de noviembre a abril) constituye la época de mayor duración e intensidad de la fructificación (Vilamajó *et al.* 1988). Por tanto, la germinación de *C. schreberiana* y de *T. mexicanum* no deberá afectarse por la disponibilidad de agua del sustrato. Sin embargo,

TRATAMIENTOS ROBUSTECEDORES EN SEMILLAS DE ÁRBOLES PIONEROS

Tabla 6. Efectos de los tratamientos pregerminativos de hidratación-deshidratación y las condiciones de iluminación sobre el porcentaje de germinación final de 3 árboles pioneros. Símbolos: n.s. no significativo; *** significativo a 0,001 niveles de probabilidad. EE (error estándar de las medias).

Especies /Tratamientos ¹	Siembra bajo rojo lejano			Siembra en la oscuridad		
	T1	T5	EE	T1	T5	EE
<i>C. schreberiana</i>	---- ²	16,0	---	---	21,2	----
<i>T. mexicanum</i>	30,0	83,0	26,5 ***	91,0	97,2	3,0 n,s
<i>H. elatus</i>	93,6	99,2	2,8 n,s	94,0	99,2	2,6 n,s

¹T1: semillas no tratadas o testigo.

T5: un ciclo de hidratación-deshidratación en condiciones de oscuridad.

²Datos no disponibles.

de acuerdo a nuestros resultados la respuesta germinativa de la primera especie y de *H. elatus* disminuyen considerablemente cuando se sometieron a estrés hídrico, lo cual podría ocurrir perfectamente en condiciones naturales debido a la prolongación de la estación de sequía o por la irregularidad de las lluvias durante la época lluviosa.

En el caso de las semillas de *C. schreberiana* este fenómeno podría ser mayor debido a que esta especie sólo aparece en los claros. En condiciones naturales *C. schreberiana* se encuentra tanto en ecosistemas húmedos, como en secos (Herrera *et al.* 1997); por consiguiente deberá tener caracteres adaptativos que le permitan ocupar sitios con baja disponibilidad de agua. Según Muñoz y Sánchez (2000) estas características son: 1) semillas pequeñas y alargadas, lo cual facilita su enterramiento, 2) semillas con estructura hidrofílica, mucílago, 3) semillas que inician la germinación con bajo contenido de humedad, aproximadamente un 49.0% con base a la masa fresca, 4) fruto carnoso con alto contenido de humedad (76.5%), que constituye su unidad de dispersión, y 5) producen gran cantidad de diseminulos por árbol.

Por su parte, el comportamiento germinativo de *H. elatus* bajo estrés hídrico es el esperado, debido a que esta planta sólo habita lugares húmedos o semihúmedos donde puede formar plantaciones monodominantes (Herrera *et al.* 1997). Las semillas de *H. elatus* tienen las mayores reservas nutricionales (endospermo y embrión) de las tres especies estudiadas (Muñoz y Sánchez

2000), lo cual es típico de las plantas pioneras tardías con relación a las pioneras tempranas (Herrera *et al.* 1997), y dormancia exógena mecánica, que le podría proporcionar cierta independencia durante etapas desfavorables del ambiente para la germinación y el establecimiento (Muñoz 1998).

Por último, *T. mexicanum* presentó los mayores porcentajes de germinación final, de todas las especies empleadas, bajo condiciones de estrés hídrico. Este resultado podría ser contradictorio de acuerdo al hábitat que ocupa dicho taxon, solamente sitios húmedos (Herrera *et al.* 1997). Sin embargo, se conoce que esta planta es una pionera tardía con posición intermedia en el 'continuum r-K' de estrategias sucesionales de los árboles pioneros con base sólo a variables morfológicas y fisiológicas de las semillas (Muñoz 1998). Por tanto, los propágulos de *T. mexicanum* deberán estar mejor preparadas para germinar en condiciones ambientales más heterogéneas a las que estarían sometidas las semillas de *C. schreberiana* en los claros. Según Sánchez (resultados no publicados) la limitación de *T. mexicanum* a solamente sitios húmedos se debe fundamentalmente a que en los primeros estadios de sus plántulas, éstas son incapaces de tolerar las altas irradiaciones a que están sometidos los sitios abiertos; fenómeno que debe ser muy similar para las pequeñas plántulas de *C. schreberiana* cuando no se encuentran protegidas por la vegetación circundante. Sin embargo, esta última especie presenta semillas

fotoblásticas positivas y entrega gran cantidad de diseminulos al suelo (Muñoz 1998) y además tiene plántulas con crecimiento rápido debido a su alta capacidad fotosintética (Bazzaz 1996).

Germinación en condiciones adversas de iluminación

Las semillas testigo de *C. schreberiana* no lograron germinar cuando se sembraron bajo continuas irradiaciones de rojo lejano (RL) o condiciones de oscuridad (Tabla 6). En el caso de las semillas de *T. mexicanum* e *H. elatus* sí alcanzaron a germinar en ambas condiciones de iluminación del sustrato, aunque la capacidad germinativa de *T. mexicanum* se afectó significativamente bajo luz RL.

