

## DORMANCIA

Y

## GERMINACIÓN

MICHAEL T. SMITH, BEN S. P. WANG, Y  
HERIEL P. MSANGA

Universidad de Natal, Durban, Sudáfrica;  
Estación Forestal de Investigación Petawawa,  
Recursos Naturales de Canadá, Ontario, Canadá; y  
Programa Nacional de Semillas de Árboles, Tanzania, respectivamente

### LATENCIA, GERMINACIÓN Y ADAPTACIÓN

La fase de semilla es la etapa más importante del ciclo de vida de las plantas superiores en cuanto a supervivencia; la latencia y la germinación son mecanismos naturales que aseguran esto. Con frecuencia, la semilla está bien equipada para sobrevivir largos períodos de condiciones desfavorables, y el embrión está protegido por una o varias capas de otros tejidos. Estos incluyen el endospermo, el perispermo, tegumentos y tejidos del fruto, los cuales protegen al embrión de daño físico y lo nutren (en el caso del endospermo); todos contribuyen a diseminar las semillas después de la abscisión. Como veremos, estas capas circundantes juegan un papel importante en la regulación de la latencia y la germinación. Para muchas especies arbóreas nativas del hemisferio norte, con las semillas madurando y dispersándose desde el final del otoño, hasta el principio de la primavera, la latencia es una característica adquirida para llevarlas a través de las condiciones invernales listas para germinar la siguiente primavera. De manera similar, para las semillas de especies de árboles tropicales que maduran y se dispersan durante la estación seca y caliente, la latencia evita

la germinación hasta la llegada de la estación lluviosa.

Sin embargo, la mayoría de las semillas de árboles tropicales no tienen latencia y pueden germinar fácilmente después que la semilla cae, siempre que exista humedad disponible. La mayoría de las semillas recalcitrantes, debido a la falta de sequedad en la maduración y el hecho que los procesos de crecimiento y germinación del embrión constituyen un proceso continuo, no muestran una interrupción del desarrollo. En algunas especies, como *Hopea ferrea*, la radícula emerge con una cubierta similar a un mucílago, con lo cual protege la radícula para que no se seque. Sin embargo, las semillas de algunas especies tropicales y subtropicales tienen una latencia impuesta por el tegumento. Otros tipos de latencia en semillas de especies de árboles tropicales y subtropicales incluyen una latencia combinada por el tegumento y el embrión en *Podocarpus falcatus* (Wolf y Kamondo, 1993); una restricción mecánica de la testa en *Podocarpus usambarensis*, y latencia del embrión en *Warburgia salutaris* (Msanga, 1998); y latencia morfofisiológica en *Taxus mairei* y *Myrica rubra* (Chien, 1997; Chien *et al.*, 1998). Según Msanga (1998), un 70% de las semillas de 122 especies de árboles nativos en Tanzania, son no latentes, 29% muestran latencia

relacionada con la testa, y menos de 1% muestran una latencia doble. En el sureste de Asia, se ha atribuido la latencia principalmente a problemas de la testa (Hor, 1993).

En los trópicos húmedos, con frecuencia, no hay requisito de latencia para la semilla puesto que el microclima siempre es favorable para la germinación de la semilla y para el establecimiento de la plántula inmediatamente después de la dispersión de las semillas (Wolf y Kamondo, 1993). Sin embargo, la latencia impuesta por la testa se encuentra comúnmente en las especies que crecen en áreas semiáridas y áridas en los trópicos. El grado de latencia entre, y dentro de, lotes de semillas de la misma especie varía con la procedencia, año de cosecha y árboles individuales (Poulsen, 1996; Wolf y Kamondo, 1993). Aunque las semillas de muchas especies tropicales no tienen latencia, la germinación de algunas especies de árboles se retrasa como si fueran latentes (Ej. *Diospyros kirkii*, *Moringa oleifera* Lam.) (Albrecht, 1993; Msanga, 1998). Es especialmente interesante notar que aun semillas de muchas especies recalcitrantes muestran una germinación retardada (Ej. *Allanblackia stuhlmannii*, *Strychnos cocculoides*, *Xymalos monospora*, *Ocotea usambarensis*) (Msanga, 1998).

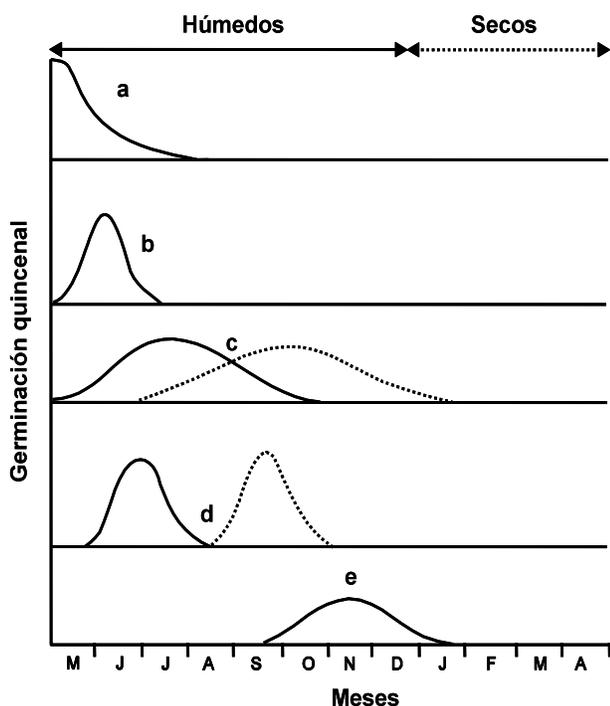


Figura 1. Algunas estrategias de germinación de semillas mostradas por árboles tropicales (adaptado de Garwood, 1986). La duración de las estaciones húmedas y secas, y el momento de la germinación son completamente arbitrarias y pueden variar considerablemente entre diferentes tipos forestales.

Además de los ejemplos bastante claros de latencia impuesta por la testa, como lo representan muchas leguminosas es importante notar la gran variedad vista en la sincronía de la germinación y la gama, con frecuencia extensa, en la cual puede ocurrir, aun en los trópicos húmedos. Esto es ilustrado en forma de diagrama en la figura 1. En el ejemplo demostrado hay un período húmedo relativamente largo y un período seco un poco más corto de 4 meses. Las formas de los datos de germinación quincenal (adaptada de Garwood 1986) y su duración son algo arbitrarias, pero no obstante demuestran cinco estrategias.

Lo que puede considerarse como una estrategia recalcitrante se ve en (a), donde la germinación es casi inmediata, alta y disminuye rápidamente. Es obvio que muchos acontecimientos en la pregerminación deben haber estado ocurriendo durante el desarrollo en la planta madre, puesto que no hay una fase de retraso en la germinación (que se ve en (b), sin embargo). El patrón más típico de dispersión seca, seguido de imbibición y un solo punto culminante de germinación sincrónica en (b) podría considerarse como representativo de semillas sin ninguna latencia significativa impuesta por la testa. Tal patrón tan exactamente sincrónico puede verse en especies forestales que se establecen rápidamente. La estrategia de germinación ilustrada en (c) representa una aproximación de la germinación maximizada en el tiempo, para así ampliar la gama de circunstancias o lugares para la germinación. El patrón bimodal puede verse como un beneficio "adicional" para aumentar al máximo esta estrategia aún más. El patrón bimodal mostrado en (d) alcanza esencialmente la misma distribución temporal que el patrón unimodal en (c), pero con un elemento mayor de sincronía. Un modelo cauto "a prueba de fallas" se muestra en (e), donde el momento de germinación se programa para que ocurra solamente después de un número de unidades favorables de tiempo hídrico que han sido permitidas (Bradford, 1996).

## LOS BOSQUES TROPICALES DEL MUNDO

Los bosques tropicales se han clasificado en tipos húmedos siempre verdes, húmedos deciduos y, secos deciduos, y representan el 20%, 10% y 20% de los 2,950 millones de hectáreas de bosques en el mundo, respectivamente (Borota, 1991). Algunos de los principales árboles con importancia económica se presentan en el Cuadro 1, aunque no debe olvidarse el valor ecológico de otras especies. Desafortunadamente, con frecuencia estos dos objetivos continuamente están en conflicto, aunque la

silvicultura sostenible demanda la integración de objetivos de conservación y económicos.

**Cuadro 1. Árboles tropicales importantes, en orden alfabético por Región Geográfica. (adaptado de Borota, 1991)**

África	América	Australasia
<i>Burkea</i>	<i>Anacardium</i>	<i>Acacia</i>
<i>Ceiba</i>	<i>Andira</i>	<i>Azelia</i>
<i>Celtis</i>	<i>Bombacopsis</i>	<i>Dalbergia</i>
<i>Entandrophragma</i>	<i>Caesalpinia</i>	<i>Dipterocarpus</i>
<i>Khaya</i>	<i>Carapa</i>	<i>Dryobalanops</i>
<i>Maclura</i>	<i>Cedrela</i>	<i>Eucalyptus</i>
<i>Ocotea</i>	<i>Guarea</i>	<i>Gonostylus</i>
<i>Peltophorum</i>	<i>Ocotea</i>	<i>Melaleuca</i>
<i>Podocarpus</i>	<i>Swietenia</i>	<i>Pterocarpus</i>
<i>Triplochiton</i>	<i>Virola</i>	<i>Shorea</i>
		<i>Tectona</i>

## FACTORES QUE AFECTAN LA GERMINACIÓN Y CALIDAD DE LA SEMILLA

### ALCANCE Y OTROS DATOS REGIONALES

Como quizás es evidente en el cuadro 2, el tema es extenso y se esparce en muchas publicaciones. Se han publicado algunos manuales de semillas de árboles (Kamra, 1989; Ng, 1996; Poulsen *et al.*, 1998). Otros reportes están disponibles en una base regional para Australia, Brasil, Colombia, Costa Rica, Cuba, las Islas Salomón y Tailandia (Cavanagh, 1987; Chaplin, 1988; Figliolia, 1985; Ortiz, 1995; Pena y Montalvo, 1986; Quirros y Chavarría, 1990; Trivino *et al.*, 1990; Turnbull y Doran, 1987; Uetsuki, 1988). Un manual que presenta un marco práctico para llevar a cabo investigación de campo sobre la biología reproductiva de árboles forestales de Asia ha sido recientemente publicado (Ghazoul, 1997), y en el capítulo 1 de este volumen, Flores discute aspectos de la biología de semillas de árboles.

### CARACTERÍSTICAS HEREDADAS DE LAS SEMILLAS

En general hay muchos factores que influyen en la germinación de semillas, y con frecuencia los efectos heredados en la germinación de semillas de árboles tropicales y subtropicales muestran diferencias de aquéllas de especies de clima templado. Los siguientes se consideran componentes importantes de la germinación de semillas de árboles tropicales y

subtropicales: modo de germinación de la semilla, restricciones morfológicas y fisiológicas, el carácter continuo ortodoxo – intermedio – recalcitrante, y el polimorfismo de la semilla.

### MODO DE GERMINACIÓN DE LA SEMILLA

Se pueden reconocer tres distintos comportamientos de germinación de semillas: epígeo, hipógeo e intermedio (Msanga, 1998). Además, el comportamiento desconocido relativamente, de germinación criptógea se encontró en varias especies de árboles y arbustos que crecen en los trópicos de sabana (Jackson, 1974). La germinación epígea se considera rápida y sincrónica en contraste con el modo más lento de criptógea (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1993), que es más frecuente en las semillas más grandes (Bazzaz y Pickett, 1980). En un estudio de 64 especies leguminosas del bosque amazónico, se observó la germinación hipógea solamente en semillas grandes que medían más de 3.1 cm de largo, mientras que en semillas pequeñas de menos de 1 cm de largo, la germinación epígea predomina (Moreira y Moreira, 1996). La germinación hipógea estuvo también más frecuente en especies asociadas con hábitats inundados por temporadas.

La Figura 2 muestra estos diferentes patrones de germinación con sus descripciones.

*Germinación epígea* - Este es el comportamiento de germinación más común y ocurre en la mayoría de las especies coníferas y latifoliadas cuando los cotiledones son sacados sobre la tierra debido al alargamiento del hipocotilo, por ejemplo, *Acacia*, *Azelia*, *Diospyros*, *Jucbernadia*, *Juniperus procera*, *Pinus* y *Tamarindus* (Fig. 2a).

*Germinación hipógea* - Este tipo de germinación ocurre solamente en las semillas de latifoliadas en las cuales los cotiledones permanecen debajo de la tierra mientras que el epicótilo se alarga, como en la *Agelaea heterophylla*, *Allanblackia stuhlmannii*, *Antiaris toxicaria*, *Khaya anthotheca*, *Ocotea usambarensis* y *Quercus* spp. (Fig. 2b).

*Germinación intermedia (entre epígea e hipógea)* – Se puede distinguir dos tipos. En el primero, la testa se rompe y la radícula emerge a través del final de la cicatriz y se desarrolla en una raíz pivotante, entonces los cotiledones se despliegan para soltar el brote que se está desarrollando, como lo representan *Bauhinia petersiana*, *Clerodendrum cephalanthum* y *Uapaca kirkiana*; en el segundo, los cotiledones permanecen dentro de la testa pero son elevados sobre la tierra, como lo representan *Dipterocarpus* y *Rhizophora* (Fig 2c).

**Germinación criptógea** - Este tipo de germinación de semilla, en el cual nuevos brotes surgen debajo de la tierra a pesar de que la semilla germinó en la superficie, presentándose en varias especies de árboles y arbustos de la sabana, por ejemplo, *Combretum binderanum*, *C. molle*, *C. fragrans* y *C. sericeum*. Aparentemente este tipo de germinación se desarrolló como una adaptación a un medio ambiente sometido por largo tiempo a quemadas anuales, y sirve para reducir la pérdida de agua (Jackson, 1974) (Fig. 2d).

También es interesante mencionar que, a diferencia de las semillas de árboles en la región templada, donde la radícula siempre sale del extremo micropilar de la semilla al menos que la germinación sea anormal, la germinación de algunas especies de árboles tropicales como *Hopea ferrea* y *Markhamia lutea* tienen radículas que brotan del medio de las semillas (Msanga, 1998; Pukittayacamee, 1996).

