



Pastos y Forrajes

ISSN: 0864-0394

marta@indio.atenas.inf.cu

Estación Experimental de Pastos y Forrajes

"Indio Hatuey"

Cuba

Montejo Valdés, Laura; Sánchez, J.A.

Efecto de los tratamientos de semilla, la procedencia y el riego en el establecimiento de Hibiscus
elatus

Pastos y Forrajes, vol. 35, núm. 3, julio-septiembre, 2012, pp. 247-273

Estación Experimental de Pastos y Forrajes "Indio Hatuey"

Matanzas, Cuba

Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=269125186002>

- Cómo citar el artículo
- Número completo
- Más información del artículo
- Página de la revista en redalyc.org

redalyc.org

Sistema de Información Científica

Red de Revistas Científicas de América Latina, el Caribe, España y Portugal

Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso abierto

Efecto de los tratamientos de semilla, la procedencia y el riego en el establecimiento de *Hibiscus elatus*

Effect of seed treatments, provenance and irrigation on the establishment of *Hibiscus elatus*

Laura Montejó Valdés y J.A. Sánchez

Instituto de Ecología y Sistemática, Ministerio de Ciencia, Tecnología y Medio Ambiente,
Carretera Varona, km 3½, Capdevila, Boyeros, C.P. 11900, La Habana 19, Cuba
E-mail:laura@ecologia.cu

Resumen

Se estudió la emergencia y el crecimiento de las plántulas de *Hibiscus elatus* en condiciones de vivero, en semillas sometidas a tratamientos de escarificación ácida en combinación —o no— con tratamientos de hidratación parcial en agua. Las semillas se colectaron en cuatro procedencias boscosas de la Reserva de la Biosfera Sierra del Rosario (dos bosques maduros siempreverdes estacionales y dos bosques secundarios) y se sometieron a diferentes frecuencias de riego (diario, días alternos y una vez por semana) durante su estancia en vivero. Los tratamientos pregerminativos fueron adecuados para incrementar la emergencia y el crecimiento de las plántulas en relación con el control (semillas no tratadas), para todas las procedencias, aunque el efecto positivo dependió del nivel de riego del sustrato. El estrés hídrico afectó de forma significativa el vigor de las plántulas, independientemente del tratamiento utilizado; sin embargo, bajo estas condiciones de siembra, el tratamiento hídrico resultó el más favorable para mejorar el funcionamiento de las plantas en las semillas colectadas en el bosque maduro; mientras que las del bosque secundario tuvieron una mejor habilidad para responder al estrés hídrico con el de escarificación, combinado con la hidratación parcial en agua. Se demostró que el empleo de tratamientos robustecedores a las semillas disminuyó el efecto dañino provocado por la insuficiente humedad del suelo sobre el establecimiento de las plántulas, independientemente del sitio de colecta.

Palabras clave: Crecimiento, emergencia, *Hibiscus elatus*, hidratación

Abstract

The emergence and growth of *Hibiscus elatus* seedlings under nursery conditions was studied, in seeds subject to acid scarification treatments in combination —or not— with partial hydration treatments in water. The seeds were collected in four forest provenances of the Sierra del Rosario Biosphere Reserve (two seasonal evergreen mature forests and two secondary forests) and were subject to different irrigation frequencies (daily, alternate days and once a week) during their permanence in nursery. The pregerminative treatments were adequate to increase seedling emergence and growth with regards to the control (untreated seeds), for all provenances, although the positive effect depended on the irrigation rate of the substratum. The water stress significantly affected seedling vigor, independently from the treatment used; nevertheless, under these planting conditions, the water treatment was the most favorable to improve plant functioning in the seeds collected in the mature forest; while those from the secondary forest had a better ability to respond to water stress with scarification treatment, combined with partial hydration in water. The use of hardening treatments in the seeds was proven to decrease the damaging effect caused by the insufficient soil moisture on seedling establishment, independently from the collection site.

Key words: Emergence, growth, *Hibiscus elatus*, hydration

Introducción

Hibiscus elatus Sw., conocida hasta su reciente cambio de sinonimia como *Talipariti elatum* (Sw.) Fryxell (Malvaceae), es un árbol tropical pionero tardío de rápido crecimiento (Herrera *et al.*, 1997). En Cuba, ocupa bosques húmedos, semidecíduos y vegetación secundaria (Bisse, 1988) y ha sido ampliamente empleado en planes de reforestación y en la alimentación del ganado (Toral *et al.*, 2001); aunque su germinación en condiciones de laboratorio y de vivero es pobre y errática, cuando no se aplican tratamientos pregerminativos (Álvarez, 1984; Sánchez *et al.*, 2003). También la germinación y la emergencia de la plántula en esta especie se afecta considerablemente bajo condiciones controladas de estrés hídrico y calórico del sustrato (Sánchez *et al.*, 2003). Según Sánchez (2007), la mayoría de sus semillas frescas presenta dormancia fisiológica no profunda y solo un 12% del lote muestra dormancia física o impermeabilidad de las cubiertas al agua. El primer tipo de dormancia señalado para esta especie es el más común para árboles de bosques tropicales húmedos, y el segundo es muy frecuente en especies de bosques secos (Sautu *et al.*, 2007); ambos se eliminan mediante tratamientos pregerminativos de escarificación ácida o mecánica, según lo demostrado por Álvarez (1984), quien señaló, además, una gran variabilidad en la respuesta germinativa de la planta, acorde con la procedencia de las semillas.

En numerosas especies de interés agrícola se ha informado la utilidad de los tratamientos de hidratación-deshidratación, en combinación -o no- con otros tratamientos robustecedores para mejorar el funcionamiento de las semillas, las plántulas y el rendimiento agrícola bajo condiciones ecológicas extremas (Sánchez *et al.*, 2001; 2007). Los resultados con dichos procedimientos son escasos en especies arbóreas tropicales, a pesar de los numerosos beneficios que brindan para asegurar el establecimiento de las plántulas; no obstante, se han realizado valiosas contribuciones, fundamentalmente en especies forestales pioneras y otras de gran importancia económica (Sánchez *et al.*, 2004,

Introduction

Hibiscus elatus Sw., known until its recent synonymy change as *Talipariti elatum* (Sw.) Fryxell (Malvaceae), is a tropical late pioneer fast-growth tree (Herrera *et al.*, 1997). In Cuba, It occupies humid, semi-deciduous forests and secondary vegetation (Bisse, 1988) and it has been widely used in reforestation plans and livestock feeding (Toral *et al.*, 2001); although its germination under laboratory and nursery conditions is poor and erratic, when pregerminative treatments are not applied (Álvarez, 1984; Sánchez *et al.*, 2003). Germination and seedling emergence in this species are also considerably affected under controlled conditions of water and heat stress of the substratum (Sánchez *et al.*, 2003). According to Sánchez (2007), most of its fresh seeds show non-deep physiological dormancy and only 12% of the lot show physical dormancy or impermeability of the seed coats to water. The first dormancy type indicated for this species is the most common for trees from tropical rainforests, and the second is very frequent in species from dry forests (Sautu *et al.*, 2007); they are both eliminated through pregerminative treatments of acid or mechanical scarification, according to Álvarez (1984), who also indicated a large variability in the plant germination response, according to the seed provenance.

In many agriculturally important species the usefulness of hydration-dehydration treatments has been reported, combined or not with other hardening treatments to improve seed and seedling functioning and agricultural yield under extreme ecological conditions (Sánchez *et al.*, 2001; 2007). The results with such procedures are scarce in tropical tree species, in spite of the many benefits they provide to ensure seedling establishment; however, valuable contributions have been made, mainly in pioneer forest and other economically important species (Sánchez *et al.*, 2004, 2006; Vargas and Kossmann, 2008; Brancalion *et al.*, 2008, 2010).

In the *H. elatus* seeds, such treatments have been applied to improve germination and seedling emergence under controlled heat stress

2006; Vargas y Kossmann, 2008; Brancalion *et al.*, 2008, 2010).

En las semillas de *H. elatus*, tales tratamientos se han aplicado para mejorar la germinación y la emergencia de las plántulas bajo condiciones controladas de estrés calórico, y también para reavivar semillas envejecidas (Sánchez *et al.*, 2003, 2004; Montejo *et al.*, 2005); sin embargo, no se conocen los efectos de estos procedimientos fisiológicos en el establecimiento de la especie en condiciones de déficit de humedad del suelo. Por lo tanto, el objetivo del trabajo fue evaluar el efecto de diferentes tratamientos pregerminativos (escarificación ácida en combinación o no con tratamientos hídricos) en la emergencia de la semilla de diferentes procedencias; así como en el crecimiento y la supervivencia de las plántulas de *H. elatus*, sometidas a diferentes condiciones de riego durante su estancia en vivero.

Materiales y Métodos

Descripción general del sitio. El estudio se realizó en la Reserva de la Biosfera Sierra del Rosario (RBSR), Artemisa, Cuba (22° 45' N, 82° 50' O), que tiene una extensión de 25 000 ha y varios tipos de formaciones vegetales: boscosas, arbustivas y herbáceas; entre las más extendidas está el bosque siempreverde mesófilo (Herrera *et al.*, 1988). No obstante, una parte importante de la superficie boscosa de la Reserva está cubierta por bosques secundarios con diferentes grados de perturbación, debido a la creación de terrazas, la apertura de caminos y la tala selectiva (Herrera *et al.*, 1997). La temperatura media anual es de 24,4°C y la precipitación promedio anual, de 2 013 mm; aunque en alturas mayores a los 400 m puede llegar hasta 2 300 mm (Herrera *et al.*, 1997). Los suelos son variados y, según Hernández *et al.* (1988), predominan los Fersialíticos y los Pardos; y su fertilidad es muy variable, aunque tiende a ser media.

Colección de las semillas. Los sitios de colección de los frutos se seleccionaron según el grado de conservación de la vegetación. Estos abarcaron dos localidades de zonas boscosas de vegetación secundaria, conocidas como El Taburete (82°56'12" W, 22°50'46" N) y Las Delicias

condiciones, and also to reinvigorate aged seeds (Sánchez *et al.*, 2003, 2004; Montejo *et al.*, 2005); nevertheless, the effects of these physiological procedures on the species establishment under soil water deficit conditions are not known. Thus, the objective of the work was to evaluate the effect of different pregerminative treatments (acid scarification combined or not with water treatments) on the emergence of seeds from different provenances; as well as on the growth and survival of *H. elatus* seedlings, subject to different irrigation conditions during their permanence in nursery.

Materials and Methods

General site description. The study was conducted in the Sierra del Rosario Biosphere Reserve (SRBR), Artemisa, Cuba (22° 45' N, 82° 50' W), which has an extension of 25 000 ha and several types of plant formations: forest, shrubby and herbaceous; among the most extended ones is the mesophilous evergreen forest (Herrera *et al.*, 1988). Yet, an important part of the forest surface of the Reserve is covered by secondary forests with different disturbance degrees, because of the creation of terraces, road opening and selective cutting (Herrera *et al.*, 1997). Mean annual temperature is 24,4°C and annual average rainfall is 2 013 mm; although at heights of 400 m and more it may be up to 2 300 mm (Herrera *et al.*, 1997). Soils are varied and, according to Hernández *et al.* (1988), Fersialitic and Brown ones prevail; and their fertility is highly variable, although it tends to be moderate.

Seed collection. The fruit collection sites were selected according to the conservation degree of the vegetation. They comprised two localities of secondary vegetation forest zones, known as El Taburete (82°56'12" W, 22°50'46" N) and Las Delicias (82°56'11" W, 22°51'00" N), and in mesophilous evergreen forests, in areas called Helechal (82°57'43" W, 22°49'56" N) and Cima del Vallecito (from now on, Cima) (82°57'52" W, 22°49'42" N), located within the central section of the SRBR, which is considered one of the areas with higher conservation of the original vegetation structure (Herrera *et al.*, 1997). The

(82°56' 11" O, 22°51'00" N), y en bosques siempreverdes mesófilos, en áreas llamadas Helechal (82°57' 43" O, 22°49' 56" N) y Cima del Vallecito (en lo adelante, Cima) (82°57' 52", O 22° 49' 42" N), ubicadas dentro de la sección central de la RBSR, la cual se considera una de las áreas de mayor conservación de la estructura original de su vegetación (Herrera *et al.*, 1997). Las semillas frescas de *H. elatus* se colectaron directamente de la planta madre, a partir de frutos maduros, mediante una vara telescópica o subiendo a los árboles. La colecta se realizó durante la principal época de fructificación de la especie en Cuba, a finales de la estación de seca, en el mes de marzo de 2008. Las semillas se mezclaron y se obtuvieron cuatro poblaciones de diseminulos, una de cada zona de colecta, y se depositaron en frascos de cristal con cierre hermético, a temperatura de 25°C en el laboratorio. Los ensayos de viveros se realizaron inmediatamente después de la colecta.