Los resultados obtenidos en *C. schreberiana* e *H. elatus* son de esperar debido a que la primera presenta semillas fotoblásticas positivas y la segunda es una planta pionera tardía con semillas fotoblásticas indiferentes (Muñoz 1998). Sin embargo, *T. mexicanum* demostró tener un comportamiento germinativo intermedio con relación a las especies antes mencionadas a pesar de ser pionera tardía con semillas fotoblástica indiferentes; lo cual, se evidenció por la disminución de su respuesta germinativa bajo luz RL. De esta manera, se probó que la germinación de *T. mexicanum* esta regulada por el fitocromo cuando se someten sus semillas a irradiaciones continuas de RL, y la existencia de un 'continuum r-K' de estrategias sucesionales para las tres especies estudiadas con base a su respuesta germinativa a la luz. Schulz (1960) también reconoció la existencia de un continuum en la respuesta germinativa a la luz de especies de bosques húmedos del norte de Surinam.

Los tratamientos pregerminativos aplicados (T5 y T7) resultaron adecuados para incrementar significativamente la germinación en las semillas de *C. schreberiana* y *T. mexicanum* bajo luz RL (Tabla 6) y no difieren entre ellos (datos no mostrados). Esto evidencia, que la imbibición previa de las semillas en agua, sustituye la necesidad de irradiación activadora (luz blanca o roja) para desencadenamiento de la germinación en nuestras condiciones de siembra. Igualmente, indica que el tratamiento de choque térmico aplicado (T7) no interviene al parecer, en la cinética de escape del fitocromo inactivo a su forma activa.

Thanos y Georghiou (1988) obtuvieron resultados similares al hidratar semillas de hortalizas

en agua o en soluciones de sacarosa, manitol y NaCl. Concluyeron, que este efecto podría deberse a un cambio de la fotosensibilidad del fitocromo, que ocurre durante las primeras etapas del proceso pregerminativo de las semillas y que se mantiene después de la deshidratación de las mismas. También, se conoce que la fotoconversión del fitocromo inactivo (Pr) al activo (Pfr) no ocurre directamente entre ellos, existen formas bioquímicas intermedias del Pfr que requieren de humedad para pasar a la forma completamente activa del fitocromo (Bewley y Black 1994); de este modo, se asegura la germinación sólo bajo condiciones favorables para la hidratación de las semillas, aún en ambientes lumínicos adecuados para germinar.

De acuerdo con lo señalado anteriormente, en las semillas no tratadas o control de *C. schreberiana* y de *T. mexicanum* también se debería incrementar la germinación al ser hidratadas las mismas bajo irradiaciones continuas de RL. Sin embargo, este fenómeno no ocurre, al menos durante el tiempo en el que se llevo a cabo el experimento (15 días), debido posiblemente a la fuerte fotoinhibición que ejerce la luz RL continua en las semillas de estas especies, particularmente sobre *C. schreberiana*, que al parecer es superior al efecto positivo que podría aportar la hidratación de las mismas en el momento de su siembra. Además, se conoce que las semillas completamente hidratadas en condiciones adversas de iluminación pierden paulatinamente su fotosensibilidad y por tanto, llegan a germinar o caen en una dormancia secundaria inducida por condiciones ambientales extremas para la germinación (Bewley y Black 1994).

Orozco-Segovia *et al.* (1993), por su parte también lograron incrementar la germinación de *Piper auritum* L., planta pionera de ecosistemas tropicales húmedos, cuando hidrataron sus semillas durante 24 h en la oscuridad previo a su siembra en sitios naturales con baja relación R/RL. Concluyeron además, que el comportamiento germinativo de las semillas de esta especie ante diferentes condiciones de iluminación depende de la iluminación (relación R/RL) que reciba el fruto durante su maduración.

En semillas de *C. schreberiana* con los tratamientos pregerminativos aplicados también se logró incrementar la germinación en la oscuridad (Tabla 6). En cambio, en *T. mexicanum* e *H. elatus* este incremento no fue significativo debido a que ambas especies germinan en dichas condiciones

TRATAMIENTOS ROBUSTECEDORES EN SEMILLAS DE ÁRBOLES PIONEROS

Tabla 7. Resultados de la prueba G de independencia para los porcentajes de plántulas emergidas a través de la hojarasca, atrapadas bajo la hojarasca y solamente germinadas en las diferentes especies y tratamientos pregerminativos ensayados. Símbolos: n.s., no significativo; **, *** significativo a 0,01 y 0,001 niveles de probabilidad, respectivamente.

Especies	Dependencia	“G”
<i>C. schreberiana</i>	Emergencia x Trat. pregerminativo x Trat.cobertura	33,8 ***
	Emergencia x Tratamiento pregerminativo	32,3 ***
	Emergencia x Tratamiento cobertura	68,6 **
<i>T. mexicanum</i>	Emergencia x Trat. pregerminativo x Trat.cobertura	23,3 **
	Emergencia x Tratamiento pregerminativo	30,1 **
	Emergencia x Tratamiento cobertura	52,0 ***
<i>H. elatus</i>	Emergencia x Trat. pregerminativo x Trat.cobertura	14,3 **
	Emergencia x Tratamiento pregerminativo	22,1 ***
	Emergencia x Tratamiento cobertura	3,5 n.s.