**Cuadro 2. Características de flores, frutos y semillas de algunas semillas tropicales por familia y género**

R: Indica los Géneros Recalcitrantes

Familia	Géneros	Flores	Masa de semilla, Frutos (mg)	Nodulación Micorriza	Latencia
Anacardiaceae	<i>Spondias</i> <sup>1</sup> <i>Schinus</i> <sup>2</sup> <i>Schinopsis</i> <i>Sclerocarya</i> <sup>R</sup> <i>Lannea</i> <sup>R</sup>	Pequeñas, 4-5 carpelos unidos; 1 óvulo 3 carpelos unidos; 1 óvulo	Usualmente drupa; semilla sola con endospermo delgado o sin él; Cotiledones carnosos <sup>1</sup> (3800) <sup>2</sup> (30)		Sí: ¿Inhibidores carnosos? ¿Cubierta interna leñosa? <sup>2</sup> (10-30 días)
Apocynaceae	<i>Aspidosperma cruenata</i> <sup>1</sup> <i>Hancornia</i> <sup>R</sup>	Grandes, 2 carpelos unidos o libres, frutos en pares; fruto fresco no dehiscente o seco, partidos	<sup>1</sup> Semilla, ondulado (871) "follicarium", folículo, "lomentarium"		¿No?
Bignoniaceae	<i>Tabebuia rosea</i> <sup>1</sup> <i>Spathodea</i> <i>Jacaranda</i> <sup>2</sup>	Corola vistosa de forma acampanada o de embudo, un solo ovario superior; numerosos óvulos planos, semillas aladas	Cápsula de varias semillas, 2 lóculos <sup>1</sup> (35) <sup>2</sup> (5), Anfisarco "ceratium", o cápsula septicidal		¿No?
Bombacaceae	<i>Bombacopsis quintata</i> <sup>1</sup> <i>Ceiba pentandra</i> <sup>2</sup> <i>Ochroma</i> <sup>3</sup> <i>Bombax</i> <sup>4</sup> <i>Pachira</i> <sup>R</sup>	5 sépalos y pétalos-- a veces fusionados; verticilo. Epicáliz Muchos lóculos.	<sup>1</sup> Semilla, flotador (33) <sup>2</sup> semilla, flotador (74); <sup>3</sup> semilla con fibras como algodón, sin endospermo o con uno, reducido anfisarco, cápsula loculicida o septicidal <sup>4</sup> (9)		<sup>1</sup> No <sup>2,3</sup> Sí— ¿afinidades malváceas? <sup>4</sup> <15 °C dañino
Boraginaceae	<i>Cordia alliodora</i> <sup>1</sup> <i>Cordia aff. panicularis</i> <sup>2</sup>	Cimas desenrolladas: forma de bandeja o, Acampanada. Corola con 5 lóbulos, 2 carpelos fusionados-- 2-4 lóculos	<sup>1</sup> Fruto, helicóptero (6) 4 (rara vez 2) nuececillas o una drupa con o sin endospermo <sup>2</sup> (275)		¿No? ¿Principalmente hierbas/arbustos?
Burseraceae	<i>Aucoumea</i> <sup>1</sup> <i>Bursera</i> <i>Commiphora</i> <i>Dacryodes</i>	Panículas de flores pequeñas unisexuales; sépalos fusionados, pétalos libres, 3-5 carpelos; 2-5 lóculos	<sup>1</sup> (98) Drupa, a veces cápsula, sin endospermo		No
Leguminosae-Caesalpinioideae	<i>Acrocarpus</i> <sup>1</sup> <i>Azelia</i> <sup>2</sup>  <i>Baubinia</i> <sup>3</sup> <i>Cassia</i> <sup>4</sup>  <i>Caesalpinia</i> <i>Delonix</i> <i>Hymenaea</i> <sup>5</sup>  <i>Oxystigma</i> <i>Parkinsonia</i> <sup>6</sup>  <i>Peltogyne</i> <i>Swartzia</i> <i>Tamarindus</i> <sup>7</sup>	Legumbre, cámara, sámara con pétalos laterales (alas) más o menos irregulares y cáliz con 5 lóbulos diferentes; sépalos libres; cáliz con dientes cortos	Legumbre, cámara, sámara 15 semillas en vainas delgadas 26-10 semillas, vainas dehiscentes (4000)  3vaina dehiscente 4Por sí sola (9-32), vainas indehiscentes  5vaina indehiscente pesada 10 semillas (2000-6000)  62-6 semillas, vainas indehiscentes (76)  1-10 semillas, vainas 7 indehiscentes (714)	Nodulación Rhizobium	Sí 2No, 11-20 días  3Un poco 4Sí  5Sí  6Sí, 2-10 días  7Sí, 40-50 días
Canellaceae	<i>Warburgia</i> <sup>R</sup>	Flores axilares; pequeñas; 4-5 sépalos, 10 pétalos; 2-5 carpelos, un solo lóculo	Baya- 2 o más semillas; endospermo oleaginoso (100)		No, 15 días ¿Latencia Embrionaria?
Casuarinaceae	<i>Casuarina</i>	Muy reducidas, unisexuales; flores agregadas en forma de taza y desnudas; 2 carpelos fusionados	Frutos duros leñosos encerrados en bractéolas; nuez samaroides dispersada por el viento, (11) sin endospermo	Frankia y Micorriza	No, 11-23 días



Familia	Géneros	Flores	Masa de semilla, Frutos (mg)	Nodulación Micorriza	Latencia	
Myrtaceae	<i>Eucalyptus</i> <sup>1</sup>	Cimosas (en su mayor parte) o racimosas; 4-5 (comunmente) sépalos libres o reducidos/ausentes	<sup>1</sup> Por sí solos (0.25-18)	<sup>1</sup> Mycorrhizae <sup>2</sup> ¿?	No, 3-30 días	
	<i>Eugenia</i> <sup>2R</sup> <i>Melaleuca</i> <i>Metrosideros</i> <sup>3</sup>	4-5 pequeños pétalos libres; 1-5 lóculos, 2–muchos óvulos	<sup>2</sup> Baya carnosa (120-6000) (Rara vez drupa)	<sup>3</sup> Mycorrhizae <sup>4</sup> ¿?		
	<i>Syzygium</i> <sup>4R</sup>		<sup>3</sup> Por sí solos (0.057)			
			Si es seco: cápsula o nuez <sup>1</sup> "Capsiconium" <sup>4</sup> Poliembriónicos (333) Poco o sin endospermo			
Myristicaceae	<i>Cephalosphaera</i>	Pequeñas inconspicuas; inflorescencia incapitada, fasciculada o corimbiforme, sin pétalos, cáliz o 3 sépalos unidos, un solo óvulo; 1 ó 2 carpelos	En la madurez, el fruto fibroso se abre: 2-4 válvas: una sola semilla grande (baya) dehiscente (800-3700) embrión pequeño, endospermo grande con perispermo creciendo hacia dentro; arilo		No	
	<i>Myristica</i> <i>Virola</i> <sup>R</sup>					
Leguminosae-Papilionoideae	<i>Andira</i> <i>Calopogonium</i> <i>Dalbergia</i> <sup>1</sup>	Irregulares, pétalos laterales encerrados en una yema normal; 10 estambres	<sup>1</sup> Vaina plana indehiscente; 1-4 semillas; autogiro rodante (248)		<sup>1</sup> No	
	<i>Gliricida</i> <sup>2</sup>		<sup>2</sup> Vaina dehiscente, 3-10 semillas (90)		<sup>2</sup> No	
	<i>Lonchocarpus</i> <sup>3</sup>		<sup>3</sup> Fruto, autogiro rodante (143)			
	<i>Milletia</i> <i>Platylobium</i> <sup>4</sup> <i>Pterocarpus macrocarpus</i> <sup>5</sup> <i>Swartzia polyphylla</i> <sup>R</sup>		<sup>5</sup> Fruto, ondulator (337)	<sup>4</sup> Mycorrhizae	<sup>5</sup> Temperaturas alternantes es mejor	
Polygonaceae	<i>Triplaris</i> <sup>1</sup>	Flores pequeñas; solas o agrupadas en racimo; 3-6 sépalos – alargados en el fruto. Sin pétalos; 2-4 carpelos en un lóculo	<sup>1</sup> Fruto, helicóptero, (77); nuez triangular <sup>2</sup> (150-280) (endospermo abundante)	<sup>2</sup> Mycorrhizae	No	
	<i>Coccoloba</i> <sup>2</sup>					
Proteaceae	<i>Grevillea</i>	Espiga o cabeza de racimo; anillo de brácteas, irregular: 4 lóbulos de periantio; 2-4 escamas (pétalos) alternas. Ovario con un solo carpelo, 1 a varios lóculos; estilo persistente	Dispersión por viento (22) fruto un folículo con semilla alada; sin endospermo	Mycorrhizae	¿Impuesta por la testa?	
Sapotaceae	<i>Autranelia</i>	Producidas en fascículos, sépalos libres, dos verticilos de 2-4; 1 de 5. Igual número de pétalos; varios carpelos fusionados, varios lóculos, un solo óvulo	<sup>1</sup> Baya (800-6250) 1 a varias semillas, endospermo oleaginoso, testa ósea, embrión grande		¿Impuesta por la testa?	
	<i>Pouteria</i> <sup>1</sup> <i>Tieghemella</i>					
Sterculiaceae	<i>Guazuma</i> <i>Triplochiton scleroxylon</i>	Regulares en cimas Compuestas; 3-5 sépalos; 5 pétalos libres o fusionados; ovario con 2-12 carpelos; lóculos 2 o más óvulos	Cápsula seca indehiscente: 80-100 semillas o como bayas (310)		¿?	
Verbenaceae	<i>Gmelina</i> <sup>1</sup> <i>Petitita</i> <i>Premna</i> <i>Tectona</i> <sup>2</sup>	Irregulares en inflorescencias racimosas o cimosas. Cáliz y corola de 4 ó 5 lóbulos. Ovario de 2 (4,5) carpelos fusionados divididos en 4 (o más) lóculos. 1 óvulo por lóculo (falsos septos)	Pedregosos 1-2 semillas. Drupa a veces cápsula o esquizocarpo <sup>1</sup> (715) <sup>2</sup> (10000) Poco o sin endospermo		No, <sup>2</sup> 20-50 días <sup>2</sup> Germinación pobre	
Vochysiaceae	<i>Vochysia</i>	Irregulares en racimos compuestos; 5 sépalos; pétalos 1-5, tamaños diferentes; 3 carpelos fusionados, ovario con 3 lóculos	Cápsula de 3 cámaras con semillas aladas; sin Endospermo		No	
Zygophyllaceae	<i>Balanites</i> <sup>1</sup> <i>Bulnesia</i> <i>Guaiaicum</i>	Regulares, solas, en pares o cimas; 4-5 sépalos y pétalos libres; ovario de 5 carpelos fusionados, 5 lóculos, 1 a muchos óvulos	Cápsula partida en 5 partes (o baya o drupa) endospermo; semilla con pulpa <sup>1</sup> (2800)		Un poco, <sup>1</sup> 7-30 días	

Información de: Albrecht, 1993; Augspurger, 1986; Foster y Janson, 1985; Grubb y Coomes, 1997; Heywood, 1978; Jurado *et al.*, 1991; Spjut, 1994.

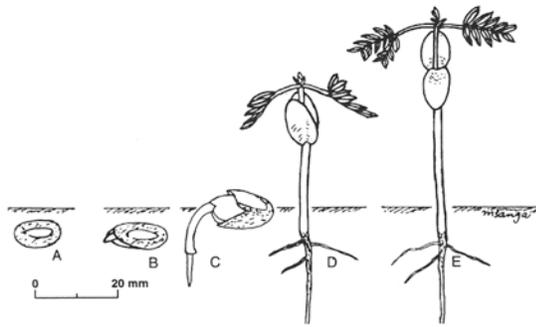


Figura 2a. Germinación epígea (Ej. *Albizia lebbek*) desde el momento de la siembra hasta el desarrollo completo de la plántula: A. al momento de la siembra; B. 5 días; C. 10 días; D. 15 días y E. 25 días después de la siembra (Msanga, 1998).

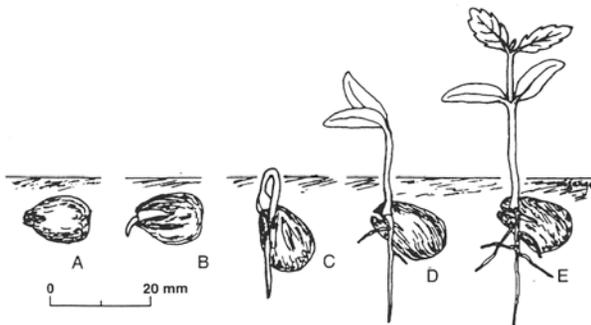


Figura 2b. Germinación hipógea (Ej. *Vitex keniensis*) desde el momento de la siembra hasta el desarrollo completo de la plántula: A. al momento de la siembra; B. 14 días; C. 21 días; D. 28 días y E. 35 días después de la siembra (Msanga, 1998).

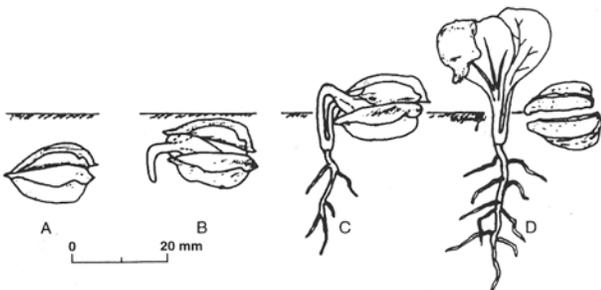


Figura 2c. Germinación intermedia (Ej. *Uapaca kirkiana*) desde el momento de la siembra hasta el desarrollo completo de la plántula: A. al momento de la siembra; B. 15 días; C. 20 días y D. 30 días después de la siembra (Msanga, 1998).

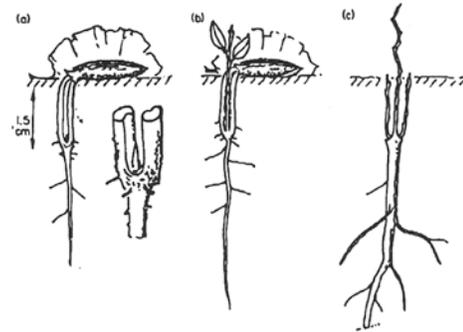


Figura 2d. Germinación criptógea (Ej. *Combretum sericeum*): 4 de enero de 1969 (a); 16 de enero de 1969 (b); 8 de junio de 1969 (c); plúmula original dañada, resultante del crecimiento de las yemas cotiledonares axilares desde la corona radical. (Jackson, 1974).

### RESTRICCIONES MORFOLÓGICAS Y FISIOLÓGICAS

El tiempo de la germinación puede controlarse no solamente por medio de mecanismos de dormancia (los cuales son controlados más fuertemente por cuestiones genéticas) sino también escogiendo el momento de la dispersión (que puede verse más como un resultado de la interacción ambiental-genómica). Por lo tanto, la germinación de la semilla es finalmente el resultado de interacciones como florecimiento, polinización, desarrollo de la semilla, su dispersión y el establecimiento de plántulas. Desde el punto de vista de desarrollo, la flor, el fruto y las semillas constituyen un continuo morfológico y así ejercen colectivamente una poderosa influencia en la dormancia y germinación de la semilla. Primack (1987) indicó que la pared del fruto puede determinar varios aspectos de la germinación de la semilla. La pared del fruto puede partirse en el momento de madurez en cápsulas, vainas y folículos o puede seguir siendo una capa protectora dura en nueces, cariopses y achenios. Además, la pared del fruto puede envolver las semillas con tejidos carnosos suaves y nutritivos como se ve en bayas y pomos. Los residuos de la estructura del fruto que queden determinarán su ambiente cercano físico y químico, y tendrán un efecto dominante en la germinación. Finalmente, la testa, que se originó de los integumentos del óvulo, también ejerce una influencia en la germinación.

En el cuadro 2 se dan algunas diferencias que existen entre familias, géneros y aún dentro de especies, en cuanto al tamaño y tipo de frutos para algunos de los géneros de árboles tropicales. La clasificación de tipos de frutos se ha tomado de la reciente revisión hecha por Spjut (1994), junto con información de diversas fuentes de pesos de frutos. Reconocemos que probablemente este cuadro realza los muchos vacíos en nuestro conocimiento, pero

esperamos que sirva como un incentivo para estudios posteriores.

La mayoría de los árboles dan frutos con modificaciones distintivas para la dispersión por desprendimiento explosivo, viento o consumo por aves y mamíferos. Es digno de mención que Corner (1954) distinguió entre semillas megaspermas y microaspermas en las familias de plantas tropicales, y que el grupo megasperma incluía las familias Annonaceae, Bombacaceae, Burseraceae, Connaraceae, Dipterocarpaceae, Ebenaceae, Fagaceae, Guttiferae, Lauraceae, Lecythidaceae, Myristicaceae, Palmae y Sapotaceae, muchas de las cuales están bien representadas en el cuadro 2.

La propiedad de mantener el tamaño de la semilla razonablemente constante dentro de especies, mientras que todos los otros órganos de la planta muestran alta plasticidad, ha sido atribuido al mantenimiento de continuidad entre generaciones (Harper *et al.*, 1970).

Como puede verse en el cuadro 2, el tamaño de la semilla varía a través de varios órdenes de magnitud, con *Cocos nucifera* en un extremo (600 g) mientras que *Eucalyptus* spp. (0.25 a 18 mg) y *Metrosideros* (0.057 mg) están en el otro extremo. También se ha indicado que los frutos carnosos son muy comunes en la mayoría de los bosques tropicales, con frecuencia excediendo el 70%, mientras que frecuencias menores de 18 a 63% han sido documentadas en los bosques de Queensland, Australia (Willson *et al.*, 1989).

