EL AMBIENTE DE LA SEMILLA EN EL SUELO: SU EFECTO EN LA GERMINACIÓN Y EN LA SOBREVIVENCIA DE LA PLÁNTULA

LOURDES GONZÁLEZ- ZERTUCHE¹, ALMA OROZCO-SEGOVIA²
Y CARLOS VÁZQUEZ YANES²

¹Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. ²Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado Postal 70-275, Ciudad Universitaria, 04510 México, D.F. México. e-mail: aorozco@miranda.ecologia.unam.mx

Resumen. La conservación y la restauración ecológica plantean la necesidad de utilizar especies nativas, profundizar nuestros conocimientos sobre su fisiología y ecología, y desarrollar técnicas que permitan incrementar la sobrevivencia de las plántulas en condiciones adversas. (Una alternativa es la aplicación de los métodos de endurecimiento de semillas en especies silvestres nativas). El endurecimiento consiste en una imbibición controlada de la semilla, que permite los procesos metabólicos pregerminativos sin alcanzar la germinación (elongación de la radícula). Con el endurecimiento se logra una germinación simultánea y un aumento en la sobrevivencia de las plántulas en ambientes con baja disponibilidad de agua y altas temperaturas, ventajas que se mantienen después de la desecación y rehidratación de semillas de plantas cultivadas. Cuando las semillas permanecen en el suelo, durante un periodo previo a la siembra, las semillas desarrollan un endurecimiento natural y se obtienen resultados similares a los que se logran con el endurecimiento en el laboratorio. Probablemente los beneficios del endurecimiento tienen relación con los procesos evolutivos que han sufrido las plantas que forman un banco de semillas en el suelo.

Palabras clave: restauración, semillas, plántulas, *priming*, endurecimiento, semillas enterradas, germinación, sobrevivencia.

Abstract. Conservation and ecological restoration propose the use of native plants, the knowledge of their physiological and ecological traits and the proper techniques which ameliorate seedling survival in adverse conditions. Priming consists of a regulated hydration in water or osmotic solutions; this permits the improvement of some metabolic processes, but prevents germination. This treatment increased seed vigor with a rapid and uniform germination and development. These advantages induce a valuable improvement on the seed response for applied purposes in agriculture. Because the advantages obtained during priming are kept after seed dehydration. Seeds develop a natural priming when they lie in the soil. During soil burial, molecular and physiological responses are induced and which are very similar to those mechanisms reported in priming. Burial and natural priming enhancing germination and emergence could have an ecological significance. Effects produced by natural priming probably were selected during the evolution of plants which forms soil seed banks.

Keywords: restoration, seed, priming, hardening, buried seeds, germination, seedling.

En las últimas décadas cientos de miles de hectáreas han sido modificadas por el hombre para sus actividades productivas, sin tomar en cuenta que los recursos utilizados son elementos de los ecosistemas y que la explotación intensiva de éstos provoca un deterioro ambiental casi irreversible. Algunas de las consecuencias más evidentes del uso inadecuado de los recursos, es la alteración de las áreas naturales, que tiene diversas expresiones: fragmentación, deforestación, degradación del suelo, estrés ecológico,

contaminación y pérdida de biodiversidad (Landa *et al.*, 1997), causando que los ambientes se vuelvan desfavorables para el regeneración de los recursos bióticos y abióticos (Vázquez-Yanes y Batis, 1996).

Uno de los retos más importantes que enfrenta en la actualidad la humanidad, es la recuperación de algunas de estas áreas induciendo el desarrollo de una vegetación protectora que revierta el deterioro ambiental. La reforestación es una de las principales estrategias que se han utilizado con este fin. Sin

embargo, los métodos empleados para reforestar han tenido poco éxito, debido a que existe una alta mortalidad de las plantas una vez que pasan de los viveros a las condiciones de campo o por la utilización de plantas exóticas (Vázquez-Yanes y Cervantes, 1993). Esta problemática, plantea la necesidad de utilizar especies nativas, profundizar nuestros conocimientos sobre su fisiología y ecología y desarrollar técnicas que permitan incrementar la sobrevivencia de las plántulas en condiciones adversas. En general para las zonas templadas se han usado exitosas técnicas de reforestación, las cuales no tienen el mismo éxito en zonas tropicales o muy deterioradas (Vázquez-Yanes y Batis, 1996).