(Muñoz 1998). Bewley y Black (1994) plantearon, que este último fenómeno se debe al alto nivel de Pfr que tienen las semillas frescas cuando se dispersan o las formas intermedias del Pfr que genera Pfr completamente activado cuando las semillas se hidratan.

En general, la conclusión más importante que puede brindar este experimento es precisamente la potencialidad que tienen los tratamientos de hidratación-deshidratación para mejorar el comportamiento germinativo de las especies forestales pioneras bajo condiciones adversas de iluminación, usualmente encontradas en condiciones de campo (bajo el dosel de la vegetación) y de laboratorio (luz incandescente). Resultado que constituye además, un efecto adicional de estos tratamientos aplicados tradicionalmente con otros objetivos.

Emergencia de plántulas bajo barrera física

El porcentaje final de emergencia de plántulas dependió significativamente de la interacción que se establece entre la emergencia, el tratamiento de cobertura y el tratamiento pregerminativo (Tabla 7). En *C. schreberiana* y *T. mexicanum* la presencia de hojarasca sobre las semillas afectó considerablemente el crecimiento de sus plántulas, pero no así en *H. elatus*.

El número de plántulas que logran emerger a

través de la hojarasca se correlacionó directamente con la masa fresca de las semillas (Figura 4). Ninguna de las plántulas pequeñas de *C. schreberiana* emergieron a través de la hojarasca, aún cuando fueron robustecidas las semillas previo a la siembra, y sólo una pocas de *T. mexicanum* lograron crecer a través de la barrera física empleada. En cambio, un gran número de semillas germinadas de *H. elatus* atravesaron las diferentes capas de hojarasca que se utilizaron como barrera física. El número de plántulas emergidas en esta última especie fue muy similar entre tratamientos de cobertura, lo cual evidencia, que la cantidad de hojarasca que se empleó no fue un obstáculo para el crecimiento de las vigorosas plántulas de *H. elatus*, que proceden de las semillas que tienen los máximos valores de masa seminal fresca (Figura 4).

Resultados similares obtuvieron Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia (1992) cuando sembraron, en agar sin nutrientes, semillas de árboles pioneros de diferentes tamaños bajo la hojarasca. También se conoce, que las especies con semillas grandes se establecen mejor a la sombra, bajo condiciones de sequía o en suelos pobres en nutrientes (fundamentalmente de N, P y K) que aquellas especies que producen semillas pequeñas (Milberg y Lamot 1997). Herrera *et al.* (1997) por su parte, plantearon que el mayor tamaño de las semillas de las especies pioneras tardías con

relación a las pioneras tempranas, le confiere a las primeras producir plántulas grandes con cierta independencia del ambiente, durante los primeros estadios de vida y con mayor capacidad para competir con plántulas de especies de etapas sucesionales más avanzadas.

Igualmente, la distribución de plántulas emergidas, atrapadas bajo la hojarasca y semillas solamente germinadas difiere entre tratamientos (Figura 4). Con la aplicación de los tratamientos pregerminativos (T5 y T7) se incrementó el número de plántulas emergidas a través de la hojarasca para *T. mexicanum* e *H. elatus* bajo cualquier tratamiento de cobertura, y no existieron diferencias entre tratamientos pregerminativos (datos no mostrados). En *C. schreberiana* se logró incrementar el número de plántulas que emergieron sin lograr crecer a través de la hojarasca. Por último, las plántulas procedentes de las semillas pretratadas presentaron significativamente mayor vigor o biomasa seca que las plántulas procedentes de semillas no tratadas o testigo (Figura 5). En *C. schreberiana* y *T. mexicanum* los mejores resultados en esta variable se obtuvieron con el tratamiento T7 y en *H. elatus* con el tratamiento T5.

La efectividad de los tratamientos robustecedores para incrementar el establecimiento de diversos cultivos ha sido comprobado en condiciones ecológicas muy variadas (Khan 1992). Al parecer, los referidos procedimientos inducen cambios metabólicos y/o morfológicos en las semillas que aceleran el desarrollo vegetativo de las plantas en sus primeras etapas de vida (Henckel 1964); permitiéndole de esta manera, escapar o evitar las fluctuaciones del ambiente (Welbaum *et al.* 1998).

Agrupamiento de las especies bajo condiciones de estrés

Los resultados obtenidos en *C. schreberiana*, *T. mexicanum* e *H. elatus* bajo las condiciones extremas ensayadas, demostraron que éstas presentan patrones de regeneración bien distintos en cuanto a su respuesta germinativa y de establecimiento. Además, se corroboró la existencia del 'continuum *r-K*' de estrategias sucesionales para el grupo de árboles pioneros propuesto inicialmente por Muñoz (1998) con base solamente a variables morfológicas y fisiológicas de las semillas. *T. mexicanum* ocupa una posición intermedia en el continuum al presentar los máximos

