

TESIS DOCTORAL

RESTAURACIÓN DE LA CUBIERTA VEGETAL E INTEGRACIÓN PAISAJÍSTICA EN LAS PISTAS DE ESQUÍ DE SIERRA NEVADA: CONTRIBUCIÓN AL ESTUDIO DE LA GERMINACIÓN DE SEMILLAS DE ALTA MONTAÑA MEDITERRÁNEA EN CONDICIONES CONTROLADAS

FRANCISCO ANTONIO SERRANO BERNARDO
LICENCIADO EN CIENCIAS AMBIENTALES



DEPARTAMENTO DE BOTÁNICA
FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE GRANADA

GRANADA, 2005

TESIS DOCTORAL
DEPARTAMENTO DE BOTÁNICA
FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE GRANADA

**RESTAURACIÓN DE LA CUBIERTA VEGETAL E INTEGRACIÓN
PAISAJÍSTICA EN LAS PISTAS DE ESQUÍ DE SIERRA NEVADA:
CONTRIBUCIÓN AL ESTUDIO DE LA GERMINACIÓN DE SEMILLAS DE
ALTA MONTAÑA MEDITERRÁNEA EN CONDICIONES
CONTROLADAS**

Memoria presentada por el Licenciado en Ciencias Ambientales,
Francisco Antonio Serrano Bernardo, para aspirar
al Grado de Doctor por la Universidad de Granada

Fdo. Francisco Antonio Serrano Bernardo

DIRECTORES

Dr. MANUEL DÍAZ MIGUEL
Profesor Titular de Universidad
Departamento de Fisiología Vegetal
Facultad de Ciencias
Universidad de Granada

Dr. JOSÉ LUIS ROSÚA CAMPOS
Profesor Titular de Universidad
Departamento de Botánica
Facultad de Ciencias
Universidad de Granada

Granada, Junio de 2005

ÍNDICE

 **ÍNDICE**

1)	<u>INTRODUCCIÓN</u>	
1.1)	LA INTERACCIÓN NATURALEZA-HOMBRE	1
1.1.1)	Antecedentes de la protección legal del medio ambiente	1
1.1.2)	Protección legal del medio ambiente en España	3
1.1.3)	Protección del medio ambiente en Andalucía: Sierra Nevada, Parque Natural	4
1.1.4)	El Parque Nacional de Sierra Nevada	4
1.1.5)	Instrumentos legales para la gestión en el Parque Nacional-Natural de Sierra Nevada: PORN y PRUG	5
1.2)	RESTAURACIÓN DE LA CUBIERTA VEGETAL E INTEGRACIÓN PAISAJÍSTICA	9
1.2.1)	Aspectos generales	9
1.2.2)	La vegetación y los ecosistemas alpinos	12
1.2.3)	Degradación de la vegetación producida por las pistas de esquí	14
1.2.4)	Objetivos de la restauración de la cubierta vegetal	17
1.2.5)	Selección de especies vegetales	19
1.2.6)	Metodología de restauración de la cubierta vegetal	21
1.3)	DESCRIPCIÓN GENERAL DE LA ZONA DE ESTUDIO	23
1.3.1)	Características generales	23
1.3.2)	MEDIO ABIÓTICO	24
1.3.2.1)	Geología	24
1.3.2.2)	Geología en la estación de esquí	25
1.3.2.3)	Hidrología	28
1.3.2.3.1)	Hidrología superficial	28
1.3.2.3.2)	Hidrología subterránea	30

1.3.2.4)	Hidrología en la estación de esquí	31
1.3.2.4.1)	Hidrología superficial	31
1.3.2.4.2)	Hidrología subterránea	31
1.3.2.5)	Climatología y Bioclimatología	32
1.3.2.5.1)	Aspectos generales	34
1.3.2.5.2)	El factor altitud y la radiación solar	36
1.3.2.5.3)	El viento	37
1.3.2.5.4)	El viento en la estación de esquí	39
1.3.2.5.5)	Precipitaciones en la estación de esquí	42
1.3.2.5.6)	Temperaturas en la estación de esquí	47
1.3.2.5.7)	Evapotranspiración	52
1.3.3)	MEDIO BIÓTICO	53
1.3.3.1)	Edafología	53
1.3.3.2)	Edafología en la estación de esquí	53
1.3.3.3)	Biogeografía	56
1.3.3.4)	Flora y vegetación	59
1.3.3.5)	Flora y vegetación en la estación de esquí	63
1.3.3.6)	Hábitats	71
1.4)	LA ESTACIÓN DE ESQUÍ DE SIERRA NEVADA	74
1.4.1)	Situación geográfica y datos generales	74
1.4.2)	Historia del esquí en Sierra Nevada	78
1.4.3)	Evolución del paisaje vegetal en la estación de esquí	79
1.4.4)	Actuaciones sobre el entorno natural de la estación de esquí	82
1.4.5)	Primeras experiencias de restauración de la cubierta vegetal	83
1.5)	GERMINACIÓN Y DORMICIÓN DE SEMILLAS	87
1.5.1)	Germinación	87
1.5.1.1)	Aspectos generales	87
1.5.1.2)	Etapas de la germinación	88

1.5.2)	Dormición	91
	1.5.2.1) Aspectos generales	91
	1.5.2.2) Dormición secundaria	94
1.5.3)	Escarificación de semillas	95
	1.5.3.1) Aspectos generales	95
	1.5.3.2) Papel de la escarificación en la germinación	95
1.6)	FACTORES AMBIENTALES QUE INFLUYEN EN LA GERMINACIÓN	97
1.6.1)	Agua	97
	1.6.1.1) Aspectos generales	97
	1.6.1.2) Papel del agua en la germinación	97
1.6.2)	Temperatura	98
	1.6.2.1) Aspectos generales	98
	1.6.2.2) Papel de la temperatura en la germinación	99
1.6.3)	pH del suelo	102
	1.6.3.1) Aspectos generales	102
	1.6.3.2) Papel del pH en la germinación	103
1.6.4)	Luz	104
	1.6.4.1) Aspectos generales	104
	1.6.4.2) Papel de la luz en la germinación	104
1.6.5)	Gases	106
	1.6.5.1) O ₂	106
	1.6.5.2) CO ₂	107
	1.6.5.3) C ₂ H ₄	107
1.7)	REGULADORES DEL CRECIMIENTO	108
1.7.1)	Aspectos generales	108
1.7.2)	Papel de los reguladores en la germinación y la dormición	108
1.7.3)	Auxinas	110
	1.7.3.1) Aspectos generales	110
	1.7.3.2) Papel de las auxinas en la germinación	111

1.7.4) Citoquininas	112
1.7.4.1) Aspectos generales	112
1.7.4.2) Papel de las citoquininas en la germinación	113
1.7.5) Giberelinas	116
1.7.5.1) Aspectos generales	116
1.7.5.2) Papel de las giberelinas en la germinación	116
1.7.6) Etileno	120
1.7.6.1) Aspectos generales	120
1.7.6.2) Papel del etileno en la germinación	121
1.7.7) Ácido Abscísico	125
1.7.7.1) Aspectos generales	125
1.7.7.2) Papel del ácido abscísico en la germinación	126
2) <u>JUSTIFICACIÓN Y OBJETIVOS</u>	131
3) <u>MATERIAL Y MÉTODOS</u>	136
3.1) MATERIAL BIOLÓGICO	137
3.1.1) Semillas utilizadas	137
3.1.2) Recogida de semillas	143
3.2) ENSAYOS DE GERMINACIÓN	144
3.2.1) Tests de germinación en placas Petri	144
3.2.1.1) Preparación del material de laboratorio	144
3.2.1.2) Preparación de las semillas	144
3.2.1.3) Medición de la radiación fotosintéticamente activa	145
3.3) TRATAMIENTO ESTADÍSTICO DE LOS DATOS	147
3.4) ELABORACIÓN DE CARTOGRAFÍA TEMÁTICA	148

4)	<u>EXPERIMENTOS REALIZADOS</u>	151
4.1)	ESTUDIO DE LOS EFECTOS DE LA ESCARIFICACIÓN CON ÁCIDO SULFÚRICO SOBRE LA GERMINACIÓN DE SEMILLAS DE <i>GENISTA VERSICOLOR</i> Y <i>RESEDA COMPLICATA</i> EN OSCURIDAD	151
	4.1.1) Objetivos	153
	4.1.2) Material y métodos	154
	4.1.3) Resultados	155
4.2)	ESTUDIO DEL EFECTO DE LA TEMPERATURA Y APLICACIÓN DE DIFERENTES REGULADORES DEL CRECIMIENTO SOBRE LA GERMINACIÓN DE SEMILLAS EN OSCURIDAD	159
	4.2.1) Objetivos	161
	4.2.2) Material y métodos	162
	4.2.3) Resultados	163
4.3)	ESTUDIO DE LA INFLUENCIA DEL pH SOBRE LA GERMINACIÓN DE SEMILLAS EN OSCURIDAD	203
	4.3.1) Objetivos	205
	4.3.2) Material y métodos	206
	4.3.3) Resultados	209
4.4)	ESTUDIO DE LOS EFECTOS DE LA APLICACIÓN DE DIVERSOS PRETRATAMIENTOS CON REGULADORES DEL CRECIMIENTO SOBRE LA GERMINACIÓN DE SEMILLAS EN OSCURIDAD	217
	4.4.1) Objetivos	219
	4.4.2) Material y métodos	220
	4.4.3) Resultados	221

4.5) ESTUDIO DE LOS EFECTOS DE LA LUZ SOBRE LA GERMINACIÓN DE SEMILLAS	239
4.5.1) Objetivos	241
4.5.2) Material y métodos	242
4.5.3) Resultados	243
4.6) ESTUDIO DE LOS EFECTOS DE LA LUZ Y APLICACIÓN DE DIVERSOS PRETRATAMIENTOS CON REGULADORES DEL CRECIMIENTO SOBRE LA GERMINACIÓN DE SEMILLAS	255
4.6.1) Objetivos	257
4.6.2) Material y métodos	258
4.6.3) Resultados	259
4.7) ESTUDIO DE LA APLICACIÓN DE DISTINTOS FITORREGULADORES SOBRE LA GERMINACIÓN DE SEMILLAS Y PRIMEROS ESTADÍOS DEL CRECIMIENTO VEGETATIVO EN SUSTRATO SÓLIDO	275
4.7.1) Objetivos	277
4.7.2) Material y métodos	278
4.7.3) Resultados	282
4.8) ESTUDIO DE LA APLICACIÓN DE DISTINTOS FITORREGULADORES SOBRE LA GERMINACIÓN DE SEMILLAS Y PRIMEROS ESTADÍOS DEL CRECIMIENTO VEGETATIVO EN DIFERENTES SUELOS DE SIERRA NEVADA	321
4.8.1) Objetivos	323
4.8.2) Material y métodos	324
4.8.3) Resultados	326

4.9)	ESTUDIO DE LA APLICACIÓN DE DISTINTOS FITORREGULADORES SOBRE LA GERMINACIÓN DE SEMILLAS Y PRIMEROS ESTADÍOS DEL CRECIMIENTO VEGETATIVO EN UNA MEZCLA DE ARENA Y DIFERENTES SUELOS DE SIERRA NEVADA	347
	4.9.1) Objetivos	349
	4.9.2) Material y métodos	350
	4.9.3) Resultados	352
4.10)	ESTUDIO DEL ÍNDICE MITÓTICO Y EFECTO DE LA APLICACIÓN DE DISTINTOS REGULADORES DEL CRECIMIENTO DURANTE LOS PRIMEROS DÍAS DE GERMINACIÓN DE SEMILLAS EN OSCURIDAD	387
	4.10.1) Objetivos	389
	4.10.2) Material y métodos	390
	4.10.3) Resultados	392
5)	<u>DISCUSIÓN</u>	417
6)	<u>CONCLUSIONES</u>	491
7)	<u>BIBLIOGRAFÍA</u>	497

ABREVIATURAS

<u>ABREVIATURA</u>	<u>NOMBRE</u>
1-ANA	Ácido α -naftalen-acético
2,4-D	Ácido 2, 4-diclorofenoxiacético
ABA	Ácido abscísico
ACC	Ácido amino-ciclopropano carboxílico
ACS	ACC Sintasa.
ADN	Ácido desoxirribonucleico
AIB	Ácido-3-indolbutírico
AIA	Ácido-3-indolacético
AIA-Glc	Indolacetil β -D-glucosa
AIA-Inos	Indolacetil-2-O-mio-inositol
ARNm	Ácido ribonucleico mensajero
ARNt	Ácido ribonucleico transferente
ATP	Adenosín trifosfato
AVG	Amino-etoxivinilglicina
BA	Benciladenina
BAP	Bencilaminopurina
CIC	Capacidad de Intercambio Catiónico
CKs	Citoquininas
E	Ehtrel o Etefón
EFE	Enzima Formadora de Etileno
FR	Luz Roja Lejana
GA	Ácido giberélico
GA ₁	Ácido-1-giberélico
GA ₃	Ácido-3-giberélico
GA ₄	Ácido-4-giberélico

GA₄₊₇	Giberelina A ₄₊₇
GA₉	Ácido-9-giberélico
GAs	Giberelinas
IP IV	Inabarplant IV
M	Molar
μg	Microgramo
μl	Microlitro
NBD	2,5-norbornadieno
PA	Parte Aérea
PR	Parte Radical
PS	Peso Seco
ppm	Partes Por Millón
R	Luz Roja
SAM	S-Adenosil metionina
T	Testigo
T₅₀	Tiempo necesario para obtener el 50 % de la germinación máxima alcanzada
UVA	Luz Ultravioleta A
UVB	Luz Ultravioleta B
λ	Longitud de onda
ψ	Potencial hídrico

1) INTRODUCCIÓN

1.1) LA INTERACCIÓN NATURALEZA-HOMBRE

Con el nacimiento en 1866 del término *ECOLOGÍA*, descrito por el biólogo alemán Haeckel, se empezaron a designar las relaciones entre los seres vivos y su medio, primero entre las especies y el medio físico circundante (*AUTOECOLOGÍA*), posteriormente entre las poblaciones y comunidades de especies en el medio natural y, finalmente, entre los sistemas complejos que integran al hombre y sus actividades (Sheail, 1987; Acot, 1988; Barnaud & Lefeuvre, 1992; Burel & Baudry, 2002). Más tarde, se introdujeron conceptos como *ECOSISTEMA* (conjunto de los organismos vivos y el medio físico) (Tansley, 1935), *ECOLOGÍA DEL PAISAJE*, (relación de las estructuras espaciales con los procesos ecológicos) (Troll, 1939), o *GEOSISTEMA* (Sistema geográfico natural homogéneo ligado a un territorio) (Bertrand, 1978), que incluyen en su definición aspectos de la interacción entre la naturaleza y el hombre. Los efectos de esta interacción se han acentuado, especialmente en el siglo XX, como consecuencia del progreso tecnológico, que ha permitido múltiples avances al ser humano, pero, que paradójicamente, ha generado una alteración en la dinámica natural del medio ambiente, originando, al mismo tiempo que un beneficio, una serie de graves problemas, cuyas consecuencias son, muchas veces, imprevisibles (González *et al.*, 1979).

1.1.1) ANTECEDENTES DE LA PROTECCIÓN LEGAL DEL MEDIO AMBIENTE

Aunque se hayan creado múltiples conceptos, teorías, e incluso, corrientes de índole conservacionista, la protección del medio ambiente ha tenido que ir asociada de una u otra forma a la creación de marcos legales que obligaran a la sociedad a la conservación, ordenación, uso y gestión del mismo mediante el establecimiento de determinadas figuras normativas. Seguramente, es a partir de la declaración del primer Parque Nacional en el mundo (*Parque Yellowstone, Wyoming, EE. UU.*) en el

año 1872, “para el beneficio y disfrute de la gente” (Haynes, 1974), cuando comienza de forma oficial con mayor o menor intensidad, una espectacular explosión de teorías, esfuerzos, literaturas, demagogias y procedimientos en pro de la conservación de la naturaleza (Ramos & González-Alonso, 1975), bajo el amparo de leyes de protección del medio ambiente.

A partir de este momento, y ya de forma continuada, se enuncian tratados, convenios, leyes, etc., a todos los niveles, que permiten proteger y utilizar de forma equilibrada áreas con un alto valor ecológico, cultural o etnográfico. Este amplio abanico normativo culmina con las Declaraciones de las Conferencias de las Naciones Unidas sobre el Medio Ambiente Humano (ONU, 1972), Medio Ambiente y Desarrollo (ONU, 1992), y con el nacimiento del concepto de *Desarrollo Sostenible* (CMMAD, 1987; Bergh & Nijkamp, 1991; Bermejo, 1994; ONU, 2002), donde además de promulgar la preservación de los bienes naturales y culturales, se definen cuáles deben ser las políticas de uso y gestión de los mismos.

Además de la regulación normativa que comenzó durante el siglo pasado, paralelamente se fueron estableciendo, bajo la bandera de la conservación y gestión de las riquezas naturales, planes para la localización y cuantificación de una amplia lista de recursos individuales y un estudio de su desarrollo (Belknap *et al.*, 1967), mediante la creación, entre otros, de modelos que permitieran la minimización de los impactos o efectos producidos en el entorno natural de áreas homogéneas (Hills, 1961; Lewis, 1964; González-Bernáldez, 1973; Ramos & Ayuso, 1974; Van der Maarel & Vellema, 1975).