Estrategias para la reforestación

Para incrementar las probabilidades de éxito en el establecimiento y permanencia de plantas, principalmente hortícolas y agrícolas, se han seguido dos estrategias: *a)* cambios en el ambiente (uso de fertilizantes, riego, labranza, calefacción, etc.), y *b)* la modificación del genoma o la fisiología de las plantas para aumentar su resistencia a las condiciones ambientales adversas. Algunos aspectos de la primera opción han sido tratados con amplitud por Barradas (1999). La segunda opción se basa en el hecho de que entre las poblaciones existe una variabilidad genética que se refleja en la flexibilidad fenotípica de las especies para responder al ambiente, la forma en que ésta se expresa está controlada tanto genéticamente como por los factores ambientales, por lo que se pueden elegir las variedades o poblaciones que presenten una mayor tolerancia o resistencia (genética, fenotípica o fisiológica) a las condiciones desfavorables en ambientes extremos, para asegurar el éxito de la plantación, lo que implica el estudio de los mecanismos genéticos, bioquímicos y fisiológicos que confieren esa resistencia, para conocer los procesos que están relacionados con ella y aplicarlos en las actividades de restauración de áreas en las que existen condiciones de estrés.

Una de las principales causas por las que se propone a las especies nativas para la restauración es porque las plantas que sobreviven en una localidad son descendientes de poblaciones que han habitado la región por largos periodos y están adaptadas al ambiente en el que se encuentran, poseen las características (estructura, fisiología, crecimiento y procesos reproductivos) que les permiten responder a esas condiciones ambientales. Por lo anterior es importante considerar los factores bióticos y abióticos, los cuales son múltiples y diversos e interactúan de forma compleja construyendo microambientes, en forma de

un gradiente continuo, en los que existe una combinación particular. Para cada especie existe un intervalo de tolerancia para cada factor, en el que puede establecerse, crecer y reproducirse. De esta manera, la relación de cualquier especie con un gradiente particular puede expresarse en términos de favorable o desfavorable. La intensidad o magnitud de cada factor en el que la especie se desarrolla mejor sería el óptimo y a lo largo del gradiente, en ambas direcciones del óptimo, los factores se convierten en desfavorables hasta que se alcanzan los límites letales. En las zonas marginales desfavorables se encuentran las condiciones en las que la planta se encuentra en estrés fisiológico (Taiz y Zeiger, 1991).

El estrés y la deforestación

La mayoría de las áreas perturbadas presentan condiciones desfavorables con baja disponibilidad de agua, amplias fluctuaciones de temperatura, salinidad, deficiencia de oxígeno en la zona de la raíz y contaminación del aire. Para la restauración se requiere realizar estudios sobre la capacidad de las plantas para enfrentarse a estas condiciones desfavorables y seleccionar especies que presenten una gran resistencia (Bazzaz, 1996).

La capacidad de respuesta a condiciones desfavorables depende de: *a)* la variabilidad genética entre las poblaciones (variación geográfica) que permite que cada población responda en diferente forma a las variaciones de las condiciones ambientales; *b)* la variación individual, ya que los individuos de una población son genéticamente diferentes (variación genotípica) con cierto grado de plasticidad fenotípica; que se manifiesta según las variaciones ambientales prevalecientes durante su desarrollo (variación fenotípica). *c)* la variación fisiológica de los individuos les permite ajustarse a la variación ambiental estacional o diaria por aclimatización. En este punto es importante aclarar que la planta se aclimata o se aclimatiza, dependiendo de los factores a los cuales la planta responde. El primer caso ocurre en el laboratorio, donde los cambios en los factores ambientales son más homogéneos, mientras que en el campo ocurre lo segundo y es una respuesta a cambios aleatorios y heterogéneos. A su vez, la aclimatización debe diferenciarse de la adaptación, la cual es un nivel de resistencia genéticamente determinado por la acción de la selección a través de las generaciones (Begon, 1986; Archibold, 1991).

Además de los estudios de la variabilidad de las poblaciones para seleccionar la especie y la población adecuada para realizar un programa de restauración, se requieren investigaciones sobre los diferentes

mecanismos moleculares, bioquímicos, genéticos y fisiológicos que presenten las plantas para sobrevivir a situaciones de estrés.

Las semillas y la restauración ecológica

La pregunta sobre cuáles son los sitios en los se pueden establecer las plantas, en una primera etapa, está directamente relacionada con los requerimientos necesarios para que sus semillas germinen, los cuales están en estrecha relación con la trayectoria evolutiva de la planta, las condiciones en que maduró la semilla y los factores ambientales que intervienen durante su dispersión y permanencia en el banco de semillas (Fenner, 1985; Chambers y MacMahon, 1994).

Las semillas tienen mecanismos y estructuras sensibles a las condiciones ambientales que regulan la imbibición y aseguran que la germinación se presente bajo condiciones favorables. Los intrincados y diversos mecanismos de latencia que se presentan en las semillas son resultado de la evolución de las semillas, en las que se han seleccionado diferentes formas de obtener información del ambiente para asegurar las condiciones favorables para el establecimiento de las plántulas (Baskin y Baskin, 1998).