### LATENCIA Y EL PROCESO DE CONTINUIDAD ORTODOXO – INTERMEDIO – RECALCITRANTE

Nos hemos abstenido de definir latencia y germinación hasta este momento por dos razones. Primero, aunque es claro que estas etapas son quizás evidentes intuitiva y morfológicamente, las definiciones bioquímicas todavía son deficientes (Bewley, 1997; Hilhorst y Torop, 1997). Por lo general, la latencia se considera una suspensión temporal de crecimiento visible (esto es, germinación) y para muchas semillas la fase final de desarrollo, lo que implica una significativa pérdida de agua y el inicio de inactividad en el estado metabólico. Sin embargo, esta definición se formula para abarcar las plantas de cultivo más importantes para el hombre. En este sentido, cuando se proporciona una temperatura, agua y oxígeno adecuados, y no ocurre la germinación, la semilla se considera latente. Tradicionalmente, la latencia se ve como impuesta por la testa o el embrión, o una combinación de ambas. Mientras que la latencia

impuesta por la testa en las leguminosas ha sido bien estudiada y los pretratamientos para romper este tipo de latencia se discutirán posteriormente, para el caso de las especies de árboles tropicales, es necesario contar con ejemplos de buenos estudios de los mecanismos de imposición de los otros tipos de latencia. También, en vista de los diversos síndromes mencionados en la Introducción, podría ser más apropiado considerar que las semillas de árboles tropicales se encuentran en tres categorías de **germinación**: germinación impuesta por la testa, germinación inmediata y germinación retrasada. Estas se traslapan o quizás se integran a las tres categorías de **almacenamiento** de semillas: ortodoxas, intermedias y recalcitrantes. De hecho, se puede hacer la pregunta: ¿en las semillas de árboles tropicales a qué grado el secado de maduración a bajos contenidos de humedad (semillas ortodoxas) es un atributo obligado o facultativo?. Las semillas de muchas especies de árboles de los bosques tropicales húmedos son recalcitrantes y listas para germinar al caerse al suelo siempre que haya humedad disponible (varias Dipterocarpeas tales como: *Dipterocarpus grandiflorus*, *Hopea ferrea*, *Shorea* spp.), mientras que algunas de las especies como *Podocarpus macrophyllus*, y especies de mangles como *Rhizophora* germinan en el árbol madre. Las semillas de estas especies tienen la longevidad más corta y completan sus procesos de germinación muy rápidamente. Contrariamente, algunas semillas recalcitrantes en África germinan muy lentamente (Ej. *Bersama abyssinica* alcanza un 45% de su germinación después de 7 semanas y 70% después de 10 semanas de haberse sembrado). Se ha reportado que la germinación más lenta de semillas recalcitrantes alcanzó 12% 2 meses después y 70% 3 meses después de la siembra. (Msanga, 1998). Ver también Figura 1, que demuestra gráficamente estos aspectos.

En la región subtropical de Taiwán, las semillas recalcitrantes de varias especies de árboles como *Beilschmiedia erythrophloia*, *Cinnamomum subavenicum*, *Litsea acuminata*, *Neolitsea variabilissima* y *Podocarpus nagi* requieren tratamiento frío-húmedo para máxima germinación (Lin, 1994).

Para semillas de especies de árboles ortodoxas no latentes como *Acacia drepanolobium*, *Albizia anthelmintica*, *A. tanganyicensis*, *Eucalyptus camaldulensis* Den, *E. globulus*, *E. muculata*, *E. paniculata*, *Gliricidia sepium*, *Samanea saman* y la mayoría de las especies recalcitrantes, la germinación usualmente se completa entre 3 y 14 días. Las semillas de otros árboles tropicales como *Faidherbia*, *Cassia* y *Delonix* tienen una latencia impuesta por la testa de la semilla y requieren un tratamiento de escarificación físico o químico para

vencer su latencia. Esto permite que tanto el agua como el oxígeno, o ambos entren en las semillas y permitan que el embrión venza la restricción mecánica de tejidos circundantes. Latencia impuesta por la testa de la semilla es la causa principal de muchos problemas de germinación de semillas de árboles tropicales y se discute más adelante en la sección titulada Pretratamientos para Vencer la Latencia.

## POLIMORFISMO DE SEMILLAS

Por lo general, la distribución de frecuencia del tamaño y forma de semillas de plantas individuales o poblaciones es una distribución continua, normal o sesgada. En plantas que muestran polimorfismo de semillas, se ven dos o más patrones de distribución claramente definidos (Harper *et al.*, 1970). Atributos como tamaño, forma, latencia de la semilla, o estructuras internas son algunas de las formas como puede manifestarse el polimorfismo.

Por ejemplo, se han observado tres tipos de semillas en la leguminosa *Ononis sicula* del desierto israelí, cuyas semillas son polimórficas en color, tamaño, peso y permeabilidad de agua. Las especies sudamericanas de *Ormosia* producen semillas rojas y bicolors (negras y rojas), cuya producción parece variar mucho. Mientras que las semillas rojas son susceptibles a ataques de brúcidos, las semillas bicolor son altamente tóxicas y rara vez son atacadas por brúcidos (Van Staden *et al.*, 1989).

Los cambios de color de la testa, con frecuencia, están asociados con el comienzo de impermeabilidad durante la maduración de la semilla y hay evidencia que el color de la testa está controlado por un solo gen (Egley, 1989). El valor adaptativo de este polimorfismo es claramente evidente: se ha visto que las semillas anaranjadas de *Platylobium formosum* son menos latentes que las semillas negras cuando se estudiaron por dos años consecutivos (Morrison *et al.*, 1992).

Estos investigadores también estudiaron los patrones de latencia de algunas especies leguminosas comunes de Australia, y mostraron que el peso y volumen de la semilla estaban significativamente relacionados con las propiedades de semillas no latentes. Se distinguieron tres grupos: aquéllas con una fracción relativamente pequeña no latente en la madurez (0 a 10%) que se mantuvo a través del tiempo; aquéllas con una fracción relativamente grande no latente (10 a 40%) que mantuvieron latencia a través del tiempo, y aquéllas que poseían una fracción relativamente pequeña no latente cuya latencia disminuyó con el tiempo. Todavía debe determinarse hasta qué punto los patrones

mencionados anteriormente son evidentes en especies de árboles tropicales. La presencia de dos o más tipos de semillas distintos en frutos está bien documentada en especies herbáceas, Ej. *Xanthium* (Harper *et al.*, 1970). Augspurger y Hogan (1983) han indicado que *Lonchocarpus pentaphyllus* tiene frutos indehiscentes maduros que pueden contener uno, dos y tres (rara vez cuatro) semillas aladas; mientras que esto tuvo claras implicaciones para la dispersión, la influencia en la germinación todavía se desconoce. También se indicaron números variables de semillas por fruto para *Platypodium elegans*, *Dalbergia retusa* y *Pterocarpus rohrii*, pero, por otra parte, no hay evidencia clara de cómo este polimorfismo puede influir sobre la germinación. Es bien sabido que diferentes tamaños de semillas pueden mostrar diferencias marcadas en la germinación: semillas grandes y de tamaño mediano de *Syzgium cumini* dieron mejor germinación que las semillas más pequeñas (Ponnamal *et al.*, 1992); el tamaño de las semillas no influyó en el porcentaje de germinación en *Virola koschnyi*, aunque las semillas grandes produjeron plántulas más vigorosas (González, 1993).

A veces el patrón observado no es completamente consistente. Roy (1985) mostró que aunque el índice de germinación para semillas pequeñas de *Albizia lebbbeck* (L.) Benth. fue mayor que para semillas grandes, el porcentaje actual de germinación y el vigor de las plántulas fueron mayores para semillas más grandes. Esto contrasta con otro estudio (Prem Gupta y Mukherjee, 1989) donde se concluye un 62% de germinación para semillas grandes (0.1 g) de *A. lebbbeck* comparado con 74% para semillas pequeñas (0.08 g).

La germinación de tres clases de peso de *Acacia melanoxylon* R. Br. (fluctuando entre 0.0099 a 0.021 g) varió de 55% para semillas livianas a 95% para las semillas más pesadas (Gómez Restrepo y Piedrahita Cardona, 1994).

## MADUREZ DE LA SEMILLA Y MANEJO POST-COSECHA

Además de las características heredadas comentadas con anterioridad que pueden influir en la germinación, hay influencias y factores ambientales bajo el control de los científicos en semillas que quedan incluidos en este apartado. Algunos de éstos han sido identificados como: condiciones ecológicas del árbol madre, fecha de recolección de las semillas, calidad y tratamiento de las semillas, almacenamiento de las semillas (tratado en el capítulo 3 de este volumen) y pruebas de germinación de semillas. Todas las semillas, ortodoxas o recalcitrantes, requieren una recolección

oportuna al momento de su madurez o incluso antes, luego el manejo cuidadoso desde la recolección hasta el almacenamiento para obtener una mayor calidad física y fisiológica. Sin embargo, se ha observado una amplia gama de patrones reproductivos en árboles tropicales. Los patrones de floración y fructificación pueden ser continuos y predecibles; mostrando alguna estacionalidad (usando factores ambientales como fotoperíodo, temperatura y sequía); o ser un tanto irregular. En dipterocarpeas se ha indicado que la floración y fructificación pueden ocurrir una vez cada 2 ó 3 años, y en algunas especies puede ocurrir solamente cada 11 años (Jansen, 1974); solo algunas veces un tercio de la población forestal puede semillar a un mismo tiempo (Turner, 1990). Además, el número de flores que se desarrollan en frutos maduros puede variar enormemente, no solamente de una manera específica para la especie sino también de un año a otro. Aborto de flores y frutos puede ser considerable. Por ejemplo, en *Ceiba pentandra* menos de 0.1% de las flores maduran en el fruto, y solo 10% de los frutos una vez iniciada la madurez (Stevenson, 1981). Hace tiempo que se sabe que semillas inmaduras o no completamente secas afectan la germinación y el vigor de las semillas, y el escoger un momento óptimo para recolección es, con frecuencia, un requisito entre varios factores. Si la floración y fructificación son lentos, ningún momento de cosecha proporcionará semillas de una madurez uniforme. Mahedevan (1991) informó que variaciones en fructificación y maduración de la semilla de árbol a árbol en *Acacia nilotica*, *Albizia lebbek* y *Azadirachta indica* reforzaba el argumento en contra de un solo tiempo de recolección. Influencias genéticas marcadas también pueden operar, como se ve en las pruebas de procedencia de *Acacia mangium* de 20 localidades, que produjeron variaciones amplias en características y producción de semillas (Bhumibhamon *et al.*, 1994).

Con frecuencia, características como el color del fruto y del ala pueden proporcionar indicadores útiles de la madurez y germinación de la semilla. Para *Gmelina arborea*, frutos amarillos y amarillo-verdosos dieron una germinación más alta que los frutos verdes (Mindawati y Rohayat, 1994), mientras que en *Shorea pinanga* y *S. stenoptera*, la recolección de frutos con alas completamente pardas presentó una germinación final mucho mayor (Masano, 1988). Las condiciones más óptimas para la cosecha fueron presentadas por el estudio de Kosasih (1987) en *Shorea ovalis*. Cosechas realizadas en las semanas 9, 10 y 11, tiempo durante el cual ocurrieron cambios en la testa, mostrándo 13, 25 y 93% de germinación, al igual que una germinación más rápida. Se han reportado señas externas de madurez del fruto y técnicas de manejo de post-cosecha apropiadas para

18 especies de árboles de Colombia, dentro de las cuales se incluyen *Bombacopsis quinata*, *Calophyllum mariae*, *Cordia allodorata*, *C. gerascanthus*, *Didymopanax morotonii*, *Jacaranda copaia*, *Tabebuia rosea*, *Virola* spp. y *Zanthoxylum tachuelo* (Trivino *et al.*, 1990).

La posibilidad de un ataque de insectos existe en cualquier etapa de la producción de semillas, y depredación de semillas por insectos causa la abscisión selectiva de frutos jóvenes. Un rodal de *Cassia grandis* abortó el 95% de frutos iniciados, 81% de los cuales tenían daño ocasionado por insectos (Stevenson, 1981). Para información específica sobre ataque de insectos a las semillas ortodoxas durante almacenamiento, se recomienda referirse Howe (1972), mientras que Birch y Johnson (1989) tratan sobre la depredación de semillas específicamente en las leguminosas. Estudios de campo indican que las semillas pueden ser sometidas a ataque por temporadas, especialmente en el período cumbre de maduración. Hay información disponible sobre el ataque de gorgojos a dipterocarpeas (Khatua y Chakrabati, 1990; Kokubo, 1987). El ataque de gorgojos post-fertilización a *Syzgium cormiflorum* fue reportado con un valor superior al 70% (Crome e Irvine, 1986). Algunas veces el ataque de insectos se limita a los tejidos carnosos externos y ocasiona poco daño (Eusebio *et al.*, 1989). La mortalidad de la semilla de 30 a 35% para *Virola nobilis* una vez realizada la dispersión, fue referida al ataque de insectos (Howe, 1972), mientras que una cifra de 25% se presentó para frutos de *Ocotea tenera* en el árbol padre (Wheelwright, 1993).

Algunas veces se presentan ataques de *Bruchus* spp. a los frutos en el campo y se les trae al almacenamiento en las semillas maduras. Los ataques a *Acacia* spp. han sido bien documentados de manera específica (Hedlin y Eungwijarnpanya, 1984), mientras que el género *Caryedon* está propenso a atacar *Combretum*, *Cassia* y *Acacia* spp. (Howe, 1972). Eungwijarnpanya y Hedlin (1984), y Abdullah y Abulfatih (1995) han reportado el daño ocasionado por insectos en especies de *Acacia*, *Albizia*, *Bauhinia*, *Cassia*, *Dalbergia*, *Dipterocarpus*, *Shorea* y *Tectona*. Johnson y Siemens (1992) han indicado ataques de brúcidos a *Acacia farnesiana* y *Pithecellobium saman* en Ecuador y Venezuela, mientras que Howe *et al.* (1985) observaron un ataque a grande escala a las semillas de *Virola surinamensis* por gorgojos *Conotrachelus* alrededor de árboles que están dando frutos. En algunos casos, elementos tóxicos en la semilla pueden limitar significativamente la depredación de la semilla por insectos, como *Pentaclethra*. Leguminosas leñosas de Centroamérica forman dos grupos naturales por

peso de semilla: el peso medio de semilla de 3 g en 23 especies que tienen elementos tóxicos en la semilla y no son atacados por la larva del escarabajo brúcido, y el peso medio de semilla de 0.26 g en 13 especies que son atacadas por los escarabajos brúcidos (Harper *et al.*, 1970).