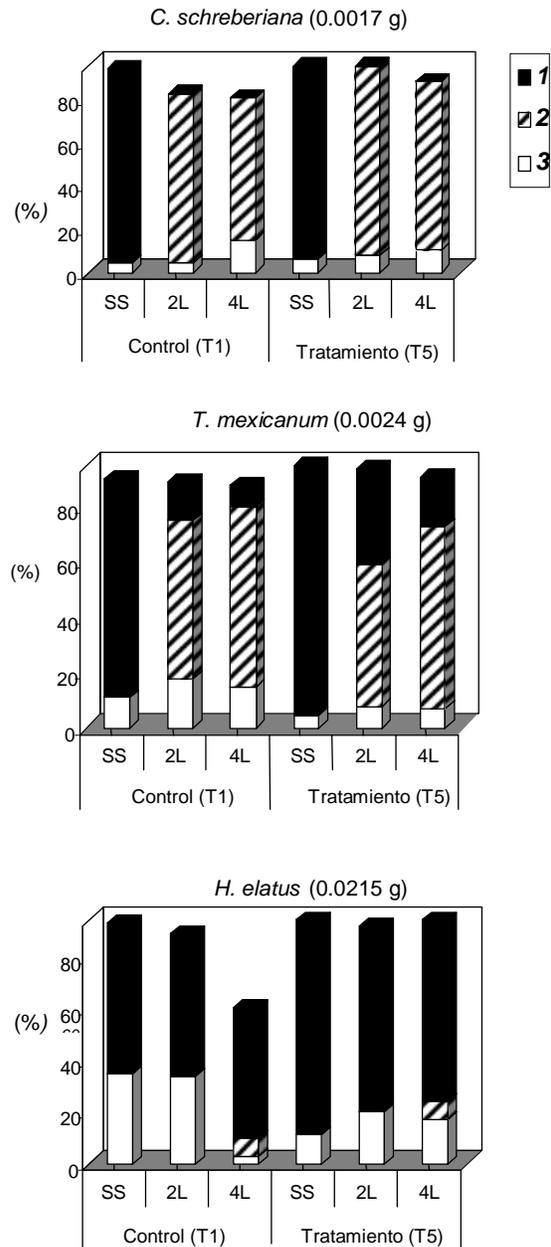


Figura 4. Efectos de la hojarasca y los tratamientos pregerminativos (T1 y T5: semillas no tratadas y un ciclo de hidratación-deshidratación) sobre la emergencia de las plántulas. Los valores entre paréntesis representan la masa fresca de las semillas. Los tratamientos de coberturas fueron: SS, semillas sin cubrir; 2L, semillas cubiertas con 2 capas de hojarasca; y 4L, semillas cubiertas con 4 capas de hojarasca. Las plántulas se clasificaron como emergidas (1); atrapadas bajo la hojarasca (2); y solamente germinadas (3).

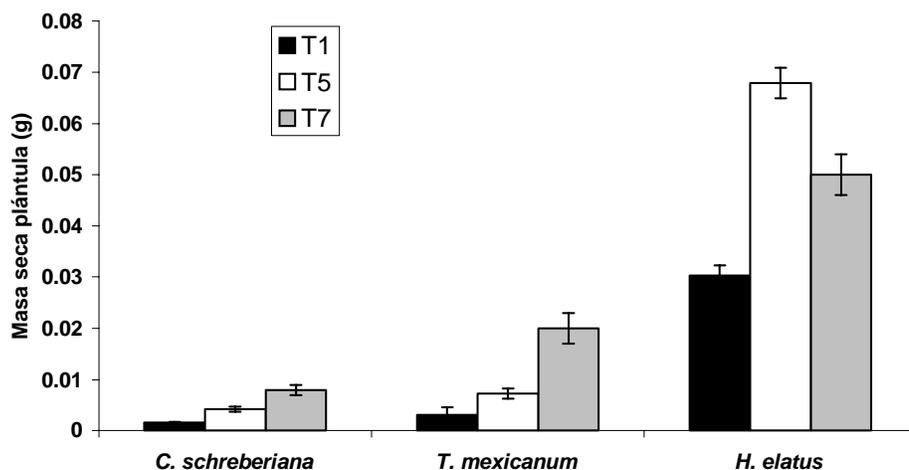


Figura 5. Efectos de los tratamientos pregerminativos sobre el vigor de las plántulas. Medias con letras distintas, difieren significativamente ($P \leq 0,05$) mediante la prueba de Duncan. T1: semillas no tratadas; T5: un ciclo de hidratación-deshidratación, y T7: un ciclo de hidratación parcial más un choque térmico a 40°C. Líneas verticales indican el error estándar de la media (\pm).

porcentajes de germinación final en condiciones de estrés hídrico y calórico e intermedio bajo irradiaciones continuas de rojo lejano y barrera física. En cambio, el comportamiento germinativo de *C. schreberiana* e *H. elatus* bajo luz roja lejana y barrera física demostró que dichos taxones se agrupan hacia la selección *r* o *K*, respectivamente.

Esta disimilitud en la estrategia reproductiva también se evidenció mediante la aplicación de análisis de componentes principales (ACP) a partir de una matriz cuya información contiene el comportamiento germinativo y de establecimiento de las especies antes y después de la aplicación de los tratamientos pregerminativos (Tabla 8).