Después de la germinación uno de los principales factores que determinan el establecimiento es la disponibilidad de agua. Los mecanismos de resistencia a la sequía o a la baja disponibilidad de agua se conocen en la actualidad como mecanismos de tolerancia a la desecación. Éstos pueden ser de dos tipos: mecanismos que mantienen a los tejidos hidratados, o mecanismos que permiten mantener el metabolismo activo aún en condiciones de baja disponibilidad de agua. Las semillas ortodoxas adquieren la tolerancia a la desecación hacia el final de su desarrollo en la planta, lo que permite la desecación hasta un contenido de humedad por abajo del 10% del inicial y un subsecuente almacenamiento a largo plazo. Una vez que la semilla germina pierde su tolerancia a la desecación y generalmente se asume que esta pérdida es irreversible (Vertucci y Farrant, 1995), aunque recientemente se ha demostrado que se puede inducir tolerancia a la desecación en semillas recién germinadas (Bruggen y van der Torn, 1995).

La tolerancia a la desecación es una propiedad multifactorial en la que existen diferentes componentes importantes que la determinan, es un fenómeno complejo que involucra interacciones metabólicas y ajustes estructurales. La esencia de la verdadera tolerancia a la desecación es la habilidad para mantener la suficiente integridad estructural y funcional para reparar los daños, cuando el agua está disponible (Leprince *et al.*, 1993). Uno de los factores críticos para

la sobrevivencia de las plántulas es la disponibilidad del agua, por lo que se requiere conocer los principales procesos que regulan tanto la germinación como el establecimiento de las plántulas, desde el punto de vista del ambiente hídrico que las rodea (Bradford, 1995).

Tratamientos de endurecimiento (*priming*) y el mejoramiento de las semillas para la restauración

El endurecimiento de semillas es una técnica que se ha desarrollado para lograr un mejoramiento desde el punto de vista agrícola en el comportamiento germinativo de las semillas. Consiste en embeber a las semillas en soluciones osmóticas a bajas temperaturas antes de la siembra. Durante el tratamiento se inician los procesos previos a la germinación pero el proceso se detiene justo antes de que ocurra la elongación de la radícula. Después las semillas son desecadas hasta obtener el contenido de humedad original. Posteriormente durante la siembra las semillas se rehidratan, con la ventaja de que conservan los cambios ocurridos durante la hidratación previa, lo que significa un avance de los procesos fisiológicos, a diferencia de las semillas que no han pasado por este tratamiento (Heydecker, 1973; Davison y Bray, 1991; Fujikura y Karssen, 1992; Cruz-García *et al.*, 1995).

Los tratamientos de endurecimiento o *priming* actualmente no se restringen a la inhibición de la germinación por medio de soluciones osmóticas (*osmo-priming*) sino también se han usado tratamientos de *hidropriming* (embeber a la semilla en agua), que inhiben la germinación a través del control de la temperatura. Las semillas que reciben cualquiera de estos tratamientos presentan un mejoramiento en las siguientes características: a) reducción del tiempo en la emergencia de la radícula, b) sincronización en la germinación de un lote de semillas, c) mayor porcentaje de germinación, d) mejoramiento en el vigor de lotes de semillas deterioradas, y e) incremento en el vigor de la plántula y resistencia de ésta a la desecación y a las altas temperaturas (Karssen *et al.*, 1990). Estas ventajas se expresan sobre todo en condiciones desfavorables para la germinación y el establecimiento (Yamamoto *et al.*, 1997). Entre los protocolos para endurecer a las semillas (*priming*) hay una gran diversidad, se realizan sembrando a las semillas en diferentes soluciones de Polyethylenglycol (Bradford, 1986), NaCl (Cayuela *et al.*, 1996; Pérez-Alfocea *et al.*, 1993), KNO₃ (Kester *et al.*, 1997), sobre matrices sólidas (Yamamoto *et al.*, 1997), con agua pura (Tarquis y Bradford, 1992; Fujikura *et al.*, 1993), hidratándolas en atmósferas saturadas con vapor de agua (Rowse, 1996) (cuadro 1).

Cuadro 1. Relación de plantas en las que se han realizado tratamientos de endurecimiento y algunos aspectos que se abordaron en el estudio.