Las interacciones entre el daño por insectos y hongos, en algunos casos puede operar conjuntamente. Se encontró que el daño fluctuaba entre 50% en noviembre y más de 70% en febrero para las semillas de *Albizia lebbbeck* recolectadas en Madhya Pradesh (Harsh y Joshi, 1993). Un informe general sobre hongos de semillas puede encontrarse en Baker (1972) y Mittal *et al.* (1990). Tanto las semillas recalcitrantes como ortodoxas, albergan hongos, lo cual puede tener un impacto serio en la germinación. Mycock y Berjak (1990) examinaron siete especies de cultivo recalcitrantes y encontraron en todas un espectro de contaminantes fungosos; la proliferación de hongos se agravó con el almacenamiento. También fueron evidentes los hongos en las semillas ortodoxas de las especies de árboles tropicales de *Albizia*, *Cedrela*, *Entandrophragma*, *Gmelina*, *Khaya*, *Leucaena*, *Maclura*, *Terminalia* y *Triplochiton* (Gyimah, 1987). Se encontró una diversa y abundante microflora asociada con seis especies de *Eucalyptus* investigadas por Donald y Lundquist (1988). Tratamientos de agua caliente (50°C), esterilización superficial (10% de hipoclorito de sodio), o tratamiento fungicida (Captán) fueron efectivos para reducir los hongos y aumentar la germinación. El tamizado físico solo, por medio del cual se quitó la cascarilla fina de lotes de semillas, pudo reducir la contaminación por hongos de manera considerable. Bajo condiciones de campo, se vió que las hormigas ejercen un efecto positivo en la germinación de la semilla en *Hymenaea courbaril* al quitar pulpa carnosa y pulpa infectada con hongos (Oliveira *et al.*, 1995). Más detalles sobre la patología de la semilla se pueden encontrar en el capítulo 6, por Old *et al.* Generalmente se recolectan frutos recalcitrantes antes que alcancen su completa madurez debido a su corto periodo de recolección. Por consiguiente, deben manejarse con mucho cuidado transportándolos y procesándolos para limitar el ataque de hongos y de insectos y para aumentar al máximo la germinación. Se ha reportado el efecto del manejo de post-cosecha en la calidad de origen de las semillas recalcitrantes de *Azadirachta indica* (Poulsen, 1996). Se sabe desde hace mucho tiempo que las semillas inmaduras o procesadas inadecuadamente afectan su germinación y vigor. La recolección de frutos/semillas del suelo es conveniente y económico, pero por lo general, resulta en semillas de baja calidad si no se escoge el tiempo adecuadamente (Willan, 1985). En Brasil, se ha

hecho hincapié en reducir el tiempo de transporte de los frutos de *Gmelina arborea* en costales para prevenir pérdidas en germinabilidad (Woessner y McNabb, 1979). Willan (1985) indicó que los factores críticos para frutos recalcitrantes son ventilación, temperatura, contenido de humedad, prácticas en el vivero y manejo cuidadoso durante el transporte a distancias largas.

El procesamiento de frutos carnosos requiere la extracción oportuna para evitar la fermentación. Todos los frutos recalcitrantes deben secarse en la sombra y con buena ventilación. Las semillas de algunas especies recalcitrantes como *Bersama abyssinica* y *Trichilia emetica* requieren 4 días de maduración post-cosecha antes de ser procesadas (Msanga, 1998). *Shorea siamensis* y *S. roxburghii* también requirieron un período de maduración (Panochit *et al.*, 1984, 1986), al igual que *Persea kusanoi*, *Neolitsea acuminatissima* y *Cinnamomum philippinise* (Lin, 1994; Lin *et al.*, 1994). El manejo es especialmente crítico para germinar frutos/semillas intermedios y recalcitrantes que requieren secado lento bajo sombra y a temperaturas frescas (Ej. *Swietenia macrophylla*), luego lavándolos y macerándolos a fin de remover los tejidos (pulpa). Esto algunas veces puede ser difícil, especialmente en especies de semillas pequeñas, que permitan distinguir entre semillas completamente desarrolladas o semillas incompletas en su llenado. La separación por densidad, utilizando soluciones de glicol de polietileno o carbonato de potasio, proporciona una manera conveniente de realizar la separación entre las que "flotan", las que se "hunden" y los desperdicios (Hurley *et al.*, 1991; Tsuyuzaki 1993).

## PRETRATAMIENTOS PARA VENCER LA LATENCIA

La latencia en las semillas de árboles tropicales y subtropicales es predominantemente impuesta por la testa. Varios tratamientos efectivos y prácticos se han desarrollado para romper esta latencia. Cortar, remojar en agua caliente, y escarificación física o con ácido se han utilizado con buenos resultados con las semillas de muchas especies leguminosas de origen tropical y subtropical.

El papel de la testa de regular la imbibición es bien conocido en leguminosas, y las diferencias en permeabilidad de la testa que resultan de factores de maduración, daño mecánico durante la cosecha, o tratamientos de escarificación pueden interferir negativamente con la germinación causando daño de imbibición (Powell y Matthews, 1979, 1991). En la leguminosa tropical *Calopogonium mucunoides*, utilizada como forraje, el patrón de absorción de agua

fue característico para cada lote individual de semillas, y se asociaron tasas más altas de imbibición con semillas de calidad más baja (Souza y Marcos-Filho, 1993).

## ESTRUCTURA DE LA TESTA DE LEGUMINOSAS

Las propiedades impermeables de la testa de leguminosas al agua o gases, y su propiedad de proporcionar una restricción mecánica al embrión, se consiguen por medio de una combinación de propiedades estructurales y/o químicas, las cuales se han aclarado en estudios anatómicos y ultraestructurales. Mientras que la testa se ve como un impedimento para una germinación uniforme y rápida, se debe recordar que la testa, no obstante, cumple las funciones críticas de regular la absorción de agua, de proporcionar una barrera contra la invasión de hongos y reducir el escape del embrión durante la imbibición. Como Hanna (1984) indicó, lamentablemente la mayoría de las investigaciones se han dedicado a encontrar los mecanismos que mejoran la germinación en lugar de determinar los mecanismos implicados en el proceso.

Aunque el tema se ha investigado extensamente por más de cuatro décadas (Bhattacharya y Saha, 1990; Dell, 1980; Hyde, 1954; Maumont, 1993; Serrato-Valenti *et al.*, 1995), es quizás necesario el integrar los resultados de todos estos reportes en un solo documento. Una reciente reseña útil en este tema es aquella de Egley (1989).

La figura 3 muestra algunas características relevantes de la testa de leguminosas. Es importante recordar que mientras que la impermeabilidad se ve en las tres familias de leguminosas, hay muchas diferencias, y no todas las leguminosas necesariamente tienen una latencia significativa impuesta por la testa (ver cuadro 2). Las semillas frescas de *Gliricidia* y *Xylia* germinaron fácilmente (Iji *et al.*, 1993), y aunque las semillas de *Hymenaea courbaril* mostraban testas duras, se ha reportado buena germinación a 23°C en tierra, sin ningún tratamiento de escarificación. Situaciones de desarrollo durante el secado de maduración tardía son críticas para la adquisición de impermeabilidad. Todos los sitios que se abrieron durante el desarrollo temprano, como el hilo, micrópilo y poro de la calaza se cierran herméticamente durante las etapas tardías del secado de la semilla. A un contenido de agua de 20% y más bajo, se considera que la epidermis de la testa se vuelve marcadamente impermeable.

La cutícula de la superficie de la semilla es la primera línea de impermeabilidad, aunque ya no se le

considera como la principal o la única barrera contra la entrada de agua. Debajo de la cutícula se encuentran líneas de células columnares, con paredes gruesas y muy apiñadas (células en empalizada o de Malpighi), que encierran completamente el embrión con la excepción del hilo, el micrópilo y el poro calazal; se considera que estas células juegan un papel principal en evitar el ingreso del agua. Durante las etapas finales del secado de maduración, el encogimiento de la semilla intensifica el proceso de compresión de estas células, y la oclusión de sus lúmenes, junto con la impregnación de la pared con sustancias como suberina. Típicamente el hilo es responsable por el secado adicional de la semilla, actuando como una válvula higroscópica cerrándose a una humedad atmosférica relativamente alta (hr), así limitando la absorción de vapor de agua. Asimismo, abriéndose cuando la humedad relativa atmosférica es baja, el hilo permite más pérdida de agua de la semilla. Se piensa que las tensiones diferenciales entre las células en empalizada y contra-empalizada causan el movimiento hilar (Fig. 3D). Las leguminosas Caesalpinoideae y Mimosoideae generalmente carecen de un hilo complejo como el visto en las Papilionoideae, y así el sistema de regulación del agua necesita más clarificación. Debajo de las células de Malpighi a veces hay una capa corta y gruesa de células hipodermas “reloj de arena” con paredes engrosadas (Fig. 3A), pero esto no es universal, y a veces se ven células de mesófilo comprimidas (Figs. 3B y 3C).

Estas células, que pueden tener capas pécticas gruesas o duras, también han sido implicadas en la restricción de la absorción o el movimiento del agua. Las células internas “reloj de arena” son el último tipo de células en testas de leguminosas “comunes” (Fig. 3A), pero en otros géneros se pueden ver otras células, como por ejemplo el tejido resinoideo de *Pithecellobium* (Fig. 3C).

Las células “reloj de arena” no se desarrollan debajo de la región del tapón estrofiolar (también llamada lente), y algunas veces las células con paredes delgadas del parénquima crean un punto natural de debilidad (Ej. *Albizia* y *Acacia*). También se han indicado otro tipo de células aquí, como las “células blancas” de *Leucaena leucocephala* (Serrato-Valenti *et al.*, 1995) y éstas pueden ser importantes en los primeros aspectos del movimiento de agua entrando a la semilla. Las células de Malpighi largas y angostas en la región estrofiolar (lente) tienen mayor tendencia a partirse cuando se les somete a calentamiento, tratamientos físicos o químicos, aunque la manera exacta de la ruptura del lente parece ser específica en leguminosas. La ruptura irreversible del lente es común en las leguminosas

Mimosoideae, pero no en las Papilionoideae; el fascículo vascular bajo del lente y su asociación con la ruptura de la testa deben considerarse en el proceso total. La “expulsión” de células de lente es característica de *Albizia* dada un tratamiento de calor comparado con un levantamiento más controlado en *Acacia*. Finalmente, la apertura de la calaza, que puede ser desde el punto de vista geográfica totalmente distinta del hilo, puede perder su depósito sellante o puede descomponerse naturalmente; subsecuentemente la absorción de agua puede provocar expansión celular diferencial y pandeo de las capas de la pared de la testa.

Con frecuencia, una vez que la testa se ha roto y que se da la imbibición, la germinación todavía puede dañarse. Esto se ha atribuido (pero no comprobado) a aspectos hormonales y a los requisitos para otras señales de germinación (Ej. luz). Frecuentemente, el obscurecimiento (reacciones de tipo tanínico), asociadas con el secado de maduración, juega un papel en el proceso de impermeabilización. Se desconoce hasta qué punto es éste un acontecimiento de desarrollo regulado que ocurre a un contenido de agua específico particular (como las proteínas LEAs) o es solamente una respuesta “desesperada” asociada con la pérdida final de integridad celular. El proceso muestra paralelos sorprendentes con la polimerización de radicales libres de ligninas (y suberinas) iniciada por peroxidasa vista en la diferenciación del vaso de xilema (Fukuda, 1996; McCann, 1997). Hay evidencia que la velocidad del secado de maduración puede influir en las propiedades de la testa (Egley, 1989), y por tanto, sobre la latencia impuesta por ésta. Se han encontrado sustancias nutritivas, citoquininas y ácido abscísico como elementos adicionales implicados en el desarrollo de la testa (Egley, 1989).

## TRATAMIENTOS PARA ROMPER LA LATENCIA IMPUESTA POR LA TESTA

### CORTE

Comprende el cortar la semilla en el extremo distal (cotiledonario) con un instrumento afilado como un escalpelo, hoja de afeitado o un cortauñas grande. Este tratamiento es práctico para atender pequeñas cantidades de semillas con propósito de prueba o de investigación, pero toma mucho tiempo y es laborioso.

Se ha encontrado que es eficaz para liberar la latencia de *Acacia tortilis*, *A. seyal*, *Albizia gummifera*, *Brachystegia spiciformis*, *Delonix elata*, *Faidherbia albida*, *Leucaena leucocephala*,

*Maesopsis eminii* y *Terminalia* spp. (Msanga, 1998; Wolf y Kamondo, 1993).

## REMOJO EN AGUA

Este es el tratamiento más simple que proporciona a las semillas un inicio temprano en el proceso de germinación. Tiene efectos no solamente en la activación de las enzimas y movilización de reservas sino también en el ablandamiento de testas duras y el lavado de inhibidores químicos. Se ha reportado que remojar en agua por 2 a 48 horas mejora la germinación de las semillas de muchas especies de árboles tropicales como *Acacia mearnsii*, *A. melanoxylon*, *A. nilotica*, *Adenanthere mirosperma*, *Albizia amara*, *A. procera*, *Grevillea robusta*, *Trewia nidiflora* y *Pinus caribaea* (Matias *et al.*, 1973). Se encontró que el remojo aireado en agua fría por 28 días a 1.1°C fue eficaz en romper la latencia moderada y en aumentar la germinación de semillas de *Pinus taeda* (Barnett y McLemore, 1967). En contraste, Andressen (1965) encontró que el remojo en agua fría destilada a 3°C por 7 a 14 días disminuyó la germinación de semillas de *Pinus strobiformis* del norte de Arizona y el norte de Nuevo México. La experiencia del Laboratorio del Este de Pruebas de Semillas de Árboles del Servicio Forestal del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos indicó que períodos largos de remojo (7 a 14 días) aparentemente son dañinos para las semillas de coníferas a menos que se remojen en agua aireada (Swofford, 1965).

Se ha estudiado el alternar el remojo y el secado de semillas agrícolas como un tratamiento para mejorar la germinabilidad y aumentar la productividad de la cosecha (Basu y Pal, 1980; DasGupta *et al.*, 1976). Yadav (1992) investigó la influencia de varios tratamientos de remojo-secado en el desarrollo posterior de *Tectona grandis* en plantaciones. La germinación fue más rápida para tratamientos de remojo y secado alternados, mientras que la germinación total más alta ocurrió de 6 a 8 días de remojo ininterrumpido. Tratamientos de remojo de 10 a 12 días fueron dañinos para la germinación, y las semillas que recibieron los tratamientos de remojo-secado dieron mejor germinación que el control. Los resultados mencionados anteriormente fueron completamente corroborados por un estudio anterior con *T. grandis* que mostró que tratamientos de remojo-secado alternados de 12 horas por 1 mes mejoró la germinación para 36 procedencias de semillas.

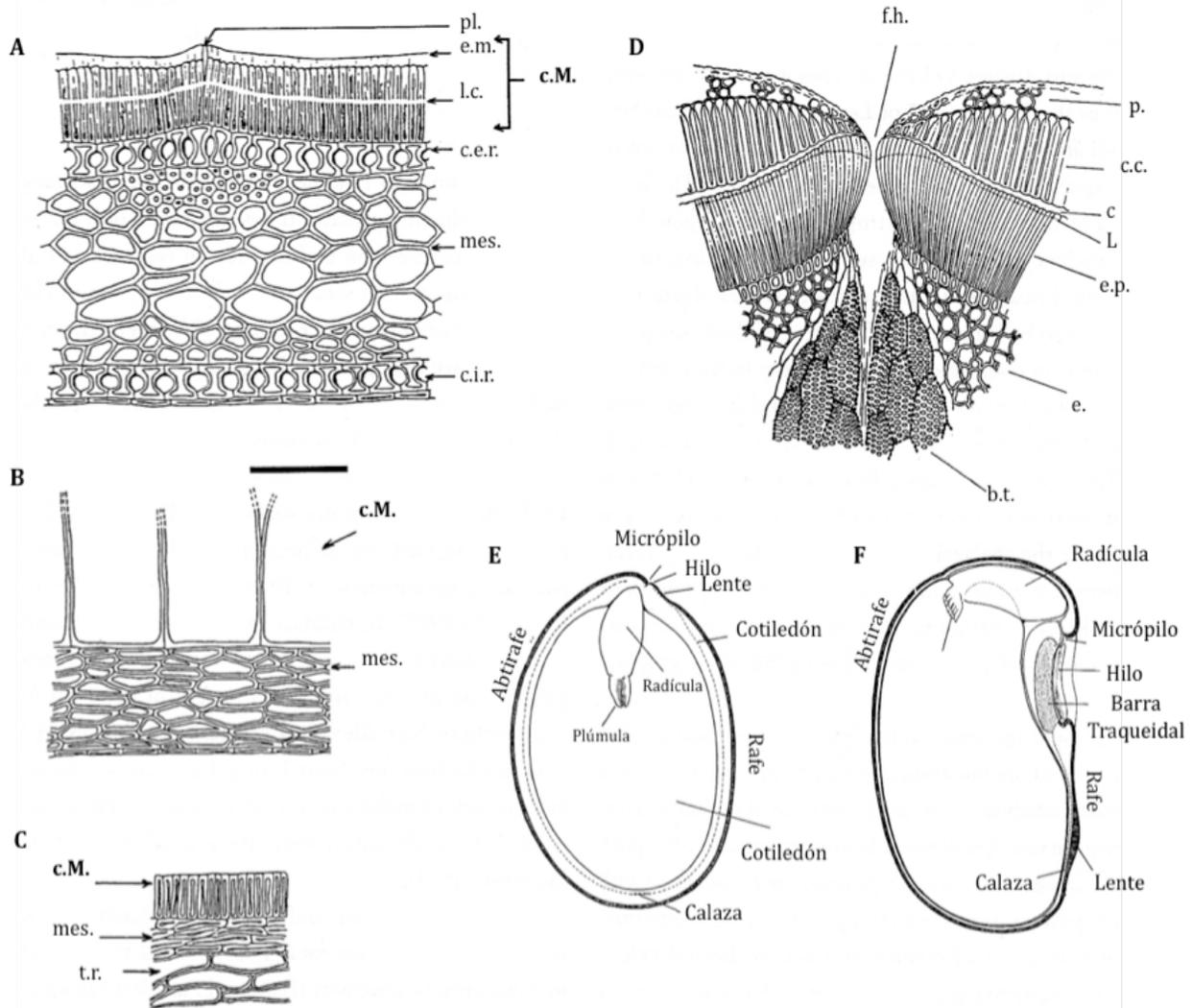


Figura 3. Detalles morfológicos microscópicos y macroscópicos de algunas semillas y testas de leguminosas: (A) *Acacia galpinii*, (B) *Inga acreana* y (C) *Pithecellobium cochleatum* (Reproducido de Maumont, 1993); (D) Sección a través de la región hiliar de *Lupinus arboreus* (Reproducido de Hyde, 1954); secciones medias longitudinales a través de las regiones rafe-antirafe de (E) *Acacia farnesiana* y (F) *Schotia brachpetala* (Reproducido de van Staden *et al.* 1989). Abreviaciones: pl. = pleurograma; e.m. = estrato de mucilago; l.c. = línea clara; c.e.r. = células externas "reloj de arena"; c.M. = células de Malpighi; mes = mesófilo; c.i.r. = células internas "reloj de arena"; t.r. = tejido resinoso; f.h. = fisura hiliar; p. = palisada; c.c. = capa contra-palisada; e.p. = epidermis de palisada; e = esponjoso (mesófilo); b.t. = barra traqueidal.