Muchos de estos modelos se plantearon con una visión de futuro en el marco de la ordenación del territorio, contemplando las actividades que alteran el medio como usos transitorios y no terminales, de forma que fuese necesario estar preparados para restaurar la capacidad productiva original del mismo, o incluso incrementarla,

antes de que comenzara a desarrollarse una actividad antrópica, implicando una planificación a priori del proceso de recuperación de forma simultánea a la elaboración de los planes de la actividad, es decir, en la misma fase de proyecto (Iglesias del Pozo, 1987). Actualmente, estos planes vienen regulados por su propio ámbito normativo, por los condicionantes específicos que establece la administración y por el alcance y repercusiones que dichos proyectos puedan tener sobre el medio ambiente.

1.1.2) PROTECCIÓN LEGAL DEL MEDIO AMBIENTE EN ESPAÑA

En España, hubo que esperar a la publicación del Real Decreto de 16 de agosto de 1918, para constituir los Parques Nacionales de la Montaña de Covadonga y Valle de Ordesa, para tener las primeras zonas protegidas del país, y tuvo que pasar medio siglo para crear el primer Parque Nacional en Andalucía, en la figura de Doñana, en el año 1969. Una década antes, en 1957, se promulgó la Ley de 8 de junio, Nueva Ley Reguladora de Montes, que sustituiría a la Ley del año 1863 y que en su Art. 78, declaraba que *“son parques nacionales a los efectos de la presente Ley aquellos sitios o parajes excepcionalmente pintorescos, forestales o agrestes del territorio nacional, que el Estado les conceda dicha calificación al objeto de favorecer su acceso por vías de comunicación adecuadas y de respetar y hacer que se respete la belleza natural de su paisaje, la riqueza de su fauna y de su flora y las particularidades geológicas e hidrológicas que encierre, evitando todo acto de destrucción, deterioro o desfiguración”* (MED, 2004).

La Constitución Española de 1978, en el Art. 45.1 y 45.2, describe que *“Todos tienen el derecho a disfrutar de un medio ambiente adecuado para el desarrollo de la persona, así como el deber de conservarlo y que los poderes públicos velarán por la utilización racional de todos los recursos naturales con el fin de proteger y mejorar la calidad de la vida y defender y restaurar el medio ambiente, apoyándose en la indispensable solidaridad colectiva”*.

Asimismo, el art. 148. 1. 9 a. otorga potestad a las Comunidades Autónomas para asumir “*competencias en la gestión en materia de protección del medio ambiente*”.

1.1.3) PROTECCIÓN DEL MEDIO AMBIENTE EN ANDALUCÍA: SIERRA NEVADA, PARQUE NATURAL

Desde el año 1981, con la creación del Estatuto de la Comunidad Autónoma de Andalucía, se establece un marco genérico que permite proteger nuevos espacios naturales y que culmina con la promulgación de la Ley 2/89, de 18 de julio, por la que se aprobó el Inventario de Espacios Naturales Protegidos de Andalucía, y que, entre muchos otros, definió a Sierra Nevada como Parque Natural, con una superficie aproximada de 172.000 Has, en virtud a la consideración que la Ley del Estado, Ley 4/89, de 27 de marzo, de Conservación de los Espacios Naturales y de la Flora y Fauna Silvestres, que describe los Parques Naturales como “*áreas naturales, poco transformadas por la explotación u ocupación humana, que en razón a la belleza de sus paisajes, la representatividad de sus ecosistemas o la singularidad de su flora, de su fauna o de sus formaciones geomorfológicas, poseen unos valores ecológicos, estéticos, educativos y científicos cuya conservación merece una atención preferente*”.

1.1.4) EL PARQUE NACIONAL DE SIERRA NEVADA

En consonancia con este principio, y debido a las múltiples singularidades del macizo nevadense, diez años después, con la aprobación de la Ley 3/99, de 11 de enero, se creó el Parque Nacional de Sierra Nevada, con una superficie de 86.208 Has., justificando su inclusión en la Red de Parques Nacionales como ecosistema de alta montaña mediterránea gracias a “*la singularidad y riqueza florística, su variedad de formaciones vegetales, espectacularidad paisajística e interés geomorfológico, que constituyen*

un patrimonio natural y cultural de indudable valor científico, recreativo y educativo, incorporando en sus límites un mosaico de sistemas naturales mediterráneos que van mucho más allá de la mera inclusión, extraordinariamente singular, aunque restringida, de las altas cumbres”.

Algunos de los principales objetivos que la declaración de Sierra Nevada como Parque Nacional promulgó fueron (Art. 1.2):

- a) Proteger la integridad de sus ecosistemas, que constituyen una extraordinaria representación de los sistemas mediterráneos de montaña y alta montaña.*
- b) Asegurar la conservación y la recuperación, en su caso, de los hábitats y las especies.*
- e) Aportar al patrimonio común una muestra representativa de los ecosistemas de alta montaña mediterránea, incorporando el Parque Nacional de Sierra Nevada a los programas nacionales e internacionales de conservación de la biodiversidad.*

1.1.5) INSTRUMENTOS LEGALES PARA LA GESTIÓN EN EL PARQUE NACIONAL-NATURAL DE SIERRA NEVADA: PORN Y PRUG.

El instrumento legal que ha permitido la gestión de un Parque Nacional-Natural como el de Sierra Nevada se establece en el *Decreto 64/1994, de 15 de marzo*, por el que se aprueba el “**Plan de Ordenación de los Recursos Naturales (PORN)**” y el “**Plan Rector de Uso y Gestión (PRUG)**” del Parque Natural de Sierra Nevada.

El PORN, en el *Capítulo I*, de Normas Generales, Art. 4.1., enumera, entre otros, los objetivos generales del Plan:

- a) Proteger preferencialmente los ecosistemas de interés ecológico y de especies en peligro de extinción y mantener los ecosistemas para garantizar su diversidad biológica.*

- b) *Proteger los suelos contra la erosión.*
- c) *Restaurar ecosistemas forestales degradados.*
- f) *Compatibilizar el uso social del Parque Natural con la conservación.*

El Art. 4.2. f) dice que *“se deben establecer limitaciones a las actividades susceptibles de generar impacto, requiriendo siempre su integración paisajística y la minimización de los impactos sobre los ecosistemas”*.

El *Capítulo IV*, relativo a la flora y fauna silvestres estipula en su Art. 38 que será imprescindible:

1. *Preservar la diversidad genética del patrimonio natural, garantizando la conservación de las especies de la flora y la fauna silvestres, en especial las autóctonas, entendiéndose como tales aquellas especies, subespecies o variedades que han pertenecido históricamente a la fauna o flora del Parque Natural.*
2. *Conservar los hábitats naturales y ecosistemas.*
3. *Recuperar las especies amenazadas y sus hábitats.*
4. *Favorecer el desarrollo y equilibrio de los sistemas naturales.*

En el *Capítulo X*, referente a los recursos paisajísticos, el Art. 117, se destaca:

1. *Evitar y/o minimizar los impactos paisajísticos producidos por las actividades que se pretendan desarrollar en el Parque Natural.*
2. *Recuperar las características paisajísticas de las zonas degradadas por actividades desarrolladas anteriormente.*
3. *Preservar la diversidad paisajística existente en el Parque Natural.*

El PRUG, se crea para llevar a cabo las medidas establecidas en el PORN y *“no cabe, por tanto, entenderlo en una posición conservacionista a ultranza, sino más bien en una actualizada concepción del uso-conservación, que tiene como objetivo primordial*

compatibilizar hasta donde resulte técnicamente aceptable un desarrollo regional integrado y sostenible, con base en los recursos endógenos y en la pluriactividad, un ecodesarrollo en definitiva, que trata de evitar la contraposición irreductible entre conservación y explotación. Así, en el Título II, de las normas relativas al uso y gestión de los recursos naturales, Art. 46, el manejo de los diferentes recursos y ecosistemas del Parque Natural se regirá, entre otros, por los siguientes criterios básicos:

- a) Conservar los ecosistemas del Parque Natural, reintroduciendo especies desaparecidas y poniendo en marcha programas de rescate genético para restablecer especies en peligro de extinción o endémicas.
- b) Reintroducir y regenerar las especies autóctonas con especial atención a las frondosas y a los endemismos vegetales.
- m) Elaborar programas de restauración de áreas alteradas por la actividad humana dentro del Parque Natural.

El PRUG del Parque Natural estableció una zonificación, basándose en criterios conservación y uso, con un total de tres grados (A, B, C) de mayor a menor protección. De esta manera, en las zonas de grado B se incluyeron “áreas con atractivos valores ecológicos, precisadas de conservación y/o restauración y que son ya o pueden ser objeto en un futuro próximo de algún aprovechamiento productivo o recreativo compatible con los objetivos generales del Parque Natural”. Se diferenciaron en esta zona cuatro subzonas en razón de su diversa naturaleza:

- a) *Subzona B.1- Áreas de dominio forestal.* Se extiende por el conjunto de espacios de gran valor naturalístico y/o paisajístico en los que la intervención antrópica ha permitido la conservación y/o repoblación de las formaciones naturales que los componen.

- b) *Subzona B.2.- Áreas de dominio agropecuario.* Se extiende por el conjunto de espacios en los que han existido o existen aprovechamientos productivos de carácter agro-pastoril tradicional y que han dado lugar a la formación de los paisajes agrarios que caracterizan culturalmente esta zona.
- c) *Subzona B.3.- El área de esquí alpino.* Se aplica al espacio en que se desarrollan las actividades deportivas de esquí y donde se extienden las infraestructuras que éstas requieren. Se corresponden con la superficie de la concesión actual a CETURSA en los municipios de Monachil y Dílar.
- d) *Subzona B.4.- Perímetro de Protección de la subzona B-3.* Se aplica al espacio que rodea la Subzona B-3. y en la que se limitarán al máximo las actividades transformadoras para que sirva de perímetro de protección de los ineludibles impactos procedentes de las instalaciones y usos de que es objeto la Subzona B.3. Comprende una franja de 200 m. entre las Altas Cumbres y la zonas de concesión de CETURSA y dos perímetros más amplios que separan la zona de esquí de las Subzonas A.3. y B.1., por el Oeste.

1.2) RESTAURACIÓN DE LA CUBIERTA VEGETAL E INTEGRACIÓN PAISAJÍSTICA

1.2.1) ASPECTOS GENERALES

Numerosos ambientes naturales han sido devastados en las últimas décadas como consecuencia del actual ritmo de desarrollo, urbanización e industrialización (Miyawaki, 2004). El problema de los daños en los ecosistemas es internacional, y probablemente, no haya ningún país del mundo al que no le afecte. En el oeste de Europa, se estima que varios millones de hectáreas de tierra necesitan atención urgente. En Europa del este y Rusia, el grado de devastación es muy alto, y en muchas regiones causa serios problemas de salud pública e impide el desarrollo económico. En muchas partes del Tercer Mundo, la situación es incluso más seria. La tala de bosques tropicales, por ejemplo, ha mostrado valores sin precedentes en los últimos 25 años y ha producido un aumento espectacular de pérdida de suelo para cultivo (Urbanska *et al.*, 1997). Hace unos años, Daily (1995), estimó que el 43 % de la superficie terrestre había reducido considerablemente su capacidad para proporcionar beneficio al hombre por causa de los impactos directos sobre los usos del suelo. Si a este dato se le añaden las actuales tasas de crecimiento de la población mundial, se puede afirmar que la única solución para impedir la degradación del medio natural pasa por la capacidad de incrementar de forma sostenible la producción de recursos naturales renovables de forma que pueda satisfacerse la demanda mundial sin agotar dichos recursos. La aplicación de políticas, planes y programas de restauración ecológica de ecosistemas, es una de las soluciones más importantes para revertir los daños sobre el medio natural.

La Sociedad para la Restauración Ecológica (SER, 1995), definió este término como “*el proceso de renovación y mantenimiento de la salud de un ecosistema*”. Dentro de esta

definición, Bradshaw (1997), diferenció seis conceptos: *Restauración, rehabilitación, remediación (corrección), reclamación, mejora y mitigación.*

- **RESTAURACIÓN:** Es la acción de “*devolver un territorio a su estado primitivo de forma que parezca original o intacto, con la máxima perfección posible*”. Es el concepto más utilizado a escala mundial, aunque en él vayan implicadas connotaciones perfeccionistas (Francis *et al.*, 1979).
- **REHABILITACIÓN:** Es el acto de “*devolver una zona a un estado o condición previa*”. Aunque el término parezca similar a restauración, éste no implica la perfección o la vuelta al estado original. Por esta razón, es un concepto que puede ser utilizado para indicar cualquier acción de mejora a partir de un estado de degradación determinado (Box, 1978; Wali, 1992).
- **REMEDIACIÓN:** Indica la “*rectificación o corrección de una acción negativa sobre un ecosistema por una positiva*”. Es un concepto que hace mayor énfasis en el mecanismo de la acción a realizar que en el objetivo que se consigue aplicando ésta.
- **RECLAMACIÓN:** Es un término utilizado por muchos profesionales, especialmente en Gran Bretaña y Estados Unidos, que se define como “*convertir el territorio en apto para usos agrícolas o forestales*”. Este concepto no implica el retorno a un estado original, sino a una situación de aprovechamiento. En muchas ocasiones, esta acción se considera un *reemplazamiento* o sustitución del uso del suelo.

- MEJORA: Este concepto, en muchos casos, indica el “establecimiento de un ecosistema alternativo” (Pratt & Stevens, 1992). La mejora supone un incremento del valor y la importancia de dicho ecosistema, compensado las acciones perjudiciales que se hayan provocado con otras beneficiosas.
- MITIGACIÓN: Es otra expresión muy utilizada en restauración, y que indica la “moderación o disminución de los efectos negativos provocados por una acción degradativa”. Aunque la mitigación puede ser considerada como una acción propia de la restauración, se define por separado (Clark, 1997), ya que puede implicar a otros ecosistemas diferentes al que se restaura.

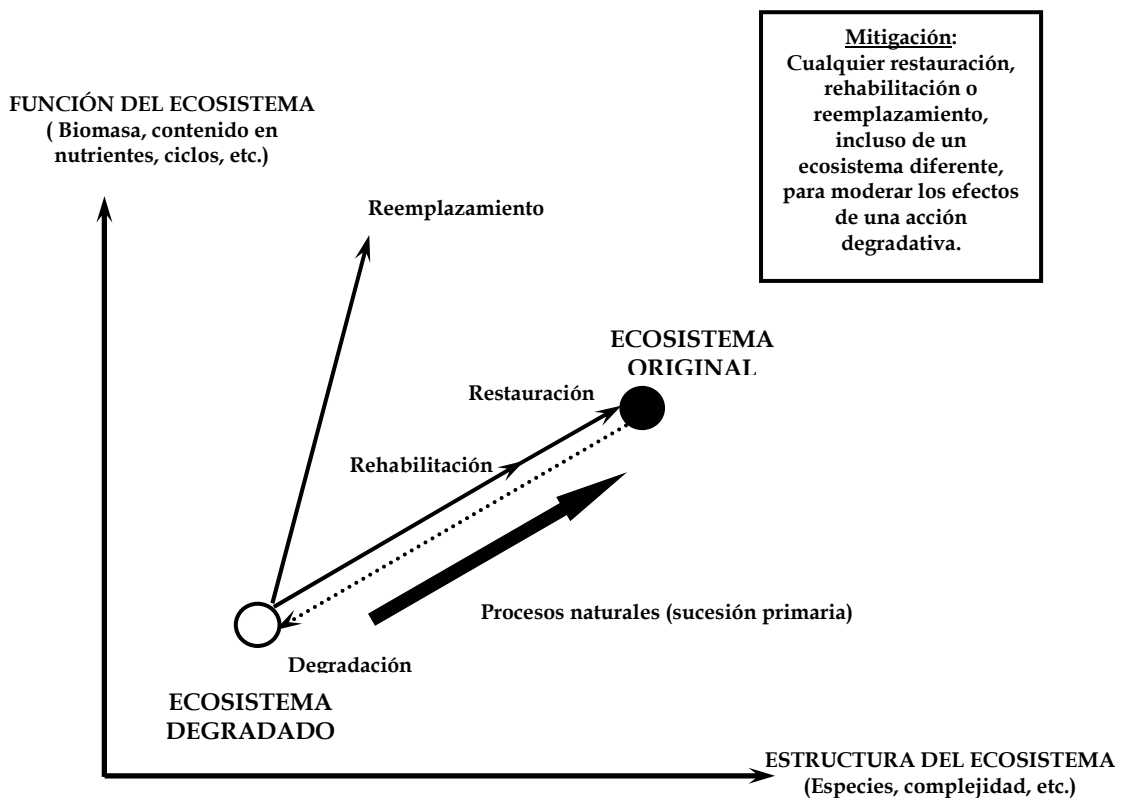


Figura 1. Las diferentes opciones para la mejora de un ecosistema degradado se expresan en función de las características de la estructura y la función. La restauración se define como la vuelta del ecosistema a su estado original en ambos parámetros. No obstante, existen otras alternativas, que incluyen la rehabilitación, en la cual el ecosistema no se recupera totalmente o el reemplazamiento del ecosistema original por otro diferente (usualmente llamado reclamación) (Bradshaw, 1997).

Aunque en un ecosistema hay múltiples atributos, éstos generalmente se simplifican en dos componentes principales: la estructura y la función, que dentro de un ecosistema dañado, pueden representar gráficamente los dos ejes principales sobre los que se genera la restauración (Magnuson *et al.*, 1980; Bradshaw, 1987). En los procesos de restauración ecológica, recuperar las funciones primigenias de un ecosistema puede ser factible, pero es muy difícil lograr la restauración completa de la estructura original, especialmente en los hábitats forestales, donde restaurar la estructura de un ecosistema puede llevar no menos de 500 años, aunque las funciones biológicas lo hagan en menos de 10 años (Bradshaw, 1997). Además, hay que tener en cuenta que los ecosistemas no son estáticos, sino que están en estado de equilibrio dinámico, lo cual sugiere que es más importante la restauración de sus funciones que la de una estructura específica (Parker & Parker, 1997).