Nombre común	Especie	Estudio	Referencia
Tomate	<i>Lycopersicum esculentum</i> Mill.	Priming y almacenamiento	Alvarado y Bradford, 1988
Sorgo	<i>Sorghum bicolor</i>	Priming con NaCl	Amzallag, <i>et al.</i> , 1990
Tomate	<i>Lycopersicum esculentum</i> Mill.	Envejecimiento Deterioro	Argerich, <i>et al.</i> , 1989
Puerro	<i>Allium porrum</i> L.	Síntesis del DNA	Ashraf y Bray, 1993
Frijol de soya	<i>Glycine max</i>	Proteínas Asociadas a la tolerancia a la desecación	Blackman <i>et al.</i> , 1991 y 1992
Puerro	<i>Allium porrum</i> L.	Crecimiento de plántulas con priming	Brocklehurst <i>et al.</i> , 1984
Zanahoria, apio y cebolla	<i>Daneus carota</i> <i>Apium graveolens</i> <i>Allium cepum</i>	Priming	Brocklehurst y Dearman, 1983
Pepino	<i>Cucumber sativus</i> <i>Impatiens valeriana</i> Hook	Proteínas LEA Sucrosa ABA	Bruggink y van der Toorn, 1995
Tomate	<i>Lycopersicum esculentum</i> Mill.	Priming	Cano <i>et al.</i> , 1991
Tomate	<i>Lycopersicum esculentum</i> Mill.	Cambios fisiológicos en plantas tratadas con NaCl	Cayuela <i>et al.</i> , 1996
Tomate	<i>Lycopersicum esculentum</i> Mill.	Estudios de ácidos nucleicos	Coolbear y Grierson, 1979
Tomate	<i>Lycopersicum esculentum</i> Mill.	Tratamiento en bajas temperaturas	Coolbear <i>et al.</i> , 1987
Girasol	<i>Hellianthus annus</i>	Cambios fisiológico y bioquímicos Almacenamiento y envejecimiento	Chojnowski <i>et al.</i> , 1997
	<i>Bromus tectorum</i> L.	Modelo de tiempo hidrotérmico (hydrothermal time)	Christensen <i>et al.</i> , 1996
Maíz	<i>Zea mays</i> L.	Estudio bioquímico y citológico	Cruz-García <i>et al.</i> , 1995
Tomate	<i>Lycopersicum esculentum</i> Mill.	Integridad del endospermo	Dahall <i>et al.</i> , 1990
Tomate	<i>Lycopersicum esculentum</i> Mill.	Síntesis de proteína	Davison y Bray, 1991
Cebolla	<i>Allium cepum</i>	Priming y envejecimiento	Dearman <i>et al.</i> , 1987
Chícharo	<i>Pea sativum</i>		Dell'Aquila y Bewley, 1989

Nombre común	Especie	Estudio	Referencia
Cebolla	<i>Allium cepum</i>	Temperatura	Ellis y Butcher, 1988
Tomate	<i>Lycopersicum esculentum</i> Mill.	Acido abscísico	Finch-Savage. y McQuistan, 1991
Cacahuete	<i>Arachis hypogea</i>	Priming con Peg Actividades bioquímicas	Fu et al., 1988
Coliflor	<i>Brassica oleracea</i>	Molecular Aspartic proteasa Envejecimiento Tiempos de imbibición	Fuyikura y Karssen 1992 y 1993
Zanahoria y cebolla	<i>Daneus carota</i> <i>Allium cepum</i>	Emergencia en el campo Tratadas con soluciones salinas	Haigh et al., 1997
Betabel	<i>Beta vulgaris</i> L.	Bioquímico Globulina 11s	Job et al., 1997
Tomate	<i>Lycopersicum esculentum</i> Mill.	I-isoaspartyl metiltransferasa Priming y envejecimiento	Kester et al., 1997
Chile	<i>Capsicum annum</i>	Actividad de replicación Nuclear	Lanteri et al., 1993 y Saracco et al., 1993
Chile Tomate	<i>Capsicum annum</i> <i>Lycopersicum esculentum</i>	Actividad de replicación Nuclear	Lanteri et al., 1993
"Canola"	<i>Brassica campestris</i> <i>Arabidopsis thaliana</i>	Azucares Acido abscísico	Leprince et al., 1990 Ooms et al., 1993
Tomate	<i>Lycopersicum esculentum</i> Mill. <i>L. pennellii</i>	Salinidad y PEG	Pérez-Alfocea et al., 1993a Pérez-Alfocea et al., 1993b
Frijol de soya	<i>Glycine max</i>	Tolerancia a la desecación	Sun and Leopold, 1993
"mung bean"	<i>Vigna radiata</i> L.	Almacenamiento	Sun et al., 1997
Maiz dulce	<i>Zea mays sacharrata</i>	Priming	Sun, 1993
Lechuga	<i>Lettuca sativa</i> L.	Priming con agua y con PEG Tasa de deterioro	Tarquis y Bradford 1992
Pino	<i>Pinus halpens</i> <i>Pinus brutia</i>	Priming Luz	Thannos y Skhordilis 1987
Turfgrass	<i>Poa pratensis</i> L. <i>Festuca arundinacea</i> Schreb. <i>Lolium perenne</i> L.	Emergencia en el campo	Yamamoto et al., 1997
Kentucky Bluegrass	<i>Poa pratensis</i> L.	Emergencia de plántulas y crecimiento	Yamamoto et al., 1997
Puerro	<i>Allium porrum</i> L.	Cambios bioquímicos y fisiológicos	Zanzoterra y Bray, 1989