La mayoría de las semillas germinaron en un solo brote, pero para cinco fuentes, se observaron de dos a tres brotes sucesivos con intervalos de 9 a 10 meses (Bedell, 1989). Aparentemente, como lo indicaron Berrie y Drennan (1971), este tratamiento fue extensamente analizado por Kidd y West. Ellos indicaron que tratamientos de remojo y secado pueden tener efectos diversos sobre la germinación dependiendo de la velocidad del secado, la especie analizada y la duración del remojo. Berrie y Drennan (1971) encontraron que el efecto benéfico del tratamiento fue el adelantamiento del inicio de la germinación, debido probablemente a leves cambios en la cubierta de la semilla y también a la iniciación de eventos metabólicos que podrían resistir el

secado. Ellos afirmaron que había poco efecto dañino del secado si se llevaba a cabo antes de haberse iniciado la división celular y el agrandamiento, pero algunos de los cambios químicos causados por el remojo no pueden ser invertidos a la condición de semilla seca original por medio del secado. Cuando el crecimiento del embrión es aparente, usualmente algún daño al embrión resultará debido al secado. Todavía no se comprende bien la base fisiológica de los efectos benéficos del tratamiento de remojo y secado (Basu y Pal, 1980).

Basado en los resultados de la investigación de Basu y Pal (1980) con semillas de cultivos agrícolas, el efecto del remojo y el secado era principalmente profiláctico; lo cual pareciera ser capaz de eliminar la causa de la subsecuente degradación de la semilla más bien que reparar el daño ya causado a los bio-organelos. Sin embargo, este tratamiento de semilla interesante merece más estudio.

### REMOJO EN AGUA CALIENTE

Este tratamiento consiste en remojar las semillas en agua de 40 a 100°C dependiendo de la especie y del grosor de la testa, por un período de tiempo específico o hasta que el agua hirviendo se enfríe a temperatura ambiente. Por ejemplo, las semillas de *Celtis africana*, *Cordia sinensis* (semillas almacenadas), y *Melia volkensii* requieren ser remojadas en agua a 40°C y luego enfriarse a temperatura ambiente. Para *Acacia nilotica* y *Tamarindus indica*, se encontró que echar agua a 80°C sobre las semillas en un recipiente, y luego remojarlas por 24 horas fue eficaz (Albrecht, 1993). Se ha informado que echar agua a 100°C sobre las semillas de *Adansonia digitata*, *Calliandra calothyrsus* y *Sesbania sesban*, con remojo continuo conforme se enfriaba el agua por 24 horas era eficaz para romper la latencia impuesta por la testa (Albrecht, 1993). En contraste, un remojo breve en agua a 90°C por 1 minuto resultó en buena germinación de semillas de *Acacia mearnsii* y *A. melanoxylon* (Albrecht, 1993), mientras que 30 segundos de remojo en agua hirviendo venció la latencia impuesta por la testa de semillas de *Acacia mangium* (Bowen y Eusebio, 1981). Este tratamiento es el método más rápido, barato y simple para liberar la latencia impuesta por la testa de muchas especies tropicales en reproducciones masivas.

### ESCARIFICACIÓN CON ÁCIDO

Este tratamiento es eficaz y práctico para romper la latencia impuesta por la testa de muchas especies tropicales, pero no se usa comúnmente debido a su costo, el riesgo y precauciones de seguridad implicadas. El tratamiento requiere remojar las semillas en ácido sulfúrico a 95% de pureza (1.84 de gravedad específica) en un envase resistente al ácido como plástico grueso, por diversos períodos dependiendo de las especies, vaciando el ácido sobre una malla, para posteriormente lavar y secar las semillas. El ácido vaciado puede ser usado nuevamente. La eficacia del tratamiento puede juzgarse por el alto porcentaje de semillas hinchadas y su apariencia opaca y deshuesada (Bonner *et al.*, 1974). Según Swofford (1965), para la aplicación correcta de escarificación con ácido, el contenido de humedad de la semilla debe ser menor al 10% dado

que un contenido de humedad más alto hace la acción del ácido sulfúrico más violenta, con posible daño a la semilla.

La escarificación con ácido puede aplicarse a temperatura ambiente o en una condición de calor (70°C) (Tietema *et al.*, 1992). El momento oportuno para este tratamiento es crítico, ya que el período de remojo y el lavado después del remojo tienen que ser controlados con precisión para evitar daño a las semillas. El cuadro 3 proporciona detalles de períodos de tratamientos de escarificación con ácido para algunas especies de árboles tropicales de la literatura publicada.

### REMOJO EN UNA SOLUCIÓN DE AGUA OXIGENADA

Las semillas remojadas en 5 a 30% de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> por 30 minutos redujo eficazmente microflora en semillas y estimuló la germinación de *Vangueria infausta* (Msanga y Maghembe, 1989) y *Albizia schimperana* (Msanga y Maghembe, 1986). Para una mejor germinación de semillas de alcanfor (*Cinnamomum camphora*), éstas deben remojarse en 15% de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> por 25 minutos (Chien y Lin, 1996).

### ESCARIFICACIÓN FÍSICA

Este tratamiento puede lograrse manualmente, para cantidades pequeñas de semillas para fines de pruebas de laboratorio o investigación, o con equipo mecánico como la "pistola de semillas" (Mahjoub, 1993; Poulsen y Stubsgaard, 1995; Msanga, 1998), el escarificador mecánico Forberg (Piotto, 1993) o el mezclador de cemento (Albrecht, 1993). Cuando se necesitan pequeñas cantidades de semillas, el "quemador incandescente" o "alambre caliente" es un aparato eficaz y eficiente para muchas semillas tropicales (Poulsen y Stubsgaard, 1995; Msanga, 1998). Cuando se requieren grandes cantidades de semilla para reproducciones masivas, se ha indicado también que usar una "pistola de semillas" fue eficaz y eficiente (Mahjoub, 1993; Poulsen y Stubsgaard, 1995; Msanga, 1998).

Un molino comercial forrado con papel de lija fue utilizado por Todd-Bockarie *et al.* (1993) para escarificar uniformemente las semillas de *Cassia sieberiana* y producir una germinación uniformemente alta, igual a la del tratamiento con ácido sulfúrico. Se observaron diferencias significativas entre árboles padres en cuanto a los mejores pretratamientos utilizados (cuadro 4). Como Gosling *et al.* (1995) han indicado, que no existe un verdadero consenso real en cuanto a lo que constituye el "mejor" método de pretratamiento; variación biológica intrínseca entre especies, lotes de

semillas y semillas individuales es indudablemente responsable de mucho de esto. Tratamientos con ácido sulfúrico tuvieron éxito en mejorar la germinación de las 20 especies leguminosas examinadas incluyendo *Acacia albida*, *Albizia lebbek*, *Caesalpinia decapetala*, *Delonix regia*,

*Leucaena leucocephala* y *Parkinsonia aculeata*. El calor seco (60 a 100°C), en general es un método poco usado, siendo efectivo en 68% de pruebas de especies, mientras que escarificación mecánica fue efectiva para 90% de las especies examinadas.

**Cuadro 3. Algunos Períodos de Tratamiento de Escarificación con Ácido Recomendados para Romper Latencia Impuesta por la Testa en Especies de Árboles Tropicales.**

Especie	Condición de Ácido	Período de Tratamiento (min)	Referencia
<i>Acacia auriculiformis</i>	R	30	Pukittayacamee, 1996
<i>A. burkei</i>	H	4	Tietema <i>et al.</i> , 1992
<i>A. erioloba</i>	R	3	Tietema <i>et al.</i> , 1992
<i>A. hebeclada</i>	R	120	Tietema <i>et al.</i> , 1992
<i>A. karroo</i>	H	2	Tietema <i>et al.</i> , 1992
<i>A. nilotica</i>	R	5-75	Zodape, 1991
<i>A. nilotica</i>	H	9	Tietema <i>et al.</i> , 1992
<i>A. tortilis</i>	R	90	Tietema <i>et al.</i> , 1992
<i>Albizia procera</i>	R	15	Pukittayacamee, 1996
<i>A. lebbek</i>	R	5-75	Zodape, 1991
<i>Burkea africana</i>	R	40	Tietema <i>et al.</i> , 1992
<i>B. racemosa</i>	R	5-75	Zodape, 1991
<i>Celtis africana</i>	R	5	Tietema <i>et al.</i> , 1992
<i>Cassia siamea</i>	R	15	Kobmoo y Hellum, 1984
<i>C. nodosa</i>	R	20	
<i>C. fistula</i>	R	20	
<i>Leucaena leucocephala</i>	R	20-60	Cruz <i>et al.</i> , 1995
<i>Parkinsonia aculeata</i>	R	5-75	Zodape, 1991
<i>Peltophorum africanum</i>	R	60	Tietema <i>et al.</i> , 1992
<i>P. lasyrachi</i>	R	15	
<i>P. pterocarpum</i>	R	30	Pukittayacamee <i>et al.</i> , 1996
<i>Terminalia brownii</i>	R	60	Specht y Schaefer, 1990

R= temperatura ambiente H= calentado a 70°C

Una ventaja especialmente prometedor del uso de la técnica de escarificación con ácido se ha indicada recientemente (Duguma *et al.*, 1988; Some *et al.*, 1990; Todd-Bockarie *et al.*, 1993). Esto implica escarificación con ácido, lavado y secado en una instalación central, seguido de la distribución a viveros y almacenamiento para uso posterior. El almacenamiento hasta por un año puede ser posible para las semillas pre-escarificadas de *Acacia albida*, *A. nilotica*, *Bauhinia refescens*, *Parkia biglobosa*, *Faidherbia albida*, *Leucaena leucocephala* y posiblemente *Cassia sieberiana*.

A veces escoger el método puede ser una concesión entre la intensidad de trabajo y la calidad/cantidad de semillas. Por ejemplo, Gosling *et al.* (1995) concluyeron que mientras que tajar requería una labor intensiva, no obstante, producía la germinación más rápida a través de la escala más amplia de temperaturas probadas para *Leucaena leucocephala*. Tratamientos de agua caliente o hirviendo, aunque más fáciles de aplicar en volumen, comprometieron la germinación, especialmente cuando se condujeron a temperaturas más altas. La Figura 4, reproducida de Gosling *et al.* (1995), muestra claramente la "isla angosta" para el rompimiento de la latencia óptimo, y enfatiza fuertemente la interacción de períodos más largos y temperaturas más altas para producir un

"mar" más grande de tratamientos dañinos de semillas. En efecto, cualquier tratamiento de calor debe verse como una forma de envejecimiento acelerado, sin importar qué tan corta sea la duración.

## ESTRATIFICACIÓN

Esta es una técnica simple, barata y eficaz para vencer la latencia de semillas de especies de árboles de clima templado dependiendo del tipo de latencia de que se trata: se aplica la estratificación tibia a semillas que tienen embriones inmaduros; la estratificación fría se usa para romper latencia fisiológica; y una estratificación tibia y fría es eficaz para semillas que tienen embriones inmaduros y latencia fisiológica. Estratificación tibia implica colocar las semillas en un medio húmedo como arena, aserrín, vermiculita, turba o una mezcla de dos medios en un envase cubierto a una temperatura de 20 a 25°C por diversos períodos de tiempo dependiendo de la especie. En los trópicos, no se usa comúnmente la estratificación tibia para liberar la latencia de especies de árboles tropicales, aunque Msanga (1998) sugirió este tratamiento para *Warbugia salutaris*, de la cual se cree que tiene una latencia embrionaria con germinación tardía.

**Cuadro 4. Algunos estudios comparativos de Diferentes Métodos de Escarificación Aplicados a Semillas de Árboles Tropicales.**

Especie	Condiciones de tratamiento	Comentario/respuesta	Referencia
<i>Acacia auriculiformis</i> <i>A. holosericea</i>	Cortar, H <sub>2</sub> SO <sub>4</sub> 15 ó 30 min., agua caliente 1-5 min	Germinación más alta con corte pero el crecimiento de las plántulas es más pobre que con otros tratamientos.	Marunda, 1990
<i>A. farnesiana</i>	Escarificación con papel de lija: HNO <sub>3</sub> o H <sub>2</sub> SO <sub>4</sub> ; Remojo y secado: Control; sin tratamiento:	98% de germinación 65-66% de germinación 64% de germinación 30-40% de germinación	Gill <i>et al.</i> , 1986
<i>A. tortilis</i> , <i>A. craspedocarpa</i> , <i>A. pachyacra</i> , <i>A. farnesiana</i> , <i>A. saligna</i>	Ninguno (control). Escarificación mecánica, tratamiento con agua caliente, mecánica más agua caliente.	Todos los tratamientos dieron un aumento de 103-186% en germinación por encima del control; mecánico más agua caliente fue el mejor en general. Se usó benlate; 15°C la mejor condición	Omari, 1993
<i>Albizia lebbbeck</i>	Agua caliente 75-100°C, 3 seg. más 24 hrs de remojo en agua a temperatura ambiente, más 24 hrs. manteniendo una HR alta, más siembra directa en el suelo	100% de germinación	Millat-E.-Mustafa, 1989
<i>Cassia fistula</i> , <i>C. glauca</i> , <i>C. javanica</i> , <i>C. nodosa</i> , <i>C. sienna</i>	Mecánica, H <sub>2</sub> SO <sub>4</sub> , y comparación mediante escarificación por el rumen de oveja	Mecánica la más eficaz en general; H <sub>2</sub> SO <sub>4</sub> resultó la mejor para <i>C. javanica</i>	Todaria y Negim, 1992
<i>C. bicapsularis</i> , <i>C. javanica</i> , <i>C. speciosa</i>	H <sub>2</sub> SO <sub>4</sub> 1, 2, 3 hrs: Agua hirviendo más remojo durante 8,12,24 hrs: Escarificación manual:	54-90% de germinación  2-12% de germinación 69-79% de germinación	Rodrigus <i>et al.</i> , 1990
<i>C. sieberiana</i>	Amplia gama de calentamiento, solventes orgánicos, mecánicos y combinaciones- Corte: 98% H <sub>2</sub> SO <sub>4</sub> , 45 min: 95% EtoH, 9 hrs: Agua caliente o hirviendo, 2,4,6 min: Molino comercial: Control: Moledor de café:	93% de germinación 93% de germinación 40% de germinación 0-12% de germinación 85% de germinación 2% de germinación 45% de germinación	Todd-Bockarie <i>et al.</i> , 1993
<i>Leucaena leucocephala</i> , <i>L. greggii</i> , <i>Pithecellobium pallens</i> , <i>P. flexicaulis</i> , <i>Prosopis laevigata</i>	Lima y papel de lija más H <sub>2</sub> SO <sub>4</sub> 10-20 min	Mejor resultado que sólo mecánica	Foroughbakhch, 1989
<i>Leucaena leucocephala</i>	95% H <sub>2</sub> SO <sub>4</sub> , 7 min: 95% H <sub>2</sub> SO <sub>4</sub> , 4 min: Golpe en una bolsa: Agua caliente 100°C, 2 seg: Agua caliente 100°C, 4 seg: Control: H <sub>2</sub> SO <sub>4</sub> , 1 hr:	98% de germinación 99% de germinación 64% de germinación 76% de germinación 82% de germinación 73% de germinación 77% de germinación	Passos <i>et al.</i> , 1988 (Más detalles en Fig. 4; Gosling <i>et al.</i> , 1995)
<i>Terminalia brownii</i> ,  <i>T. spinosa</i>  <i>T. ivorensis</i>	Control Corte en forma de V en el extremo de la radícula: Sin tratamiento	66% de germinación  81% de germinación Endocarpio más débil; fácil de germinar	Specht y Shaefer, 1990
	H <sub>2</sub> SO <sub>4</sub> 3 hrs más celulosa por 24 hrs más GA <sub>3</sub> 5 días	El tratamiento más eficaz para la testa lignificada	Corbineau y Côme, 1993