1.3.2) LA VEGETACIÓN Y LOS ECOSISTEMAS ALPINOS

Macyk (2000), ha descrito al ecosistema alpino como uno de los que presenta mayores dificultades a la hora de restaurar las posibles perturbaciones producidas, debido a los exclusivos condicionantes físicos que presenta, entre otros, bajas temperaturas, altos índices de radiación solar, vientos persistentes, topografía muy irregular y fuertes pendientes (Chambers, 1997). Estas condiciones extremas tienen gran influencia en la relación del medio físico con las especies vegetales, sus respuestas fisiológicas (Körner, 1995), y consecuentemente, sobre los procesos alpinos sucesionales. El resultado es que sólo unas pocas especies están adaptadas a sobrevivir y reproducirse en este tipo de ecosistemas, e incluso a poder colonizarlo y persistir en él (Cargill & Chapin, 1987; Chambers *et al.*, 1992). La riqueza de especies alpinas disminuye conforme se incrementa la altitud (Grabherr *et al.*, 1995), y sólo unas pocas son capaces de finalizar un ciclo de vida completo en un año, por lo que la sucesión es más compleja que en zonas más templadas (Chambers *et al.*, 1992),

aumentando la dificultad para obtener semillas o cualquier otro material de propagación vegetal (Webber & Ives, 1978; Chambers *et al.*, 1984).

Debido a las limitaciones en las condiciones bióticas y climáticas, las áreas alpinas difícilmente soportan los asentamientos de núcleos urbanos o actividades agrícolas que no sean el simple pasto del ganado, con lo que el único sentido ecológico que tiene una restauración en estas zonas no es sino el del reestablecimiento de ecosistemas auto-sostenibles, con estructuras y funciones similares a las que tuvieron antes de sufrir la perturbación (Chambers, 1997). Sin embargo, el aumento, especialmente, durante los últimos 20 años del turismo de nieve, ha provocado la proliferación de pistas de esquí, que representan el mejor ejemplo de los graves y en multitud de ocasiones, irreparables daños, producidos sobre los hábitats alpinos (Meisterhans, 1988; Urbanska, 1989). En estas zonas, la recuperación de la cubierta vegetal sin ayuda por parte del hombre es imposible mientras no pasen al menos unos 40 años y, por supuesto, sean cerradas para la práctica del esquí (Urbanska, 1997a). Los intentos de revegetación suelen fracasar, ya que, por lo general, no ofrecen resultados perdurables en el tiempo a elevadas altitudes (Flüeler, 1992; Hasler, 1992; Delarze, 1994). La colonización de los taludes de las pistas de esquí mediante siembra con especies autóctonas es excesivamente lenta e incontrolada ya que, en el mejor de los casos, pueden resultar pequeños grupos irregularmente dispuestos sobre las pistas, y en el peor, que estas siembras no tengan éxito como consecuencia de que son “virtualmente barridas” cada año, por el paso continuo de maquinaria y esquiadores provocando además una erosión creciente sobre el suelo (Urbanska, 1997a).

1.3.3) DEGRADACIÓN DE LA VEGETACIÓN PRODUCIDA POR LAS PISTAS DE ESQUÍ

Generalmente, para construir y acondicionar las pistas de esquí, primero se sustrae la vegetación y los primeros centímetros de suelo, depositando en su lugar, elementos gruesos y modelando posteriormente la topografía con materiales residuales procedentes de otras zonas. Esta técnica produce un grave deterioro en el funcionamiento de un ecosistema, particularmente respecto a la dinámica vegetal y las propiedades físico-químicas del suelo (Gros *et al.*, 2004). Varios estudios han probado que debido a la construcción de pistas de esquí, se han producido cambios en la biomasa de las plantas, en la composición y colonización de especies, y en la cantidad de nutrientes disponibles en el suelo (Urbanska, 1995; Titus & Tsuyuzaki, 1999; Ruth-Balaganskaya & Myllynen-Malinen, 2000). La dirección y el grado de los cambios cualitativos del suelo depende del clima, las condiciones de dicho suelo y el uso del mismo (Sánchez-Marañón *et al.*, 2002). Así, en ecosistemas de montaña con condiciones climáticas extremas, el suelo desnudo es susceptible de erosionarse. Para disminuir rápidamente esta erosión, se requiere en ocasiones una restauración de la estructura más favorable del suelo, las funciones biológicas del mismo y la revegetación con especies autóctonas o incluso alóctonas (Munshower, 1994; Muller *et al.*, 1998). El principal objetivo de la revegetación es el de minimizar la degradación de los recursos y promover el reestablecimiento de un sistema funcional suelo-planta a largo plazo (Gros *et al.*, 2004). Las propiedades del suelo resultantes de las modificaciones producidas sobre su estructura también pueden influir en el restablecimiento de vegetación endógena. La revegetación espontánea de pastizal degradado comienza con la invasión de especies pioneras u oportunistas (Grime, 1979), plantas que son tolerantes a temperaturas extremas, alteración del suelo y a la reducción drástica de nutrientes (Bowman *et al.*, 1993). Estas plantas preparan el suelo para la posterior sucesión de pastos verdes que son más sensibles a las condiciones alteradas. Así, estabilizan la estructura del suelo, incrementan la

materia orgánica y los nutrientes, restauran la humedad y las funciones biológicas del mismo (Mushower, 1994), particularmente a través de los efectos beneficiosos de las raíces de las plantas.

Urbanska, (1997b), en el contexto de la restauración y conservación ecológicas, describe la importancia del estudio de las interacciones de las plantas con el medio abiótico, incluyendo los efectos de la estructura del suelo o el nivel de nutrientes en la colonización de las plantas, aunque otros autores como Gros *et al.*, 2004, sugieren que también es importante considerar la co-evolución entre las plantas y su medio biótico y especialmente con las actividades microbianas. Estas teorías implican una serie de impactos que, en un contexto de preparación mecánica de pistas, entrañarían graves pérdidas de rendimiento y modificaciones en la vegetación. Esquemáticamente, las interacciones se desarrollarían de la siguiente manera (Cernusca, 1986):

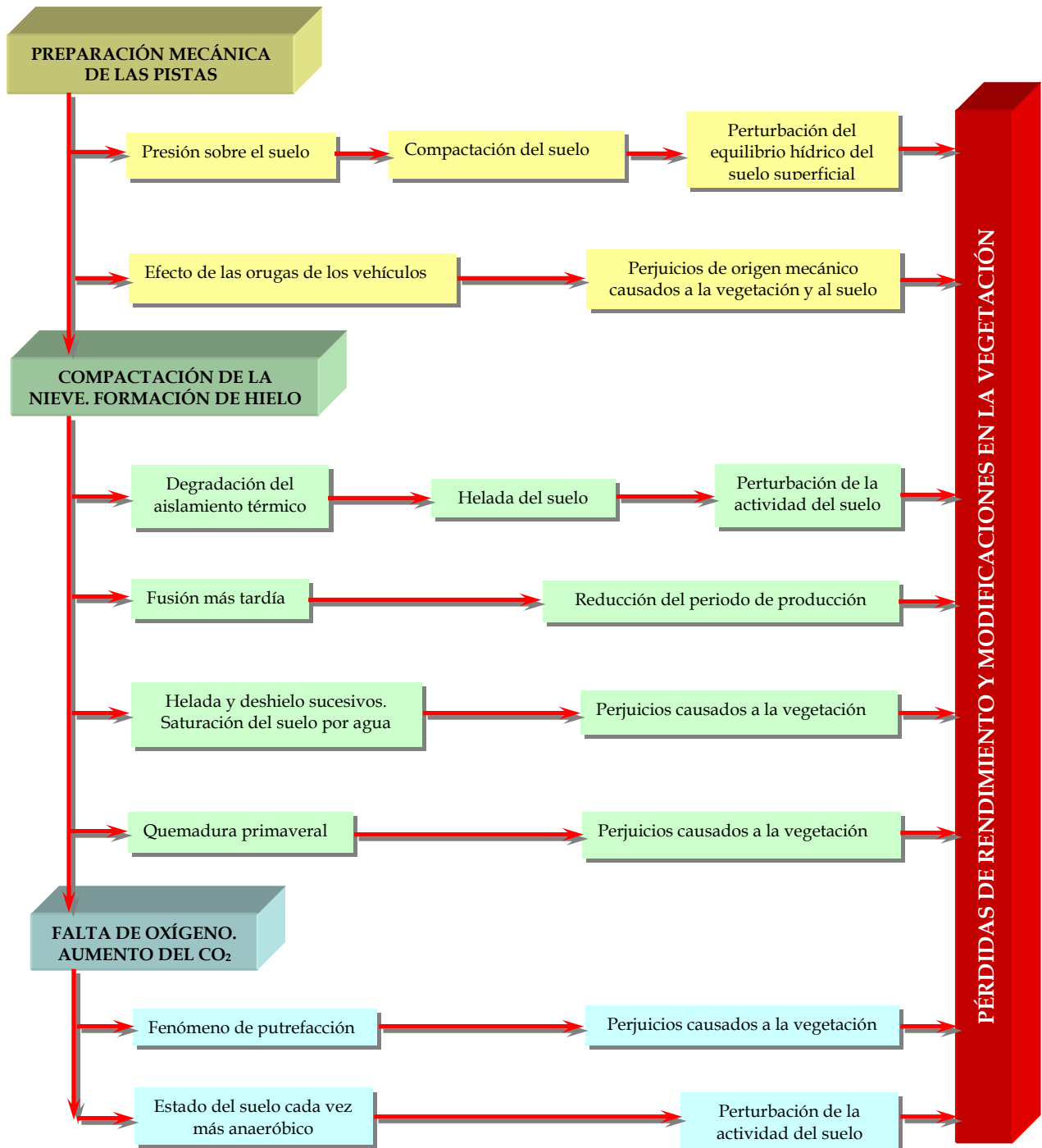


Figura 2. Exposición esquemática de las interacciones que, en un contexto de preparación mecánica de las pistas, entrañan pérdidas de rendimiento y modificaciones en la vegetación (Cernusca, 1986).

1.3.4) OBJETIVOS DE LA RESTAURACIÓN DE LA CUBIERTA VEGETAL

La estrategia de la restauración de la cubierta vegetal se basa generalmente en imitar a la naturaleza según las pautas indicadas para la sucesión ecológica. Clásicamente, la sucesión seguiría una secuencia fija de comunidades que inevitablemente se suceden en una región hasta una comunidad estable, denominada “clímax”, que se autosucede en equilibrio con el clima regional (Drury & Nisbet, 1973). La dinámica sucesional incluiría modificaciones en la estructura y funcionamiento de las comunidades según el esquema propuesto por Bradshaw (1997) (ver **figura 2**), siguiendo una vía única y lineal. Sin embargo, esta sucesión se desvía frecuentemente de la progresión lineal monoclimax (Kimmins, 1997), de forma que los modelos de trayectorias sucesionales múltiples se acomodan mejor a ambientes con perturbaciones frecuentes (Noble & Slatyer, 1980), ofreciendo alternativas de restauración compatibles con la sucesión que se podrían modelar a partir de las características específicas del sistema y de los objetivos planteados. En medios degradados, la estrategia restauradora debe basarse en el desarrollo de tratamientos que superen las limitaciones que cualquier tipo de perturbación haya podido causar en el progreso de la sucesión (Vallejo *et al.*, 2003).

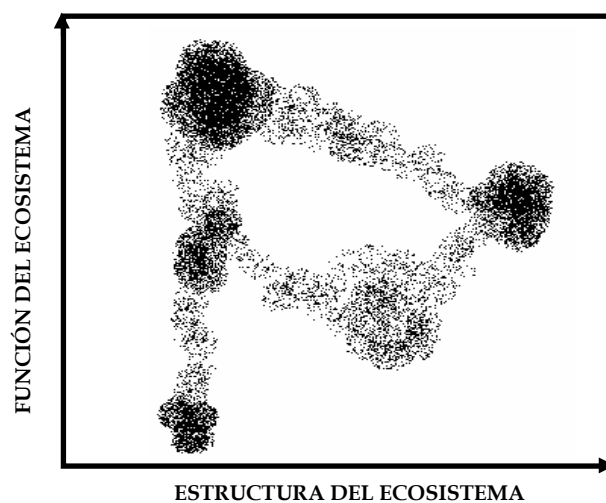


Figura 3. Diagrama teórico sobre trayectorias alternativas en la sucesión de ecosistemas utilizando los mismos ejes de la **figura 2** (Vallejo *et al.*, 2003).

De esta manera, en zonas alpinas en las que las pistas de esquí supone una de las mayores alteraciones de la dinámica sucesional, la vegetación juega un importante papel para el control de la erosión, la estabilización, y la integración ecológica y paisajística, especialmente en los taludes de las mismas. Así, es necesario mejorar, en la medida de lo posible, las características morfológicas y de sustrato, emplear la técnica de implantación más adecuada y realizar labores de mantenimiento hasta que la vegetación implantada sea autosuficiente (Mataix, 2002; 2003).

Si la restauración de la cubierta vegetal se realiza correctamente, se creará un sistema natural diverso y estable con el medio, de forma que pueda evolucionar, y adaptarse a los posibles cambios de uso del mismo. Los objetivos básicos que se consiguen con esta restauración son, entre otros (Iglesias del Pozo, 1987; Harker *et al.*, 1993; Chambers, 1997; Dorner, 2002):

- Ayudar a la estabilización de terrenos disminuyendo los riesgos de desprendimientos y deslizamientos.
- Estabilizar y proteger el suelo, evitando su erosión por agentes físicos y mejorando sus propiedades edáficas, especialmente en los primeros centímetros del mismo, donde se encuentran las interacciones más representativas suelo-vegetación.
- Disminuir y controlar los efectos de la erosión hídrica superficial, acentuada por la ausencia de cubierta vegetal y por las pendientes generadas, evitando escorrentías, formación de cárcavas, etc. y generando a su vez “líneas” naturales de drenaje.
- Permitir la conservación de los recursos hídricos, tanto superficiales como subterráneos.
- Integrar las superficies alteradas en el entorno circundante para reducir el impacto visual.
- Dotar a la obra de un valor añadido de carácter ornamental y paisajístico.

- Favorecer el cambio de uso del suelo, aumentando la productividad del mismo y su biodiversidad.
- Restaurar la producción biológica del suelo.
- Homogenizar el paisaje intrínseco y permite la integración como geosistema del mismo en un entorno natural o urbano.

1.3.5) LA SELECCIÓN DE ESPECIES VEGETALES

En general, la utilización de la especie o especies dominantes presentes en las proximidades de la zona a restaurar y en hábitats comparables, es decir, especies autóctonas, garantiza una adecuada elección de la especie, aunque en territorios profundamente transformados, la identificación del referente original puede no ser evidente (Vallejo *et al.*, 2003).

Clásicamente, los factores a considerar en la elección de la especie son (García Salmerón, 1991):

- 1) Factores ecológicos (Fitogeográficos, climáticos, edáficos, fisiográficos).
- 2) Factores biológicos (Fitosociológicos, depredadores, plagas y enfermedades, influencias antrópicas indirectas como la contaminación).
- 3) Factores económicos, directos e indirectos.
- 4) Otros factores (posibles funciones específicas de la restauración).