Comparado con la extensa literatura sobre el mejoramiento y las potenciales aplicaciones de estas técnicas para un gran número de especies se conoce poco sobre los eventos moleculares y celulares que toman lugar durante estos tratamientos. Existen estudios detallados en *Lycopersicum, esculentum* Mill., *Allium porrum* L., *Brassica olearacea* y *Pisum sativum* sobre la cantidad y el tiempo en el que se sintetiza ADN, ARN, algunas proteínas y azúcares, así como, su ubicación en los diferentes compartimentos celulares (Dell' Aquila y Taranto, 1989; Fu *et al.*, 1988; Bray *et al.*, 1989, Zanzotera y Bray, 1989; Karssen *et al.*, 1990; Davison y Bray, 1991; Bray, 1995). Sin embargo, todavía no se ha explicado cómo esta actividad metabólica modifica el comportamiento de la germinación de las semillas tratadas y el vigor de las plantas. En los últimos años, se detectó la síntesis de ABA y moléculas de alto peso molecular (el cual es similar a las proteínas LEA durante los tratamientos de endurecimiento (Dure *et al.*, 1989; Blackman *et al.*, 1991; Bruggink y van der Toorn, 1995). Este hallazgo es importante ya que tanto el ABA como las proteínas LEA están directamente relacionadas con la resistencia de las plantas a la

desección y a las altas temperaturas (Taiz y Zeiger, 1992).

El endurecimiento y su relación con la permanencia de las semillas en el banco de semillas

Todos estos estudios relacionados con el endurecimiento de semillas en el laboratorio aportan información importante en el esclarecimiento de algunos de los posibles mecanismos de expresión génica y de aclimatación de las semillas en el laboratorio. Estos mecanismos probablemente han evolucionado en forma natural durante la permanencia de las semillas en el suelo como lo demuestran experimentos realizados tanto en campo como en el laboratorio, con semillas enterradas en el suelo dentro de bolsas de tela de organza, desenterradas, deshidratadas y posteriormente sembradas. (figura 1). Las semillas previamente enterradas en el campo también germinan más rápido y en forma más sincrónica, que las semillas que no han pasado por este tratamiento. Así mismo la sobrevivencia se incrementa por el tratamiento de enterramiento previo (figura 2). También se ha encontrado la presencia de moléculas de alto peso molecular semejantes a las proteínas LEA en semillas de *Wigandia urens*, enterradas durante cuatro meses en el campo (trabajo en preparación).

Los estudios de endurecimiento aplicados a especies forestales son pocos en la literatura (Thannos y Skhordilis, 1987), sin embargo, se podrían usar estos métodos y verificar su eficacia para la reforestación, además los resultados obtenidos con el endurecimiento natural, que ocurre durante la permanencia de las semillas en el suelo, plantea la posibilidad de tener mayor éxito que con los tratamientos de endurecimiento en el laboratorio, no sólo por la sencillez de su aplicación en el campo, sino porque probablemente permitiría una aclimatización temprana de la futura planta, a las condiciones del área que se piensa restaurar, debido a que durante la permanencia de la semilla en el suelo podrían estarse canalizando características que serían ventajosas para la sobrevivencia en condiciones desfavorables. Sin embargo aún falta mucho por investigar sobre este tema, ya que no todas las especies poseen semillas con las características necesarias para ser almacenadas en el suelo, recuperadas, posteriormente desecadas y finalmente sembradas en una zona similar al sitio donde las semillas se colectaron y se enterraron.

Aclimatizar a las plántulas destinadas a la reforestación enterrándolas antes de la siembra desde la época de su producción hasta la época favorable para el establecimiento podría dar resultados similares o mejores a los que se obtienen con los tratamientos

Figura 1. Emergencia acumulada de las plántulas de *Wigandia urens*. Las semillas fueron sembradas en un claro de un bosque ubicado en el Parque Ecológico de la Ciudad de México, al sur de la ciudad de México. Antes de ser sembradas las semillas estuvieron enterradas durante 4 meses en una zona abierta (●), en un claro (■) y en una zona boscosa (▲) del mismo parque. Semillas almacenadas en el laboratorio durante el mismo periodo fueron el control (◆).

Figura 2. Supervivencia de las plántulas de *Wigandia urens*, provenientes de semillas sembradas en un claro de un bosque ubicado en el Parque Ecológico de la Ciudad de México, al Sur de la ciudad de México. Antes de ser sembradas las semillas estuvieron enterradas durante 4 meses en una zona abierta, un claro y en una zona boscosa del mismo parque. Semillas almacenadas en el laboratorio durante el mismo periodo fueron el control. Se muestra la supervivencia a los 30 (□), 60 (▒) y 90 (■) días después de la siembra.

de endurecimiento en el laboratorio, sin embargo hasta el momento el uso de ambos tratamientos en la restauración ecológica es un campo inexplorado, a pesar de que sería de gran utilidad.