Características de los sitios de colecta. En los sitios de vegetación secundaria, los árboles de *H. elatus* tenían una altura entre 8 y 10 m y un diámetro no mayor de 20 cm; mientras que los que crecieron en bosques siempreverdes mesófilos, cuya vegetación era muy cerrada, alcanzaron una altura entre 15 y 25 m y un diámetro de 25 y 30 cm. También la composición de la vegetación en las zonas de colecta fue distinta: en las áreas de vegetación secundaria había menos diversidad de especies arbóreas y predominaban las plantas introducidas, tales como: *Syzygium jambos*, *Roystonea regia*, *Manguifera indica*, *Piper* sp., *Bambusa vulgaris* y *Tectona grandis*; en los sitios de bosque maduro, prevalecía una vegetación típica de lugares húmedos de la reserva y abundaban: *Prunus occidentalis*, *Alchornea latifolia*, *Ardisia dentata*, *Ficus* sp., *Zanthoxylum martinicens* y *Psycotria horizontalis*; aunque algunos taxones, como *Calophyllum brasiliense*, aparecieron en todos los sitios de colecta. La temperatura del suelo dentro de cada vegetación varió durante la época de producción de semilla: en las áreas menos conservadas, la temperatura máxima y mínima

fresh *H. elatus* seeds were directly collected from the mother plant, from mature fruits, through a telescopic wand or climbing up the trees. The collection was made during the main fructification season of the species in Cuba, at the end of the dry season, in March, 2008. The seeds were mixed and four populations of diaspores were obtained, one for each collection zone, and were placed in airtight glass flasks, at 25°C in the laboratory. The nursery trials were conducted immediately after collection.

Characteristics of the collection sites. In the secondary vegetation sites, the *H. elatus* trees were between 8 and 10 m high and a diameter of no more than 20 cm; while those growing in mesophilous evergreen forests, which vegetation was extremely closed, reached a height between 15 and 25 m and a diameter of 25-30 cm. The vegetation composition in the collection zones was also different: in the secondary vegetation areas there was lower diversity of tree species and introduced plants prevailed, such as *Syzygium jambos*, *Roystonea regia*, *Manguifera indica*, *Piper* sp., *Bambusa vulgaris* and *Tectona grandis*; in the mature forest sites, a typical vegetation of humid places of the reserve prevailed and the following species were abundant: *Prunus occidentalis*, *Alchornea latifolia*, *Ardisia dentata*, *Ficus* sp., *Zanthoxylum martinicens* and *Psycotria horizontalis*; although some taxa, such as *Calophyllum brasiliense*, were present in all the collection sites. The soil temperature within each vegetation varied during the seed production stage: in the less preserved areas, the average maximum and minimum temperature oscillated between 25,6 and 18,6°C and in the evergreen forests, between 23,2 and 17,1°C, respectively.

Pregerminative treatments and seeding conditions. The seeds were subject to the combinations of pregerminative treatments (scarification and partial hydration) which were better in this species, under controlled conditions of heat stress, according to the report by Montejo *et al.* (2005). The treatments used were: untreated or control seeds (T1); seeds subject to acid scarification with H₂SO₄ at 96%, during 20',

promedio oscilaron entre 25,6 y 18,6°C, y en los bosques siempreverdes, entre 23,2 y 17,1°C, respectivamente.

Tratamientos pregerminativos y condiciones de siembra. Las semillas se sometieron a las combinaciones de tratamientos pregerminativos (de escarificación y de hidratación parcial) que resultaron mejores en esta especie, bajo condiciones controladas de estrés calórico, según lo informado por Montejo *et al.* (2005). Los tratamientos utilizados fueron: semillas no tratadas o control (T1); semillas sometidas a escarificación ácida con H_2SO_4 al 96%, durante 20', y lavadas posteriormente con agua corriente, durante 10' (T2); semillas intactas, que se hidrataron con agua hasta aproximadamente el final de la fase I del patrón trifásico de absorción de agua (T3); y semillas sometidas a la combinación de los tratamientos T2 y T3, es decir, escarificación ácida más hidratación parcial en agua (T4). La fase de hidratación se realizó a temperatura alterna de 25/35°C, durante 72 h para el T3 y 7 h para el T4. La deshidratación de las semillas ocurrió a $25 \pm 1^\circ\text{C}$ (45% de humedad relativa) durante 48 h, hasta alcanzar, aproximadamente, el contenido de humedad inicial (13-15% con base en el peso fresco).

La siembra se realizó en condiciones de vivero, en áreas del Instituto de Ecología y Sistemática –La Habana, Cuba– ($23^\circ 01' \text{N}$, $82^\circ 21' \text{O}$). Las condiciones experimentales fueron: temperatura ambiente (entre 20,7°C y 24,1°C) y luz natural (aproximadamente entre 30 y 40% de la radiación fotosintéticamente activa). El experimento se efectuó en la estación poco lluviosa, entre el 28 de noviembre de 2008 y el 10 de febrero de 2009; durante su realización no ocurrieron precipitaciones en el área de estudio. El riego se aplicó a capacidad de campo y se establecieron tres frecuencias: riego diario (R-I), riego dos veces por semana (R-II) y riego una vez por semana (R-III). No se aplicaron fertilizantes ni plaguicidas.

Se utilizó suelo de la RBSR, del tipo Fersialítico Pardo Rojizo (Hernández *et al.*, 1988), que es uno de los más extendidos en los sitios de colecta de las semillas y en otras

y later washed with tap water, for 10' (T2); intact seeds hydrated with water until about the end of stage I of the triphasic water absorption pattern (T3); and seeds subject to the combination of treatments T2 and T3, that is, acid scarification plus partial hydration in water (T4). The hydration stage took place at alternate temperature of 25/35°C, during 72 h for T3 and 7 h for T4. Seed dehydration occurred at $25 \pm 1^\circ\text{C}$ (45% of relative humidity) during 48 h, until reaching, approximately, the initial moisture content (13-15% on fresh weight basis).

The seeding took place under nursery conditions, in areas of the Institute of Ecology and Systematics –Havana, Cuba– ($23^\circ 01' \text{N}$, $82^\circ 21' \text{W}$). The experimental conditions were: ambient temperature (between 20,7°C and 24,1°C) and natural light (approximately between 30 and 40% of the photosynthetically active radiation). The trial was conducted in the dry season, between November 28, 2008 and February 10, 2009; during the experiment no rainfall occurred in the area of study. Irrigation was applied at field capacity and three frequencies were established: daily irrigation (R-I), irrigation twice per week (R-II) and irrigation once per week (R-III). Neither fertilizers nor pesticides were applied.

Soil from the SRBR was used, Reddish Brown Fersialitic type (Hernández *et al.*, 1988), which is one of the most extended in the seed collection sites and in other plant formations of the SRBR. It was collected at a depth of 0-10 cm and the decomposing organic matter (litter and root remainders) was taken away. Its chemical characteristics were: pH (H_2O): 6,0; oxidizable organic matter: 5,1%, according to Walkey-Black; assimilable phosphorus: 10,4 $\mu\text{g g}^{-1}$, according to Machiguin; cation exchange capacity (addition of Na, K, Ca and Mg): 15,15 cmol kg^{-1} , by atomic absorption; and total nitrogen: 0,26%, by micro-Kjeldahl. The texture was clayey loam and saturation moisture was 36,7% (determined by gravimetric analysis).

The microenvironmental conditions during the trial period were the following: mean soil temperature 24,1°C (maximum 29,0°C and minimum 19,2°C) and relative humidity, 79%.

formaciones vegetales de la RBSR. Este se colectó a una profundidad de 0-10 cm y se le retiró la materia orgánica en descomposición (resto de hojarascas y raíces). Sus características químicas fueron: pH (H_2O): 6,0; materia orgánica oxidable: 5,1%, según Walkey-Black; fósforo asimilable: $10,4 \mu g\ g^{-1}$, según Machiguin; capacidad de intercambio catiónico (suma del Na, K, Ca y Mg): $15,15\ cmol\ kg^{-1}$, por absorción atómica; y nitrógeno total: 0,26%, por micro Kjeldahl. La textura era loam arcillosa y la humedad en saturación fue de 36,7% (determinada por gravimetría).

Las condiciones microambientales durante el periodo del experimento fueron las siguientes: temperatura media del suelo $24,1^{\circ}C$ (máxima $29,0^{\circ}C$ y mínima $19,2^{\circ}C$) y humedad relativa de 79%.

Las semillas control (T1) y las sometidas a T2, T3 y T4 se sembraron en el suelo contenido en pots plásticos, blancos, de 25,8 cm de ancho por 31,5 cm de altura y $5\ dm^3$ de capacidad, a una profundidad de 2 cm; en cada pote se colocaron cinco semillas. Para cada procedencia se estableció un diseño de bloques al azar con tres repeticiones de 240 pots cada una. A su vez, dentro de cada bloque se establecieron, de forma aleatoria, los tres niveles de riego para todos los tratamientos pregerminativos ensayados. En total, por procedencia se emplearon 720 pots, y por tratamiento (riego por tratamiento pregerminativo), 60 réplicas.

Emergencia y vigor inicial de las plántulas. El conteo de la emergencia se realizó diariamente, durante 30 días, a partir del comienzo del experimento. Se determinó el día de inicio de la emergencia y el porcentaje de emergencia final de las plántulas. Los pots se rotaron periódicamente hasta el final del experimento, para eliminar los efectos causados por la posición, y las plántulas se regaron de manera diferenciada a partir de la segunda semana después de la siembra. Posterior a los 30 días de esta (a los 15 días de iniciarse la emergencia) se practicó el raleo de las plántulas para dejar un individuo por pote, y se seleccionaron al azar 15 individuos por tratamiento, para determinar el vigor de las plántulas

The control seeds (T1) and the ones subject to T2, T3 and T4 were planted on the soil contained in white plastic pots, 25,8 cm wide, 31,5 cm high and a capacity of $5\ dm^3$, at a depth of 2 cm; five seeds were planted in each pot. For each provenance a randomized block design with three repetitions of 240 pots each was established. In turn, within each block, the three irrigation levels were randomly established for all the essayed pregerminative treatments. In total, 720 pots were used per provenance, and 60 replications (irrigation by pregerminative treatment) were used per treatment.

Seedling emergence and initial vigor. The emergence count was performed daily, during 30 days, since the trial beginning. The day of emergence onset and the final emergence percentage of the seedlings were determined. The pots were periodically rotated until the end of the experiment, to eliminate the effects cause by position, and the seedlings were irrigated in a differentiated way since the second week after planting. After 30 days (15 days after the emergence onset) seedling thinning was practiced to leave an individual per pot, and 15 individuals were randomly selected per treatment, in order to determine seedling vigor (at this moment all of them had, at least, two true leaves, in addition to the cotyledons). Intact seedlings were obtained by immersing each pot in tap water; then, the roots were carefully washed to eliminate dirt. As vigor variable, the dry mass of roots, stem and the other aerial parts (leaves) was determined, through their drying in an oven at $70^{\circ}C$, during 48 h.

Plant growth. After the seedling thinning, those left per pot remained under the above-described irrigation conditions. The trial was maintained for 40 days more, in order to evaluate plant growth until 60 days of permanence in the nursery. Fifteen seedlings were randomly selected per treatment and per provenance. The leaves, stem and roots were separately dried, at $70^{\circ}C$ during 48 hours, and they were weighed afterwards. The total plant attainment was made with tap water.

Based on the dry biomass data, the total dry biomass (total DB) in grams (g) and the fractions

(en este momento todas tenían, al menos, dos hojas verdaderas, además de los cotiledones). La obtención de las plántulas intactas se logró por inmersión de cada pote en agua corriente, después se lavaron cuidadosamente las raíces para eliminar la tierra. Se determinó, como variable del vigor, la masa seca (g) de las raíces, del tallo y de las demás partes aéreas (hojas), mediante el secado de estas en una estufa a 70°C, durante 48 h.

Crecimiento de las plantas. Después del entresaque de las plántulas, las que quedaron por cada pote permanecieron en las mismas condiciones de riego ya descritas. El experimento se mantuvo por 40 días más, con el objetivo de evaluar el crecimiento de las plantas hasta los 60 días de su estancia en el vivero. Se escogieron al azar 15 plántulas por tratamiento y procedencia. Las hojas, el tallo y las raíces se secaron separadamente, a 70°C por 48 h, y después se pesaron. La obtención total de las plantas se realizó con agua corriente.

Sobre la base de los datos de biomasa seca, se calculó la biomasa seca total (BS total) en gramos (g) y las fracciones de distribución de biomasa (g g^{-1}) a las hojas (FM hojas), el tallo (FM tallo) y la raíz (FM raíz total), en relación con el peso total de la plántula. Además, se calculó la relación biomasa seca subterránea/biomasa aérea total (g g^{-1}) (FB subterránea/aérea). Las plántulas se examinaron diariamente, para evaluar la supervivencia al final del experimento. A partir de la biomasa seca total de la planta, se estimó la tasa de crecimiento relativo (TCR, $\text{g g}^{-1}\text{día}^{-1}$) después de los 60 días de permanencia en el vivero; como biomasa a un tiempo inicial se utilizó la producción de materia seca en los primeros 30 días del experimento. Esta variable se estableció de acuerdo con Poorter y Garnier (2007), según la fórmula: $TCR = \ln P_2 - \ln P_1 / t_2 - t_1$. Donde: $\ln$: logaritmo neperiano; P_1 : peso seco de la plántula a un tiempo inicial; P_2 : peso seco a un tiempo final; t_1 : tiempo inicial; y t_2 : tiempo final. Este índice muestra una medida de la producción de materia seca por unidad de biomasa y tiempo. Para el cálculo de la TCR primeramente se determinó los logaritmos

of biomass distribution (g g^{-1}) to the leaves (FM leaves), stem (FM stem) and root (total FM root) were calculated, with regards to the total seedling weight. In addition, the underground dry biomass/total aerial biomass ratio (g g^{-1}) (underground/aerial FB) was calculated. The seedlings were daily examined, to evaluate survival at the end of the experiment. From the total dry biomass of the plant, the relative growth rate (RGR, $\text{g g}^{-1}\text{day}^{-1}$) after 60 days of permanence in the nursery, was estimated; as biomass at an initial time the dry matter production in the first 30 days of the experiment was used. This variable was established according to Poorter and Garnier (2007), following the formula: $RGR = \ln P_2 - \ln P_1 / t_2 - t_1$. Where: $\ln$: Napierian logarithm; P_1 : seedling dry weight at an initial time; P_2 : dry weight at a final time; t_1 : initial time; and t_2 : final time. This index shows a measure of dry matter production per biomass unit and time. For calculating the RGR, the logarithms of the individual plant weights were firstly determined, and afterwards the mean of those logarithms was calculated.