## ESTRATIFICACIÓN FRÍA

Conocida también como enfriamiento en húmedo, esto implica colocar las semillas en un medio húmedo de arena, aserrín, turba, vermiculita, o cualquier otro material poroso en un contenedor cubierto (Ej. bolsa de plástico) a una temperatura de 1 a 5°C por diversos períodos de tiempo dependiendo de la especie. El método de estratificación fría practicado más comúnmente en Norteamérica es el llamado "estratificación desnuda", el cual requiere remojar las semillas en agua de grifo por 24 a 48 horas, vaciar el agua, secando la superficie de las semillas y colocándolas en una bolsa de plástico atada. Recientemente, el tratamiento de estratificación fría se modificó, secando el contenido de humedad de la semilla de 10 a 15% más bajo después del remojo (esto es *Abies*) (Edwards, 1989; Leadem, 1989; Tanaka y Edwards, 1986), o secando la superficie de las semillas a media estratificación, luego continuando el

período de estratificación (Tanaka y Edwards, 1986). Albrecht (1993) encontró que la latencia de las semillas de *Juniperus procera* se rompió eficazmente por medio de enfriamiento en húmedo en arena a 3°C por 60 días. Es interesante mencionar que las semillas de muchas especies subtropicales ortodoxas y recalcitrantes muestran latencia profunda y requieren estratificación fría para aumentar la germinación de las semillas (Ej. *Phellodendron wilsonii*, *Sassafras randaense*, *Castanopsis carlesii*, *Quercus gilva*, *Q. glauca*, *Q. spinosa*, *Elaeocarpus japonica*, *Neolitsea ariabilima* y *N. parvigemma*) (Lin *et al.*, 1994; Lin, 1994). Chien *et al.* (1998) reportaron que las semillas de *Taxus mairei* requieren no solamente 6 meses de estratificación tibia a temperaturas alternantes de 25°/15°C ó 23°/11°C, pero también 3 meses de estratificación fría a 5°C para vencer la latencia combinada morfológica y fisiológica.

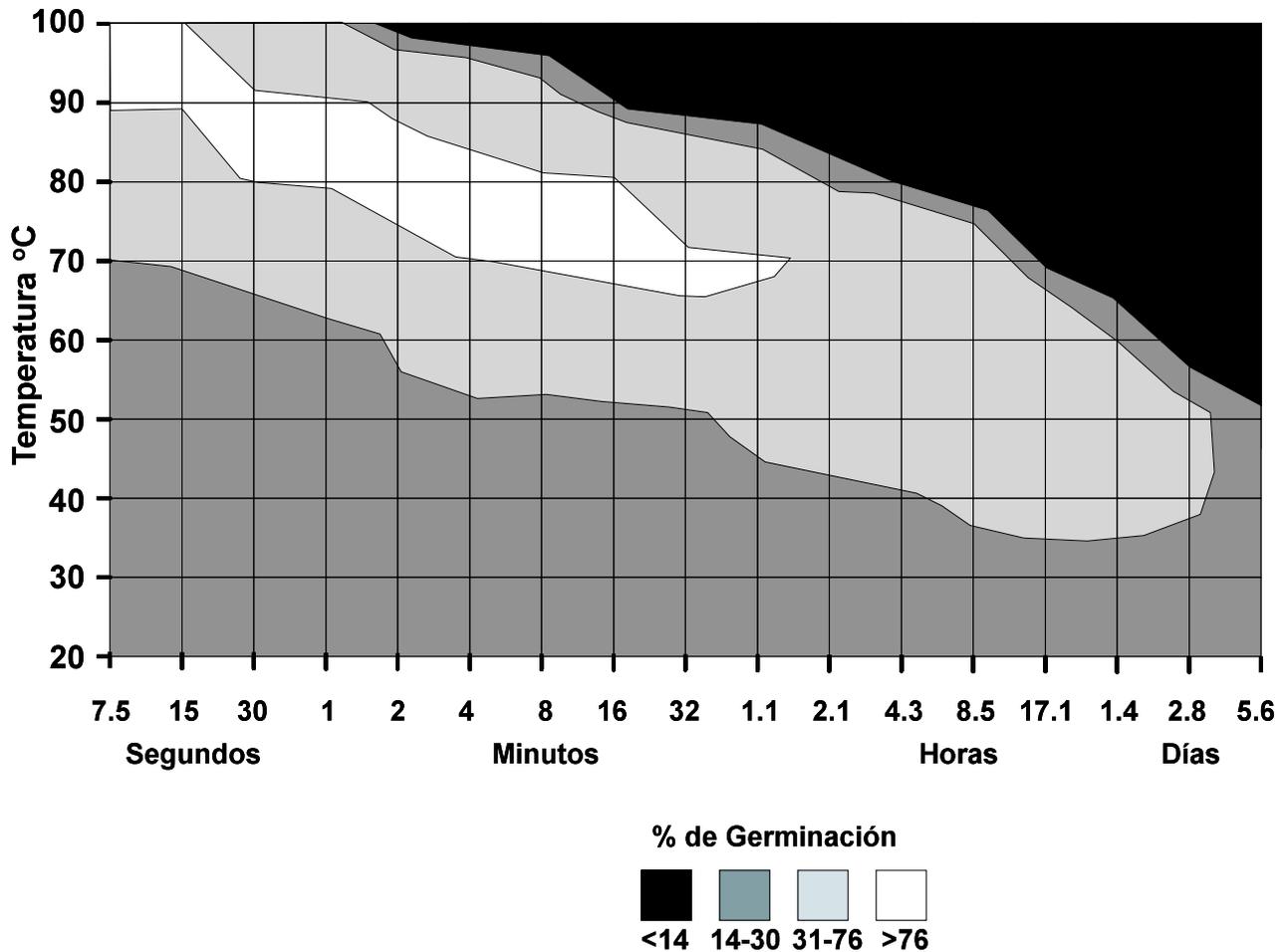


Figura 4. Contornos de la germinación producidos por tratamientos de tiempo y temperatura, de semillas de *Leucaena leucocephala* (Reproducido de Gosling *et al.*, 1995).

Aparentemente, la estratificación tibia ocasionó que el embrión subdesarrollado y la concentración de ABA disminuyan, mientras que la estratificación fría indujo la acumulación de AG's y/o aumentó la sensibilidad de las semillas a AG's resultando así en la liberación de latencia fisiológica y aumentando la germinación de las semillas (Chien *et al.*, 1998). Se debe comprender que los efectos benéficos de la estratificación fría no se limitan a romper la latencia de la semilla y promover el porcentaje y la tasa de germinación; sino que también disminuye los efectos del manejo de las semillas y los ambientes desfavorables a la germinación (Wang, 1987).

Se ha recomendado el enfriamiento por 56 días para semillas de *Celtis africana*, *C. sinensis* y *Pteroceltis tartinowii* (Browse, 1990). En Cuba, las semillas de *Quercus oleoides* subsp. *sagraena* respondieron bien al enfriamiento a 4°C en arena húmeda a un contenido de humedad de 20%, obteniéndose un 60% de germinación después de 7 meses (Figueroa *et al.*, 1989). Obviamente en especies que se sabe que son recalcitrantes, o donde puedan existir

ecotipos, debe evitarse el límite para el daño por enfriamiento. Por ejemplo, Mori *et al.* (1990b) mostraron que temperaturas por debajo de 15°C eran dañinas para cuatro especies de dipterocarpeas malasias, *Bombax valentonii* y *Acacia auriculiformis*.

## CONDICIONES DE GERMINACIÓN

Varias condiciones deben cumplirse para asegurar la germinación; éstas incluyen humedad, temperatura, aereación (oxígeno), luz y un medio apropiado (o substrato), y un envase adecuado.

### HUMEDAD

El requisito de agua como un medio para procesos bioquímicos que conducen a la germinación, como el debilitamiento de la testa, activación de enzimas, y descomposición de las reservas de alimento, casi no requiere énfasis. Generalmente, se reconoce que la germinación de la semilla es más sensible al estrés por humedad que al subsecuente desarrollo de la plántula (Mayer y Poljakoff-Mayber, 1989). En una germinación normal, el medio es suficientemente

humedecido a través del curso de la germinación. Mientras que una humedad inadecuada del medio dará como resultado una germinación pobre y tardía, excesiva humedad obstaculizará la germinación debido a la disminución de la aereación. Por lo tanto, es importante que el medio de la germinación esté no tan mojado que se forme una película de agua alrededor de las semillas, o cuando se presione el medio, se forme una película de agua en el dedo (Bonner *et al.*, 1974). Se encontró que las semillas de algunas especies tropicales como *Paraserianthes falcataria* son sensibles a humedad excesiva en el medio en la germinación (Wang y Nurhasybi, 1993).

Algunos pasos asociados con la absorción de agua se ilustran gráficamente en la Figura 5 y muestran, en una forma generalizada, algunos eventos metabólicos y otros acontecimientos que tienen lugar a niveles particulares de hidratación. Muestra cuatro etapas asociadas con el proceso de germinación: (1) activación metabólica, (2) preparación para el alargamiento celular, (3) emergencia de la radícula y (4) crecimiento de la plántula (Obroucheva y Antipova, 1997). Un acontecimiento crítico es el requisito de que el embrión venza la resistencia de los tejidos circundantes. Esto se logra al disminuir los embriones su potencial de agua, ya sea disminuyendo el potencial osmótico o su turgencia. El concepto de que el potencial de agua de la semilla es un acontecimiento crucial en la germinación se ha incorporado ahora en un modelo utilizando el concepto de tiempo hídrico (Bradford, 1996). Aunque no necesariamente explica lo que la germinación es bioquímicamente, este modelo revela los patrones y relaciones simples fundamentales que resultan en los cursos del tiempo de la germinación que se observan en las semillas bajo ciertas condiciones. Los aspectos bioquímicos más detallados de acontecimientos respiratorios, en latencia y germinación, pueden encontrarse en Côme y Corbineau (1989) y Botha *et al.* (1992), que van más allá del alcance de este capítulo. Aunque éstos últimos tratan sobre cultivos agrícolas parecería razonable suponer que algunos de los patrones vistos, digamos en leguminosas cultivadas como arvejas y frijoles, comparten mucho en común con otros cultivos arborecentes tropicales.

La relación entre agua y germinación (supervivencia de la semilla) para tres especies panameñas de Rubiaceae se muestra en la Figura 6 (adaptada de Garwood, 1986). Se emplearon siete pruebas de riego, durante las cuales, semillas enterradas se regaron por un período de 4 meses: regar diariamente por un mes; cuatro combinaciones de no regar por 1 ó 2 meses; y regar solamente por 3 días en cada uno de los cuatro meses consecutivos. De ahí en adelante, todos los tratamientos se regaron

diariamente por 5 meses más y se evaluó la germinación. Lo que queda claro de estos resultados es que la especie (c) muestra una necesidad de por lo menos 3 meses consecutivos de disponibilidad de agua temprano en la siembra (histogramas 3 y 5). Una falta prolongada o un patrón intermitente de disponibilidad de agua por 4 meses es esencialmente letal (histogramas 6 y 7). Por otra parte, aunque la especie (b) muestra un poco de sensibilidad como reacción a la falta de agua en el primer y el tercer mes (histograma 5), privar de agua por 4 meses consecutivos no fue tan dañino (histograma 6); esto fue evidente para la especie (a). Aunque la especie (a) no fue afectada fuertemente por un abastecimiento intermitente de agua por 4 meses (histograma 7), la especie (b) mostró solamente una mejora marginal en comparación con el tratamiento anterior. Por lo tanto, la especie (a) parece capaz de tener un desarrollo lento (¿embrión subdesarrollado?) cuando el agua es limitada, mientras que la especie (b) no se puede adaptar mucho y en (c) no hay ninguna adaptación. Esta ilustración se usa para indicar que mientras que las especies (a), (b) y (c) “suben los escalones” hacia la germinación, como se indica en la Figura 4, sus necesidades de humedad pueden diferir mucho a través del tiempo con la posibilidad de “detenerse” en ciertos escalones a través de la progresión. Las semillas recalcitrantes, por otra parte, muestran un pequeño potencial para “detenerse” y ningún potencial para retroceder en los escalones, estando “obligadas” a un aumento continuo de contenido de agua y germinación. Acontecimientos metabólicos asociados con semillas recalcitrantes fueron discutidos por Berjak y Pammenter en el capítulo 4. La observación de que un aumento de 10% en el contenido de agua por los ejes embrionarios extirpados de semillas latentes fue suficiente para asegurar la germinación, y que hay patrones diferenciales de localización de agua entre semillas latentes y no latentes (Hou *et al.*, 1997), sirve para enfatizar más la importancia del agua para el proceso de germinación. Algunos detalles más sobre la disponibilidad de agua, abastecimiento de oxígeno y sincronización de germinación pueden encontrarse en la sección próxima sobre oxígeno.

## TEMPERATURA

Dado que la temperatura influye sobre el porcentaje y la velocidad de germinación de semillas, es uno de los factores más críticos que afectan la germinación de semillas. Aunque las semillas de cada especie tienen temperaturas óptimas para lograr germinación máxima, la mayoría de las especies pueden alcanzar su germinación máxima a un régimen de temperaturas alternantes de un día de 8 horas a 30°C con luz, y una noche de 16 horas en obscuridad

a 20°C (AOSA 1992; International Seed Testing Association 1996).

Se prefieren temperaturas alternantes a temperaturas constantes porque pueden vencer latencia no profunda de semillas y aumentar la germinación uniforme. Algunas de las semillas de árboles subtropicales como *Taxus mairei* y *Cinnamomum camphora* necesitan un régimen de temperatura alternante para liberar la latencia así como la germinación (Chien y Lin, 1996; Chien, 1997). Cuando no es posible la aplicación de temperaturas alternantes de 30°C/20°C, las cuales son prescritas para la mayoría de la germinación de semillas de árboles (AOSA 1992; International Seed Testing Association 1996), una temperatura constante de 25°C puede reemplazarlas. Para la mayoría de semillas de árboles tropicales, una temperatura ambiente de 25 a 30°C en los trópicos sería bastante apropiada para una germinación máxima. El efecto de la temperatura puede modificarse por medio de luz y también de tratamiento húmedo frío (Wang, 1987).