Agradecimientos

Este trabajo se realizó con el financiamiento del proyecto de CONACyT G0011-N9607 y con el apoyo de la Dirección General de Estudios de Posgrado (DGE) de la UNAM, a través de una beca de posgrado.

Literatura citada

- Allen P.S. y Meyer S.E. 1998. Ecological aspects of seed dormancy lost. *Seed Science Research* 8:183-191.
- Alvarado A.D. y Bradford K.J. 1988. Priming and storage of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) seeds. *Seed Science and Technology* 16:601-606.
- Amzallag G.N., Lerner H.R. y Poljakoff-Mayber A. 1990. Induction of increased salt tolerance in *Sorghum bicolor* by NaCl pretreatment. *Journal of Experimental Botany* 41:29-34.
- Archibald O.W. 1995. *Ecology of world vegetation*. Chapman & Hall, London, U.K.
- Argerich C.A., Bradford K.J. y Tarquis A.M. 1989. The effects of priming and aging on resistance to deterioration of tomato seeds. *Journal of Experimental Botany* 40:593-598.
- Ashraf M. y Bray C.M. 1993. DNA synthesis in osmoprimed leek (*Allium porrum* L) seeds and evidence for repair and replication. *Seed Science Research* 3:15-23.
- Barradas V.L. 2000. Modificación del microclima con énfasis en la conservación y restauración ecológica. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 65:83-88.
- Baskin C.C. y Baskin, J.M. 1998. *Ecology, biogeography and evolution of dormancy and germination*. Academic Press, New York.
- Bazzaz F.A. 1996. *Plants in changing environments*. Cambridge University Press, Great Britain.
- Begon M. J.L., Harper J.L. y Townsend C.R. 1986. *Ecology, Individuals, populations and communities*. Blackwell Scientific Publishers, Oxford.
- Blackman S.A., Obendorf R.L. y Leopold A.C. 1992. Maturation proteins and sugars in desiccation tolerance of developing soybean seeds. *Plant Physiology* 100: 225-230.
- Blackman S.A., Wettlaufer, S.H. Obendorf R.L. y Leopold A.C. 1991. Maturation proteins associated with desiccation tolerance in soybean. *Plant Physiology* 96:68-874.
- Bradford K.J. 1986. Manipulation on seed water relations via osmotic priming to improve germination under stress conditions. *HortScience* 21:1105.
- Bradford K.J. y Haigh A.M. 1994. Relationships between accumulated hydrothermal time during seed priming and subsequent seed germination rates. *Seed Science Research* 4:63-69.
- Bradford K.J. 1995. Water relations in seed germination. En: Kigel and Galili G. Edrs. *Seeds developmental and*