En el proceso de selección de especies se deben analizar en primer lugar las limitaciones ecológicas de las especies y la contribución a los fines de uso y gestión propuestos, por lo que se suelen elegir una o pocas especies que sean de interés en sí mismas, por razones de conservación, y/o porque que contribuyan a la mejora del ecosistema (Jones *et al.*, 1994). Deben considerarse también los posibles

impedimentos técnicos que puedan dificultar la utilización de las especies elegidas sobre la base de los objetivos y los factores del medio. García Salmerón (1991), señala que uno de los problemas más frecuentes es la falta de información sobre la ecología de las especies de potencial interés para la restauración, lo que se traslada a dificultades en la disponibilidad de materiales de reproducción en cantidades y calidades suficientes, producción de la planta en vivero o ejecución de las plantaciones y siembras. Para disminuir o eliminar el posible efecto de estas limitaciones, Vallejo *et al.*, 2003, proponen el siguiente esquema en el proceso la selección de especies:

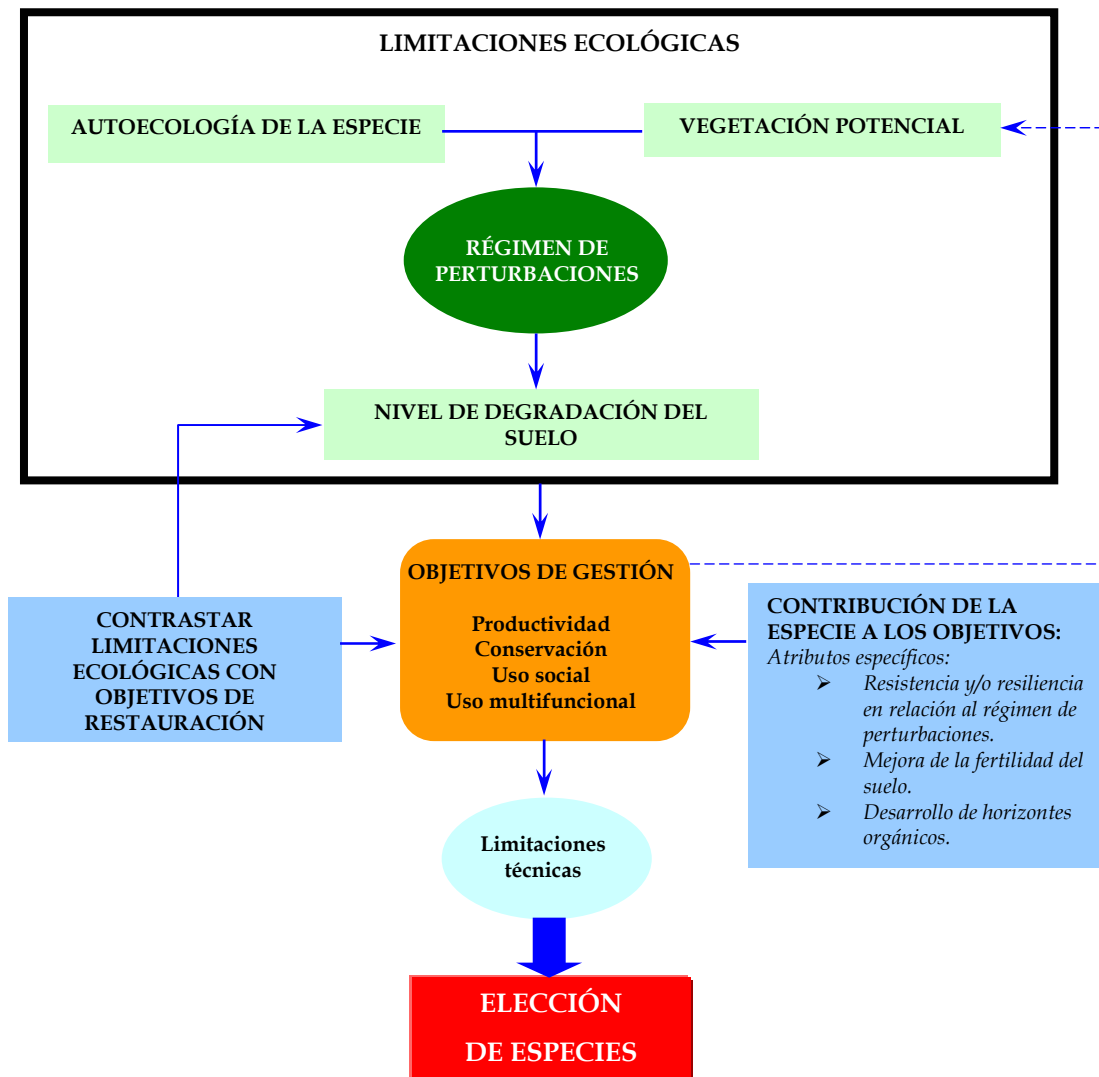


Figura 4. Propuesta para la selección de especies en el ámbito de la restauración ecológica (Vallejo *et al.*, 2003).

1.3.6) METODOLOGÍA DE RESTAURACIÓN DE LA CUBIERTA VEGETAL

Aunque existen numerosas formas de realizar una restauración de la cubierta vegetal, Miyawaki, 2004, ha descrito mediante un diagrama de flujo, una posible metodología teórico-práctica, basada en un minucioso estudio de campo de la vegetación potencial y real de la zona, una descripción del medio natural en el que se definen principalmente las interacciones entre el suelo y la vegetación, una cartografía temática que permita integrar las variables más importantes, y un plan de trabajo genérico derivado de los resultados obtenidos en la fase anterior.

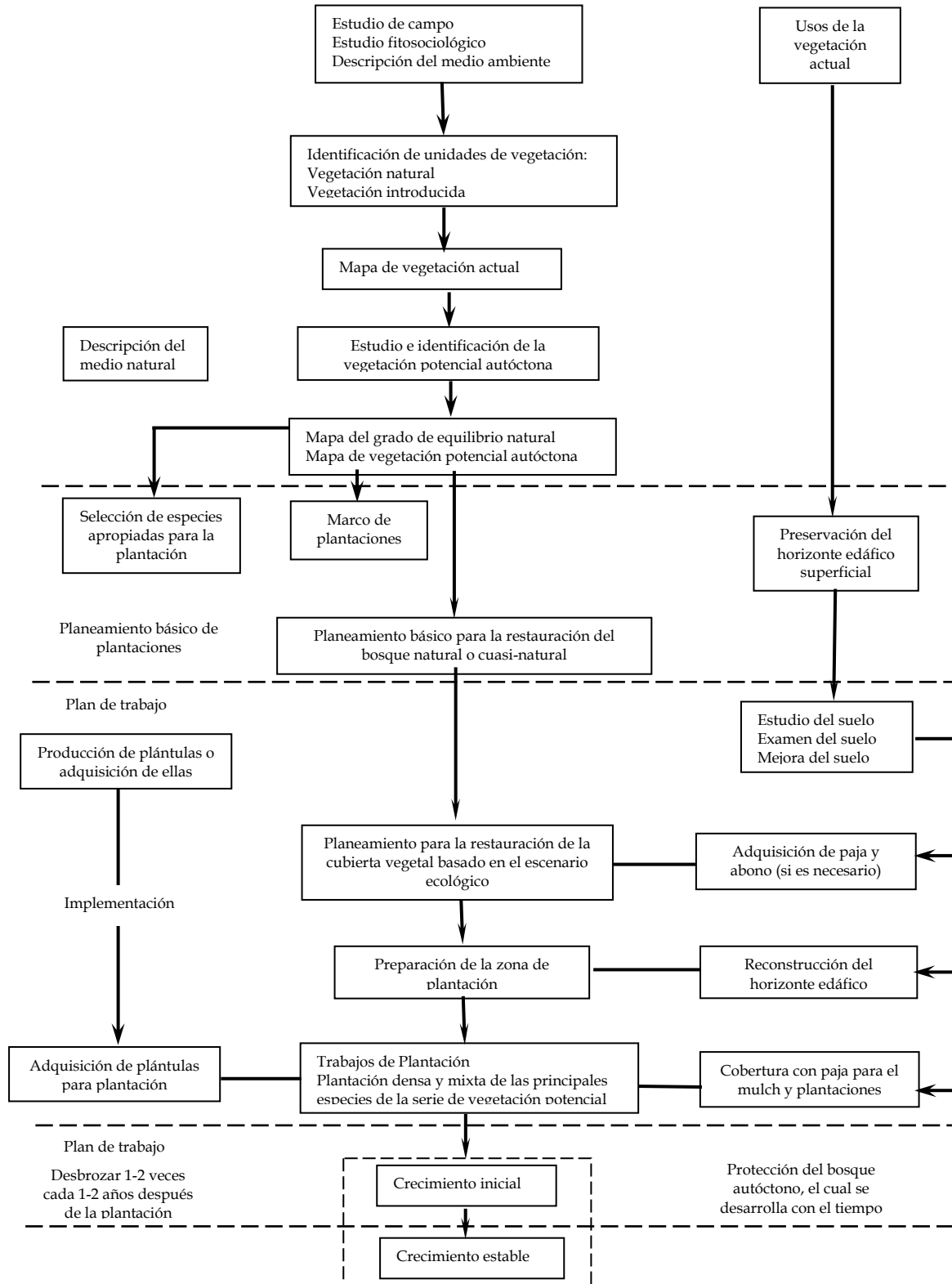


Figura 5. Diagrama metodológico para la restauración de bosques naturales (Miyawaki, 2004).

1.3) DESCRIPCIÓN GENERAL DE LA ZONA DE ESTUDIO

1.3.1) CARACTERÍSTICAS GENERALES

Sierra Nevada constituye una unidad geográfica homogénea diferenciada, dentro del extenso conjunto montañoso que conforman las Cordilleras Béticas y denominado *Sistema Penibético*. El macizo nevadense, se extiende por las provincias de Granada y Almería, alcanzando un desarrollo longitudinal de Este a Oeste, cercano a los 90 Km. y variando su anchura entre los 42 Km. (meridiano del Mulhacén) y los 15 Km. (en el sector almeriense). Su superficie es, aproximadamente, de 2.212 Km², dos terceras partes de las cuales pertenecen a la provincia de Granada y una tercera parte a la de Almería. Esta superficie se calcula admitiendo una serie de límites, orográficamente bien apreciados: Al norte por el pasillo de Fiñana, la depresión de Guadix-Baza (conocida como *Marquesado de Zenete*) y Sierras de Huétor, Harana y La Yedra; Al noreste por el río Nacimiento; la parte sur queda delimitada por el Valle del Guadalfeo y las cabeceras de los ríos Adra y Andarax; el oeste por el valle de Lecrín y el río Ízbor y el Noroeste contacta con la Depresión de Granada.

Sierra Nevada posee 16 cumbres que superan los 3.000 m. de altitud, derivadas de la morfología glacial y periglacial de la época pleistocénica. El pico más alto de la Península Ibérica (Mulhacén, 3.481 m.), el Veleta (3.396 m.), o La Alcazaba (3.364 m.) son claros exponentes de estas formas del relieve, y que convierten al macizo en una de las cordilleras peninsulares de mayor singularidad. Asimismo, los relieves kársticos y residuales dolomíticos de las áreas de media montaña, canchales, glacis, conos de deyección, etc. que bordean la Sierra, constituyen uno de los valores paisajísticos más relevantes (Martín-Vivaldi, 1982).

La cercanía al Mar Mediterráneo y la magnitud de sus cumbres, han generado un sistema de fuertes pendientes, especialmente en las áreas de media montaña, predominando en casi el 60 %, los valores superiores a 20°, de los que un 16 % tiene pendientes superiores a 30° (Pezzi & Martín-Vivaldi, 1983), siendo más abruptas en el sector central y noroccidental que en el meridional, debido a la disposición de los estratos, así como a su orientación más favorable a los vientos dominantes. Sin embargo, y en contraposición a este hecho, las altas cumbres poseen un paisaje alomado, con suaves pendientes, donde no se encuentran relieves escarpados. Por tanto, factores como el clima, la altitud y la litología, han sido claves para la zonificación del Parque Nacional-Natural, y para comprender el conjunto de geoformas que configuran el paisaje nevadense (**Planos n° 6 y n° 7**).

1.3.2) EL MEDIO ABIÓTICO

1.3.2.1) GEOLOGÍA

Geológicamente, las Sierras Béticas se han dividido en Zonas Externas (Subbéticas) y Zonas Internas (Penibéticas) (Fallot, 1948). Según datos petrológicos, estructurales y geofísicos (Galindo-Zaldívar, 1993), la evolución geológica de Sierra Nevada comenzaría durante el Paleozoico. A partir de esta Era, se sucedieron distintos procesos geológicos, especialmente la orogenia alpina y las glaciaciones del Cuaternario que produjeron la deformación y el metamorfismo de estos materiales, y que dividieron en dos grandes complejos materiales el macizo, perteneciendo ambos a las zonas internas de las Béticas:

1. Complejo Nevado-Filábride. Este conjunto ocupa la parte central de Sierra Nevada, y está compuesto principalmente por materiales silíceos: micaesquistos (grafitosos, esquísticos, feldespáticos) y cuarcitas, aunque hay presentes otros materiales como

anfibolitas, mármoles y gneises, procedentes del metamorfismo de rocas ígneas básicas y ácidas. La edad de estos materiales ha sido atribuida tanto al Paleozoico (Puga, 1976), como al Precámbrico (Gómez-Pugnaire *et al.*, 1982), es decir, entre 290-570 Millones de años (Ma.), existiendo dataciones radiométricas (Monié *et al.*, 1991) que determinan aproximadamente cuándo sucedieron los principales episodios de metamorfismo.

2. Complejo o Manto Alpujárride. Rodea al Complejo o Manto Nevado-Filábride, y aunque aparecen restos de materiales derivados de éste, como los micaesquistos, los mármoles y las filitas, la principal formación litológica es la que conforma una potente orla de rocas carbonatadas: calizas, margo-calizas, calizo-dolomías y dolomías. La edad atribuible a este complejo es Pérmico-Triásico, aproximadamente entre 290-250 Ma.

1.3.2.2) GEOLOGÍA EN LA ESTACIÓN DE ESQUÍ

La estación de esquí se sitúa dentro del Complejo Nevado-Filábride, aflorando materiales pertenecientes a los Mantos o Grupos del Mulhacén y del Veleta. Este último se caracteriza por su poca variedad litológica, predominando los micaesquistos grafitosos de colores gris oscuro a negro, y la presencia en las partes más altas de los materiales de cuarzoesquistos albíticos de colores claros. Otra característica del mismo es la gran potencia (grosor) de los micaesquistos, que alcanza los 6.000 metros en la transversal del Puerto de la Ragua (Díaz de Federico, 1980). Un dato comparativo importante es que las rocas del Grupo del Veleta muestran un metamorfismo más bajo que las del Grupo del Mulhacén. Esto llama la atención, ya que el Manto del Veleta está debajo del Manto del Mulhacén, por lo que lo normal sería encontrar un grado de metamorfismo mayor en las rocas más profundas, que habrían sufrido más alta temperatura y presión. Al no ocurrir así, se

pone de manifiesto que los materiales del Grupo del Mulhacén no han estado siempre encima de los del Veleta, sino que después de los procesos metamórficos, han sido superpuestos (Díaz de Federico *et al.* 1980; Díaz de Federico & Puga, 1996).

El Manto del Mulhacén, como se ha comentado, se sitúa sobre el Manto del Veleta, y consiste en un paquete de micaesquistos grafitosos con granate y cloritoide con intercalaciones diversas de anfibolitas y mármoles. Dentro de este manto se diferencian cuatro unidades tectónicas basadas en razones litológicas, estructurales y de metamorfismo (Díaz de Federico & Puga, 1996):

- 1) **Unidad de las Sabinas**, formada por micaesquistos con gneises y mármoles.
- 2) **Unidad de la Caldera**, con micaesquistos e importantes intercalaciones de anfibolitas, mármoles y gneises.
- 3) **Unidad de San Francisco**, formada por micaesquistos con gneises y mármoles.
- 4) **Asociación Ofiolítica**, formada por rocas de la litosfera oceánica colocadas sobre el continente tras haber sufrido metamorfismo de muy alta presión, y diferenciada a su vez en cuatro series en las que aparecen, entre otros, micaesquistos, cuarcitas, mármoles, basaltos, peridotitas o gabros.

La ubicación de estos materiales en el conjunto de la estación es diversa. Mientras que en la cuenca alta del río Monachil, entre Pradollano y Borreguiles, afloran materiales del Manto del Veleta y materiales del Manto del Mulhacén representados por las Unidades de la Caldera y San Francisco, en el resto de zonas los sustratos se corresponden principalmente con materiales pertenecientes al Manto del Veleta, con afloramientos puntuales de elementos pertenecientes a la Unidad de la Caldera.

Geomorfológicamente, las cuencas altas de los ríos Monachil y Dílar ofrecen una morfología resultante de la intersección de un modelado glacial relictos y el modelado fluvial actual. Resultado del modelado glacial son, entre otros, los siguientes rasgos (Chacón, 1989):

- 1) Presencia de lagos de innivación glacial relictos.
- 2) Acumulaciones de suelos gruesos morrénicos en ciertos puntos.
- 3) Relictos de circos glaciares suspendidos por la erosión fluvial actual.

El modelado fluvial se representa por ríos en sus etapas juveniles y una red de drenaje no muy densa y del tipo dendrítico, donde los cursos fluviales recogen las aguas del deshielo y deben la mayor parte de su caudal a la fusión de los arroyos que nacen ligados a las lagunas y restos del paisaje glacial.

La severidad de la acción periglacial, procesos de gelitracción que afectan a rocas metamórficas fisuradas, es responsable de una intensa alteración físico-química del sustrato. Ello ha determinado la alternancia de vertientes muy pendientes (>47%) en las incisiones practicadas por los cursos fluviales y formas alomadas suaves (pendientes entre 13-47%) en los interfluvios (Rodríguez-Laiz, 1988). Este modelado periglacial, especialmente a partir de los 2.500 m., ha generado abundantes sedimentos detríticos, lastrones, canchales móviles y semifijos, valles en "U" tumbados debido a la disposición inicial de los sustratos, guirnalda de soliflucción periglacial, y cernido de los finos debido a la acción del hielo y la nieve.

1.3.2.3) HIDROLOGÍA

1.3.2.3.1) HIDROLOGÍA SUPERFICIAL

Desde un punto de vista hidrológico, la delimitación de Sierra Nevada es compleja, ya que no existe coincidencia en todos los bordes con unidades hidrográficas y/o hidrogeológicas (Castillo *et al.*, 1996). Castillo (1985, 1988), propuso una delimitación hidrológica basándose en criterios geológicos e hidrográficos. Según este estudio, Sierra Nevada presenta una superficie próxima a 2.000 km², de los que 1.300 km² pertenecen a la vertiente mediterránea (subcuenca de los ríos Guadalfeo, Adra y Andarax) y el resto a la atlántica (subcuenca de los ríos Genil y Fardes), en un perímetro de unos 400 km. Los materiales más extensamente representados son los metapelíticos del Complejo Nevado-Filábride (1.500 km²) y los carbonatados del Complejo Alpujarride (300 km²). Los recursos hídricos medios drenados se han estimado en 750 hm³/año.

La hidrología de Sierra Nevada presenta distintos comportamientos, influenciados por variables como la climatología, topografía, litología, cubierta vegetal y usos del suelo. Esto explica los comportamientos tan dispares entre unas cuencas y otras. Así, las más occidentales presentan los mayores coeficientes de escorrentía de todo el macizo, próximos al 60 %, mientras que las orientales poseen valores del orden del 10-15 %, valores íntimamente relacionados con la disminución de la pluviometría y con el aumento de las pérdidas por derivación y evapotranspiración que se experimenta hacia Levante (Castillo *et al.*, 1996).