Todas las variables analizadas jugaron un papel significativo ($P \leq 0,05$) según el círculo de correlación interno propuesto por Fariñas (1996) en el espacio bidimensional definido por los dos primeros componentes principales que explican, entre los dos el 98% de la variabilidad total de los datos (Figura 6). Además, se apreció que la germinación en condiciones adversas de iluminación y la emergencia de plántulas bajo barrera física se correlacionaron positivamente con el primer eje, mientras que la germinación bajo estrés calórico se correlacionó negativamente con este eje. La germinación en condiciones de estrés hídrico se

correlacionó positivamente con el eje dos.

Tres tipos de configuraciones espaciales parecen predominar en el análisis dual de las especies y las variables (Figura 6). Los individuos procedentes de *H. elatus* tienden a segregarse en regiones del espacio de ordenamiento, en el sentido en que aumenta y se obtienen los valores máximos para la germinación y la emergencia de plántulas bajo estrés lumínico y barrera física, respectivamente. En cambio, *C. schreberiana* se ubicó en el cuadrante opuesto a *H. elatus* en el sentido que aumenta la germinación al calor y en menor cuantía la germinación en estrés hídrico. Por su parte, *T. mexicanum* ocupó una posición intermedia entre las dos especies antes mencionadas, en el sentido que aumentan y se obtienen los máximos valores para la germinación en condiciones extremas de calor y disponibilidad de agua, e intermedios para el resto de las variables analizadas.

De igual manera, el ACP demostró que la aplicación de los tratamientos robustecedores inducen diferentes potenciales entre las especies para adquirir tolerancia al estrés durante la germinación y emergencia de plántulas; lo cual, según Sultan (1987) está condicionado fundamentalmente por la heterogeneidad espacial y temporal del ambiente donde se establecen las

Tabla 8. Variables utilizadas en el análisis de componentes principales. En *C. schreberiana* y *T. mexicanum* los valores de germinación y de emergencia de semillas tratadas proceden del tratamiento T7 (hidratación parcial más choque térmico) y en semillas de *H. elatus* del tratamiento T5 (hidratación parcial).

Variabes (%)	Abreviaturas
Germinación del control a 25-45°C	GCC
Germinación del tratamiento a 25-45°C	GTC
Germinación del control bajo estrés hídrico (-0,49 MPa)	GCH
Germinación del tratamiento bajo estrés hídrico (-0,49 MPa)	GTH
Germinación del control en irradiaciones continuas de rojo lejano	GCL
Germinación del tratamiento en irradiaciones continuas de rojo lejano	GTL
Emergencia del control bajo 2 capas de hojarasca	ECH
Emergencia del tratamiento bajo 2 capas de hojarasca	ETH

especies (en nuestro caso, son sitios abiertos o semicerrados). Así en ambientes favorables en los que el desarrollo de las comunidades de organismos genera una mayor heterogeneidad ambiental cabría encontrar especies o poblaciones más plásticas o

generalistas. Contrario a lo que sucede frente a un estrecho margen de variación ambiental o en ambientes extremos donde se seleccionarán genotipos especialistas o de baja plasticidad fenotípica (Lortie y Aarsen 1996).

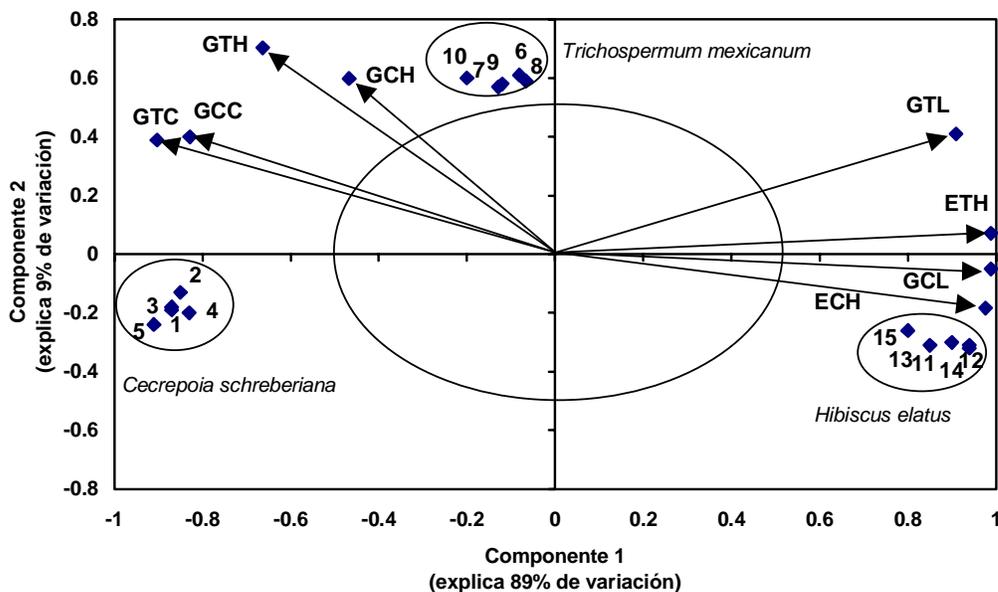


Figura 6. Gráfico dual de las variables y las especies (números). El vector correspondiente a cada variable indica la dirección en que esta aumenta y el círculo de correlación señala el valor a partir del cual las variables tienen correlaciones significativas ($P \leq 0,05$). Significado de las variables: GCC (germinación del control a 25-45°C), GTC (germinación del tratamiento a 25-45°C), GCH (germinación del control bajo estrés hídrico), GTH (germinación del tratamiento bajo estrés hídrico), GCL (germinación del control en irradiaciones continuas de rojo lejano), GTL (germinación del tratamiento en irradiaciones continuas de rojo lejano) ECH (emergencia del control bajo hojarasca), y ETH (emergencia del tratamiento bajo hojarasca).