Statistical analysis. The mean and standard error of each studied emergence and growth variable was calculated. The data normality was verified through the Kolmogorov-Smirnov goodness of fit test, and variance homogeneity was verified through Bartlett's test. The data expressed in percentage were transformed into $\arcsin \sqrt{\%}$. The seedling emergence and vigor variables were processed through simple classification variance analysis (ANOVA), with factorial arrangement of the treatments. No multiple comparison tests were applied *a posteriori*, because the independent variables represent combinations of non structured qualitative treatment (pregerminative treatment and seed provenance), with quantitative treatment (amount of added water, that is, type of irrigation) (Blanco, 2001). From a correlation matrix, the principal component analysis (PCA) was applied to determine how the *H. elatus* provenances were interrelated and grouped, according to the pregerminative treatments and water stress conditions (with and without stress). In this last

de los pesos individuales de las plantas, y después, la media de esos logaritmos.

Análisis estadístico. Se calculó la media y el error estándar de cada variable de emergencia y crecimiento estudiada. La normalidad de los datos se verificó mediante la prueba de bondad de ajuste de Kolmogorov-Smirnov, y la homogeneidad de varianza a través de la prueba de Bartlett. Los datos expresados en porcentaje se transformaron en $\arcsen \sqrt{\%}$. Las variables de emergencia y de vigor de las plántulas se procesaron mediante el análisis de varianza (ANOVA) de clasificación simple, con arreglo factorial de los tratamientos. No se aplicaron pruebas de comparaciones múltiples de medias *a posteriori*, debido a que las variables independientes representan combinaciones de tratamiento cualitativo no estructurado (tratamiento pregerminativo y procedencia seminal), con tratamiento cuantitativo (cantidad de agua adicionada, o sea, tipo de riego) (Blanco, 2001). A partir de una matriz de correlación, se aplicó el análisis de componentes principales (ACP) para determinar cómo se interrelacionaron y agruparon las procedencias de *H. elatus*, según los tratamientos pregerminativos y las condiciones de estrés hídrico (con y sin estrés). En este último análisis se utilizaron los valores individuales de cada muestra o réplica por tratamiento.

Resultados y Discusión

Las semillas colectadas en los sitios de bosques de vegetación secundaria (El Taburete y Las Delicias) presentaron una viabilidad inicial (porcentaje de germinación final a la temperatura óptima de la especie) de 91%; mientras que en los diseminulos provenientes de Helechal y Cima (bosques siempreverdes mesófilos) fue de 89 y 69%, respectivamente. El contenido inicial de humedad de los lotes varió entre 13,0 y 15,7%, y las poblaciones del bosque maduro tuvieron una mayor humedad. La masa seca promedio de las semillas, determinada mediante el secado durante 17 h a temperatura constante de $103 \pm 2^\circ\text{C}$ (ISTA, 1999), en El Taburete y Las Delicias fue de 0,0197 g ($\pm 0,0009$) y 0,0207 g ($\pm 0,001$), y en Helechal y Cima varió entre 0,0116 ($\pm 0,0006$) y 0,0139 g ($\pm 0,0007$), respectivamente.

analysis the individual values of each sample or replication per treatment were used.

Results and Discussion

The seeds collected in the secondary vegetation forest sites (El Taburete and Las Delicias) showed an initial viability (final germination percentage at optimum temperature of the species) of 91%; while in the diaspores from Helechal and Cima (evergreen mesophilous forests) it was 89 and 69%, respectively. The initial moisture content of the lots varied between 13,0 and 15,7% and the populations of the mature forest had higher moisture. The average dry mass of the seeds, determined through drying during 17 h at constant temperature of $103 \pm 2^\circ\text{C}$ (ISTA, 1999), was 0,0197 g ($\pm 0,0009$) and 0,0207 g ($\pm 0,001$) in El Taburete and Las Delicias, and in Helechal and Cima it varied between 0,0116 ($\pm 0,0006$) and 0,0139 ($\pm 0,0007$), respectively.

Seedling emergence and vigor. The variance analysis indicated that the onset of seedling emergence was not affected by the interaction of the tested factors (provenance, irrigation frequency and pregerminative treatment), although the last two principal effects did significantly affect this indicator (table 1). On the contrary, the final emergence percentage and total dry biomass of the first-harvest seedlings depended, significantly, on the interaction of the three factors.

In the seeds from El Taburete and Las Delicias, under any irrigation condition, the pregerminative treatments were adequate to accelerate the onset of radicle emergence, with regards to the control (table 2). The final emergence percentage in these lots, under R-I conditions, was higher in the seeds from T2 and T4; while T3 did not show differences with regards to the control. On the other hand, when R-II was applied, the pregerminative treatments increased seedling emergence as compared with the control. Yet, by decreasing irrigation periodicity even more (R-III), the final emergence percentage was affected, mainly in the untreated seeds and the ones subject to T2 (table 2). Seemingly, scarification in H_2SO_4 under this

Emergencia y vigor de las plántulas. El análisis de varianza indicó que el inicio de la emergencia de las plántulas no se afectó por la interacción de los factores probados (procedencia, frecuencia de riego y tratamiento pregerminativo), aunque los dos últimos efectos principales sí afectaron significativamente este indicador (tabla 1). En cambio, el porcentaje de emergencia final y la biomasa seca total de las plántulas de la primera cosecha dependieron, de forma significativa, de la interacción de los tres factores.

En las semillas procedentes de El Taburete y Las Delicias, en cualquier condición de riego, los tratamientos pregerminativos resultaron adecuados para acelerar el inicio de la emergencia de la radícula, en relación con el control (tabla 2). El porcentaje de emergencia final en estos lotes, en condiciones de R-I, fue mayor en las semillas procedentes de T2 y T4; mientras que T3 no mostró diferencias con respecto al testigo. Por su parte, cuando se aplicó R-II, los tratamientos pregerminativos incrementaron la emergencia de las plántulas en relación con el control. Sin embargo, al disminuir aun más la periodicidad del riego (R-III), se afectó el porcentaje final de emergencia, principalmente en las semillas no tratadas y sometidas a T2 (tabla 2). Al parecer, la escarificación en H_2SO_4 bajo esta condición de déficit de humedad del sustrato

caused seed deterioration and viability loss.

In these seed lots from secondary vegetation forests, T4 was the most appropriate for increasing the emergence percentage under any irrigation conditions. With such treatment and the lowest substratum moisture, the emergence onset in El Taburete and Las Delicias occurred in less time (eight and nine days after seeding) with regards to the other treatments, and the final emergence percentage was 52 and 64%, respectively. On the contrary, in the T1 seeds under equal irrigation condition, seedling emergence occurred since 18 days after seeding in El Taburete and after 21 days in Las Delicias, and only 28 and 12% emergence was obtained at the end of the experiment, respectively (table 2). This proved the effectiveness of combining the two treatments in the establishment of such lots. Nevertheless, as irrigation decreased, T3 was equally adequate to accelerate and increase emergence, under unfavorable conditions for establishment.

On the other hand, in the seeds collected in Helechal and subject to daily irrigation, the highest percentage and emergence rate were reached with T2, as compared with T1. However, with R-II and R-III the regenerative response of the lot in such treatment was affected, by drastically decreasing the number of emerged seedlings

Tabla 1. ANOVA para los efectos tratamiento pregerminativo, frecuencia de riego, procedencia y sus interacciones sobre la emergencia y el vigor de las plántulas de *H. elatus*

Table 1. ANOVA for the effects pregerminative treatment, irrigation frequency, provenance and their interactions on emergence and vigor of *H. elatus* seedlings

Fuente de variación	Inicio emergencia	Emergencia final	Biomasa plántula
Procedencia (A)	1,39 ns	4,17*	0,75 ns
Riego (B)	3,45*	5,51*	3,28 ns
Tratamiento pregerminativo (C)	3,78*	4,40*	10,3***
A x B	0,92 ns	0,24 ns	1,31 ns
A x C	2,31 ns	0,52 ns	0,86 ns
B x C	2,19 ns	0,40 ns	0,30 ns
A x B x C	0,97 ns	1,89*	1,66*

* $P \leq 0,05$ *** $P \leq 0,001$ ns: no significativo

Tabla 2. Efecto de los tratamientos pregerminativos y del riego sobre las variables de emergencia y vigor de las plántulas de la primera cosecha

Table 2. Effect of pregerminative treatments and irrigation on the emergence and vigor variables of the seedlings from the first harvest

Procedencia/ Tratamiento		Inicio de la emergencia (días)			Emergencia final (%)			Biomasa seca total (g)		
		R-I	R-II	R-III	R-I	R-II	R-III	R-I	R-II	R-III
El Taburete	T1	18,2	14,0	18,0	40,0	40,0	28,0	0,050	0,031	0,040
	T2	11,0	9,8	9,0	60,0	48,0	12,0	0,063	0,050	0,040
	T3	13,0	10,0	10,2	44,0	56,0	44,0	0,042	0,040	0,040
	T4	11,4	10,0	8,3	64,0	60,0	52,0	0,068	0,052	0,050
	EE±	1,65	1,01	2,24	6,40	4,43	8,86	0,006	0,004	0,002
Las Delicias	T1	25,0	17,5	21,3	28,0	32,0	12,0	0,042	0,030	0,025
	T2	13,8	10,0	14,0	52,0	44,0	8,0	0,049	0,039	0,035
	T3	14,2	14,6	11,4	32,0	60,0	60,0	0,059	0,058	0,050
	T4	9,0	11,7	9,2	64,0	65,0	64,0	0,059	0,058	0,053
	EE±	3,37	1,65	2,63	8,48	7,55	15,0	0,003	0,006	0,006
Helechal	T1	22,0	12,0	16,3	24,0	20,0	12,0	0,052	0,031	0,028
	T2	8,0	9,6	9,8	52,0	28,0	16,0	0,040	0,040	0,030
	T3	11,0	12,6	13,5	40,0	60,0	20,0	0,063	0,061	0,060
	T4	11,0	12,8	8,0	44,0	52,0	48,0	0,049	0,042	0,046
	EE±	3,08	0,73	1,86	5,88	9,52	8,16	0,004	0,006	0,007
Cima	T1	12,6	8,6	9,6	53,3	45,0	28,0	0,038	0,030	0,026
	T2	10,0	10,4	13,0	32,0	48,0	26,6	0,041	0,040	0,031
	T3	10,6	10,8	11,5	60,0	56,0	33,3	0,050	0,058	0,040
	T4	9,2	9,8	10,0	45,0	35,0	24,0	0,058	0,042	0,039
	EE ±	0,72	0,47	0,77	6,03	4,33	1,95	0,004	0,006	0,003

T1: semillas no tratadas; T2: semillas sometidas a escarificación ácida durante 20'; T3: semillas hidratadas hasta el final de la fase I del patrón de imbibición; T4: T2 más hidratación parcial en agua.

provocó el deterioro de las semillas y la pérdida de viabilidad.

En estos lotes de semillas de bosques de vegetación secundaria, el T4 fue el más apropiado para incrementar el porcentaje de emergencia, en cualquier condición de riego. Con dicho tratamiento y con la menor humedad del sustrato, el inicio de la emergencia en El Taburete y Las Delicias ocurrió en menos tiempo (a los ocho y nueve días de la siembra) respecto al resto de los tratamientos, y el porcentaje de emergencia final fue de 52 y 64%, respectivamente. En cambio, en las semillas de T1 con igual condición de riego, la emergencia de las plántulas ocurrió a partir de los 18 días en El Taburete y a los 21 en Las Delicias, y solo se obtuvo al final del experimento un 28 y 12% de emergencia, respectivamente (tabla 2). Ello evidenció la

(table 2). For such reason, under alternate-day irrigation conditions, the water treatments (T3 and T4) were the ideal ones to increase the number of seedlings, with which more than 50% emergence was obtained at the end of the trial; while the control did not exceed 20%. On the other hand, under severe soil moisture deficit conditions, only T4 was effective to improve the emergence capacity, by propitiating a significant increase in the number of produced seedlings (table 2).

In the seeds collected in Cima, once the irrigation periodicity decreased, no treatment could accelerate the emergence onset with regards to the control, and only T3 caused an increase of the final emergence percentage, under any irrigation condition (table 2). The hardening method was not adequate, because it decreased

efectividad de combinar los dos tratamientos en el establecimiento de dichos lotes. No obstante, a medida que disminuyó el riego el T3 fue igualmente adecuado para acelerar e incrementar la emergencia, en condiciones desfavorables para el establecimiento.