Liengsiri y Hellum (1988) indicaron que aunque seis procedencias diversas de *Pterocarpus macrocarpus* mostraron diferentes características de germinación, la máxima germinación final pudo lograrse para todas las fuentes utilizando temperaturas alternantes de 30°/25°C (8:16 hr). Corbineau y Côme (1986) indicaron que la temperatura óptima para la germinación de especies recalcitrantes *Shorea roxburghii* y *Hopea odorata* fue de 30 a 35°C. También se indicaron diferencias entre los límites inferiores de temperatura para la germinación de semillas en las dos especies, y éstos eran distintos de los de las plántulas.

Cuando la germinación de embriones aislados de siete especies de *Inga*, investigados por Pritchard et al. (1995), encontraron que el alargamiento de la radícula era posible a temperaturas de 11°C, pero no se produjeron epicótilos. Esto corrobora la idea que la emergencia de la radícula puede no reflejar con precisión la capacidad del embrión de producir una plántula.

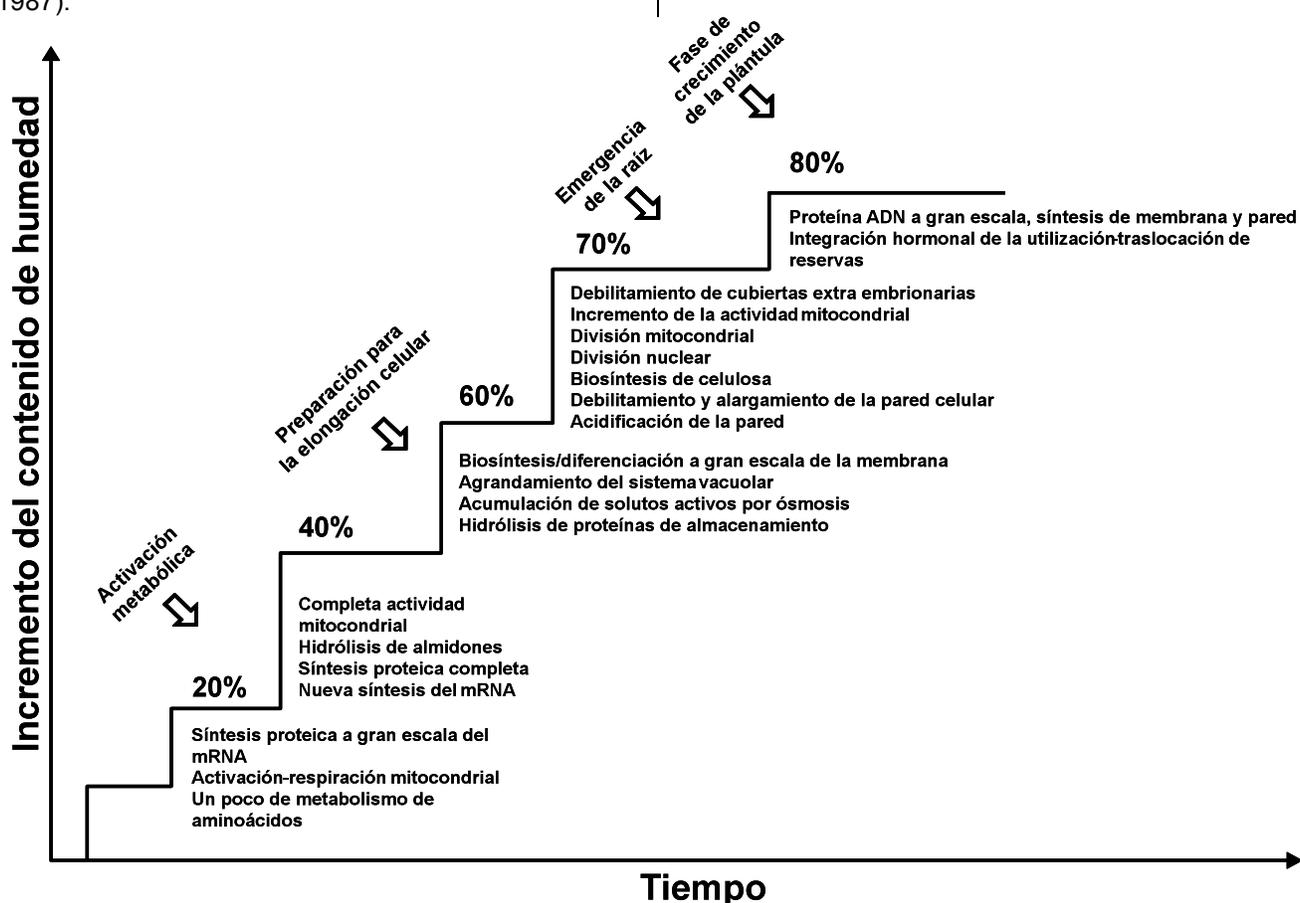


Figura 5. Algunas relaciones propuestas entre los acontecimientos principales bioquímicos/estructurales y aumentos en el contenido de agua de la semilla, que conducen a la germinación y al establecimiento de plántulas (Adaptado de Obroucheva y Antipova, 1997). En este modelo, la pérdida de impermeabilidad de la testa está asociada con leguminosas con cubiertas duras; la división nuclear y el alargamiento de la pared celular pueden ser sincronizados y preceder la emergencia de la radícula, o estar separados en tiempo por el proceso de la emergencia de la radícula. La ausencia de acontecimientos moleculares “importantes” refleja más bien la escasez de conocimientos y no una omisión deliberada.

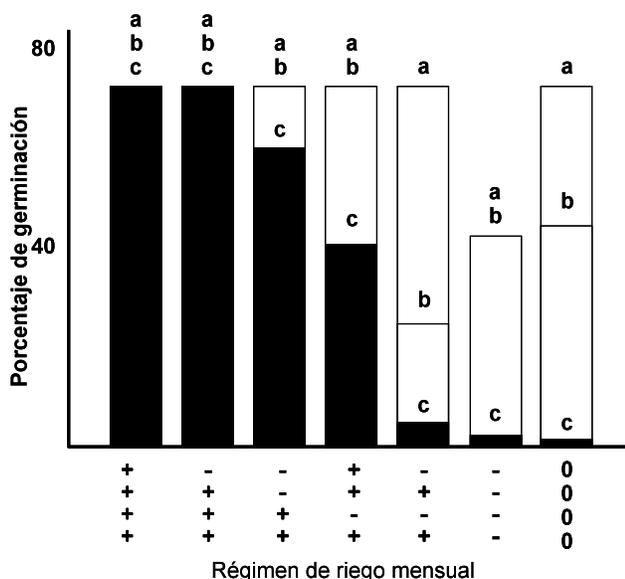


Figura 6 La relación entre regímenes hídricos y supervivencia de la semilla para tres especies de rubiáceas a, b y c. += riego diario; -= riego solamente tres días de cada mes; 0= sin riego para cada mes (adaptado de Garwood, 1989).

Se demostró que las temperaturas óptimas de germinación para *Prosopis argentina* y *P. alpataco* eran 35°C, con la temperatura mínima de 15°C y la máxima de 40°C (Villagra, 1995); otros estudios han indicado una temperatura óptima un poco más baja (Ej. 25°C para *P. flexuosa* y *P. chilensis*) aunque el límite inferior de temperatura de 15°C parece ser común en todas partes (Catalan, 1992). A las semillas de *Ochroma lagopus* las estimulan temperaturas muy altas, posiblemente atribuidas a una asociación con el fuego en su hábitat natural. La presencia de una línea clara suberizada en las células en empalizada de la testa esclerenquimátosa, indicaba paralelos con latencia impuesta por la testa en las leguminosas (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1993).

La germinación de la semilla y el crecimiento de las plántulas de varias especies malacias han sido investigados por Mori *et al.* (1990b), incluyendo *Shorea assamica*, *S. parviflora*, *Dryobalanops aromatica*, *Neobalanocarpus heimii*, *Bombax vuletonii*, *Duabanga grandiflora* y la exótica *Acacia auriculiformis*. De manera no sorprendente, el rendimiento se vinculó a los regímenes de temperatura de día/noche de sus respectivos ecotipos.

Se sabe que las semillas de *Manihot glaziovii* son profundamente latentes, posiblemente como resultado de la latencia impuesta por la testa. Drennan y Van Staden, (1992) encontraron que, mientras que la incubación de semillas a 25°C dió 70% de germinación después de 14 días, temperaturas de 35°C resultó en 98% de

germinación, pero solamente si las semillas fueron sometidas a un cambio de temperatura de 25°C después de 21 días. Exposición a un compuesto producido de etileno resultó en más de 90% de germinación en 14 días, en la escala de temperatura de 20 a 30°C. Temperaturas de 35°C y 40°C inhibían la germinación y, a menos que las semillas se sometieran a un cambio de temperatura, no se vió ningún mejoramiento en la germinación en la presencia de ethrel.

## OXÍGENO

Las semillas de varias especies no germinarán bien a un nivel de oxígeno considerablemente más bajo que aquél normalmente presente en la atmósfera (Mayer y Poljakoff-Mayber, 1989). En pruebas de germinación en laboratorio, las semillas de la mayoría de especies de árboles germinaron bien con el aire disponible en el medio de germinación y con el intercambio a través de los contenedores en condiciones de colocación amplia de la semilla. La germinación se inhibirá debido a la reducción del suministro de oxígeno cuando existe excesiva humedad en el medio. Como regla general, la disponibilidad de oxígeno no debe ser una preocupación en los trópicos, puesto que la germinación por lo general toma lugar al aire libre a temperaturas ambientales.

Aunque las generalizaciones mencionadas anteriormente pueden ser totalmente apropiadas para la mayoría de especies de árboles tropicales, la situación puede ser muy diferente para algunas semillas de los bosques de terrenos aluviales de la Amazonía. Kubitzki y Ziburski (1994) han indicado que (bajo condiciones de campo) las semillas de *Swartzia polyphylla* son dispersadas después de una inundación máxima y la germinación comienza casi inmediatamente (b, en la Fig. 8), mientras que en *Pithecellobium inaequale* fructifican entre mayo y junio, coincidentemente con inundaciones cercanas al máximo (se considera que *Pithecellobium* y *Pachira* muestran germinación precoz), y la germinación comenzó en 2 meses. Interesantemente, *Pithecellobium adiantifolium* muestra una estrategia más "a prueba de fallas"; la germinación comienza después que la mayoría de especies forestales ya han comenzado a germinar (la tercera línea horizontal desde la base en la Fig. 8 representa la duración de la fructificación, y el punto en S indica el comienzo de la germinación). A manera de contraste, *Laetia corymbulosa* y *Simaba orinocensis* tienen fructificación máxima al comienzo del ciclo de inundación (tercera línea horizontal desde arriba de la Fig. 8) y "esperan" más o menos 5 meses hasta el comienzo de la germinación. Se identificó la *Pseudobombax munguba* fue identificada como una

especie que requiere luz de manera obligada, con tiempo mínimo entre la fructificación, dispersión y germinación (segunda desde abajo, Fig. 8). *Triplaris weigeltiana* mostró una sincronización extremadamente comprimida y “de fase final” (c, en la Fig. 8). No obstante, la germinación fue rápida, dentro de 2 meses después de máxima fructificación. Esta última especie parece ser ortodoxa normal con frutos dispersados por el viento y sin mecanismo alguno de latencia. Lo que quizás es más sorprendente sobre la información presentada en la Figura 8 es la iniciación predominante de la germinación en agosto-septiembre del 85% de las 33 especies estudiadas; solamente 15% eran atípicos (como lo representan las especies a, b y c). Este comienzo sincronizado en la germinación ocurrió sin tomar en cuenta la duración del período de fructificación. ¿Qué mecanismo puede actuar para producir una sincronía tan notable? Kubitzki y Ziburski (1994) indican que para muchas especies las bajas tensiones de oxígeno asociadas con inmersión proporciona una señal para romper la latencia. Un fuerte apoyo experimental para tal afirmación fue obtenida para *Simaba orinocensis*, *Pouteria cuprea* y algunas otras especies; sólo 30% de especies estudiadas no mostraron una reacción positiva hacia anoxia. Es importante comprender que aunque los datos sobre germinación dados con anterioridad no representan especies de árboles, indican enfáticamente que las señales para germinación utilizadas por algunos árboles tropicales pueden bien diferir en un grado significativo de aquéllas utilizadas por cultivos domésticos.

## LUZ

La luz es un factor importante para la germinación de la semilla, con efectos positivos y negativos. El efecto promocional de la luz es a través de una sólo fotorreacción controlada por el fitocromo de pigmento azul. Se sabe que el fitocromo existe en dos formas fotoconvertibles:  $P_2$ , que absorbe luz @ 660nm; y  $P_{fr}$ , la luz roja lejana que absorbe luz @ 730nm. Se sabe que las semillas de muchas especies de árboles templadas son sensibles a la luz, y su germinación se estimuló por luz roja y no fue inhibida por la luz roja lejana (Toole, 1973). Para que la luz sea eficaz, la humedad de la semilla debe alcanzar un nivel límite. Para las semillas del pino Jack de norteamérica (*Pinus banksiana*), el contenido de humedad límite es 17% de peso fresco (Ackerman y Farrar, 1965). La eficacia de la luz en la germinación depende de la temperatura (Ackerman y Farrar, 1965) e interactúa con tratamiento frío-húmedo (Pons, 1992). Lamentablemente, hay poca información sobre la necesidad de luz para germinación óptima de semillas de árboles tropicales. A juzgar por sus hábitats naturales, las semillas de algunas especies

en los trópicos pueden necesitar poca o nada de luz para germinar. Por ello, la luz del día debe satisfacer la necesidad para la germinación de semillas. Sorprendentemente, se encontró en un caso que las semillas de *Swietenia macrophylla* germinaron bien sin ninguna infección por hongos en la obscuridad, comparadas con aquéllas que germinaron bajo luz (Fig. 7) (Wang y Nurhasybi, 1993). No existe ninguna explicación obvia disponible para estos resultados.



Figura 7a.



Figura 7b

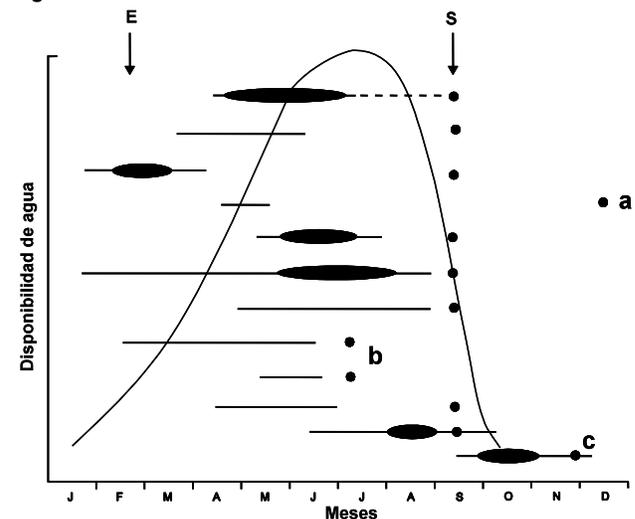


Figura 8. Relación entre la disponibilidad de agua en terrenos aluviales de la Amazonia (curva acampanada) y la duración del período de fructificación para varias especies de árboles. En algunas, la fructificación máxima se ilustra con las partes dilatadas en las líneas horizontales. Aunque éstas son temporalmente muy diversas (duración y longitud), el inicio de la germinación es en su mayor parte sincronizado en (•); el comienzo y el final de la germinación se indica con flechas en S y E. Ver el texto para más detalles (Adaptado de Kubitzki y Ziburski, 1994).