T. mexicanum e *H. elatus* habitan ambientes favorables y lumínicamente heterogéneos, como pueden ser bajo el dosel de la vegetación (Herrera *et al.* 1997) por consiguiente, deberán ser los taxones que presenten la mayor plasticidad fenotípica. Por su parte, *C. schreberiana* por ocupar solamente sitios extremos (claros) deberá favorecer la selección de genotipos especialista, con menor plasticidad fenotípica, que le permitan germinar y establecerse frente a un estrecho margen de variación ambiental. Sin embargo, para Bazzaz (1996) las especies de estadios pioneros en la sucesión (principalmente plantas anuales) experimentan ambientes más heterogéneos que los de estadios más maduros y en consecuencia para este autor esos vegetales son fenotípicamente más plásticos.

Finalmente, bajo condiciones naturales las semillas de *C. schreberiana*, *T. mexicanum* e *H. elatus* podrían estar sometidas a ciclos de hidratación-deshidratación, que según Fenner (1985) sirven como un mecanismo detector de claros, debido a que en los sitios abiertos el proceso de desecación de las semillas es mayor que en los lugares cerrados. De esta manera, también los referidos ciclos de humedecimiento-desecación que sufren las semillas en el suelo del bosque podrían inducir tolerancia a la sequía o eliminar la dormancia impuesta que pueden adquirir las mismas por condiciones inadecuadas de iluminación o de temperatura.

CONCLUSIONES

1. Las semillas intactas de *C. schreberiana* y *T. mexicanum* y las escarificadas de *H. elatus* presentan un patrón trifásico de absorción de agua bajo condiciones aeróbicas.

2. La temperatura constante de 40°C y alterna de 25-40°C (con una alternancia de 8 h para la temperatura más alta) se consideran temperaturas subletales para la germinación de las semillas frescas de *C. schreberiana*, *T. mexicanum* e *H. elatus*. La temperatura alterna de 25-45°C es letal para la germinación de *H. elatus* y subletal para *C. schreberiana* y *T. mexicanum*. Ninguna especie logra germinar en 25-50°C, salvo cuando las semillas se robustecen.

3. Las semillas de *C. schreberiana* e *H. elatus* son las más sensibles al déficit hídrico del sustrato. En cambio, *T. mexicanum* presenta la mayor tolerancia a dichas condiciones de siembra.

4. Los mayores porcentaje de germinación final en semillas de *C. schreberiana* y *T. mexicanum* bajo condiciones de estrés calórico e hídrico se obtienen con la aplicación del tratamiento robustecedor de hidratación-deshidratación en combinación con un choque térmico a 40°C durante 1 h. En semillas de *H. elatus* los mejores resultados se alcanzan con la aplicación del tratamiento robustecedor de hidratación parcial, hasta 2 h antes del inicio de la germinación.

5. Los efectos de los tratamientos robustecedores de choque térmico se mantienen en las semillas después que estas se deshidratan a 25°C o se siembra en temperatura alterna del sustrato.

6. Bajo irradiaciones continuas de rojo lejano la germinación de *C. schreberiana* y *T. mexicanum* se fotoinhiben, siendo este fenómeno mayor en la primera especie. La germinación de las semillas de *H. elatus* es indiferente a la calidad de la luz.

7. Un ciclo de hidratación-deshidratación de las semillas en condiciones de oscuridad total incrementa la germinación de *C. schreberiana* y de *T. mexicanum* bajo irradiaciones continuas de rojo lejano y en oscuridad.

8. El número de plántulas que emergen a través de la hojarasca está correlacionado directamente con la masa de la semilla. Las plántulas pequeñas de *C. schreberiana* no crecen a través de la hojarasca, aún cuando se robustecen las semillas previo a la siembra, y sólo algunas de *T. mexicanum* logran crecer en estas condiciones. *H. elatus* produce las plántulas más vigorosa que no se afectan por el tratamiento de cobertura.

9. Un ciclo de hidratación parcial de las semillas de *T. mexicanum* e *H. elatus* en combinación o no con el choque térmico incrementa la cantidad de plántulas que emergen a través de las capas de hojarasca, y la masa seca de las plántulas de estos taxones y también las de *C. schreberiana*.