Por su parte, en los diseminulos colectados en Helechal y sometidos a riego diario, se alcanzaron los mayores porcentajes y velocidad de emergencia con el T2, respecto al T1. Sin embargo, con R-II y R-III se afectó la respuesta regenerativa del lote en dicho tratamiento, al disminuir drásticamente el número de plántulas emergidas (tabla 2). Por ello, en condiciones de riego en días alternos, los tratamientos hídricos (T3 y T4) fueron los idóneos para incrementar el número de plántulas, con los que se alcanzó más de un 50% de emergencia al final del ensayo; mientras que el control no superó el 20%. Por otra parte, bajo condiciones severas de déficit de humedad del suelo, solo el T4 fue efectivo para mejorar la capacidad de emergencia, al propiciar un incremento significativo en el número de plántulas producidas (tabla 2).

En las semillas colectadas en Cima, una vez que la periodicidad de riego disminuyó, ningún tratamiento logró acelerar el inicio de la emergencia en relación con el control, y únicamente T3 provocó un incremento del porcentaje de emergencia final, en cualquier condición de riego (tabla 2). El método robustecedor no fue adecuado, pues disminuyó el número final de plántulas en todas las condiciones de hidratación del sustrato. Al parecer, en este lote —el de menor viabilidad inicial (69%) pero el más vigoroso, dado el alto porcentaje de emergencia en las semillas control cuando el riego fue diario— T4 provocó un sobrecondicionamiento de las semillas, el cual agotó las reservas nutricionales, redujo el número de plántulas emergidas y retardó el inicio de la emergencia de la radícula. Resultados similares en semillas de hortalizas sometidas a hidratación parcial fueron obtenidos por Welbaum y Bradford (1991), quienes concluyeron que la efectividad de estos tratamientos depende del grado de maduración o poder germinativo inicial de los diseminulos en el

the final number of seedlings under all the substratum hydration conditions. Seemingly, in this lot—the one with the lowest initial viability (69%), but the most vigorous, given the high emergence percentage in the control seeds when irrigation was daily applied— T4 caused seed overconditioning, which depleted the nutritional reserves, reduced the number of emerged seedlings and delayed the onset of radicle emergence. Similar results were obtained in vegetable seeds subject to partial hydration by Welbaum and Bradford (1991), who concluded that the effectiveness of these treatments depends on the maturation degree or initial germination capacity of the diaspores at the moment of collection. Also Sánchez *et al.* (2001) and Moradi-Dezfuli *et al.* (2008) stated that the species characteristics, the variety or lot, the correct standardization of pregerminative treatments and the ecological conditions determine the effectiveness of such treatments.

The total dry biomass of the seedlings harvested 30 days after the beginning of the experiment, was significantly affected ($P \leq 0.001$) because of the pregerminative treatments and factor interaction (table 1). In seeds collected in El Taburete, under daily irrigation and alternate-day irrigation conditions, the highest total biomass values were reached with the application of T2 and T4; while in the soil of lower moisture only T4 produced seedlings with higher vigor, as compared with the others. On the other hand, in Las Delicias, under any irrigation conditions, T3 and T4 produced the seedlings with the highest total biomass (table 2). However, only when water deficit was caused in both lots the differences between the above-mentioned treatments and the control increased (table 2). In fact, in the seedlings from El Taburete, subject to irrigation on alternate days and from scarified seeds (T2) and conditioned seeds (T4), increases in 83% of total dry matter were obtained as compared with T1; while in Las Delicias, when the irrigation decreased to one frequency, with the above-mentioned water treatments, the total biomass values were doubled with regards to the untreated seeds (table 2).

momento de la colecta. También Sánchez *et al.* (2001) y Moradi-Dezfuli *et al.* (2008) plantearon que las características de la especie, la variedad o lote, la correcta estandarización de los tratamientos pregerminativos y las condiciones ecológicas determinan la efectividad de dichos tratamientos.

La biomasa seca total de las plántulas, cosechadas a los 30 días de iniciado el experimento, se afectó significativamente ($P \leq 0,001$) debido a los tratamientos pregerminativos y la interacción de los factores (tabla 1). En semillas colectadas en El Taburete, en condiciones de riego diario y en días alternos, los mayores valores de biomasa total se alcanzaron con la aplicación de T2 y T4; mientras que en el suelo de menor humedad solo el T4 produjo plántulas de mayor vigor, con respecto al resto. Por su parte, en Las Delicias, en cualquier condición de riego, T3 y T4 produjeron las plántulas de mayor biomasa total (tabla 2). No obstante, solo cuando se provocó el déficit hídrico en ambos lotes se incrementaron las diferencias entre los tratamientos antes mencionados y el control (tabla 2). De hecho, en las plántulas de El Taburete, sometidas a riego en días alternos y procedentes de semillas escarificadas (T2) y acondicionadas (T4), se obtuvieron incrementos de la masa seca total de un 83% en relación con T1; mientras que en Las Delicias, cuando el riego disminuyó a una frecuencia, con los tratamientos hídricos mencionados se duplicaron los valores de la biomasa total con respecto a las semillas no tratadas (tabla 2).

En Helechal, con todas las frecuencias de riego, T3 fue el más efectivo, al producir plántulas con un mayor desarrollo y duplicar los incrementos en la masa total, en condiciones extremas de déficit de humedad del suelo en relación con el control (tabla 2); mientras que en las plántulas procedentes de Cima, dicho tratamiento solo fue el más idóneo cuando el riego comenzó a disminuir a dos veces y una vez por semana, al producir un crecimiento de la masa total de 95 y 89%, respectivamente. También con el empleo de T4 se obtuvieron resultados similares cuando el riego se aplicó diariamente y una vez por semana (tabla 2).

In Helechal, with all the irrigation frequencies, T3 was the most effective, by producing more developed seedlings and doubling the increases in total biomass, under extreme conditions of soil moisture deficit with regards to the control (table 2); while in the seedlings from Cima, such treatment was the most ideal only when irrigation began to decrease to twice and once per week, producing an increase of total biomass of 95 and 89%, respectively. With the use of T4 similar results were also obtained when irrigation was applied daily and once per week (table 2).

This increase in seedling vigor using the water treatments, mainly on a soil subject to low irrigation, could occur due to the capacity acquired by plants to avoid or decrease cell damage caused by water stress (Kozlowski and Pallardy, 2002). Nevertheless, these results differ from the ones obtained by Murungu and Madanza (2010), who considered that conditioning in wheat seeds did not have any effect on the seedling dry weight.

The results with T2 were higher than with T1 in El Taburete, in R-I and R-II; in Las Delicias, in all irrigation frequencies; in Helechal and Cima, when irrigation occurred on alternate days, in the seedlings from Cima when irrigation took place once per week (table 2). T2, under these conditions, favored the vegetative development of the seedlings. Similar results were obtained by Mabundza *et al.* (2010) in *Passiflora edulis* seeds, using scarification treatments in H_2SO_4 , which increased seedling emergence and vigor. Yet, when irrigation decreased the lowest values of this variable were obtained in any lot subject to such treatment (table 2). Seemingly, scarification in H_2SO_4 under this condition of substratum moisture deficit affected seedling vigor and vegetative development.

Previous studies, conducted by Montejo *et al.* (2005), proved that the use of conditioning treatments in seeds, combined with acid scarification, accelerates and increases final emergence in this species and produces seedlings with higher vegetative development. Likewise, in seeds of pioneer tree species, Sánchez *et al.* (2003) obtained similar results with the application

Este crecimiento en el vigor de la plántula con el empleo de los tratamientos hídricos, principalmente en un suelo sometido a baja irrigación, podría deberse a la capacidad que adquieren las plantas para evitar o disminuir el daño celular provocado por el estrés hídrico (Kozlowski y Pallardy, 2002). No obstante, estos resultados difieren de los obtenidos por Murungu y Madanza (2010), quienes consideraron que el acondicionamiento en semillas de trigo no tuvo efecto sobre el peso seco de la plántula.

Los resultados con el T2 fueron superiores que con el T1 en El Taburete, en R-I y R-II; en Las Delicias, en todas las frecuencias de riego; en el Helechal y la Cima, cuando el riego ocurrió en días alternos, en las plántulas de la Cima cuando se regó una vez por semana (tabla 2). T2, en estas condiciones, favoreció el desarrollo vegetativo de las plántulas. Resultados similares fueron obtenidos por Mabundza *et al.* (2010) en semillas de *Passiflora edulis*, con el empleo de tratamientos de escarificación en H_2SO_4 , los cuales incrementaron la emergencia y el vigor de las plántulas. No obstante, cuando el riego disminuyó se obtuvieron los valores más bajos de esta variable en cualquier lote sometido a dicho tratamiento (tabla 2). Al parecer, la escarificación en H_2SO_4 bajo esta condición de déficit de humedad del sustrato afectó el vigor y el desarrollo vegetativo de la plántula.

Estudios previos, realizados por Montejo *et al.* (2005), demostraron que el empleo de tratamientos acondicionadores en las semillas, combinados con la escarificación ácida, acelera e incrementa la emergencia final en esta especie y produce plántulas con un mayor desarrollo vegetativo. Igualmente, en semillas de especies de árboles pioneros, Sánchez *et al.* (2003) obtuvieron resultados similares con la aplicación de tratamientos hídricos en combinación –o no– con el tratamiento robustecedor de choque térmico. Con este tratamiento, Sánchez *et al.* (2006) lograron plántulas de *Trichospermum mexicanum* con un mayor crecimiento que las procedentes de semillas testigo; igualmente a lo informado para otras plantas forestales pioneras como *Guazuma ulmifolia*, con el empleo de

of water treatments combined –or not– with the heat shock hardening treatment. With this treatment, Sánchez *et al.* (2006) achieved *Trichospermum mexicanum* seedlings with higher growth than those from control seeds; similarly to the report for other pioneer forest plants such as *Guazuma ulmifolia*, using water and osmotic procedures (Brancalion *et al.*, 2010), and for tree legumes (*Albizia lebbbeck* and *Gliricidia sepium*), in which a hydration-dehydration cycle increased seedling establishment in nursery (González *et al.*, 2009).

In agriculturally important plants, Sánchez *et al.* (2001) successfully tested these physiological methods under heat stress, and Casenave and Tosenill (2007) did it under drought and substratum salinity conditions. According to Sánchez *et al.* (2003, 2007), the advantages of hardening treatments are more evident under stress conditions, possibly as consequence of the stimulation of the mechanisms involved in evading cell dehydration, which induce tolerance to environmental stress and cell damage repairing (Farooq *et al.*, 2009).

According to the above-explained facts, Henckel (1982) concluded that the metabolic and physiological changes caused by such treatments accelerate the vegetative development of plants in their first life stages, through a higher synthesis of protein, DNA, RNA, as well as an increase in the amylase activity (Farooq *et al.*, 2009); this enzyme is positively correlated to reserve mobilization and germination rate (Basra *et al.*, 2005), which has direct incidence on the increase of seedling establishment and growth.

Plant growth. Total dry biomass at the end of the trial showed significant differences, due to the interaction between provenance and irrigation, and between provenance and pregerminative treatment (table 3). On the other hand, the biomass distribution to the leaves and total root was only affected due to the irrigation frequency, unlike the stem, which showed significant differences in the provenance-irrigation and irrigation-pregerminative treatment interactions (table 3).

In general, in all the lots, the highest dry biomass amount was produced in the plants that

procedimientos hídricos y osmóticos (Brancalion *et al.*, 2010), y para leguminosas arbóreas (*Albizia lebbek* y *Gliricidia sepium*), en las que un ciclo de hidratación-deshidratación incrementó el establecimiento de las plántulas en vivero (González *et al.*, 2009).

En plantas de interés agrícola, Sánchez *et al.* (2001) probaron con éxito estos métodos fisiológicos bajo estrés calórico, y Casenave y Tosenill (2007) lo hicieron en condiciones de sequía y salinidad del sustrato. Según Sánchez *et al.* (2003, 2007), las ventajas de los tratamientos robustecedores son más evidentes en condiciones de estrés, posiblemente como consecuencia de la estimulación de los mecanismos involucrados en evadir la deshidratación celular, los cuales inducen la tolerancia al estrés ambiental y la reparación de daños celulares (Farooq *et al.*, 2009).

De acuerdo con lo anterior, Henckel (1982) concluyó que los cambios metabólicos y fisiológicos provocados por dichos tratamientos aceleran el desarrollo vegetativo de las plantas en sus primeras etapas de vida, a través de una mayor síntesis de proteína, DNA, RNA, así como un incremento en la actividad de la amilasa (Farooq *et al.*, 2009); esta enzima está correlacionada positivamente con la movilización de reservas y la velocidad de la germinación (Basma *et al.*, 2005), la cual incide directamente en el incremento del establecimiento y crecimiento de la plántula.

Crecimiento de las plantas. La biomasa seca total al final del experimento mostró diferencias significativas, debido a la interacción entre la procedencia y el riego, y entre la procedencia y el tratamiento pregerminativo (tabla 3). Por su parte, la distribución de biomasa a las hojas y a la raíz total solo se afectó debido a la frecuencia de riego, lo cual no ocurrió en el tallo, que mostró diferencias significativas en la interacción procedencia-riego, y riego-tratamiento pregerminativo (tabla 3).

En general, en todos los lotes, la mayor cantidad de biomasa seca se produjo en las plantas que crecieron con el nivel óptimo de humedad del sustrato (tabla 4). En condiciones de R-I, los

grew with the optimum substratum moisture level (table 4). Under R-I conditions, the total dry mass values of all provenances varied between 0,45 and 1,79 g. Nevertheless, this indicator tended to decrease as irrigation frequency was reduced, independently from the collection site: in the substratum with R-II, the biomass values were between 0,26 and 1,73 g, and in R-III, between 0,24 and 0,63 g (table 4).