Generalmente, se cree que el requisito de luz (cuantitativo y cualitativo) está asociado con semillas más pequeñas y mecanismos de latencia. La germinación es iniciada por aumentos de luz y por la proporción de luz roja a luz roja lejana y temperatura (Denslow, 1987). Con la excepción del caso bien documentado de *Cecropia obtusifolia*, falta evidencia para respuestas clásicas a luz roja (Vázquez-Yanes y Smith, 1982). Los requerimientos de luz para cuatro especies de *Cecropia* de los terrenos aluviales de la Amazonia fueron investigados por Kubitzki y Ziburski (1994). Dos no mostraron ningún requisito esencial de luz, y germinaron igualmente bien en la obscuridad (*C. latiloba*, *C. membranacea*), mientras que *C. concolor* fue incapaz de germinar en la obscuridad, y *C. ulei* germinó pobremente (17%) en la luz. De manera significativa, estas dos últimas especies se asocian comúnmente con hábitats más secos, no inundados. Molofsky y Augspurger (1992) han proporcionado evidencia de estudios de campo que la especie de semillas pequeñas *Luehea seemanni* requiere enfáticamente de luz, mientras que la especie de semillas grandes *Gustavia superba* mostró una mínima necesidad de luz para la germinación.

Quizás, hasta que aparezca información más precisa sobre las respuestas de árboles tropicales a la luz, puede ser más apropiado adoptar las cuatro categorías reconocidas por Schultz (1960). La primera, de especies que necesitan luz y de vida corta, como *Cecropia*; la segunda, especies "nómadas" de vida más larga y una mayor demanda de luz tales como *Simarouba amara*, que da 60 a 80% de germinación en plena luz; la tercera, aquéllas que germinan mejor en la luz que en la obscuridad como *Jacaranda copaia*; y finalmente, un grupo grande de especies forestales primarias que germinan naturalmente bajo doseles forestales cerrados o quizás aun en la obscuridad (más tarde en el desarrollo, sin embargo, la necesidad de luz puede ser evidente). Puede parecer razonable suponer que la categoría de "germinadores rápidos" utilizada con frecuencia para describir las semillas de especies de árboles tropicales, puede bien reflejar una falta de requerimientos de luz, o quizás otros requisitos particulares. Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia (1984) mencionan estudios realizados por diferentes autores de diversos bosques tropicales del mundo que muestran una alta incidencia de germinadores rápidos: 65% de la flora leñosa de bosques malasio, 79% de las especies estudiadas en Costa de Marfil, y 9 de 10 especies examinadas en Zaire.

Comúnmente, se ha informado sobre germinación regulada por la luz en muchos estudios ecológicos relacionados con especies primarias de árboles,

invasores secundarios, y especies de malezas para bosques tropicales. *Macaranga*, *Musanga*, *Trema*, *Melastoma* y *Maclura* parecen estar incluídas en esta categoría general (Bazzaz y Pickett, 1980). Las interacciones de luz y temperatura también existen, pero hay evidencia disponible sólo para *Schefflera* y *Ochroma* (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1984). La escasez de conocimiento en esta área refleja probablemente el hecho de que la mayoría de especies de árboles tropicales pueden mostrar solamente requisitos mínimos de luz (el tamaño generalmente más grande de sus semillas puede militar en contra de esto también), al igual que el hecho que la estrategia de germinación "rápida" parece disminuir su importancia; esto no significa que mecanismos bastante delicados, cualitativos y cuantitativos, esperan ser descubiertos.

Por ejemplo, Drake (1993a) ha mostrado que para *Metrosideros polymorpha*, la germinación era mayor bajo luz blanca, roja o roja lejana (todas menores o iguales a 62%) comparada con tratamientos en la oscuridad. El requisito de luz no pudo superarse con tratamientos de temperatura fluctuante (5/15°C ó 15/25°C). Las respuestas a luz roja lejana de las semillas de *M. polymorpha* var *polymorpha* fueron mayores que aquéllas de *M. polymorpha* var *macrophylla*, que difieren principalmente en tener hojas pubescentes y glabras.

## MEDIOS DE GERMINACIÓN (SUSTRATOS)

Los medios utilizados generalmente para germinación son arena y/o suelo. Sin embargo, para pruebas de germinación de semillas, se recomiendan papeles de filtro, papeles secantes, agar o arena (AOSA, 1992; ISTA, 1996). Cada medio de germinación tiene su propia propiedad y adaptabilidad para diferentes especies. En los trópicos, el costo y la disponibilidad de ciertos medios también son factores importantes. En el Centro Nacional de Semillas de Árboles del Instituto Forestal Nacional Petawawa, Chalk River, ON, Canadá, el "Kimpak" (algodón de celulosa) se usaba comúnmente para pruebas de germinación de la mayoría de especies de árboles, pero se ha vuelto caro y difícil de conseguir en años recientes. Hay una amplia gama de papeles para germinación de semillas disponible de la compañía Anchor Paper, St. Paul, MN, E.U.A. (dirección de internet: [www.anchorpaper.com](http://www.anchorpaper.com)). En los trópicos, se utilizan toallas de papel y arena para pruebas de germinación de semillas pequeñas y grandes, respectivamente, en el Centro de Semillas de Árboles Forestales ASEAN, Tailandia. La arena es el medio estándar utilizado para pruebas de germinación de todas las especies en el Programa Nacional de Semillas de Árboles, en Tanzania (Msanga, 1998). La

arena es probablemente el medio más apropiado para la germinación de semillas de árboles tropicales debido a su disponibilidad, costo bajo, capacidad de retener humedad y adaptabilidad para semillas grandes.

Los sustratos no sólo deben estar adaptados a una adecuada disponibilidad bajo condiciones locales, sino que deben aproximarse al “sustrato universal” debiendo considerarse sus restricciones. Por ejemplo, con las semillas recalcitrantes de *Podocarpus milanjanus*, Schaefer (1990) se compararon los efectos de almacenamiento en frío en bolsas de polietileno perforadas sin ningún medio, con los efectos de aserrín húmedo o turba. Aunque no se indicó el grado exacto de hidratación de estos últimos, las semillas en la turba perdieron humedad comparadas con las que se colocaron en bolsas de polietileno (ca. 43% m.c.), mientras que las semillas almacenadas en aserrín aumentaron a 58% m.c. y dieron 72% de germinación.

Durante estos últimos años, se ha estado acumulando evidencia para indicar que el medio de germinación tiene importancia más allá de sólo ser un medio para retención del agua y transmisión de luz. Cuando las semillas de ocho especies de malezas se colocaron en la superficie de un medio de agar, o dos mm debajo de la superficie, en una variedad de orientaciones, se observaron algunos resultados sorprendentes. Cinco de las ocho especies mostraron menos germinación cuando fueron sembradas con los extremos de la radícula hacia abajo, dos no mostraron reacción diferencial a la orientación, mientras que una especie respondió insatisfactoriamente a ser enterrada y germinó mejor estando en la superficie de agar (Bosy y Aarssen, 1995). Estos autores especularon que una exposición desigual a gravedad, oxígeno o luz puede haber sido responsable de estos efectos. No se vió ningún efecto significativo de diversos tipos de suelo (margoso; arena de río lavada estéril; o arena de río no estéril) en la emergencia de *Ceiba pentandra*, *Leucaena leucocephala*, *Gmelina arborea* y *Tectona grandis*, aunque la germinación de *T. grandis* fue sensible a la orientación (Agboola *et al.*, 1993). Las semillas de *Bauhinia retusa* germinaron mejor si eran sembradas con el extremo de la radícula hacia arriba, mientras que el rendimiento más pobre fue cuando el extremo de la radícula estaba dirigido hacia abajo (Prasad y Nautiyal, 1995). Estos autores atribuyeron el mayor éxito de la orientación de la raíz hacia arriba al hecho que tan pronto como emerge la radícula, se voltea hacia abajo debido a la influencia del geotropismo, facilitando así un “gancho” para una emergencia más fácil del vástago.

Cuando las semillas son muy pequeñas, Ej. *Metrosideros polymorpha* (masa de semilla ca. 57 µg), la profundidad de siembra puede tener un impacto serio en la germinación. La emergencia de las plántulas para semillas enterradas a una profundidad de 2 mm en arena fue la mitad de aquélla de las semillas sembradas en la superficie, y mínima a profundidades de 5 mm; se observó de 6 a 10% de germinación en continua obscuridad (Drake, 1993a).

## CAJAS O CHAROLAS DE GERMINACIÓN

No hay especificaciones de cajas y charolas para pruebas de germinación estándar, en las reglas internacionales para pruebas de semillas. Comúnmente se utilizan cajas de Petri o cajas de plástico de diversos tamaños para pruebas de germinación o investigación sobre semillas de árboles.



Figura 9-1. Germinación después de 5 días

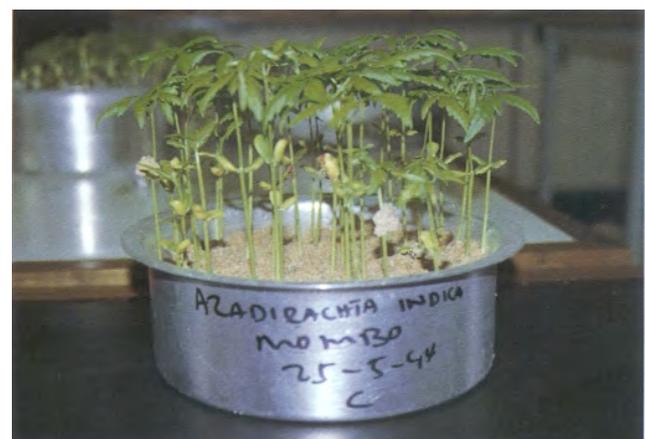


Figura 9-2



Figura 9-3A



Figura 9-3B.

Sin embargo, estas cajas y platos son usualmente demasiado pequeños para pruebas adecuadas de germinación de semillas de árboles tropicales y con frecuencia promueven un problema serio de crecimiento de hongos. Las tapas de algunas de las cajas pueden quedar muy ajustadas y reprimir la circulación de aire. Más recientemente, se ha probado una caja de germinación especialmente diseñada y se ha considerado ideal para pruebas de germinación o para investigación (Wang y Ackerman, 1983). Las cajas de germinación están disponibles comercialmente y son utilizadas ampliamente en muchos países del mundo (Figura 9-1). En Tanzania, se utiliza un tazón de aluminio junto con arena de río lavada como medio para pruebas de germinación (Msanga, 1998) (Figura 9-2). Para germinación de semillas tropicales, es importante que la capacidad de la caja o charola de germinación sea lo suficientemente grande para evitar acumulación y contaminación por hongos.

En el Laboratorio de Semillas del Instituto de Investigación Forestal de Taiwán, bolsas de polietileno capaces de ser selladas se utilizan con musgo *Sphagnum* como medio para todas las

pruebas de germinación e investigación (Chien y Lin, 1996; Chien *et al.*, 1998) (Figuras. 9-3A y 9-3B).

## EVALUACION DE LA GERMINACION

Aunque hay muchas pruebas indirectas y rápidas para evaluar la calidad de la semilla, éstas no son siempre seguras para evaluar la viabilidad de la semilla. Para evaluar la germinabilidad de semillas, la única técnica segura es el método de crecimiento directo o pruebas de germinación. Las pruebas de germinación estándar de laboratorio para semillas de especies de árboles en comercio internacional se han descrito y documentado muy bien (AOSA 1992; International Seed Testing Association 1996). Lamentablemente, estos protocolos bien establecidos para pruebas de germinación no están disponibles para semillas de árboles tropicales, aunque esas reglas se aplican con frecuencia para germinación de semillas de árboles tropicales y para pruebas de germinación. Debido a la naturaleza de semillas de árboles tropicales, han habido intentos de investigación para establecer normas para pruebas de germinación de semillas de árboles tropicales. Williams *et al.* (1992) recomendaron cuatro repeticiones de 25 semillas para pruebas de germinación de semillas de *Acacia* y compararon la máxima escala de variación tolerada con la prescripción de ISTA de cuatro repeticiones de 100 semillas. Los autores también recomendaron una reducción en el número de semillas utilizadas para pruebas de germinación de semillas grandes debido a la cantidad de espacio requerido para tales semillas, como son *Syzygium suborbiculare* y *Castanopspermum australe*.

En Malasia, Krishnapillay *et al.* (1991) establecieron un patrón de pruebas para determinar el contenido de humedad en semillas de *Hopea odorata*. Ellos indican que una muestra de 20 a 25 semillas sería suficiente para una determinación precisa del contenido de humedad de semillas cuando las semillas pueden secarse en un horno a 103°C por 20 horas o a 90°C por 24 horas.

## CONCLUSIONES

Nuestro entendimiento de semillas de árboles tropicales ha avanzado considerablemente en los últimos 20 años y quizás pasando de una etapa de recopilación de información a una de consolidación y de trabajo sobre fisiología específica dirigido hacia un objetivo. Sin embargo, como Bewley (1997) ha indicado, todavía no podemos contestar las dos preguntas fundamentales: ¿Cómo emerge el embrión de la semilla y cómo se obstruye esta emergencia en la latencia?. Actualmente se está acumulando evidencia de las especies de cultivos que indica que ABA impide la extensión de la radícula y mantiene la latencia, mientras que AG's parecen estar implicados en la promoción y el mantenimiento de germinación después que acontecimientos mediados por el ABA son superados. Para las especies de árboles tropicales, se carece de tal información básica, a pesar de la mayor facilidad y sofisticación de las técnicas analíticas disponibles. La distancia geográfica y falta de fondos son en parte responsables por esta anomalía, como quizás también lo es el hecho de que se puede conducir la fisiología y bioquímica con más seguridad (y más lucrativamente debido a los fondos) en cultivos.

Mientras que se podría decir que los objetivos mencionados anteriormente realizaron las deficiencias de investigación a corto plazo, el panorama para actividades a más largo plazo parece mucho más brillante. Simposios internacionales sobre conservación genética y la producción de semillas de árboles tropicales proporcionan una prueba de que hay mucho de lo cual enorgullecerse, aunque se reconoce que es bastante inclinado a favor de *Acacia*, *Casuarina* y *Eucalyptus* spp. Algunas de las publicaciones dignas de mención en cuanto a esto son de Arisman y Havmoller (1994), Boland (1989), Harwood *et al.* (1991), Midgley (1990) y Thomson y Cole (1987).

Programas de reproducción, selección periódica junto con la identificación de diversidad genética y su mantenimiento están recibiendo cada vez más atención, aun si la recompensa parece ser a largo plazo (Bangarwa *et al.*, 1995; Bumatay *et al.*, 1994; Chamberlain y Galwey, 1993; Harwood, 1990; Harwood *et al.*, 1994; Namkoong *et al.*, 1988; Plumptre, 1995; Singh y Deori, 1988; Wood, 1976).

Actualmente existe un mayor conocimiento sobre los efectos de la forestación por especies "exóticas" sobre los márgenes de los ríos, y la naturaleza a largo plazo y para recobrar los niveles de pre-plantación (Scott y Lesch, 1997); intentos de restaurar bosques naturales degradados (Alexander

*et al.*, 1992; Ray y Brown, 1995) recalcan fuertemente el papel de optimización de semillas y establecimiento de plántulas en estos procesos. El papel de *Rhizobium*, hongos micorrízicos vesiculares-arbusculares, nodulación por el actinomiceto *Frankia*, al igual que aplicaciones apropiadas de fosfato o encalados se reconocen ahora como elementos importantes del crecimiento de las plántulas. A este respecto, han surgido algunos estudios valiosos para *Albizia*, *Casuarina*, *Parkia*, *Dalbergia*, *Enterolobium*, *Gliricidia*, *Intsia*, *Leucaena*, *Sesbania* y *Shorea* (Diem, 1996; Dommergues, 1996; Lang *et al.*, 1995; Osundina, 1998; Sayed *et al.*, 1997; Surange *et al.*, 1997).

Las semillas de árboles tropicales continuarán proporcionando a la humanidad recursos muy necesarios sólo si los investigadores siguen interesados en la necesidad de comprender los muchos aspectos de la biología de la semilla, y si los gobiernos y las agencias internacionales continúan proporcionando los fondos y plataformas necesarios para investigación, colaboración e intercambio internacional. Los 2,950 millones de hectáreas de bosques en el mundo se reducirán más si se permite que la ganancia económica ponga a un lado las prácticas correctas de manejo.