10. El comportamiento germinativo y de establecimiento de *C. schreberiana*, *T. mexicanum* e *H. elatus* bajo condiciones ecológicas adversas permite corroborar la existencia del 'continuum *r-K*' de estrategias sucesionales para el grupo de árboles pioneros. Las semillas *T. mexicanum* ocupan una posición intermedia en el continuum y las semillas de *C. schreberiana* e *H. elatus* se agrupan en los extremos, hacia selección *r* o *K*, respectivamente.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a Mario Fariñas y Luis Balaguer por brindarnos sus conocimientos acerca de la aplicación de análisis de ordenamiento y plasticidad fenotípica de las plantas, respectivamente, que nos fueron muy útiles en la realización del presente trabajo y desarrollo profesional. La investigación fue parcialmente financiada por un proyecto MAB-UNESCO (SC/ECO/565/19.1) a J. A. S.

LITERATURA CITADA

- ALBERT, D., A. MARTELL, P. HERRERA y VIGIL-ESCALERA. 2000. Fenología de *Trichospermum grewiifolium* (A. Rich.) Kosterm. (*Tiliaceae*). Acta Botánica Cubana 140: 1-8.
- ALTSCHULER, M. y J. M. MASCARENHAS. 1982. Heat shock proteins and effects of heat shock in plants. *Plant Molecular Biology* 1:103-115.
- ÁLVAREZ, A. y A. PEÑA. 1984. Empleo del ácido sulfúrico como tratamiento pregerminativo de semillas de *H. elatus*. Boletín Técnico Forestal 1: 1-14.
- BAZZAZ, F. A. 1996. Plants in changing environments: linking physiological, population, and community ecology. Cambridge University, Cambridge.
- BETTEY, M. y W. E. FINCH-SAVAGE. 1998. Stress protein content of mature *Brassica* seeds and their germination performance. *Seed Science Research* 8: 347-355.
- BEWLEY, J. D. 1997. Seed germination and dormancy. *The Plant Cell* 9: 1055-1066.
- BEWLEY, J. D. y M. BLACK. 1982. Physiology and biochemistry of seeds in relation to germination. Vol. 2. Springer-Verlag, Berlin.
- BEWLEY, J. D. y M. BLACK. 1994. Seeds. Physiology of development and germination. Plenum Press, New York.
- BLISS, D. y H. SMITH. 1985. Penetration of light into soil and its role in the control of seed germination. *Plant, Cell and Environment* 8: 475-483.
- BRADFORD, K. J. 1995. Water relations in seed germination. Pp. 351-396, in J. Kigel & G. Galili (eds.): *Seed development and germination*. New York, Basel, Hong Kong.
- BRADFORD, K. J. y O. A. SOMASCO. 1994. Water relations of lettuce seed thermoinhibition. I. Priming and endosperm effects on base water potential. *Seed Science Research* 4: 1-10.
- BRAY, C. M. 1995. Biochemical processes during the osmopriming of seeds. Pp. 767-789, in J. Kigel & G. Galili (eds.): *Seed development and germination*. New York, Basel, Hong Kong.
- COOPER, P. y D. T. HO. 1983. Heat shock proteins in maize. *Plant Physiology* 71: 215-222.
- DALLING, J. W. 1995. The effect of the litter and soil disturbance on seed germination in upper montane rain forest, Jamaica. *Caribbean Journal of Science* 3: 223-229.
- EL-SHARKAWI, H. M. y I. SPRINGUEL. 1977. Germination of some crop plant seeds under reduced water potential. *Seed Science and Technology* 5: 677-688.
- FARIÑAS, M. R. 1996. Análisis de la vegetación y sus relaciones con el ambiente mediante métodos de ordenamiento. Centro de Investigaciones Ecológicas de los Andes (CIELAT), Mérida, Venezuela.
- FENNER, M. 1985. *Seed ecology*. Chapman & Hall, Londres.
- HAND, D. J., G. CRAIG, M. TAKAKI y R. E. KENDRICK. 1982. Interactions of light and temperature on seed germination of *Rumex obtusifolius* L. *Planta* 156: 457-468.
- HENCKEL, P. A. 1964. Physiology of plants under drought. *Annual Review of Plant Physiology* 15: 363-386.
- HENCKEL, P. A. K. L. MARTYANOVA y L. S. ZUBOVA. 1964. Production experiments on pre-sowing drought hardening of plants. *Soviet Plant Physiology* 11: 457-461.
- HERRERA, R., D. ULLOA, O. VALDÉS-LAFONT, A. PRIEGO y A. VALDÉS. 1997. Ecotechnologies for the sustainable management of tropical diversity. *Nature & Resources* 33: 2-17.
- HEYDECKER, W. 1977. Stress and seed germination. Pp. 240-282, in A. A. Khan (ed.): *The physiology and biochemistry of seed dormancy and germination*. Elsevier/North-Holly, Amsterdam.
- INTERNATIONAL SEED TESTING ASSOCIATION, ISTA 1999. International rules for seed testing. *Seed Science and Technology*, 27 Supplement.
- KHAN, A. A. 1992. Preplant physiological seed conditioning. Pp. 131-181, in J. Janick (ed.): *Horticultural Reviews*. John Wiley, New York.
- LIN, CH-Y., J. K. ROBERTS y J. L. KEY. 1984. Acquisition of thermotolerance in soybean seedling. *Plant Physiology* 74: 152-160.
- LORTIE, C. y L. W. AARSEN. 1996. The specialization hypothesis for phenotypic plasticity in plants. *International Journal of Plant Sciences* 157: 484-487.
- MCDONALD, M. B. 2000. Seed priming. Pp. 286-325, in M. Black & J. D. Bewley (eds.): *Seed technology and its biological basic*. Sheffield, Academic Press, Londres.
- MCKERSIE, B. D. y D. T. TOMES. 1980. Effects of dehydration treatments on germination, seedling vigour, and cytoplasmic leakage in wild oats and birdsfoot trefoil. *Canadian Journal of Botany* 58: 471-476.
- MEDINA, C. y L. CARDEMIL. 1993. *Prosopis chilensis* is a plant highly tolerant to heat shock. *Plant Cell and Environment* 16: 305-310.
- MILBERG, P. y B. B. LAMONT. 1997. Seed/cotyledon size and nutrient content play a major role in early performance of species on nutrient-poor soils. *New*