Los ríos más occidentales, presentan un fuerte comportamiento nival por lo que tienen valores máximos de caudal en los meses de Mayo, seguido por Junio, Abril y Julio y mínimos en Septiembre, Agosto y Diciembre. Los ríos más orientales presentan regímenes menos nivales, y en ocasiones casi pluviales, con deshielos más

cortos, leves y adelantados respecto a los ríos occidentales, por lo que presentan máximos caudales en los meses de Abril, seguido de Marzo y Febrero, y mínimos en Septiembre. Es frecuente el agotamiento estival de muchos de estos ríos debido a la disminución de precipitaciones y las elevadas tasas de evapotranspiración y derivación. Estudios realizados en los ríos más occidentales, como el Genil, Monachil y Dílar, por Pulido (1980), y Castillo (1993), cifran las aportaciones drenadas por escorrentía superficial del deshielo en cerca del 30 % del total, mientras que evalúan las aportaciones no estrictamente superficiales en cerca del 50 % del total drenado.

Mención aparte merecen las lagunas de Sierra Nevada, elementos de gran valor paisajístico y ecológico, formadas por el modelado glacial y localizadas exclusivamente en la zona de altas cumbres, por encima de los 2.600 m. De las 42 existentes con agua relativamente permanentes, la mayor parte se localizan en la vertiente Sur. Casi la mitad, unas 17, se conservan en la cuenca del río Trevélez, y 11 más en la cuenca del río Poqueira. En la vertiente norte sólo existen unas 10, localizadas en las cuencas de los ríos Dílar y Monachil (Castillo, 2001)

Las aguas de los ríos de Sierra Nevada, teniendo en cuenta su origen principal en la fusión de las nieves, han de tener bajo a muy bajo contenido salino, mientras no medien otros procesos. Así, la determinación de la concentración iónica de la nieve pone de manifiesto que existiría un ligero aumento al disminuir la altitud, presentando un ligero contenido en aniones HCO_3 y Cl y en cationes Ca y Na ., por lo que la facies dominante es la bicarbonata cálcica (Pulido-Bosch, 1980; 1989; Pulido-Bosch *et al.*, 1990).

1.3.2.3.2) HIDROLOGÍA SUBTERRÁNEA

Sierra Nevada está integrada en un 80 % de su extensión por un núcleo metapelítico poco permeable (Complejo Nevado-Filábride), parcialmente rodeado, sobre todo por su borde Sur y mitad occidental por una orla carbonatada permeable (Complejo Alpujárride). Esta orla presenta materiales dolomíticos y calizo-dolomíticos kakiritizados y moderadamente karstificados, con una superficie de afloramiento próxima a los 300 km², equivalente al 15 % de la extensión total del sistema hidrológico, siendo las aportaciones directas por infiltración del agua de precipitación de unos 90 hm³/año, lo que representa el 12 % de los recursos totales drenados por el sistema (Castillo *et al.*, 1996).

El comportamiento hidrogeológico de los materiales metapelíticos del Complejo Nevado-Filábride, que ocupan una extensión de 1.500 km² es menos conocido. Los recursos subsuperficiales y subterráneos alcanzan aproximadamente los 200 hm³/año, aproximadamente el 35 % de los recursos drenados por los materiales. Estos materiales aparecen intensamente fracturados y alterados a partir de los 2.200 m., dando lugar a extensos bloques, morrenas, cascadas, etc., donde la fracción fina es escasa, favoreciendo los procesos de infiltración. Aparecen además numerosas surgencias de diferente tipo relacionadas con el modelado y depósitos glaciares (Fedeli & Castillo, 1998) que juegan un papel regulador muy importante en el mantenimiento de los caudales de base de los ríos de la Sierra (Adarve *et al.*, 1998). Asociados a estos manantiales están los borreguiles y demás pastizales de alta montaña presentes en el macizo. Por debajo de los 2.200 m., los materiales están menos alterados, y la fracción fina es mayor, con lo que la tasa de infiltración es menor, y mayor la escorrentía y erosión hídrica (Castillo, 2001).

1.3.2.4) HIDROLOGÍA EN LA ESTACIÓN DE ESQUÍ

1.3.2.4.1) HIDROLOGÍA SUPERFICIAL

Al igual que en el resto de macizo, también en la estación de esquí las aguas presentan escasez en materiales de solubilidad y al provenir de la fusión nival el contenido en sales es escaso. Un estudio de Zamora (1988), en el río Monachil, principal cauce que atraviesa la zona de pistas, indicó que el pH de las aguas en distintos tramos del río a su paso por la estación variaba entre 5,7 y 6,8, por lo que se trata de aguas ácidas y, por tanto, agresivas para el medio. Los bajos valores de conductividad de este estudio, dan una idea de la escasa mineralización del agua que, aunque no debe corresponder toda a escorrentía subterránea, si puede ser mayoritaria (Pulido, 1989).

Hay que tener en cuenta además, la acción erosiva y desestabilizadora que produce también el agua en superficie, provocando escorrentías superficiales. Dicha acción en terrenos consolidados no supone graves problemas, pero sí sobre terrenos donde se ha perdido el equilibrio natural, como ocurre en algunos puntos localizados de las pistas de esquí.

1.3.2.4.2) HIDROLOGÍA SUBTERRÁNEA

En la estación de esquí, aparecen materiales del conjunto nevado-filábride, que se caracterizan por su bajo valor de permeabilidad y por la discontinuidad del medio. Sin embargo, la existencia de estas discontinuidades y la acción sobre ellas de los procesos de alteración, trae consigo la aparición de huecos que confieren al macizo un cierto poder acuífero. A este respecto, las cuarcitas fracturadas pueden llegar a suministrar caudales relativamente importantes. El "acuífero" en estos materiales se

ceñiría a una franja superficial con un espesor medio de 40 m., en zonas descomprimidas y alteradas, con eventuales fracturas conductoras hasta 120 m. de profundidad.

Por tanto, el comportamiento de dichos materiales como acuífero es pobre, así como su relación con las acumulaciones de coluviones, aluviones y otros depósitos glaciares y periglaciares. La disminución en profundidad de la abertura de las fracturas da paso a una roca prácticamente impermeable.

1.3.2.5) CLIMATOLOGÍA Y BIOCLIMATOLOGÍA

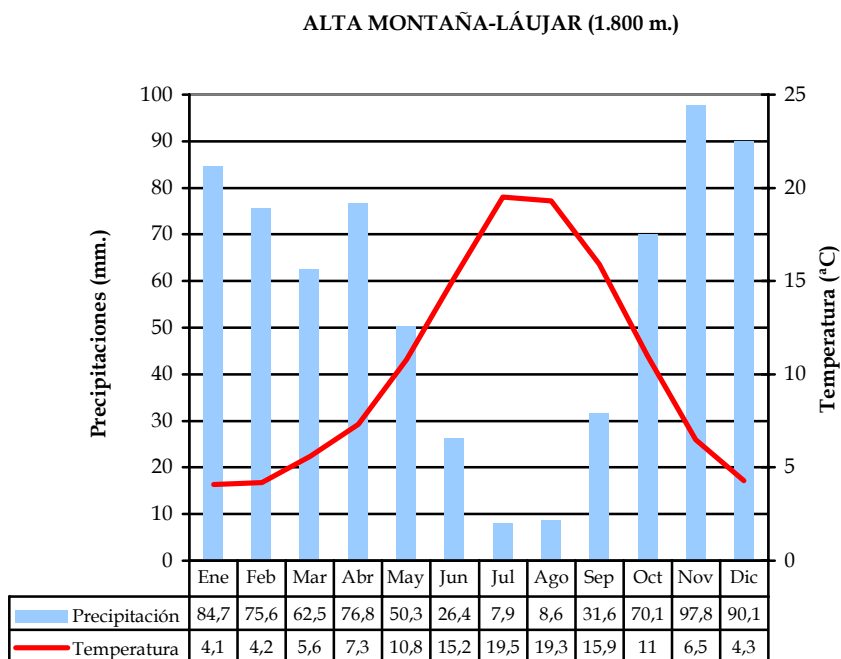
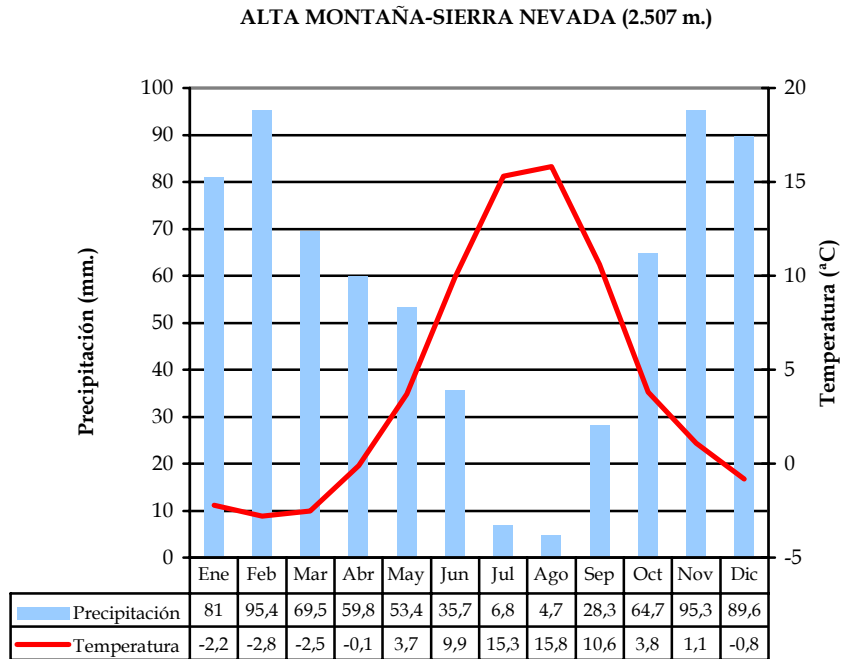
1.3.2.5.1) ASPECTOS GENERALES

El clima de Sierra Nevada es típicamente mediterráneo de alta montaña, con una marcada sequía estival (Ortega & Olivencia, 1999). El desarrollo en altura del macizo lo convierte en el único sistema montañoso mediterráneo peninsular con representación de cinco pisos bioclimáticos (termo-, meso-, supra-, oro- y crioromediterráneo), que se establecen básicamente en función del índice de termicidad (Rivas-Martínez, 1990). La baja latitud de Sierra Nevada (37° N), le confiere peculiaridades de insolación únicas, haciendo que los fenómenos climáticos de alta montaña aparezcan aquí en cotas mucho más altas que en cualquier otro lugar de Europa (Ortega & Jiménez, 1999). La dinámica atmosférica de Sierra Nevada está condicionada por una alternancia de tiempos ciclónicos y anticiclónicos, que determinan veranos secos y soleados y otoños, inviernos y primaveras donde suelen ser frecuentes las precipitaciones. El verano seco nace de la predominancia del anticiclón de las Azores sobre la vertical del mediterráneo o su embocadura atlántica, dificultando así la penetración de frentes lluviosos. En el

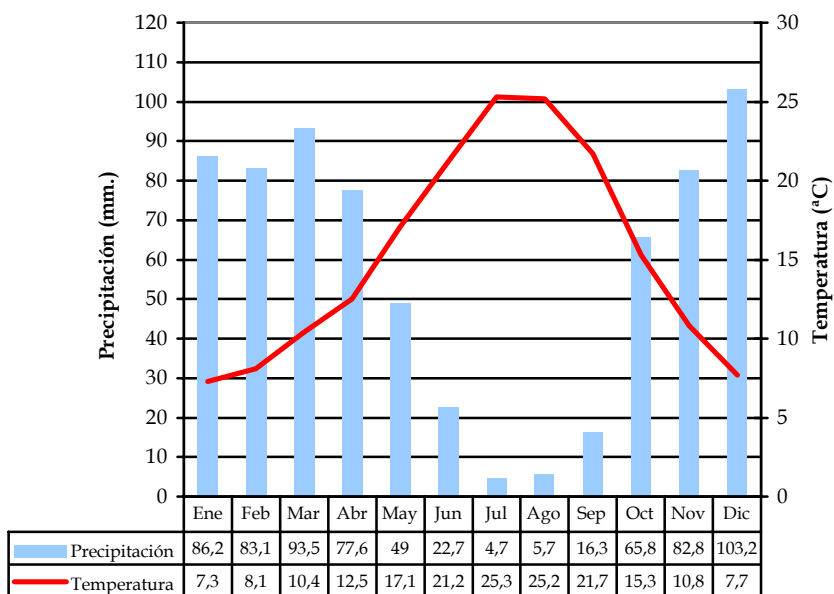
resto de estaciones este frente se desplaza, apareciendo en su lugar borrascas procedentes del Atlántico, gracias al flujo predominante del oeste.

En lo relativo al ombroclima (*precipitación*, **Planos n° 8 y n° 9**), Sierra Nevada presenta también una amplia variedad, apareciendo desde zonas pertenecientes al dominio del ombrotipo semiárido (200-350 mm./año), a zonas propias del ombrotipo húmedo (1.000-1.600 mm./año) en las altas cumbres. Esto significa una variedad de precipitaciones medias anuales muy acusada. Una importante característica de las precipitaciones es su carácter nival. Así, mientras que por encima de los 1.800 m. de altura, la precipitación en forma de nieve es al menos del 30%, este porcentaje aumenta al 95% por encima de los 2.500 m. Por lo tanto, y aún siendo escasas las precipitaciones en general, se producen importantes acúmulos de nieve en las cumbres, que, en el deshielo, drenan a los diversos ríos que nacen en el macizo. El termoclima (*temperatura*, **Plano n° 9**) se presenta como el típico del clima mediterráneo de alta montaña, con baja temperatura media anual (3 °C), una media en invierno de -3 °C, y una media en verano de 15 °C en las áreas de cumbres y valores más moderados conforme se desciende en altura (ver **Figuras 6 a 9**). El riesgo de heladas nocturnas en zonas elevadas se da prácticamente durante todo el año, lo que provoca efectos importantes en la morfodinámica de la Sierra (Ortega & Jiménez, 1999).

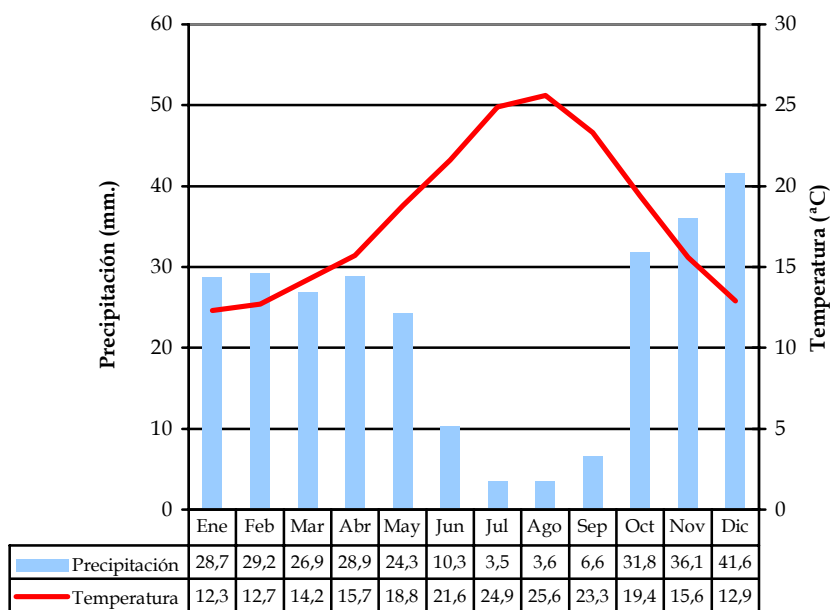
Figuras 6 a 9. DIAGRAMAS OMBROTÉRMICOS DE ALGUNAS ESTACIONES METEOROLÓGICAS DE SIERRA NEVADA (Junta de Andalucía, 2004).



MEDIA MONTAÑA-PRESA DE DÍLAR (1.410 m.)



BAJA MONTAÑA-DOÑA MARÍA DE OCAÑA "SANTILLANA" (1.080 m.)



1.3.2.5.2) EL FACTOR ALTITUD Y LA RADIACIÓN SOLAR

La altitud introduce rasgos atmosféricos excepcionales en Sierra Nevada. Al situarse las cumbres en el seno de la atmósfera libre, el aire que la envuelve está enrarecido por las baja presiones, siendo muy limpio y transparente, sin apenas partículas en suspensión, por lo que la radiación solar es más intensa pero la temperatura del aire más baja. Este hecho crea un gran contraste térmico durante el día entre una atmósfera siempre fría y un suelo muy sobrecalentado, especialmente si como en el caso de Sierra Nevada, tanto los suelos como las rocas presentan colores oscuros con un albedo muy alto que reflejan muy poco la radiación incidente (Ortega, 1989).

Durante la existencia de un manto nival, este alto valor de radiación, que se ve reforzado por la abundancia de días despejados que aumentan la insolación, funde la nieve en superficie, congelándose de nuevo, debido al brusco bajón térmico nocturno, y provocando la aparición habitual de nieve dura.

Tabla 1. Contrastes térmicos diarios medidos en la estación de esquí (Ortega & Olivencia, 1999).