The highest biomass production of the seedlings was reached in El Taburete independently from the substratum moisture level and treatment, with the exception of the Helechal seedlings from T3, and the Cima seedlings subject to T2 under daily irrigation conditions. The Helechal control seedlings irrigated on alternate days, and those from scarified Cima seeds and conditioned Helechal seeds, under extreme soil moisture deficit conditions, reached the highest total weight with regards to the other provenances. On the other hand, the lowest value of this variable was shown by Las Delicias seedlings from T2, when irrigation was applied once per week (table 4).

Sánchez (2007) also obtained in this species and other pioneer, and successive-stage, trees, the highest dry biomass values by increasing the substratum nutrient level. As it is known, this plant preferably occupies humid or semi-humid ecosystems (Herrera *et al.*, 1997), where its growth is influenced by the presence of nutrients and water in the soil; although it can be found in environments with certain aridity degree, maybe because of its large phenotypical plasticity, which allows it to germinate and become established in more heterogeneous sites regarding nutritional and water resources (Sánchez, 2007).

The pregerminative hydration-dehydration treatments had a significant effect on seedling growth, and the response depended on seed provenance (table 4). With the application of T3 and T4 the highest total biomass values in seedlings from seeds collected in the secondary forest (El Taburete and Las Delicias). T4 was the best under any irrigation condition, by propitiating a higher absolute biomass accumulation in leaves as well as stem and roots (data not shown) as compared to untreated plants.

Tabla 3. ANOVA para los efectos procedencia, riego, tratamiento y sus interacciones sobre la biomasa seca total de la plántula al finalizar el experimento, y su distribución en componentes aéreos y subterráneos

Table 3. ANOVA for the effects provenance, irrigation, treatment and their interactions on total seedling dry biomass at the end of the trial, and its distribution into aerial and underground components

Fuente de variación	Biomasa seca total	Fracción hoja	Fracción tallo	Fracción raíz total
Procedencia (A)	2,31	1,02	0,86	1,31
Riego (B)	7,54**	4,99*	0,31	7,83***
Tratamiento (C)	3,96*	1,65	0,29	0,70
A x B	3,77*	1,36	4,98**	1,65
A x C	3,39*	0,32	2,26	0,63
B x C	1,20	1,36	5,19**	1,28
A x B x C	1,04	1,35	1,69	1,03

* $P \leq 0,05$ ** $P \leq 0,01$ *** $P \leq 0,001$

valores de masa seca total de todas las procedencias variaron entre 0,45 y 1,79 g. No obstante, este indicador tuvo una tendencia a disminuir en la medida que se redujo la frecuencia de riego, independientemente del sitio de colecta: en el sustrato con R-II los valores de biomasa estuvieron entre 0,26 y 1,73 g, y en R-III, entre 0,24 y 0,63 g (tabla 4).

La máxima producción de biomasa de las plántulas se alcanzó en El Taburete, independientemente del nivel de humedad del sustrato y el tratamiento, con excepción de las plántulas del Helechal procedentes del T3, y las de la Cima sometidas al T2 en condiciones de riego diario. Las plántulas control del Helechal humedecidas en días alternos, y las procedentes de semillas escarificadas de la Cima y de semillas acondicionadas del Helechal, en condiciones extremas de déficit de humedad del suelo, alcanzaron el mayor peso total en relación con el resto de las procedencias. Por su parte, el menor valor de esta variable lo presentaron las plántulas de Las Delicias provenientes del T2, cuando el riego se aplicó una vez por semana (tabla 4).

También Sánchez (2007) obtuvo en esta especie y en otras plantas arbóreas pioneras, y de otros estadios sucesionales, los mayores valores de biomasa seca al incrementarse el nivel de nutrientes del sustrato. Como es conocido, esta

However, the performance of seeds from the evergreen forest was different. In Helechal total biomass only increased remarkably with the application of T3, under any irrigation condition; while the other treatments were damaging for growth, when irrigation took place daily and on alternate days (table 4). Acid scarification affected the reproductive response of this provenance, even more when it was combined with the water treatment, because it caused a decrease in seedling growth. Nevertheless, under extreme drought conditions, in T2, T3 and T4 total biomass increases of 0,14; 0,32 and 0,18% occurred, respectively, as compared with the untreated seedlings. Likewise, Sánchez *et al.* (2007), in *Leucaena leucocephala*, and Basra *et al.* (2005), in rice seeds, achieved beneficial effects of the hardening treatment on the vegetative development of the plant. These authors ascribed such results to the physiological processes stimulated by the seed hydration and dehydration alternation. In this sense, Halmer (2004) considered that the seed response to conditioning was the increase of harvest yield and quality, mainly under suboptimal and stress conditions for the species.

In the seeds from Cima, subject to daily irrigation, all treatments increased final biomass with regards to the control (table 4). Yet, when

Tabla 4. Efecto de los tratamientos pregerminativos y la frecuencia de riego en el crecimiento y supervivencia de plántulas de *H. elatus*
Table 4. Effect of pregerminative treatments and irrigation frequency on the growth and survival of *H. elatus* seedlings

Variable	R-I				R-II				R-III				ES±	
	T1	T2	T3	T4	T1	T2	T3	T4	T1	T2	T3	T4		
El Tabutere														
BSTotal (g)	0,92	0,72	1,16	1,79	0,62	0,85	1,30	1,73	0,37	0,45	0,51	0,53	0,14	
FFMhoja (g g ⁻¹)	0,46	0,48	0,54	0,47	0,47	0,50	0,47	0,50	0,40	0,42	0,41	0,40	0,01	
FFMtallo (g g ⁻¹)	0,14	0,17	0,14	0,16	0,14	0,14	0,15	0,15	0,15	0,15	0,15	0,15	0,01	
FFMraíz total (g g ⁻¹)	0,34	0,34	0,31	0,37	0,38	0,36	0,38	0,37	0,46	0,42	0,43	0,45	0,01	
FFBsubterránea/aérea (g g ⁻¹)	0,57	0,52	0,45	0,59	0,62	0,56	0,61	0,56	0,83	0,73	0,76	0,81	0,03	
TCR (g g ⁻¹ ·día ⁻¹)	0,097	0,081	0,113	0,113	0,098	0,094	0,116	0,116	0,074	0,081	0,084	0,080	0,004	
Supervivencia (%)	100	100	100	100	80	80	100	100	80	100	100	100	2,6	
Las Delicias														
BSTotal (g)	0,66	0,45	0,75	0,86	0,39	0,39	0,46	0,68	0,28	0,24	0,33	0,43	0,05	
FFMhoja (g g ⁻¹)	0,43	0,51	0,47	0,46	0,38	0,45	0,51	0,60	0,45	0,46	0,38	0,42	0,01	
FFMtallo (g g ⁻¹)	0,14	0,16	0,14	0,13	0,20	0,11	0,15	0,09	0,08	0,12	0,09	0,13	0,009	
FFMraíz total (g g ⁻¹)	0,42	0,32	0,38	0,40	0,41	0,43	0,31	0,31	0,40	0,46	0,51	0,47	0,01	
FFBsubterránea/aérea (g g ⁻¹)	0,71	0,47	0,61	0,67	0,70	0,76	0,47	0,44	0,75	0,79	1,08	0,85	0,04	
TCR (g g ⁻¹ ·día ⁻¹)	0,108	0,073	0,102	0,092	0,079	0,064	0,070	0,087	0,063	0,060	0,050	0,069	0,004	
Supervivencia (%)	100	100	100	100	100	60	100	100	40	40	100	100	7,1	
Helechal														
BSTotal (g)	0,87	0,68	1,27	0,77	0,79	0,65	0,94	0,59	0,31	0,45	0,63	0,49	0,07	
FFMhoja (g g ⁻¹)	0,54	0,54	0,57	0,55	0,36	0,46	0,45	0,52	0,45	0,39	0,47	0,33	0,02	
FFMtallo (g g ⁻¹)	0,15	0,15	0,15	0,15	0,14	0,12	0,14	0,14	0,13	0,17	0,17	0,19	0,01	
FFMraíz total (g g ⁻¹)	0,30	0,29	0,28	0,30	0,43	0,42	0,41	0,34	0,41	0,44	0,37	0,39	0,01	
FFBsubterránea/aérea (g g ⁻¹)	0,43	0,42	0,39	0,42	0,86	0,72	0,69	0,51	0,70	0,78	0,58	0,75	0,05	
TCR (g g ⁻¹ ·día ⁻¹)	0,088	0,095	0,110	0,090	0,107	0,093	0,090	0,083	0,080	0,074	0,076	0,078	0,003	
Supervivencia (%)	100	100	100	100	100	80	100	100	100	60	100	80	3,7	
Cima														
BSTotal (g)	0,66	0,96	0,99	1,06	0,39	0,29	0,51	0,26	0,35	0,58	0,47	0,32	0,08	
FFMhoja (g g ⁻¹)	0,47	0,54	0,54	0,53	0,46	0,54	0,48	0,50	0,45	0,42	0,40	0,47	0,01	
FFMtallo (g g ⁻¹)	0,18	0,14	0,14	0,15	0,22	0,13	0,14	0,14	0,13	0,13	0,13	0,13	0,01	
FFMraíz total (g g ⁻¹)	0,34	0,32	0,32	0,32	0,31	0,40	0,38	0,36	0,42	0,45	0,47	0,39	0,01	
FFBsubterránea/aérea (g g ⁻¹)	0,52	0,47	0,47	0,47	0,45	0,59	0,61	0,56	0,72	0,81	0,88	0,65	0,04	
TCR (g g ⁻¹ ·día ⁻¹)	0,092	0,103	0,109	0,100	0,076	0,065	0,084	0,051	0,070	0,083	0,084	0,071	0,004	
Supervivencia (%)	100	100	80	100	100	100	100	100	100	40	60	60	6,1	

planta ocupa preferentemente ecosistemas húmedos o semihúmedos (Herrera *et al.*, 1997), donde su crecimiento está influenciado por la presencia de nutrientes y agua en el suelo; aunque puede encontrarse en ambientes con cierto grado de aridez, debido quizá a su gran plasticidad fenotípica, que le permite germinar y establecerse en sitios más heterogéneos en cuanto a recursos nutrimentales e hídricos (Sánchez, 2007).

Los tratamientos pregerminativos de hidratación-deshidratación tuvieron un efecto significativo sobre el crecimiento de las plántulas, y la repuesta dependió de la procedencia seminal (tabla 4). Con la aplicación de T3 y T4 se obtuvieron los mayores valores de biomasa total en las plántulas de semillas colectadas en el bosque secundario (El Taburete y Las Delicias). El T4 fue el más idóneo en cualquier condición de riego, al propiciar una mayor acumulación de biomasa absoluta tanto en las hojas como en el tallo y las raíces, que varió según el riego (datos no mostrados) en relación con las plántulas sin tratamiento.

Sin embargo, el comportamiento de las semillas procedentes del bosque siempreverde fue diferente. En Helechal la biomasa total solo se incrementó considerablemente con la aplicación del T3, en cualquier condición de riego; mientras que el resto de los tratamientos resultaron perjudiciales para el crecimiento, cuando el riego se realizó diariamente y en días alternos (tabla 4). La escarificación en ácido afectó la respuesta reproductiva de esta procedencia, aún más cuando se combinó con el tratamiento hídrico, pues provocó una disminución en el crecimiento de las plántulas. Sin embargo, en condiciones extremas de sequía, en T2, T3 y T4 se produjeron incrementos de la biomasa total de 0,14; 0,32 y 0,18%, respectivamente, respecto a las plántulas no tratadas. Del mismo modo, Sánchez *et al.* (2007), en *Leucaena leucocephala*, y Basra *et al.* (2005), en semillas de arroz, lograron efectos beneficiosos del tratamiento robustecedor en el desarrollo vegetativo de la planta. Estos autores atribuyeron dichos resultados a los procesos fisiológicos estimulados por la alternancia de la

irrigation frequency decreased (R-II), only T3 was adequate to increase such variable; while in R-III, T3 and T2 exceeded the final value of total seedling biomass with regards to the control, although the lot survival was significantly affected. Seemingly, the water method caused hardening of the seedlings, which are more resistant to dehydration and have regenerative systems better protected against environmental damage (Henckel, 1982).

These results coincide with the ones obtained by Murungu *et al.* (2003), who used pregerminative treatment in corn and cotton crops on dry soils, and corroborated that conditioning improved early growth on soils without irrigation, for which the differences in the soil conditions could also explain the different response.

In general, in this species irrigation had a remarkable effect on plant growth, by having significant incidence on leaf ($P \leq 0,05$) and total root production ($P \leq 0,001$) (table 3). When irrigation occurred every day, all the provenances distributed more biomass to the leaves than to the root, independently from the treatment; something similar occurred when irrigation took place on alternate days, with the exception of the control seedlings from Las Delicias and Helechal. However, when irrigation was applied once per week there was a decrease in dry mass production destined to leaves in all the lots (treated or untreated), at the expense of an increase in total root biomass, except in the control seedlings from Las Delicias (where leaf production was favored), with regards to the plant yields under daily irrigation (table 4). Yet, when irrigation took place once per week, only the control seedlings from El Taburete subject to T3 and T4, and also those from Las Delicias with such treatments, distributed more biomass to the root than to leaves; while in the Helechal lot T2 and T4 propitiated higher growth of the root as compared with the leaves, unlike Cima where only T3 caused an increase of this variable (biomass to the root), given the small increase reached with T2 (table 4).