- germination. M. Decker Inc., New York, 351-396.
- Bray C.M. 1995. Biochemical process during the osmopriming seeds. En: Kigel J y Galili G. Edrs. *Seeds development and germination*. M. Decker Inc., New York. 767-790.
- Bray C.M. 1995. Biochemical processes during the osmopriming of seeds. En: Kigel J. y Galili, G. (Eds) *Seed development and germination*. Marcel Dekker, Inc., New York. 767-789.
- Brocklehurst P.A. Dearman J. y Drew R.L.K. 1984 Effects of osmotic priming on seedling growth in leek. *Scientia Horticulture* **24**:201-210.
- Brocklehurst P.A. y Dearman J. 1983 Interactions between seed priming treatments in nine lots of carrots, celery and onion Laboratory germination. *Annals of Applied Botany* **102**:577-584.
- Bruggink Y. y van der Toorn P. 1995. Induction of desiccation tolerance in germinated seeds. *Seed Science Research* **5**:1-4.
- Cano E.A., Bolarin M.C., Pérez-Alfocea F. y Caro M. 1991. Effect of NaCl priming on increase salt tolerance in tomato. *Journal of Horticultural Science* **66**:621-628.
- Cayuela E., Pérez Alfócea F., Caro M. y Bolarin M.C. 1996. Priming of seeds with NaCl induce physiological changes in tomato plants grown under salt stress. *Physiologia plantarum* **96**:231-236.
- Coolbear P. y Grierson D. 1979. Studies on the changes in the major nucleic acid components of tomato seed resulting from osmotic presowing treatment. *Journal of Experimental Botany* **30**:1153-1162.
- Coolbear P., Newell A.J. y Bryant J.A. 1987. An evaluation of the potential of low temperature pre-sowing treatments of tomato seeds as a means of improving germination performance. *Annals of Applied Biology* **110**:184-194.
- Cruz-García F., Jiménez L.F. y Vazquez-Ramos J.M. 1995. Biochemical and cytological studies in osmoprimed maize seeds. *Seeds Science Research* **5**:15-23.
- Chambers J.C. y MacMahon J.A. 1994. A day in the life of a seed: Movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems. *Annual Review Ecology and Systematics* **25**:263-292.
- Chojnowski M., Corbineau F. y Come D. 1997. Physiological and biochemical changes induced in sunflowers seeds by osmopriming and subsequent drying storage and aging. *Seed Science Research* **7**:323-331.
- Christensen M. Meyer S. y Allen P. 1996. A hydrothermal time model of seed after-ripening in *Bromus tectorum* L. *Seed Science Research* **6**:155-163.
- Dahall P., Bradford K.J y Jones R. 1990. Effects of priming and endosperm integrity on seed germination rates of tomato genotypes. *Journal of Experimental Botany* **41**:1441-1453.
- Davison P.A. y Bray C.M. 1991. Protein synthesis during osmopriming of leek seeds *Annals of Botany* **63**:185-193.
- Dearman J. Brocklerhurst J.A. y Drew R.L.K. 1987. Effects of osmotic priming and aging on onion seed germination. *Annals of Applied Biology* **111**:712-722.
- Dell'Aquila y Bewley J.D. 1989. Protein synthesis in the axes of polyethylene glycol treated pea seeds and during subsequent germination. *Journal of Experimental Botany* **40**:1001-1007.
- Ellis R.H. y Butcher P.D. 1988. The effects of priming and 'natural' differences in quality amongst onion seeds lots on the response of the rate of germination to temperature and the identification of characteristics under genotypic control. *Journal of Experimental Botany* **39**:935-950.
- Fenner M. 1985. *Seed ecology*. Chapman and Hall, Great Britain.
- Finch-Savage W.E. y McQuistan C.I. 1991 Absciscic acid an agent to advance and synchronise germination for tomato (*Lycopersicum esculentum*, Lill) seeds. *Seed Science Technology* **19**:537-544.
- Fu J.R. Lu X.H., Chen R.Z., Zhang B.Z., Liui Z.S., Li Z.S. y Cai D.Y. 1988. Osmoconditiong of peanut seeds with Peg to improve vigour and some biochemical activities. *Seed Science and Technology* **16**:197-212.
- Fujikura Y. y Karssen C.M. 1992. Effects of controlled deterioration and osmopriming on protein synthesis of cauliflower seeds during early germination. *Seed Science and Technology* **16**:197-212.
- Fujikura Y., Kraak H.L., Basra A.S. y Karssen C.M. 1993. Hydropriming a simple and inexpensive priming method. *Seed Science and Technology* **21**:639-642.
- Fujikura Y. y Karssen C.M. 1995. Molecular studies on osmoprimed seeds of cauliflower: a partial aminoacid sequence of a vigor-related protein and osmopriming-enhanced expression of putative aspartic protease. *Seed Science Research* **5** :177-181.
- Haigh A.H., Barlow E.W., Miltrope F.L. y Sinclair P.J. 1997. Field emergency of tomato, carrot and onion seeds primed in an aerated salt solutions. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **111**:660-665
- Heydecker W., Higgins J. y Gulliver R.L. 1973. Accelerated germination by osmotic seed treatment. *Nature* **246**:42-44.
- Heydecker W. y Coolbear P. 1977. Seed treatment for improve performance-survey and attempted prognosis. *Seed Science Technology* **5**:353-425.
- Job C. Kersulec A., Ravasio L., Chareyre S., Pepin. R. y Job D. 1997. The solubilization of the basic subunit of sugarbeet seed 11-s globulin during priming and early germination. *Seed Science Research* **7**:225-243
- Karssen C.M., Haigh, A.H., Van der Toorn P. y Weges R. 1990. Physiological mechanisms involved in seed priming. En: Taylorson R.B. Ed. *Recent advances in the developmental germination of seeds*. Plenum Press, London, New York.
- Kester S.T., Geneve R.L. y Hout R.L. 1997. Priming and accelerated aging affect l-isopaspatyl methyltransferase activity in tomato (*Lycopersicum esculentum* Mill) seed. *Journal of Experimental Botany* **8** (309): 943-949.
- Landa R., Meave J., Carabias J. 1997. Environmental dete-