	INVIERNO	VERANO	PROMEDIO	MÁXIMOS
<i>Albergue Universitario (2.520 m.)</i>	5,8 °C	8,8 °C	7,5 °C	15 °C
<i>Veleta (3.396 m.)</i>	3,8 °C	5,6 °C	4,4 °C	11 °C

Estos contrastes térmicos entre la atmósfera y el suelo se acentúan aún más en función de las solanas y umbrías y de las zonas expuestas o resguardadas de los vientos dominantes. Así, por ejemplo, en la cuenca cabecera del río Monachil, que atraviesa la estación de esquí, la solana es más térmica y seca y está expuesta al barrido de los vientos dominantes, por lo que tiene mayor acumulación de nieve y el recalentamiento, por tanto, del suelo es menor.

1.3.2.5.3) EL VIENTO

El viento en Sierra Nevada es una agente meteorológico de primera magnitud, ya que intensifica de manera notoria el enfriamiento y la desecación, lo que incrementa aún más las duras condiciones a las que están sometidas las especies vegetales que habitan en las altas cumbres. Además, es también uno de los principales agentes erosivos y abrasivos que actúan a estas altitudes, por lo que se considera como uno de los factores más limitantes para el crecimiento de las plantas.

Otro aspecto importante del estudio de los vientos en zonas montañosas, es su relación con la temperatura. Algunos trabajos, Mark *et al.* (1992); Bradbury (1995), han mostrado el calentamiento de diversas zonas de la montaña en función del movimiento de las masas de aire a lo largo del día. También es importante la localización de las estaciones y la orientación de los accidentes geográficos del entorno en que están situadas (Roldán *et al.*, 1996).

Las rachas máximas de viento en Sierra Nevada superan los 90 km/h prácticamente durante todos los meses del año, aunque especialmente en invierno y primavera, si bien debido a campos de presión que definen gradientes isobáricos intensos, se pueden alcanzar valores de más de 250 km/h en la cumbre del Veleta o los 160 km/h en Borreguiles, lo que implica que las plantas tengan graves problemas adaptativos, aunque junto a estas situaciones extremas hay periodos de calma y de vientos flojos y moderados, generalmente en verano. La componente más frecuente es la del W (ver **figura 11**), como corresponde a un territorio situado en el flanco meridional del flujo generalizado del oeste (los ponientes o *Westerlies*). Esto es válido para el sector que encara frontalmente la orientación oeste, que es además la que le proporciona la máxima alimentación nivosa a esa parte de Sierra Nevada, en comparación con las laderas orientadas al S y al E, cuya climatología está más

relacionada con el Mediterráneo y la influencia de los levantes (Ortega, 1989; Ortega & Olivencia, 1999).

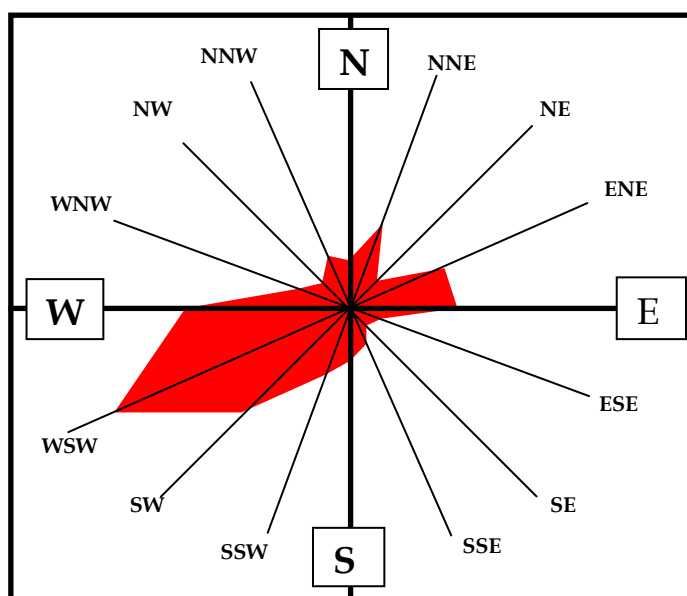


Figura 10. Rosa de los vientos de Sierra Nevada en la estación meteorológica del Albergue Universitario (Rodríguez-Laiz, 1988).

Tabla 2. Datos de procedencia, velocidad y frecuencia de los vientos en la estación meteorológica del Albergue Universitario (Rodríguez-Laiz, 1988).

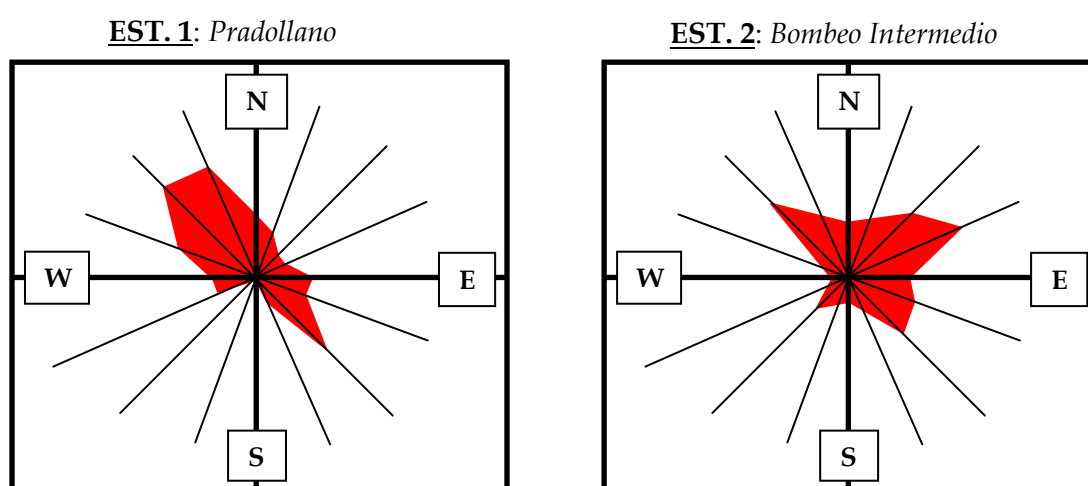
PROCEDENCIA	VELOCIDAD (Km/h)	FRECUENCIA (%)
N	15	1
NNE	13,5	3
ENE	14	4,5
E	24	5
SSE	19,5	1
S	50	2
SSW	19	3,5
WSW	29,5	18,5
W	29	12
WNW	7,5	1
NNW	10,25	1,5
SW	23	8,5
MEDIA	21,2	8,5

Sierra Nevada posee también flujos locales, de fuerte componente vertical, entre los que destacan las brisas ascendentes diurnas, vespertinas especialmente, y las brisas catabáticas, que conforman lenguas de aire frío que descienden hasta la Vega en las noches anticiclónicas, contribuyendo a la conformación de inversiones térmicas (Ortega, 1989).

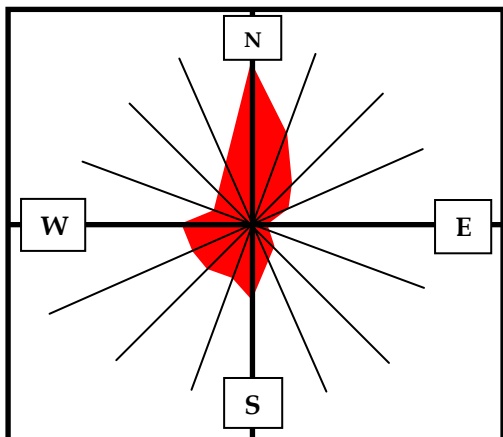
1.3.2.5.4) EL VIENTO EN LA ESTACIÓN DE ESQUÍ

La dinámica de vientos en el área esquiable es similar al resto del macizo. Sin embargo, un estudio realizado por Roldán *et al.* (1996), en el que se investiga el régimen térmico en la zona esquiable, relaciona datos tomados en 7 de las estaciones meteorológicas que CETURSA instaló en la zona (**Plano nº 10**), y sus resultados indican algunas variaciones en cuanto a parámetros de procedencia y velocidad del viento.

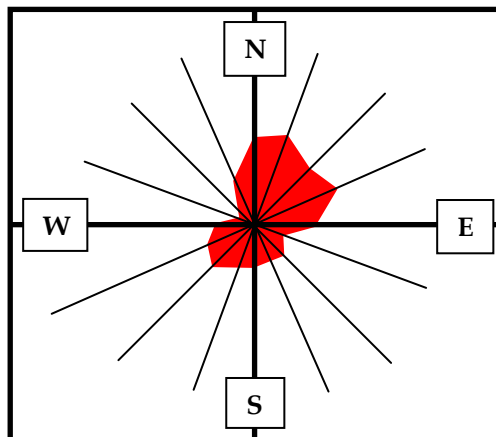
Figuras 11 a 17. ROSAS DE LOS VIENTOS DE 7 ESTACIONES METEOROLÓGICAS (Roldán *et al.*, 1996).



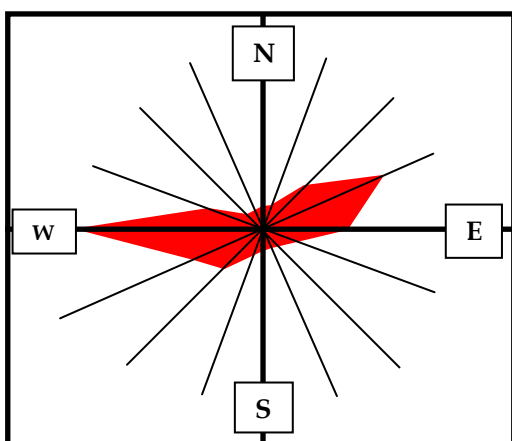
EST. 3: *Compresores*



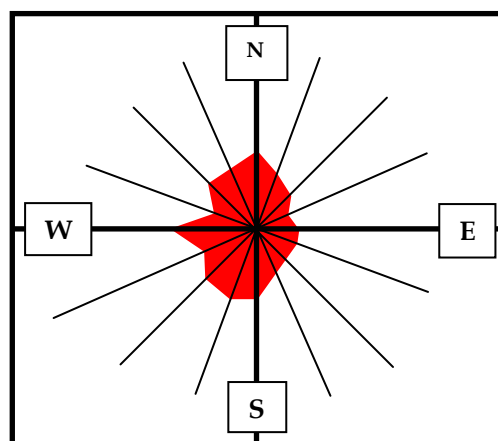
EST. 4: *Borreguiles*



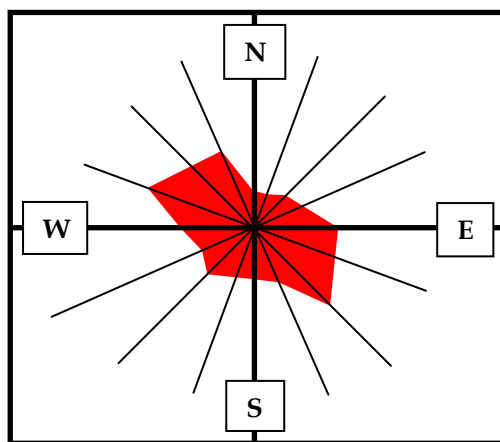
EST. 5: *Radiotelescopio*



EST. 6: *Sobrepresión*



EST. 7: *Stadium*

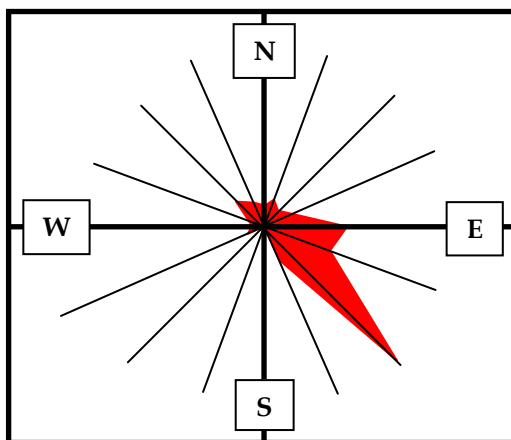


Como puede observarse en las gráficas, las mayores velocidades se dan en la zona del Radiotelescopio, debido a que la estación se sitúa sobre una loma y está más expuesta al viento. En el conjunto de la estación de esquí, generalmente la velocidad es menor durante el día que durante la noche. Las diferencias en cuanto a la dirección del viento son significativas. Así, en la estaciones 1 y 3, el viento sigue la dirección del valle (NW-SE en la 1 y N-S en la 3). En la estación 2 se aprecian dos componentes de viento: una en la dirección del valle (NW-SE) y otra en dirección perpendicular a éste, en la misma dirección que la pendiente de la ladera donde se posiciona la estación (NE-SW). En las estaciones restantes, las direcciones dominantes se corresponden con las pendientes de las laderas sobre las que se sitúan. Este hecho indica la importancia de los vientos anabáticos y catabáticos. En la estación 1 (*Pradollano*), se ha obtenido la rosa de los vientos para un intervalo diurno y otro nocturno, en donde se aprecia que durante el día el viento sopla hacia el fondo del valle, mientras que durante la noche lo hace valle arriba.

Estos resultados implican el hecho de que el viento influye notablemente en la evolución diaria de las condiciones térmicas de la estación de esquí (Roldán *et al.*, 1996).

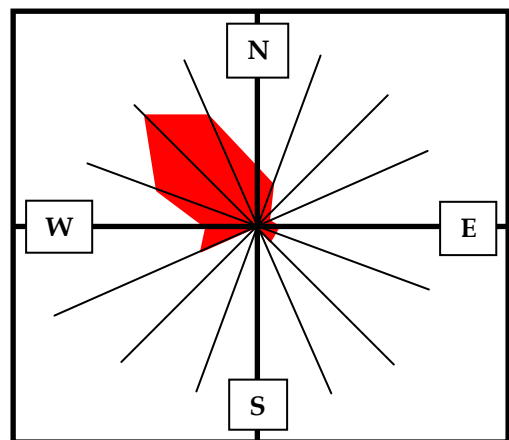
EST. 1: *Pradollano*

*Intervalo diurno
(12.00-16.00 horas)*



EST. 1: *Pradollano*

*Intervalo nocturno
(0.00-4.00 horas)*



Figuras 18 y 19. Rosas de los vientos de los intervalos diurnos-nocturnos en la estación meteorológica de Pradollano (Roldán *et al.*, 1996).

1.3.2.5.5) PRECIPITACIONES EN LA ESTACIÓN DE ESQUÍ

Muchos autores han estudiado el clima y especialmente la pluviometría de Sierra Nevada (Messerli, 1965; Pulido-Bosch, 1980; Castillo-Requena, 1981; Castillo, 1985; 2001; Aguilar *et al.*, 1986; Delgado *et al.*, 1988, Ortega, 1989; Ortega & Jiménez, 1999), y varios los ensayos de trazado de mapas de isoyetas (líneas de igual valor de precipitación, en litros por metro cuadrado, generalmente a nivel anual) realizados. Desde el Centro de Control de CETURSA se han tomado datos de las diferentes estaciones meteorológicas situadas en la estación que muestran la evolución de la precipitación a lo largo de los últimos 45 años (CETURSA, Com. Pers., 2004b).

Tabla 3. Evolución de la precipitación (mm.) en la estación de esquí de Sierra Nevada durante los últimos 45 años (CETURSA. Com. Pers.. 2004b)

AÑOS HIDROLÓGICOS (mm) SIERRA NEVADA. ALTITUD: 2.550m													
AÑO	OCT	NOV	DIC	ENE	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP	TOTAL
1960-61	249,3	100,8	100,0	65,0	0,0	0,5	37,6	38,5	23,4	3,6	0,0	58,0	676,7
1961-62	41,0	136,1	106,2	334,8	27,5	141,4	84,0	49,0	17,5	0,0	0,0	0,0	937,5
1962-63	94,5	50,4	126,2	216,5	180,0	15,5	68,8	46,6	25,0	6,0	0,0	34,0	863,5
1963-64	22,0	91,4	67,7	10,3	64,1	48,1	36,2	30,0	43,5	0,0	7,5	0,0	420,8
1964-65	16,7	80,6	39,0	100,5	82,3	32,0	23,0	2,0	26,0	0,0	7,5	63,6	473,2
1965-66	102,8	114,5	43,2	372,9	73,0	0,0	53,1	41,1	0,0	0,0	0,0	45,7	846,3
1966-67	125,5	13,7	70,8	11,2	58,5	42,6	100,3	27,3	102,0	10,3	0,0	1,3	563,5
1967-68	52,7	90,4	18,8	8,2	44,3	92,0	66,1	32,0	30,5	0,0	13,0	1,9	449,9
1968-69	22,4	55,3	46,2	119,3	106,8	295,0	66,8	84,1	20,1	0,0	2,0	55,8	873,8
1969-70	73,4	147,9	36,4	267,1	13,1	72,4	28,5	23,9	25,2	0,0	0,0	0,0	687,9
1970-71	31,5	52,6	70,8	162,2	4,3	74,2	128,8	153,7	18,0	0,0	0,0	68,4	764,5
1971-72	0,0	58,1	44,8	56,6	159,2	153,4	34,6	90,4	13,7	0,0	11,5	86,9	709,2
1972-73	113,0	30,9	39,4	99,2	57,5	97,4	10,7	38,6	29,1	0,0	4,8	0,0	520,6
1973-74	155,9	29,0	41,4	20,0	188,9	78,0	114,5	3,5	46,7	1,7	2,7	12,0	694,3
1974-75	27,3	35,6	16,5	57,8	78,6	251,7	89,9	98,7	88,2	0,0	12,4	10,2	766,9
1975-76	5,0	27,6	63,5	55,1	82,6	53,1	123,7	86,7	66,1	6,3	0,0	17,0	586,7
1976-77	288,7	126,5	573,1	235,7	362,2	23,8	2,6	62,9	22,6	0,0	20,3	15,8	1.734,2
1977-78	61,6	33,8	108,9	66,6	112,2	76,9	100,4	98,7	52,4	0,0	0,6	8,8	720,9
1978-79	12,4	36,8	140,6	103,5	148,9	51,3	24,4	0,0	43,0	39,8	0,0	29,9	630,6
1979-80	105,4	57,8	12,7	42,0	29,2	57,1	23,3	84,4	32,8	0,0	2,6	37,0	484,3
1980-81	52,0	163,7	38,2	26,0	7,7	46,5	103,3	18,5	44,1	3,0	0,0	26,0	529,0
1981-82	22,4	0,4	352,3	52,9	55,2	13,0	53,5	12,8	0,7	2,2	9,1	7,6	582,1
1982-83	47,7	255,7	55,0	0,0	63,0	61,2	100,8	23,4	5,4	10,8	7,2	12,6	642,8
1983-84	36,0	248,2	79,8	17,0	17,6	90,1	65,5	180,2	16,0	0,0	4,5	1,2	756,1