In general, the highest leaf and root production was obtained in the seeds subject to

hidratación y la deshidratación de la semilla. En este sentido, Halmer (2004) consideró que la respuesta de la semilla al acondicionamiento fue el incremento del rendimiento y la calidad de la cosecha, principalmente bajo condiciones subóptimas y de estrés para la especie.

En las semillas procedentes de la Cima, sometidas a riego diario, todos los tratamientos incrementaron la biomasa final en relación con el control (tabla 4). Sin embargo, cuando disminuyó la frecuencia de riego (R-II), solo T3 fue adecuado para incrementar dicha variable; mientras que en R-III, T3 y T2 superaron el valor final de biomasa total de las plántulas con respecto al testigo, aunque se afectó significativamente la supervivencia del lote. Al parecer, el método hídrico provocó el robustecimiento de las plántulas, las cuales son más resistentes a la deshidratación y poseen sistemas regenerativos mejor protegidos contra daños ambientales (Henckel, 1982).

Estos resultados coinciden con los obtenidos por Murungu *et al.* (2003), quienes emplearon tratamientos pregerminativos en cultivos de maíz y algodón en suelos secos, y corroboraron que el acondicionamiento mejoró el crecimiento temprano en suelos sin irrigación, por lo que las diferencias en las condiciones del suelo también podrían explicar la respuesta diferente.

En general, en esta especie el riego tuvo un efecto marcado en el crecimiento de las plantas, al incidir significativamente en la producción de hojas ($P \leq 0,05$) y de raíz total ($P \leq 0,001$) (tabla 3). Cuando el riego fue diario, todas las procedencias distribuyeron más biomasa a las hojas que a la raíz, independientemente del tratamiento; de manera similar sucedió cuando la frecuencia de riego fue en días alternos, con excepción de las plántulas control de Las Delicias y Helechal. Sin embargo, cuando el riego se aplicó una vez por semana hubo una disminución en la producción de masa seca destinada a las hojas en todos los lotes (tratados o no), a expensas de un incremento en la biomasa de la raíz total, excepto en las plántulas control de Las Delicias (donde se favoreció la producción de hojas), en relación con los rendimientos de las plantas en condiciones

pregerminative treatments, as compared with the untreated ones; except in Las Delicias and Cima, on well hydrated substrata, where the highest root production values in seeds without pretreatment were obtained, as well as in Helechal (T1), on a soil with moderate humidity.

On the other hand, the biomass destined to the stem only depended, significantly, on the interaction established between provenance and irrigation (table 3). However, under daily irrigation conditions, the seedlings from El Taburete (T2) and the Cima control seedlings distributed the highest biomass value to the stem (0,17 and 0,18 g, respectively); while on soils irrigated on alternate days, the control seedlings from Las Delicias and Cima reached values between 0,20 and 0,22 g, respectively. Yet, under severe drought conditions, only the Helechal seedlings subject to T4 achieved the highest values of this variable; in El Taburete and Cima, with equal humidity level (R-III), the results differed independently from the treatment (table 4). On the other hand, the rest of the populations did not show significant differences among treatments (table 4). Villar *et al.* (2004), when studying the growth of 24 ligneous species, concluded that, unlike the compensation in biomass distribution to the aerial and underground biomass, the proportion destined to the stem does not seem to be related to plant growth.

In general, the underground dry biomass/aerial dry biomass ratio, in all the provenances and under daily and alternate-day irrigation conditions, showed a trend to higher aerial biomass production (stem plus leaves) than towards the roots, independently from the treatment (table 4); this could have been a way to ensure fast growth, and, thus, escape the fluctuations of the environment in which tropical pioneer forest species are developed (Bazzaz, 1996; Sánchez *et al.*, 2003). However, independently from the seed collection site, when there was extreme irrigation decrease an increase of this variable was observed with regards to the seedlings subject to daily irrigation, because of a higher production of secondary roots in all the studied provenances (data not shown),

de riego diario (tabla 4). No obstante, cuando se regó una vez por semana, solo las plántulas control de El Taburete sometidas a T3 y T4, y también las de Las Delicias con dichos tratamientos, distribuyeron más biomasa a la raíz que a las hojas; mientras que en el lote del Helechal T2 y T4 propiciaron un mayor crecimiento de la raíz respecto a las hojas, a diferencia de la Cima donde únicamente T3 propició un incremento de esta variable (biomasa a la raíz), dado el poco aumento alcanzado con T2 (tabla 4).

En general, la máxima producción de hojas y raíces se alcanzó en las semillas sometidas a tratamientos pregerminativos, en relación con las no tratadas; excepto en Las Delicias y Cima, en sustratos bien hidratados, donde se logró los valores máximos de producción de raíces en semillas sin tratamiento previo, al igual que en Helechal (T1), en un suelo con nivel de humedad medio.

Por su parte, la biomasa destinada al tallo solo dependió, significativamente, de la interacción que se estableció entre procedencia y riego (tabla 3). No obstante, en condiciones de riego diario, las plántulas de El Taburete procedentes de T2 y las plántulas control de Cima distribuyeron el máximo valor de biomasa al tallo (0,17 y 0,18 g, respectivamente); mientras que en suelos humedecidos en días alternos, las plántulas testigo de Las Delicias y Cima alcanzaron valores entre 0,20 y 0,22 g, respectivamente. Sin embargo, en condiciones severas de sequía, solo las del Helechal sometidas a T4 lograron los más altos valores de esta variable; en El Taburete y la Cima, con igual nivel de humedad (R-III), los resultados difirieron independientemente del tratamiento (tabla 4). Por su parte, en el resto de las poblaciones no hubo diferencias significativas entre los tratamientos (tabla 4). Villar *et al.* (2004), al estudiar el crecimiento en 24 especies leñosas, concluyeron que, a diferencia de la compensación en la distribución de la biomasa a la parte aérea y la subterránea, la proporción que se destina al tallo no parece estar relacionada con el crecimiento de la planta.

En general, la relación biomasa seca subterránea/biomasa seca aérea, en todas las

from the conditioning treatment (T3), as in Las Delicias, where the seeds subject to T3 reached values over 1,0 (table 4). This allowed higher absorption surface to collect water and soil nutrients and, thus, higher survival in a habitat where these resources are limited (Villar *et al.*, 2004).

This result coincides with the ones obtained by Vilagrosa *et al.* (2003), who stated that, as water stress increases, there is a decrease of leaf biomass as plant strategy to prevent the loss of the individual. In this sense, Henckel (1982) concluded that, under drought conditions, hardened seedlings tend to distribute higher biomass amounts to the root, than those from untreated seeds.

The RGR tended to decrease with the substratum moisture level (table 4). In general, all the populations reached the highest growth rate values on soils subject to higher irrigation: with daily irrigation the RGR values varied from 0,07 to 0,11 mg mg⁻¹ day⁻¹; with moderate irrigation, between 0,05 and 0,11 mg mg⁻¹ day⁻¹; and under lower moisture conditions, between 0,05 and 0,08 mg mg⁻¹ day⁻¹. The El Taburete seedlings from conditioned seeds (T3 and T4) had the highest growth rate values with any irrigation frequency, which allowed reaching higher total biomass in less time, with regards to the other provenances (table 4). Villar *et al.* (2004) stated that plants show a close relation between higher allotment of biomass to leaves and, consequently, higher growth rate; or rather higher allotment of biomass to the root, with which higher water and soil nutrient absorption is obtained, but at the expense of lower growth. This occurred in Las Delicias seedlings on lower moisture soils, which showed higher biomass allotment to the root (underground biomass/aerial biomass fraction > 1) and lower RGR (table 4).

Such effect coincides with previous experiences about the variation of the seedling relative growth rate, regarding the substratum conditions in tropical trees (Sánchez, 2007) and also in Mediterranean ligneous species (Antúnez *et al.*, 2001).

Seedling survival at the end of the experiment (40 days after the first harvest), when irrigation

procedencias y en condiciones de riego diario y en días alternos, mostró tendencia a una mayor producción de biomasa aérea (tallo más hojas) que hacia las raíces, con independencia del tratamiento (tabla 4); ello pudo ser una vía para asegurar un rápido crecimiento, y con esto escapar de las fluctuaciones del ambiente en que se desarrollan las especies forestales pioneras tropicales (Bazzaz, 1996; Sánchez *et al.*, 2003). No obstante, independientemente del sitio de colecta de las semillas, cuando hubo disminución extrema del riego se observó un incremento de esta variable en relación con las plántulas sometidas a riego diario, debido a una mayor producción de raíces secundarias en todas las procedencias estudiadas (datos no mostrados), provenientes del tratamiento acondicionador (T3), como ocurrió en Las Delicias, donde las semillas sometidas a T3 alcanzaron valores por encima de 1,0 (tabla 4). Esto permitió una mayor superficie de absorción para captar el agua y los nutrientes del suelo y, por lo tanto, una mayor sobrevivencia en un hábitat donde estos recursos son limitados (Villar *et al.*, 2004).

Este resultado coincide con lo expresado por Vilagrosa *et al.* (2003), quienes señalaron que, a medida que avanza el estrés hídrico, hay una disminución de la biomasa foliar como estrategia de la planta para evitar la pérdida del individuo. En este sentido, Henckel (1982) concluyó que, en condiciones de sequía, las plántulas robustecidas tienden a distribuir mayor cantidad de biomasa a la raíz, que aquellas que proceden de semillas no tratadas.

La TCR tendió a disminuir con el nivel de humedad del sustrato (tabla 4). En general, todas las poblaciones alcanzaron los mayores valores de velocidad de crecimiento en suelos sometidos a una mayor irrigación: con riego diario los valores de TCR variaron de 0,07 hasta a 0,11 mg mg⁻¹día⁻¹; con riego intermedio, entre 0,05 y 0,11 mg mg⁻¹día⁻¹; y en condiciones de menor humedad, entre 0,05 y 0,08 mg mg⁻¹día⁻¹. Las plántulas de El Taburete procedentes de semillas acondicionadas (T3 y T4) tuvieron los valores máximos de velocidad de crecimiento en cualquier frecuencia de riego, lo que permitió que

occurred daily, was the highest for El Taburete, Las Delicias and Helechal, and it was 80% for Cima seedlings. However, this variable began to decrease with the irrigation frequency and application of the pregerminative treatment. In this sense, when irrigation was conducted on alternate days in the seedlings from T2, in El Taburete, Las Delicias and Helechal, survival was affected in 20, 40 and 20%, respectively (table 4). A significant increase was also obtained of mortality rate when irrigation occurred once per week in the lots from Las Delicias, Helechal and Cima, subject to T2 (table 4). Seemingly, the acid scarification of the seeds could have significantly affected the seed coat integrity, mainly when the environmental conditions were unfavorable for establishment.

T3 and T4 maintained a high survival percentage in all the populations, independently from irrigation frequency, except in Cima, where they had a negative influence when the seedlings grew on a substratum with little water availability, this indicator being affected in 40%. This corroborates the overconditioning undergone by the seeds because of such physiological treatments (table 4).

Association of traits and provenances. Under both substratum irrigation conditions, the PCA concentrated more than 70% of total variation of the original data in the first two principal components (figs. 1A and B). The variables which contributed the most to forming the first axis were FM leaves, FM total root, underground mass/aerial part (U/A) ratio and final seedling emergence percentage (FEP), which showed a linear correlation coefficient higher than 0,80. This proved that such traits had higher variability among the seed provenances and after treating and planting the seeds, under different irrigation conditions. Consequently, these variables defined the location of the *H. elatus* individuals in the two-dimensional space of the PCA. Under both planting conditions, the FM leaves was also observed to be negatively associated to the variables which represented the underground biomass production (FM total root and U/A); yet, under the water stress conditions

alcanzaran una mayor biomasa total en menos tiempo, en relación con el resto de las procedencias (tabla 4). Villar *et al.* (2004) afirmaron que en las plantas se manifiesta una estrecha relación entre una mayor asignación de biomasa a las hojas y, en consecuencia, una mayor velocidad de crecimiento; o bien una mayor asignación de biomasa a la raíz, con lo que se consigue una mayor absorción de agua y nutrientes del suelo, pero a expensas de un menor crecimiento. Esto sucedió en las plántulas de Las Delicias en los suelos de menor humedad, las cuales mostraron una mayor asignación de masa a la raíz (fracción biomasa subterránea/biomasa aérea > 1) y una menor TCR (tabla 4).

Tal efecto coincide con experiencias anteriores sobre la variación de la velocidad de crecimiento relativo de las plántulas, en función de las condiciones del sustrato en plantas arbóreas tropicales (Sánchez, 2007) y también en especies leñosas del mediterráneo (Antúñez *et al.*, 2001).

La supervivencia de las plántulas al finalizar el experimento (40 días después de la primera cosecha), cuando el riego se efectuó diariamente, fue máxima para las de El Taburete, Las Delicias y el Helechal, y de un 80% para las de la Cima. Sin embargo, esta variable comenzó a disminuir con la frecuencia de riego y la aplicación del tratamiento pregerminativo. En este sentido, cuando el riego se realizó en días alternos en las plántulas procedentes del T2, en El Taburete, Las Delicias y el Helechal se afectó la supervivencia en un 20, 40 y 20%, respectivamente (tabla 4). También se obtuvo un incremento significativo de la mortalidad cuando el riego se realizó una vez por semana en los lotes de Las Delicias, Helechal y la Cima, sometidos a T2 (tabla 4). Al parecer, la escarificación ácida de las semillas pudo haber afectado de forma significativa la integridad de la cubierta seminal, principalmente cuando las condiciones ambientales fueron desfavorables para el establecimiento.