- riation in rural Mexico: an examination of the concept. *Ecological Applications* **7**(1):316-329.
- Lanteri S., Kraak L., De Vos C.H.R. y Bino R.J. 1993. Effects of osmotic preconditioning on nuclear replication activity in seeds of pepper (*Capsicum annum* L.). *Physiology Plantarum* **89**: 433-440.
- Lanteri S., Saracco F., De Vos C.H.R. y Bino R.J. 1993. Effects of osmotic preconditioning on nuclear replication activity in seeds of *Capsicum annum* L. and tomato (*Lycopersicum esculentum* L.). *Seed Science Research* **4**:81-87.
- Leprince O., Hendry G.A.F. y Mc Kersie B.D. 1993. The mechanism of desiccation tolerance in developing seeds. *Seed Science Research* **3**:231-246.
- Leprince O., Hendry G.A.F. y Deltour R. 1990. Changes in starch and soluble sugars in relation to the acquisition of desiccation tolerance during maturation of *Brassica campestris* seeds. *Plant Cell Environment* **13**:539-546.
- Liu Y., Bino, R.J., Van der Burg W.J., Groot, S.P.C. y Hilsort, H.W.M. 1996. Effects of osmotic priming on dormancy and storability of tomato (*Lycopersicum esculentum* Mill.) seeds. *Seed Science Research* **6**, 49-55.
- Meurs C., Basra A.S., Karssen C.M. y van Loon L.C. 1993. The mechanism of desiccation tolerance in developing seeds. *Seed Science Research* **3**:231-246.
- Ooms JJ, Kloosterziel L., Bartels D., Koormneef M. y Karssen C.M. 1993. Role of abscisic acid in the induction of desiccation tolerance in developing seeds of *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiology* **102**:1185-1191.
- Peñaloza A.P.S. y Eira M.T.S. 1993. Hydration and dehydration treatments on tomato seeds (*Lycopersicum esculentum* Mill.). *Seed Science and Technology* **21**:309-317.
- Pérez-Alfocea F., Estañ M., Caro M. y Bolarin M.C. 1993. Response of tomato cultivars to salinity *Plant Soil* **150**:203-211.
- Pérez-Alfocea F., Estañ M., Caro M. y Gurrier G. 1993. Osmotic adjustment in *Lycopersicum esculentum* L. and *L. pennellii* under NaCl and polyethylene glycol 6000 iso-osmotic stresses. *Physiology Plantarum* **87**:493-498.
- Rowse H.R. 1996. Drum priming-a non osmotic method of priming seeds. *Seed Science and Technology* **24**:281-294.
- Sarraco F. Bino R.J., Bergevoet J.H.W. y Lanteri S. 1995. Influences of priming induced nuclear replication activity on storability of pepper (*Capsicum annum* L.) seed. *Seed Science Research* **5**:25-29.
- Sun W.Q. y Leopold A.C. 1993. Acquisition of desiccation tolerance in soybeans. *Physiology Plantarum* **87**:403-409.
- Sun W.Q., Koh D.C., y Ong C.H. 1997. Correlation of modified water absorption properties with the decline of storage stability of osmotically-primed seed of *Vigna radiata* L. Wilczek. *Seed Science Research* **7**:391-397.
- Sung F.J.M. y Chang Y.H. 1993. Biochemical activities associated with priming of sweet corn seeds to improve vigor. *Seed Science and Technology* **21**:97-105.
- Taiz L. y Zeiger E. 1991. *Plant Physiology* Cummings Publishing Company, U. S. A.
- Tarquis A.M. y Bradford K.J. 1992. Pre-hydration and priming treatment that advances germination also the rate of deterioration of lettuce seeds. *Journal of experimental Botany* **43** (248):307-317.
- Thannos C.A. y Skhordilis T.1987. The effects of light, temperature and osmotic stress on the germination of *Pinus halpens* and *Pinus brutia* seeds. *Seeds Science and Technology* **15**:163-174.
- Vázquez-Yanes C. y Batis A. 1996. Adopción de árboles nativos valiosos para la restauración ecológica y la reforestación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. **58**:75-84.
- Vázquez-Yanes C. y Cervantes V. 1993. Estrategias para la reforestación con árboles nativos de México. *Ciencia y Desarrollo*. **19**: 52-58.
- Vertucci C.W. y Farrant J.M. 1995. Acquisition and Loss of Desiccation Tolerance En: Kigel, J. y Galili, G. Edrs. *Seed development and germination*. Marcel Dekker, Inc, New York. 237-272.
- Yamamoto I. Turgeon A.J. y Duich J.M. 1997. Seedling emergence and growth of Solid Matrix Primed Kentucky Bluegrass seed. *Crop Science* **37**:225-229.
- Yamamoto I., Turgeon A.J. y Duich, J.M. 1997. Field emergence of solid matrix seed primed Turfgrasses. *Crop Science* **37**:220-225.
- Zanzoterra P.L. y Bray C.M. 1989. Biochemical and physiological changes during osmotic priming and germination of leek seeds. *Plant Physiology* **8**:11-16.