AÑOS HIDROLÓGICOS (mm) SIERRA NEVADA. ALTITUD: 2.550m													
AÑO	OCT	NOV	DIC	ENE	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP	TOTAL
1984-85	16,5	163,0	14,6	55,0	182,7	36,4	27,5	98,3	14,4	0,0	0,0	17,3	625,7
1985-86	2,5	149,6	40,9	128,1	212,3	47,2	49,4	16,0	82,3	43,6	0,0	50,9	822,8
1986-87	118,2	49,8	34,4	152,7	95,0	5,8	15,1	1,2	12,2	38,3	58,8	29,9	611,4
1987-88	111,5	98,6	106,2	60,1	32,0	28,9	87,7	45,5	55,4	0,5	0,0	33,3	659,7
1988-89	99,8	66,0	18,2	24,0	161,0	63,8	70,7	63,8	17,0	0,4	4,0	102,6	691,3
1989-90	42,8	173,2	147,1	49,6	6,4	36,5	145,7	55,0	36,0	58,4	2,8	42,0	795,5
1990-91	81,4	75,1	81,9	13,1	109,5	82,2	52,4	2,6	103,6	1,4	0,3	53,8	657,3
1991-92	76,1	75,9	32,8	30,3	46,7	58,4	96,0	29,3	69,1	22,6	22,1	10,8	570,1
1992-93	142,6	16,8	98,1	5,8	50,8	66,3	61,0	73,2	3,6	0,0	2,2	6,1	526,5
1993-94	109,6	58,5	13,9	87,8	86,0	4,0	57,4	44,3	0,2	0,0	2,3	24,0	488,0
1994-95	50,6	25,2	4,1	62,0	20,6	35,6	53,2	6,7	78,3	2,5	7,0	25,0	370,8
1995-96	20,0	103,5	434,0	388,3	206,0	128,3	91,5	204,0	23,0	16,6	55,0	146,0	1.816,2
1996-97	71,7	275,4	800,5	238,3	0,0	8,8	88,8	73,7	61,0	7,0	10,0	120,0	1.755,2
1997-98	98,6	198,4	154,9	11,2	48,2	39,3	94,7	221,8	40,7	0,0	6,2	108,6	1.022,6
1998-99	2,8	9,0	35,4	57,4	77,3	83,0	13,4	33,9	22,7	2,5	0,0	39,0	376,4
1999-2000	265,9	62,2	112,7	36,2	0,8	22,1	148,9	147,7	2,0	0,0	0,0	105,0	903,5
2000-2001	176,0	198,1	219,2	362,2	61,6	149,9	24,4	73,0	7,0	0,0	4,0	76,0	1.351,4
2001-2002	246,8	56,0	148,9	10,6	5,2	101,1	129,7	47,3	11,1	0,0	0,0	24,0	780,7
2002-2003	36,0	223,4	141,9	119,6	72,5	78,7	72,3	63,6	7,4	0,0	4,8	3,4	823,6
2003-2004	112,7	88,2	50,2	79,5	85,0	110,7	145,2	136,8	42,6	6,1	0,6	5,3	862,9
MEDIA	82,4	95,5	113,2	101,6	81,3	69,4	69,7	62,8	33,7	6,4	6,5	36,7	759,7

Ha de aclararse que los meses de Nov-60, Jun-Jul-Ago de 1961 y Jun-Ago-Oct de 1971 y desde Ene-83 a Oct-83 inclusive, Jun-Jul-Ago 2002 y Oct. 2003 no se llevaron a cabo registros, por lo que se han extrapolado con los datos del Observatorio de la Cartuja en Granada. Los meses de Julio y Agosto de 2001 no se tomaron datos, se extrapolan datos del Aeropuerto de Granada.

* PERIODO 1960-61 / 2003-2004 =	45	AÑOS HIDROLÓGICOS.
1.- Media periodo:	759,7	l/m ²
2.- Media del último Quinquenio:	886,93	l/m ²
3.- Año más Lluvioso 1995-96 con:	1816,2	l/m ²
4.- Quinquenio más Lluvioso 1992-93 a 1996-97 con:	4.956,7	l/m ²
5.- Quinquenio más Seco 1977-78 a 1981-82 con:	2.946,9	l/m ²
		6.- Quinquenio actual: 890,4 l/m ²
		Año más seco fue 1994-95 con: 370,8 l/m ²
		Media Quinquenio: 991,3 l/m ²
		Media Quinquenio 589,4 l/m ²
		con un total de: 66,8 l/m ²

NOTA: En el año 2004-2005 solo se han registrado datos hasta el 02-11-04

Figura 20. Precipitación total (mm) en la estación de esquí, periodo 1960-2004. (CETURSA, Com. Pers. 2004b).

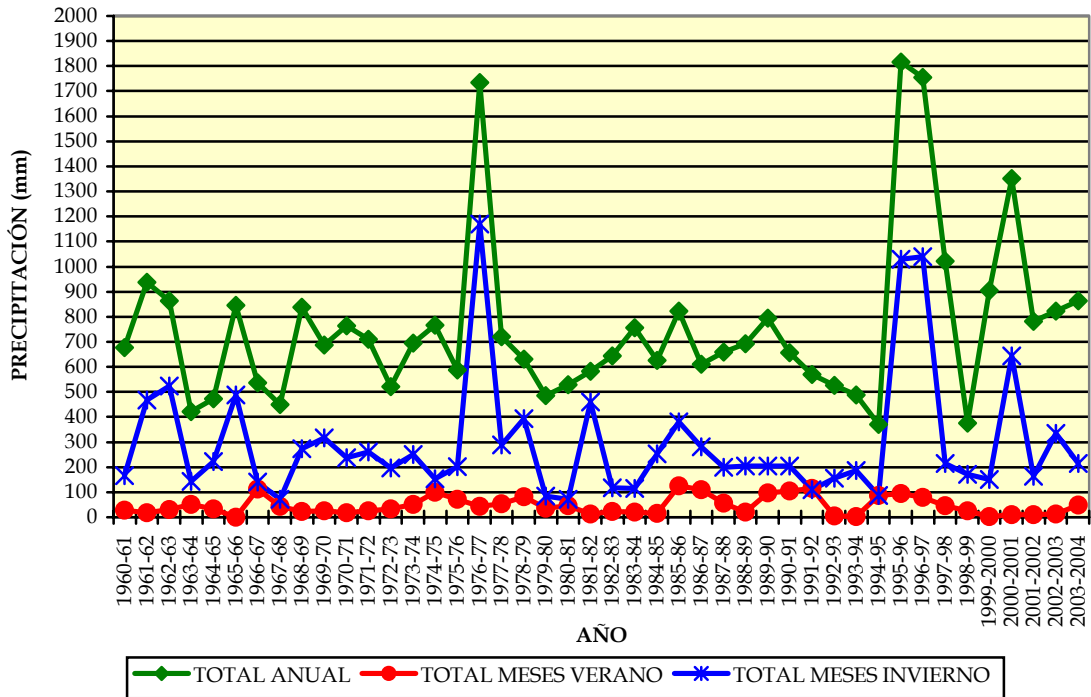
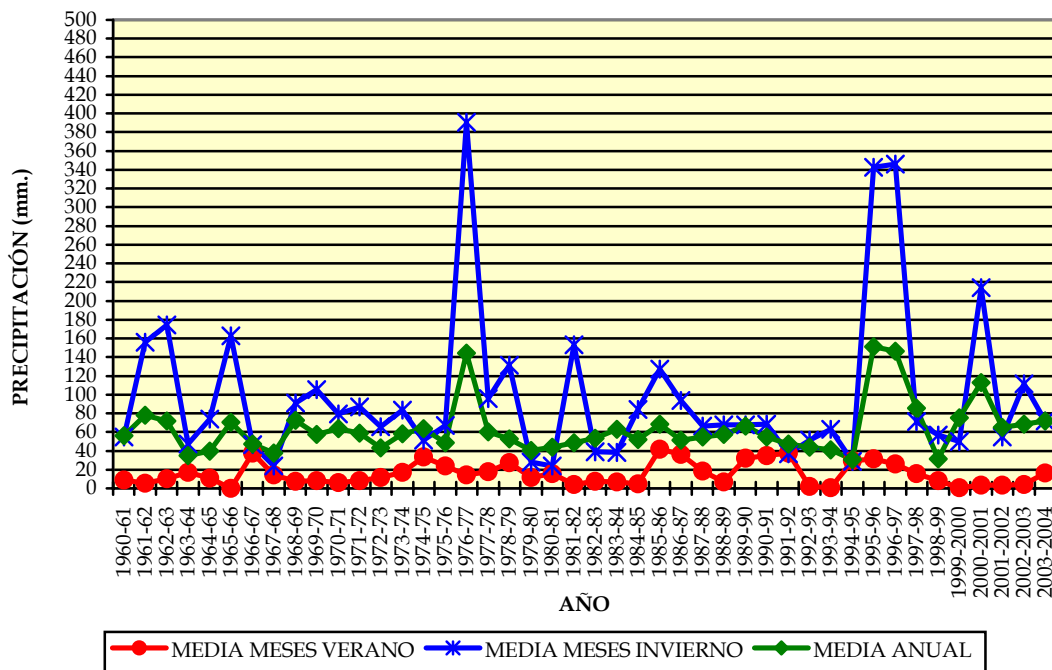


Figura 21. Precipitación media en la estación de esquí, periodo 1960-2004. (CETURSA Com. Pers., 2004b).



La distribución durante el año de las precipitaciones corresponde a caracteres climáticos generales de la región, con veranos secos y soleados, y otoños, inviernos y primaveras lluviosos o nevados en función de la cota altitudinal, debido a que en la porción occidental y central de Sierra Nevada las precipitaciones provienen generalmente de tipos ciclónicos atlánticos, lo que origina un máximo invernal-primaveral.

La estación de esquí, que se sitúa desde Pradollano (2.200 m.) hasta el Veleta (3.396 m.), según *Castillo, 2001*, entre la isoyeta 1.000 litros/m² y 1.250 litros/m², recibe precipitaciones máximas anuales del orden de 1.300 litros/m² (*Castillo et al., 1999*), en la línea de cumbres entre el Cerro del Caballo y La Alcazaba, con lo que se puede afirmar que las precipitaciones aumentan al ascender en altitud con un gradiente aproximado de 20 mm. por cada 100 m.

Sánchez-Marañón (1992), ha establecido mediante ecuaciones de regresión, la correlación existente entre cota-precipitación y cota-periodo libre de heladas, tanto para la vertiente sur como norte de Sierra Nevada:

Tabla 4: Correlación cota-precipitación (Sánchez-Marañón, 1992)..

PRECIPITACIÓN (y)	ECUACIÓN DE REGRESIÓN	
	VERTIENTE NORTE	VERTIENTE SUR
MEDIA ANUAL	$y = 281,96 + 0,333x$	$y = 371,18 + 0,289x$
MESES DE VERANO	$y = 9,83 + 0,022x$	Sin datos
MESES DE INVIERNO	$y = 110,66 + 0,141x$	Sin datos

La cota (x), se expresa en metros y la precipitación (y) en mm.

Tabla 5: Correlación cota-periodo libre de heladas (Sánchez-Marañón, 1992)..

ECUACIÓN DE REGRESIÓN	
VERTIENTE NORTE	VERTIENTE SUR
$y_1 = 310,5 - 0,0928x$	$y_1 = 362,3 - 0,0658x$
$y_2 = 272,0 - 0,0927x$	$y_2 = 297,1 - 0,0555x$
$y_3 = 198,0 - 0,1080x$	$y_3 = 186,3 - 0,0413x$

y_1 = medio (días); y_2 =disponible (días); y_3 = mínimo (días); x =cota (metros).

A partir de 2.000 m. aproximadamente, la precipitación es nivosa en al menos un 50 %, y por encima de 2.650 m., el porcentaje aumenta hasta cifras superiores al 85 %. La precipitación en forma de nieve oscila entre el 85-100 % durante los meses comprendidos entre Diciembre y Marzo, 30-70 % en Abril, Mayo, Octubre y Noviembre, y no supera el 10 % para el resto del año.

La nieve actúa como agente erosivo para las plantas, por lo que el porte de las especies en esta zona es rastrero, pero sin embargo, las protege contra la desecación, el frío y la brotación temprana. Frente a la disminución del periodo vegetativo activo que ejerce con su presencia (a 2.000 m. permanece casi 6 meses y a 3.000 m. casi 9 meses) (Blanca, 1991), hace aumentar la temperatura bajo ella, debido a la reflexión de los rayos solares, por lo que mantiene el calor del suelo y aporta agua al derretirse (ver **Figura 22**). Así, algunas especies, llamadas quionófilas (Blanca, 1991), necesitan pasar largas temporadas bajo la nieve para poder germinar y crecer.

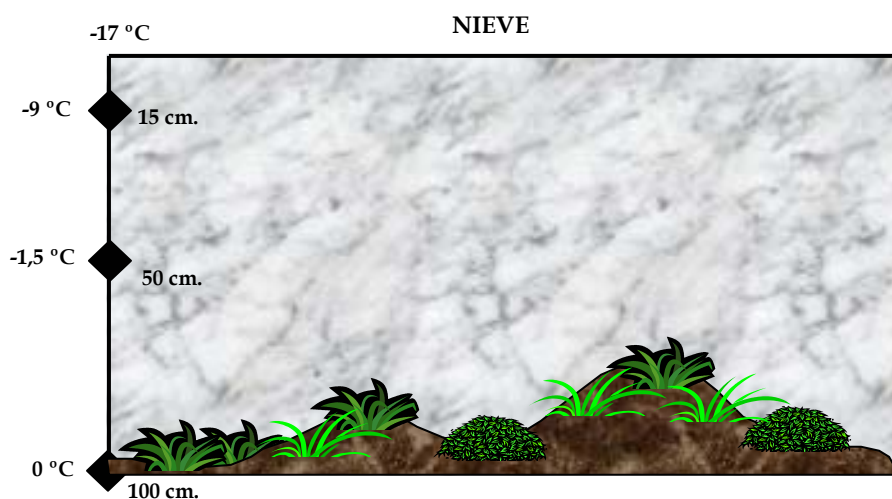


Figura 22. Ejemplo de las temperaturas que posee el interior de un manto nivoso suponiendo una temperatura exterior determinada (Blanca, 1991).

1.3.2.5.6) TEMPERATURAS EN LA ESTACIÓN DE ESQUÍ

Al igual que para el resto de zonas de alta montaña de Sierra Nevada, las características termométricas de las pistas de esquí son propias de un clima mediterráneo de alta montaña, con una temperatura media anual en torno a los 3 °C, una media en verano de unos 12 °C, y una media en invierno de -3 °C, que en ocasiones puede alcanzar los -6 °C e incluso -9 °C (Ortega & Jiménez, 1999). Estos mínimos se asocian a situaciones ciclónicas con fuertes gradientes térmicos verticales y con circulación del Nordeste, Norte, Noroeste y Oeste ligada a masas de aire ártico y polar (Castillo Requena, 1989). En condiciones térmicas tan extremas, el riesgo de heladas nocturnas se produce durante todo el año, incluso en verano. Este hecho, provoca un efecto importante sobre la geomorfología de la zona (periglacialismo), las comunidades vegetales y las condiciones de la nieve, especialmente durante la temporada de esquí en el que el paso constante de maquinaria y esquiadores la endurecen aún más.

Estas variaciones térmicas disminuyen conforme se asciende en altitud, por lo que existen diferencias en el gradiente térmico altitudinal en función de que se trate de la vertiente norte, mucho más fría, o la vertiente sur (el gradiente térmico anual es de 0,6 °C por cada 100 m. en la umbría, y de 0,48 °C en la solana). Según Messerli (1965) y Rodríguez-Laiz (1988), la diferencia en el gradiente térmico estacional que presenta Sierra Nevada es aún más relevante; así, por cada 100 m. de altitud, la temperatura varía 0,58 °C en Diciembre, mientras que en Julio la variación es de 0,81 °C.

Posteriormente, Sánchez-Marañón (1992), también ha actualizado mediante ecuaciones de regresión esta correlación cota-temperatura tanto para la vertiente norte como para la sur de la Sierra:

Tabla 6: Correlación cota-temperatura (Sánchez-Marañón, 1992).

TEMPERATURA (y)	ECUACIÓN DE REGRESIÓN	
	VERTIENTE NORTE	VERTIENTE SUR
MEDIA ANUAL	$y = 18,45 - 0,0061x$	$y = 19,97 - 0,0059x$
MESES DE VERANO	$y = 26,97 - 0,0060x$	$y = 21,70 - 0,0054x$
MESES DE INVIERNO	$y = 10,56 - 0,0055x$	$y = 13,97 - 0,0059x$

La cota (x), se expresa en metros y la temperatura (y) en grados centígrados.