T3 y T4 mantuvieron un alto porcentaje de sobrevivencia en todas las poblaciones, independientemente de la periodicidad del riego, excepto

(fig. 1B), the FEP was negatively associated to FM leaves, which showed that the seeds with higher seedling emergence capacity also produced individuals with higher development of the root system.

The variables with higher contribution to the formation of the second principal component were total seedling mass (TSM), growth rate (RGR) and emergence onset (EO). Under normal irrigation conditions, the first two variables were positively associated among themselves and to axis 2, and negatively associated to EO. However, under this planting condition, the seeds that showed the highest final seedling emergence values also showed the highest growth rate and the highest absolute biomass production value. In this analysis, FM stem had very little variability among provenances and pregerminative treatments; thus, it had very little contribution to the formation of the first two principal components. This changed when the analysis was made under water stress conditions: FM stem was negatively correlated to TSM, RGR and the second principal component. Under this planting condition, EO was weakly correlated to axis 2, and had a negative correlation to the final emergence percentage under both planting conditions, by increasing the seedling number the time needed for this process decreased.

Likewise, the location of the provenances in the two-dimensional space of the PCA showed that they had different regeneration patterns, even under adequate irrigation conditions (fig. 1A). The provenances of the evergreen forests (Cima and Helechal) tended to be located where the FM leaves, RGR and TSM values were increased, especially those with pregerminative treatments, although the El Taburete provenance with hardening treatment (T4) was located where the highest RGR, TSM and FEP values were obtained. This last treatment combination—under water stress conditions (fig. 1B)—was grouped towards the above-mentioned variables, but it also tended to be located where the highest FM root, U/A and FM stem values were achieved. On the other hand, the Las Delicias provenances were more separated, which proved that the

en la Cima, donde intervinieron de manera negativa cuando las plántulas crecieron en sustrato de poca disponibilidad de agua, al afectar en un 40% este indicador. Ello corrobora el sobrecondicionamiento que sufrieron las semillas ante dichos tratamientos fisiológicos (tabla 4).

Asociación de rasgos y procedencias. En ambas condiciones de riego del sustrato, el ACP concentró más del 70% de la variación total de los datos originales en los dos primeros componentes principales (figs. 1A y B). Las variables que más contribuyeron a la formación del primer eje fueron la FM hojas, la FM raíz total, la relación masa subterránea/parte aérea (S/A) y el porcentaje de emergencia final de las plántulas (PEF), que presentaron un coeficiente de correlación lineal (valor absoluto) mayor que 0,80. Ello evidenció que dichos rasgos tuvieron una mayor variabilidad entre las procedencias seminales y después de tratar y sembrar las semillas, en diferentes condiciones de riego. Por consiguiente, estas variables definieron la ubicación de los individuos de *H. elatus* en el espacio bidimensional del ACP. También en ambas condiciones de siembra se apreció que la FM hojas se asoció de forma negativa con las variables que representaron la producción de biomasa subterránea (FM raíz total y S/A); sin embargo, en las condiciones de estrés hídrico (fig. 1B), el PEF se asoció negativamente con la FM hojas, lo que demostró que las semillas con mayor capacidad de emergencia de plántulas también produjeron individuos con mayor desarrollo del sistema radical.

Las variables que más contribuyeron a la formación del segundo componente principal fueron la masa total de plántula (MTP), la velocidad de crecimiento (TCR) y el inicio de la emergencia (IE). En condiciones de riego normal, las dos primeras variables estuvieron asociadas positivamente entre sí y con el eje 2, y negativamente con el IE. Sin embargo, bajo esta condición de siembra, las semillas que presentaron los mayores valores de emergencia final de las plántulas también presentaron la mayor velocidad de crecimiento y el mayor valor absoluto de producción de biomasa. En este análisis, la FM tallo tuvo muy poca variabilidad entre procedencias y

hardening treatments induced different potentials for acquiring tolerance to water stress during seedling emergence and later growth. It must be stated that they belong to a semi-open secondary forest, where the seeds are likely to be subject to water and heat stress conditions during their permanence in the soil and their later growth as seedlings.

On the contrary, the Helechal provenances (T1 and T3) maintained a very similar location under the different planting conditions, although the water treatments caused differences in their regenerative performance. In general, they produced the highest values of FM leaves, which could be due to the fact that they are adapted to live in the environment of the evergreen forest (collection site), where soil moisture is not a limitation to plant growth, but substratum illumination is; this could induce remarkable changes in leaf production to increase light capture, in a heterogeneous environment regarding light, as the one beneath the vegetation canopy (Bazzaz, 1996; Herrera *et al.*, 1997).

According to the results of the arrangement analyses, the different *H. elatus* provenances were proven to have a different regenerative performance, even those from a similar vegetation type, which could have occurred due to their capacity to adapt easily to different environmental scenarios, as has been reported in Cuba and other tropical regions (Sánchez *et al.*, 2003; Dalling *et al.*, 2004). This aspect was reaffirmed with the response of seedlings from the seeds treated under unfavorable soil moisture conditions. This has been reported for a large number of cultivated species (Sánchez *et al.*, 2001; Nicasio-Arzeta *et al.*, 2011), as well as for tropical tree species (Sánchez *et al.*, 2003, 2006; Vargas and Kossman, 2008; Brancalion *et al.*, 2008, 2010).

This difference in the regenerative performance of the species could be also related to the fecundation form of the plant. *H. elatus* flowers are known to be visited and pollinated mainly by nectarivorous bats, which are abundant not only in number, but also in diversity of species (Mancina *et al.*, 2007). Neotropical bats can fly,

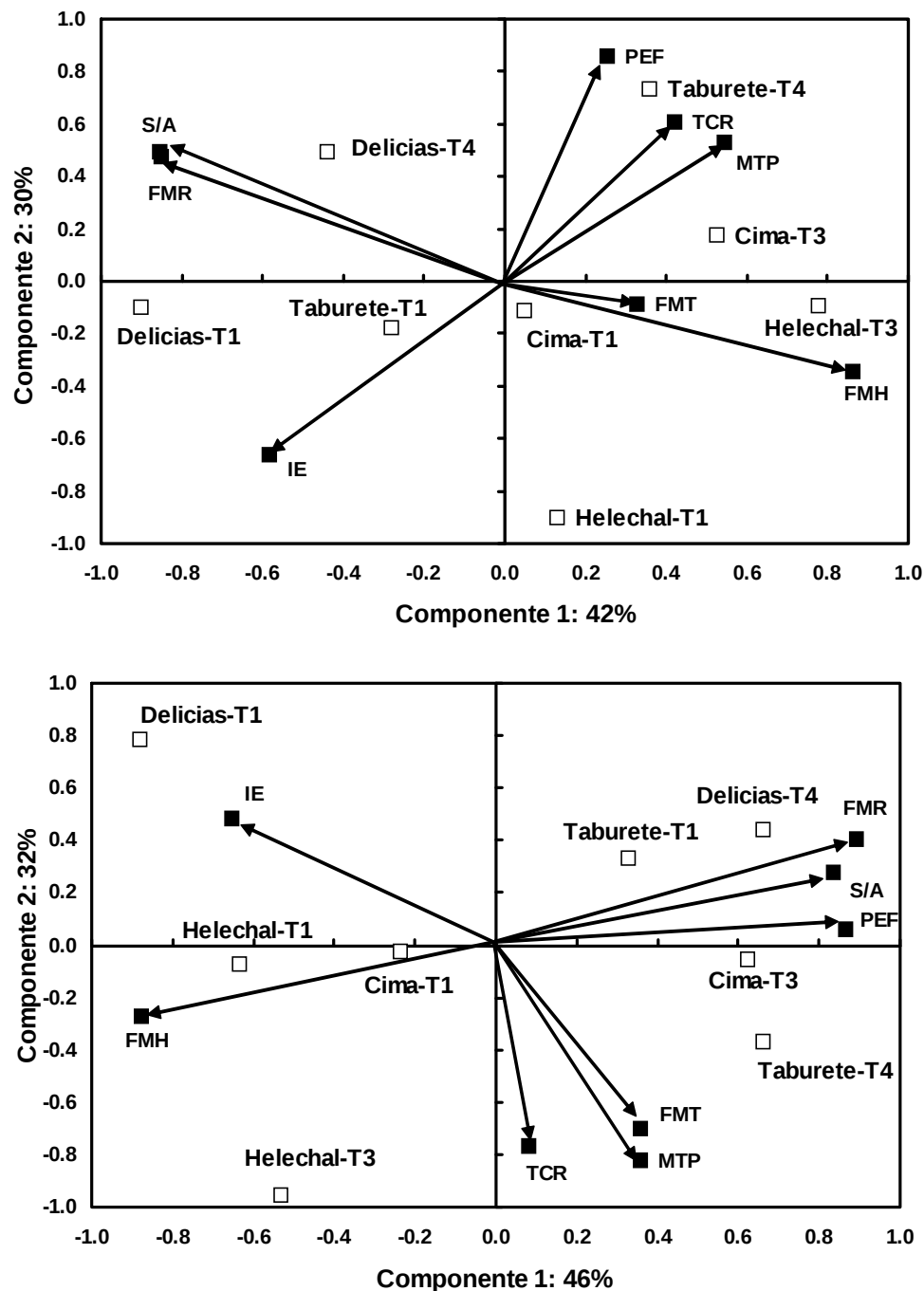


Figura 1— Ordenamiento bidimensional de ACP para variables (%) y procedencias (¡%).

El vector correspondiente a cada variable indica la dirección en que esta aumenta. IE: tiempo de inicio de la emergencia; PEF: porcentaje de emergencia final de las plántulas; MTP: masa total de la plántula; FM hojas: fracción de masa de la hoja; FM tallo: fracción de masa del tallo; FM raíz total: fracción de masa de la raíz total; S/A: relación masa subterránea/parte aérea. (A) Sin estrés hídrico y (B) con estrés hídrico. Nombre de la procedencia: El Taburete, Las Delicias, Helechal y Cima. Tratamientos de semillas: T1: semillas no tratadas; T3: semillas hidratadas hasta el final de la fase I del patrón trifásico de absorción de agua; y T4: semillas

escarificadas en ácido sulfúrico por 20' y expuestas a hidratación parcial en agua.

Figure 1- Two-dimensional arrangement of the PCA for variables (%) and provenances (i%). The corresponding vector of each variable indicates the direction in which it increases. IE: time of emergence onset; PEF: final emergence percentage of the seedlings; MTP: total seedling mass; FM hojas: mass fraction of leaves; FM tallo: mass fraction of the stem; FM raíz total: mass fraction of total root; S/A: underground mass/aerial part ratio. (A) Without water stress and (B) with water stress. Provenance: El Taburete, Las Delicias, Helechal and Cima. Seed treatments: T1: untreated seeds; T3: hydrated seeds towards the end of stage I of the triphasic pattern of water absorption; and T4: seeds scarified in sulfuric acid for 20' and exposed to partial hydration in water.

tratamientos pregerminativos; por consiguiente, aportó muy poco a la formación de los dos primeros componentes principales. Esto cambió cuando el análisis se realizó bajo condiciones de estrés hídrico: la FM tallo se correlacionó negativamente con la MTP, la TCR y el segundo componente principal. En esta condición de siembra, el IE apareció débilmente correlacionado con el eje 2, y tuvo una correlación negativa con el porcentaje de emergencia final en ambas condiciones de siembra, al incrementarse el número de plántulas disminuyó el tiempo necesario para realizar este proceso.

Igualmente, la ubicación de las procedencias en el espacio bidimensional del ACP evidenció que tuvieron patrones de regeneración distintos, aun en condiciones de riego adecuado (fig. 1A). Las procedencias de los bosques siempreverdes (Cima y Helechal) tendieron a ubicarse donde se incrementaron los valores de FM hojas, TCR y MTP, sobre todo aquellas con tratamientos pregerminativos; aunque la procedencia de El Taburete con tratamiento robustecedor (T4) se ubicó donde se obtuvieron los máximos valores de TCR, MTP y PEF. Esta última combinación de tratamiento –bajo condiciones de estrés hídrico (fig. 1B)– se agrupó hacia las variables antes mencionadas, pero también tendió a ubicarse donde se obtuvieron los máximos valores de FM raíz, S/A y FM tallo. Por otra parte, las procedencias de Las Delicias se separaron más, lo que demostró que los tratamientos robustecedores indujeron diferentes potenciales para adquirir tolerancia al estrés hídrico durante la emergencia de las plántulas y su posterior crecimiento. Es de señalar que estas pertenecen

daily, hundreds of meters or several kilometers, from their refuges to the lowered trees (Mancina and García-Rivera, 2011), which allows the genetic flow among provenances and guarantees the reproductive success of plants. In this sense, Bazzaz (1996) stated that early succession stage species experience more heterogeneous environments than those in more mature stages; thus, pioneer plants can be more phenotypically plastic and have a wide reaction standard over a large diversity of environments.