TRATAMIENTOS ROBUSTECEDORES EN SEMILLAS DE ÁRBOLES PIONEROS

- Phytologist 137: 665-672.
- MUÑOZ, B. 1998. Patrones morfológicos y fisiológicos en semillas de algunas especies arbóreas pioneras. Inédito, Tesis de Maestría. IES. CITMA, Ciudad de La Habana, Cuba.
- MUÑOZ, B. y J. A. SÁNCHEZ. 2000. Patrones seminales en especies arbóreas pioneras y su relación con el continuum *r-K*. Acta Botánica Cubana 143-149: 18-24.
- OROZCO-SEGOVIA, A., M. E. SÁNCHEZ-CORONADO y C. VÁZQUEZ-YANES. 1993. Effect of maternal light environment on seed germination in *Piper auritum*. Functional Ecology 7: 395-402.
- RODRÍGUEZ, A. 2000. Flora de Cuba. Fascículo 3(5). Koeltz Scientific Books, Königstein, Alemania.
- SÁNCHEZ, J. A., B. MUÑOZ y J. FRESNEDA. 2001. Combined effects of hardening hydration-dehydration and heat shock treatments on the germination of tomato, pepper and cucumber. Seed Science and Technology 29: 691-697.
- SCHULZ, J. P. 1960. Ecological studies on rainforest in northern Surinam. Amsterdam, Holanda.
- SULTAN, S. E. 1987. Evolutionary implications of phenotypic plasticity in plants. Evolutionary Biology 21: 127-178.
- THANOS, C. A. y K. GEORGHIOU. 1988. Osmoconditioning enhances cucumber and tomato seeds germinability under adverse light conditions. Israel Journal of Botany 37: 1-10.
- THOMPSON, K. y G. MASON. 1977. Seed germination in response to diurnal fluctuations of temperature. Nature 267: 147-149.
- VÁZQUEZ-YANES, C. y A. OROZCO-SEGOVIA. 1992. Effects of litter from a tropical rainforest on tree seed germination and establishment under controlled conditions. Tree Physiology 11:391-400.
- VÁZQUEZ-YANES, C. y A. OROZCO-SEGOVIA. 1994. Signals for seeds to sense and respond to gaps. Pp. 209-235, in A. Caldwell, M. Marlyn & R.W. Pearcy (eds.): Exploitation of environmental heterogeneity by plants Academic Press, Londres.
- VÁZQUEZ-YANES, C. y H. SMITH. 1982. Phytochrome control of seed germination in the tropical rain forest pioneer trees (*Cecropia obtusifolia* and *Piper auritum*) and its ecological significance. New Phytologist 92: 477-485.
- VIERLING, E. 1991. The roles of heat shock proteins in plants. Annual Reviews Plant Physiology Plant Molecular Biology 42: 579-620.
- VILAMAJÓ, D., L. MENÉNDEZ y A. SUÁREZ. 1988. Características Climáticas. Pp.61-74, in R. Herrera, L. Menéndez, M. E. Rodríguez & E. E. García (eds.): Ecología de los Bosques Siempreverdes de la Sierra del Rosario, Cuba. Proyecto MAB N°. 1, 1974-1987. ROSTLAC, Montevideo, Uruguay.
- VILAMAJÓ, D. y L. MENÉNDEZ. 1988. Fenología de algunas especies importantes en Sierra del Rosario. Pp. 243-260, in R. Herrera, L. Menéndez, M. E. Rodríguez & E. E. García (eds.): Ecología de los Bosques Siempreverdes de la Sierra del Rosario, Cuba. Proyecto MAB N°. 1, 1974-1987. ROSTLAC, Montevideo, Uruguay.
- WELBAUM, G. E. y K. J. BRADFORD. 1991. Water relations of seed development and germination in muskmelon (*Cucumis melo* L.). VI. Influence of priming on germination responses to temperature and water potential during seed development. Journal Experimental Botany 42: 393-399.
- WELBAUM, G. E., Z. SHEN, M. O. OLUOCH y L. W. JETT. 1998. The evolution and effects of priming vegetable seeds. Seed Technology 20: 209-235.
- WHITMORE, T.C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. Ecology 70: 438-536.

Recibido 19 de febrero de 2002; revisado 20 de febrero de 2003; aceptado 16 de abril de 2003 .