The seeds collected in secondary forests were confirmed to have a better ability to respond to water stress using T4, unlike those collected in evergreen forests, which were favored by T3, under unfavorable water conditions. On the other hand, Cima was the most susceptible population to little irrigation and showed higher mortality rate, although the seeds were hardened before planting. Nevertheless, under these water stress conditions, once the plant is established it destines a large biomass amount to the roots, possibly as survival strategy to compensate the substratum moisture deficiency, which increases water absorption.

In summary, it was proven that *H. elatus* is sensitive to drought, and that the use of hardening treatments in seeds decreased the damaging effect caused by the insufficient soil moisture on establishment, growth and survival. This low-input technology was effective to improve the reproductive functioning of the species under highly varied ecological conditions (water stress), and indicated its phenotypical plasticity under changing environmental situations.

a un bosque secundario semiabierto, donde posiblemente las semillas se encuentren sometidas a condiciones de estrés hídrico y calórico, durante su estancia en el suelo y su posterior crecimiento como plántula.

En cambio, las procedencias del Helechal (T1 y T3) mantuvieron una ubicación bastante similar en las diferentes condiciones de siembra, aunque los tratamientos hídricos ocasionaron diferencias en su comportamiento regenerativo. De forma general, tendieron a producir los mayores valores de FM hojas, lo cual podría deberse a que están adaptadas a vivir en el ambiente del bosque siempreverde (sitio de colecta), donde la humedad del suelo no es una limitante para el crecimiento de las plantas, pero sí lo es la iluminación del sustrato; ello podría inducir cambios considerables en la producción foliar para aumentar la captación de la luz, en un ambiente lumínicamente heterogéneo, como puede ser bajo el dosel de la vegetación (Bazzaz, 1996; Herrera *et al.*, 1997).

De acuerdo con los resultados de los análisis de ordenamiento, se evidenció que las distintas procedencias de *H. elatus* tuvieron un comportamiento regenerativo distinto, incluso aquellas que procedían de un tipo de vegetación similar, lo cual pudo deberse a su capacidad de adaptarse fácilmente a diferentes escenarios ambientales, tal y como se ha reportado en Cuba y otras regiones del trópico (Sánchez *et al.*, 2003; Dalling *et al.*, 2004). Este aspecto se reafirmó con la respuesta de las plántulas procedentes de las semillas tratadas en condiciones desfavorables de humedad del suelo. Ello se ha informado para un gran número de especies cultivadas (Sánchez *et al.*, 2001; Nicasio-Arzeta *et al.*, 2011), así como para especies arbóreas tropicales (Sánchez *et al.*, 2003, 2006; Vargas y Kossmann, 2008; Brancalion *et al.*, 2008, 2010).

Esta disimilitud en el comportamiento regenerativo de la especie podría estar relacionada, además, con la forma de fecundación de la planta. Se conoce que las flores de *H. elatus* son visitadas y polinizadas principalmente por murciélagos nectarívoros, los cuales son abundantes no solo en número, sino también en

Acknowledgements

The authors thank Alejandro Gamboa for his technical assistance in the laboratory and the nursery, and the project “Ecophysiology of tree and shrub seeds and seedlings from Sierra del Rosario”, of the Biological Diversity Program, for funding this study. The author J. A. Sánchez thanks the International Foundation for Science (IFS), for the aid provided through the donation D/3536-2.

--End of the English version--

diversidad de especies (Mancina *et al.*, 2007). Los murciélagos neotropicales pueden volar, diariamente, cientos de metros o varios kilómetros, desde sus refugios hasta los árboles florecidos (Mancina y García-Rivera, 2011), lo que permite el flujo genético entre procedencias y garantiza el éxito reproductivo de las plantas. En este sentido, Bazzaz (1996) señaló que las especies de estadios tempranos de la sucesión experimentan ambientes más heterogéneos que las de estadios más maduros; por tanto, las plantas pioneras suelen ser fenotípicamente más plásticas y tienen una amplia norma de reacción sobre una gran diversidad de ambientes.

Se confirmó que las semillas colectadas en bosques secundarios tuvieron una mejor habilidad para responder al estrés hídrico con el empleo de T4, a diferencia de las colectadas en bosques siempreverdes, las que se favorecieron con T3, en condiciones hídricas desfavorables. Por su parte, la Cima fue la población más susceptible a la poca irrigación y presentó una mayor mortalidad, aun cuando las semillas fueron robustecidas antes de la siembra. Sin embargo, en estas condiciones de estrés hídrico, una vez que la planta se establece destina una gran cantidad de biomasa a las raíces, posiblemente como estrategia de sobrevivencia para compensar la deficiencia de humedad del sustrato, lo cual incrementa la adquisición de este recurso.

En conclusión, quedó demostrado que *H. elatus* es sensible a la sequía, y que el empleo de tratamientos robustecedores a las semillas disminuyó el efecto dañino ocasionado por la

insuficiente humedad del suelo en el establecimiento, el crecimiento y la supervivencia. Esta tecnología de bajos insumos fue efectiva para mejorar el funcionamiento reproductivo de la especie en condiciones ecológicas muy variadas (estrés hídrico), e indicó su plasticidad fenotípica en situaciones ambientales cambiantes.

Agradecimientos

Se agradece a Alejandro Gamboa por la asistencia técnica en el laboratorio y el vivero, y al proyecto “Ecofisiología de semillas y plántulas de árboles y arbustos de La Sierra del Rosario”, del Programa Ramal de Diversidad Biológica, por el financiamiento de esta investigación. El autor J.A. Sánchez agradece a la Fundación Internacional para la Ciencia (IFS), por la ayuda ofrecida a través del donativo D/3536-2.

Referencias bibliográficas

- Álvarez, A. 1984. Las semillas de *Hibiscus elatus* Sw. (I). Comportamiento de las características que definen la calidad intrínseca de las semillas, atendiendo a diferentes fuentes productoras, edades y cosechas. *Boletín Técnico Forestal*. 84:1
- Antúñez, I. *et al.* 2001. Relative growth rate in phylogenetically related deciduous and evergreen woody species. *Oecologia*. 128:172
- Basra, S.M.A. *et al.* 2005. Physiological and biochemical aspects of seed vigor enhancement treatment in fine rice (*Oriza sativa* L.). *Seed Sci. Technol.* 33:623
- Bazzaz, F.A. 1996. Plants in changing environments: linking physiological, population, and community ecology. Cambridge University Press, United Kingdom. 321 p.
- Bisse, J. 1988. Árboles de Cuba. Editorial Científico-Técnica, La Habana. 384 p.
- Blanco, F.A. 2001. Métodos apropiados de análisis estadístico subsiguiente al análisis de varianza (ANDEVA). *Agronomía Costarricense*. 25:53
- Brancalion, P.H.S. *et al.* 2008. Priming of *Mimosa bimucronata* seeds: a tropical tree species from Brazil. *Acta Horticulturae*. 782:163
- Brancalion, P.H.S. *et al.* 2010. Priming of pioneer tree *Guazuma ulmifolia* (Malvaceae) seeds evaluated by an automated computer image analysis. *Scientia Agricola*. 67:274
- Casenave, E.C. & Toselli, M.E. 2007. Hydropriming as a pre-treatment for cotton germination under thermal and water stress conditions. *Seed Sci. Technol.* 35:88
- Dalling, J.W. *et al.* 2004. Variation in growth the responses of neotropical pioneers to simulated forest gaps. *Funct. Ecol.* 18:725
- Farooq, M. *et al.* 2009. Plant drought stress: effects, mechanisms and management. *Agron. Sustain. Dev.* 29:185
- González, Yolanda *et al.* 2009. Efecto de los tratamientos de hidratación-deshidratación en la germinación, la emergencia y el vigor de las plántulas de *Albizia lebbek* y *Gliricidia sepium*. *Pastos y Forrajes*. 32:255
- Halmer, P. 2004. Methods to improve seed performance in the field. In: Handbook of seed physiology; application to agriculture. (Eds. R.L. Benesh-Arnold and R.A. Sanchez). The Haworth Press, New York p. 125
- Henckel, P.A. 1982. Physiology of heat and drought resistance in plants. Nauka, Moscow. 280 p.
- Hernández, A. *et al.* 1988. Los suelos de la Reserva. En: Ecología de los bosques siempreverdes de la Sierra del Rosario, Cuba. Proyecto MAB N° 1, 1974-1987. (Eds. R.A. Herrera, Leda Menéndez, María Rodríguez y Elisa García). ROSTLAC, Montevideo. p. 88
- Herrera, R.A. *et al.* 1988. Ecología de los bosques siempreverdes de la Sierra del Rosario, Cuba. Proyecto MAB N° 1, 1974-1987. ROSTLAC, Montevideo. 760 p.
- Herrera, R.A. *et al.* 1997. Ecotechnologies for the sustainable management of tropical diversity. *Nature and Resources*. 33:2
- ISTA. 1999. International rules for seed testing. *Seed Sci. Technol.* 27:155 (Suppl.)
- Kozłowski, T.T. & Pallardy, S.G. 2002. Acclimation and adaptive responses of woody plants to environmental stresses. *Bot. Rev.* 68:270
- Mabundza, R.M. *et al.* 2010. Effects of different pre-germination treatment methods on the germination of passion (*Passiflora edulis*) seeds. *J. Agric. Soc. Sci.* 6:57
- Mancina, C.A. & García-Rivera, Lainet. 2011. Murciélagos fitófagos. En: Mamíferos en Cuba. (Eds. R. Borroto-Páez y C.A. Mancina). UPC Print. Vaasa, Finlandia. p. 134
- Mancina, C.A. *et al.* 2007. Habitat use by phyllostomid bat assemblages in secondary forest of the Sierra del Rosario Biosphere Reserve, Cuba. *Acta Chiropterologica*. 9:203
- Montejo, Laura *et al.* 2005. Tratamientos pregerminativos de escarificación ácida y de

- hidratación parcial en la germinación y el vigor de *Talipariti elatum*. *Pastos y Forrajes*. 28:107
- Moradi-Dezfuli, P. *et al.* 2008. Influence of priming techniques on seed germination behavior of maize inbred lines (*Zea mays* L.). *J. Agric. Biol. Sci.* 3:22
- Murungu, F.S. & Madanza, T. 2010. Seed priming, genotype and sowing date effects on emergence, growth and yield of wheat in a tropical low altitude area of Zimbabwe. *Afr. J. Agric. Res.* 5:2341
- Murungu, F.S. *et al.* 2003. Effects of seed priming, aggregate size and soil water potential on emergence of cotton (*Gossypium hirsutum* L.) and maize (*Zea mays* L.). *Soil Till. Res.* 74:161
- Nicasio-Arzeta, S. *et al.* 2011. Effect of priming and saline substrate on germination and seedling growth of chalqueño maize (*Zea mays*). *Agrociencia*. 45:195
- Poorter, H. & Garnier E. 2007. Ecological significance of inherent variation in relative growth rate and its components. In: Functional plant ecology. 2nd ed. (Eds. F.I. Pugnaire and F. Valladares). CRC Press, Taylor & Francis Group. London/New York. p. 724.
- Sánchez, J.A. 2007. Dormancy and nutrient contents in seeds and there with the establishment of tropical trees. Informe Final del Proyecto de la Fundación Internacional para la Ciencia (D/3536-1) Stockholm, Sweden. 97 p.
- Sánchez, J.A. *et al.* 2001. Tratamientos pregerminativos de hidratación-deshidratación de las semillas y sus efectos en plantas de interés agrícola. *Agronomía Costarricense*. 25:67
- Sánchez, J.A. *et al.* 2003. Effects of seed hardening treatments on germination and establishment of pioneer trees under stress conditions. *Ecotrópicos*. 16:91
- Sánchez, J.A. *et al.* 2004. Invigoration of pioneer tree seeds using prehydration treatments. *Seed Sci. Technol.* 32:355
- Sánchez, J.A. *et al.* 2006. Tratamientos robustecedores de semillas para mejorar la emergencia y el crecimiento de *Trichospermum mexicanum*, árbol tropical pionero. *Agronomía Costarricense*. 30:7
- Sánchez, J.A. *et al.* 2007. Enhanced germination, emergence and seedling vigour of *Leucaena leucocephala* using hardening hydration and acid shock treatments. *Seed Sci. Technol.* 35:224
- Sautu, A. *et al.* 2007. Classification and ecological relationships of seed dormancy in a seasonal moist tropical forest, Panama, Central America. *Seed Sci. Res.* 17:127.
- Toral, Odalys *et al.* 2001. Colecta y potencialidades del germoplasma forrajero arbóreo en diferentes ecosistemas. *Pastos y Forrajes*. 24:105
- Vargas, G.J. & Kossmann, I.D. 2008. Hydropriming of *Parkia pendula* [Penth. ex Walp.]: seeds with physical dormancy from Amazon tree. *Revista Árvore*. 32:39
- Vilagrosa, A.J. *et al.* 2003. Cavitation, stomatal conductance, and leaf dieback in seedling of two co-occurring Mediterranean shrubs during an intense drought. *Journal of Experimental Botany*. 54:2015
- Villar, R. *et al.* 2004. Tasas de crecimiento en especies leñosas: aspectos funcionales e implicaciones ecológicas. En: Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante. (Ed. F. Valladares). Ministerio del Medio Ambiente, EGRAF, SA. Madrid. p. 191
- Welbaum, G.E. & Bradford, K.J. 1991. Water relations of seed development and germination in *Cucumis melo* L.. VI. Influence of priming on germination responses to temperature and water potential during seed development. *J. Exp. Bot.* 42:393

Recibido el 23 de abril del 2012

Aceptado el 25 de junio del 2012