El Centro de Control de CETURSA, ha tomado datos de temperatura en las diferentes estaciones meteorológicas repartidas por la estación de esquí, durante el periodo que dura la temporada de esquí (meses de noviembre-abril) que ilustran sobre las extremas condiciones térmicas a las que se ven sometidas las plantas durante el periodo invernal.

Tabla 7. Datos de Temperatura en la estación de esquí. Meses de Noviembre a Abril (CETURSA, Com. Pers.,2004b).

TEMPERATURAS EN EL PERIODO DE TEMPORADA DE ESQUÍ COMPRENDIDA ENTRE 1984-85 a 2003-2004																								
AÑOS	Tmax.		Tmed.		Tmin.		Tmax.		Tmed.		Tmin.		Tmax.		Tmed.		Tmin.		Tmax.		Tmed.		Tmin.	
	Tmax.	Tmin.	Tmax.	Tmin.	Tmax.	Tmin.	Tmax.	Tmin.	Tmax.	Tmin.	Tmax.	Tmin.	Tmax.	Tmin.	Tmax.	Tmin.	Tmax.	Tmin.	Tmax.	Tmin.	Tmax.	Tmin.	Tmax.	Tmin.
1984-85	4,6	2,1	-0,4	3,2	0,6	-2,1	-0,5	-3,0	5,5	5,2	1,2	-2,8	3,0	-1,5	-6,0	7,9	3,2	-1,5	3,9	0,4	-3,1			
1985-86	2,8	-0,3	-3,4	1,8	-1,6	-5,0	0,9	-2,9	-6,7	-4,7	-7,6	-10,5	0,6	-3,2	-7,0	-0,9	-4,6	-8,3	0,1	-3,4	-6,8			
1986-87	6,8	3,1	-0,6	4,6	1,1	-2,4	1,6	-1,8	-5,1	1,6	-2,3	-6,1	6,1	2,4	-1,4	9,0	5,4	1,8	5,0	1,3	-2,3			
1987-88	6,2	2,8	-0,6	3,5	0,7	-2,1	2,5	-0,6	-3,7	2,6	-1,0	-4,5	6,6	2,5	-1,7	6,0	2,5	-1,0	4,6	1,2	-2,3			
1988-89	6,8	4,3	1,7	7,6	3,6	-0,5	2,9	-0,5	-3,8	3,7	0,2	-3,4	8,0	4,2	0,4	3,3	0,3	-2,7	5,4	2,0	-1,4			
1989-90	3,7	0,0	-3,7	2,7	0,1	-2,5	2,0	-2,0	-5,9	9,4	5,8	2,1	7,7	3,7	-0,3	3,5	0,2	-3,2	4,8	1,3	-2,3			
1990-91	6,7	3,6	0,4	2,9	-0,2	-3,3	3,8	0,0	-3,8	0,8	-2,7	-6,2	3,7	0,6	-2,6	4,8	1,2	-2,4	3,8	0,4	-3,0			
1991-92	6,6	3,3	0,0	5,1	1,8	-1,5	1,4	-2,0	-5,3	4,7	0,9	-2,9	3,9	0,3	-3,4	6,8	2,2	-2,5	4,8	1,1	-2,6			
1992-93	8,1	4,5	0,9	1,3	-2,0	-5,3	5,0	1,0	-3,1	0,1	-3,5	-7,0	3,8	-0,5	-4,8	2,8	-0,9	-4,5	3,5	-0,2	-4,0			
1993-94	1,8	0,3	-1,2	4,6	1,8	-1,0	1,2	-1,7	-4,6	0,3	-2,3	-4,8	5,4	2,5	-0,4	2,9	0,4	-2,1	2,7	0,2	-2,4			
1994-95	6,5	4,5	2,4	4,2	1,6	-1,0	2,3	-0,3	-2,9	1,9	-0,7	-3,3	3,0	0,4	-2,3	3,6	0,7	-2,2	3,6	1,0	-1,6			
1995-96	5,3	3,1	0,8	1,3	-0,8	-2,8	0,4	-2,0	-4,3	-0,2	-3,8	-7,3	3,4	0,0	-3,4	5,1	2,4	-0,3	2,6	-0,2	-2,9			
1996-97	4,9	2,5	0,0	0,5	-1,5	-3,5	0,4	-2,3	-5,0	5,4	2,2	-0,5	6,5	2,5	-0,8	6,0	2,7	-0,1	4,0	1,0	-1,7			
1997-98	3,6	1,3	-0,9	3,9	1,0	-1,7	2,6	0,1	-2,5	4,2	1,7	-0,7	5,8	2,5	-0,8	3,2	0,4	-2,4	3,9	1,2	-1,5			
1998-99	5,8	3,2	0,9	3,7	0,8	-2,3	2,2	-0,9	-3,8	1,2	-1,7	-4,3	2,5	-0,7	-3,6	6,2	2,9	-0,1	3,6	0,6	-2,2			
1999-00	3,3	0,4	-2,3	3,2	0,4	-2,4	0,3	-2,4	-4,9	6,3	3,1	0,5	4,5	1,4	-1,2	3,3	0,1	-3,1	3,5	0,5	-2,2			
2000-01	3,8	0,8	-1,9	2,5	-0,2	-2,7	1,2	-1,9	-4,4	1,5	-1,5	-4,1	5,0	2,2	-0,8	6,6	3,9	1,1	3,4	0,6	-2,1			
2001-02	3,9	1,4	-1,2	4,6	1,3	-2,0	4,5	0,3	-4,0	2,6	0,9	-0,7	3,7	0,5	-2,1	7,2	2,5	-1,1	4,4	1,1	-1,9			
2002-03	5,2	1,9	-1,5	4,7	0,9	-2,4	0,3	-3,1	-6,7	2,3	-2,2	-6,4	6,2	1,6	-1,7	7,4	2,5	-1,0	4,3	0,3	-3,3			
2003-04	6,0	2,1	-1,3	2,9	-0,3	-3,3	5,0	1,1	-2,4	3,5	-0,7	-3,7	4,4	-0,1	-3,5	8,5	1,6	-3,7	5,0	0,6	-3,0			
MEDIA	5,1	2,2	-0,6	3,4	0,5	-2,5	2,0	-1,2	-4,4	2,6	-0,7	-3,8	4,7	1,1	-2,4	5,2	1,5	-2,0	3,8	0,5	-2,6			

Figura 23. Temperaturas medias en Sierra Nevada durante el periodo de duración de la temporada de esquí (Alt. 2.550 m). Periodo 1984-85 a 2003-2004 (CETURSA, Com. Pers., 2004b).

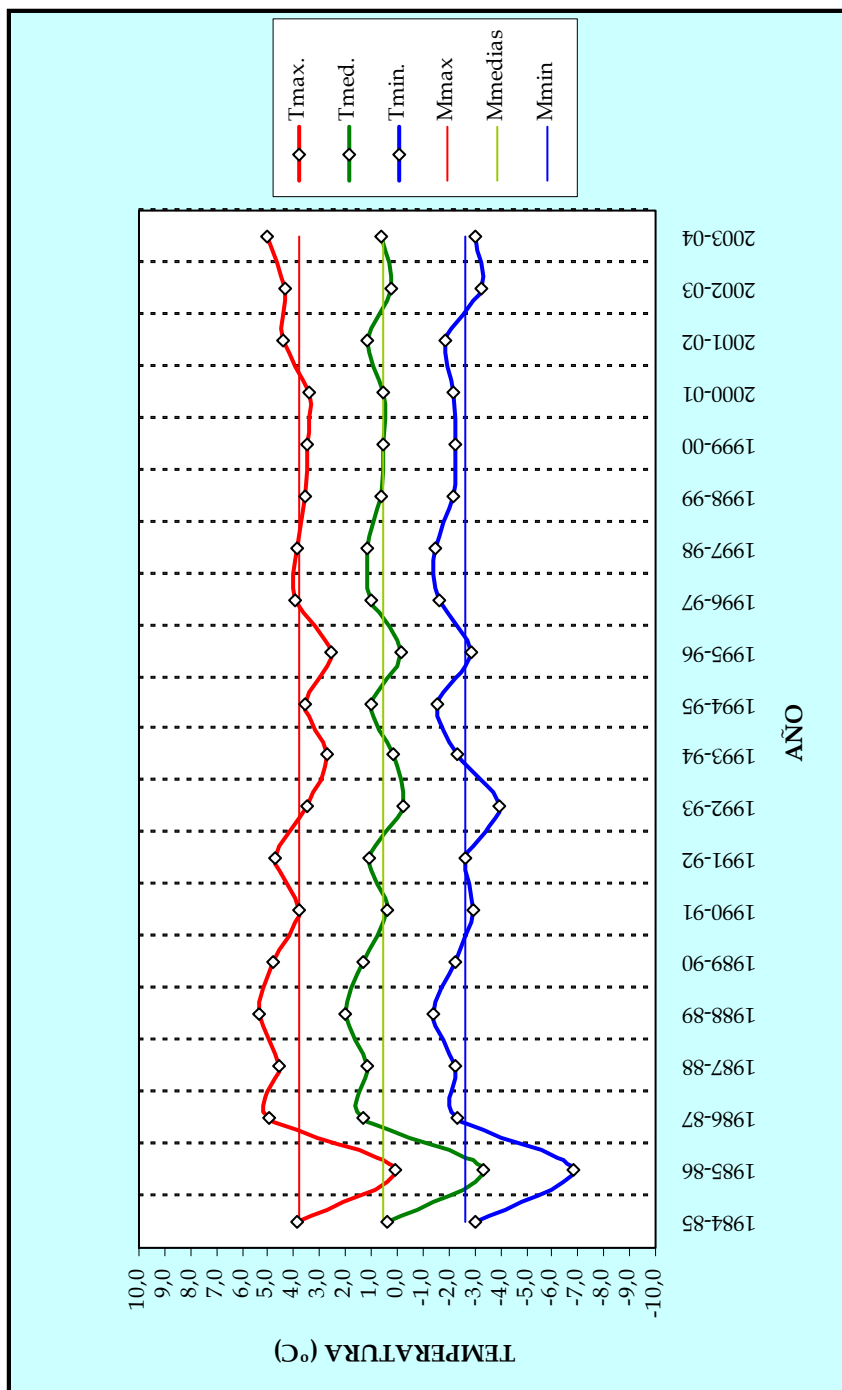
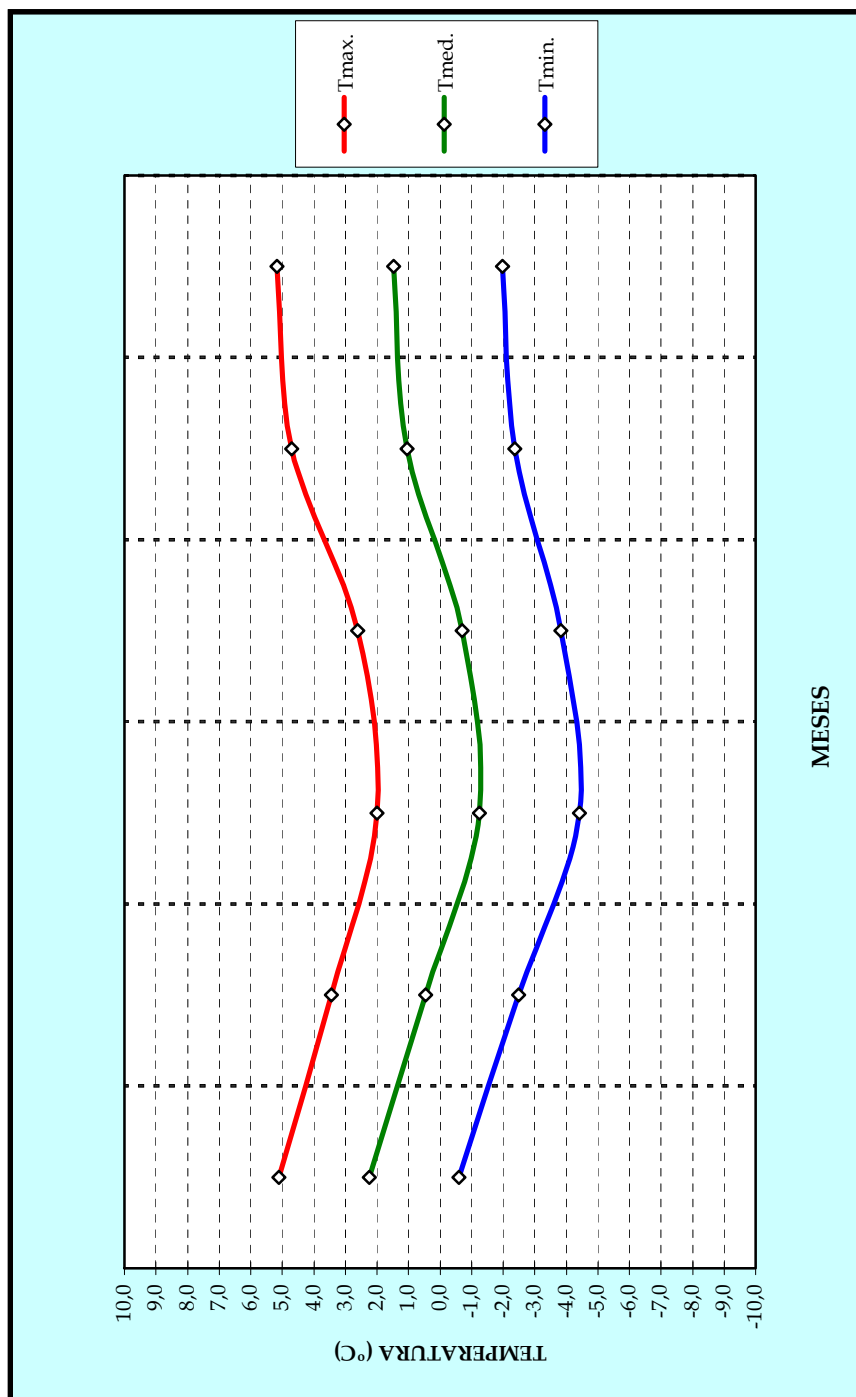


Figura 24. Temperaturas medias mensuales en Sierra Nevada durante el periodo de duración de la temporada de esquí (Alt. 2.550 m).
Periodo 1984-85 a 2003-2004 (CETURSA, Com. Pers., 2004b).



1.3.2.5.7) EVAPOTRANSPIRACIÓN

En una zona como Sierra Nevada, donde la mayor parte de las precipitaciones es en forma de nieve, la estimación de la evapotranspiración por métodos convencionales resulta compleja. Sin embargo, para llegar a una cifra aproximada, se han tomado como referencia los valores calculados por Cernusca (1986), en el dominio esquiable de Heiligenblut, en los Alpes de la parte central de Suiza, donde para una altitud de 2.500 m. se obtuvo como índice de evapotranspiración un 14 % de la precipitación, y de Sánchez-Marañón (1992), en su estudio en Sierra Nevada, que ha realizado el balance hídrico de determinados suelos a distintas altitudes, obteniendo como resultados (en mm.) de Evapotranspiración Real (ETR), los siguientes:

Tabla 8. Datos de ETR (mm.) en Sierra Nevada a diferentes altitudes (Sánchez-Marañón, 1992).

E.T.R (mm.)	ALTITUD SUELO			
	1.800 m.	2.000 m.	3.000 m.	3.150 m.
MEDIA ANUAL	282,6	307,7	176,1	132
MEDIA MESES DE VERANO	29,3	29,1	30,5	28,1
MEDIA MESES DE INVIERNO	5,3	10,9	0	0

El aumento que podría tener el valor de este parámetro en el área esquiable debido a la diferencia de latitud y un mayor número de horas de insolación, se compensa por la ausencia casi total de vegetación forestal (Ortega, 1989). Estas condiciones de xericidad debido a la solidez de las precipitaciones junto a la sequedad veraniega propia de los climas mediterráneos, produce sequedad fisiológica para las plantas y cambia los ritmos de la escorrentía (Pulido, 1989).

1.3.3) EL MEDIO BIÓTICO

1.3.3.1) EDAFOLOGÍA

Sierra Nevada presenta un amplio abanico de suelos. La identificación de los mismos, y especialmente, su relación con la vegetación, ha sido plasmada en importantes trabajos (Alias & Pujalte, 1967; Delgado, 1982; Delgado *et al.*, 1982; Valle, 1985; Gil *et al.*, 1986; Aguilar *et al.*, 1987, 1996). Las asociaciones principales se dan sobre las rocas carbonatadas, que presentan como resultado suelos ricos en bases, y sobre las rocas silíceas o descarbonatadas, que originan suelos ácidos. *Litosoles, Regosoles, Cambisoles y Ránker*, son los tipos que con mayor frecuencia soportan las especies vegetales, por encima de los 2.000 m. de altitud, y generalmente de carácter ácido (*suelos dístricos*), con un grado de saturación menor del 50 %. Son suelos con tasas de infiltración elevadas y bajas capacidades de retención, lo que limita considerablemente la esorrentía y favorece el exceso de agua (Simón *et al.*, 1996). Como consecuencia de la presencia de la estación de esquí, se han producido, especialmente en el último decenio, alteraciones en algunos de los sustratos, causadas por la intensa actividad antrópica del modelado y acondicionamiento de las pistas.

1.3.3.2) EDAFOLOGÍA EN LA ESTACIÓN DE ESQUÍ

La distribución y propiedades de los suelos dependen de una serie de aspectos estrictamente edafológicos, así como de los factores de formación del suelo: Roca madre, relieve, clima, organismos (vegetación) y tiempo (edad del suelo) (Delgado, 2001).

Los procesos de edafización aumentan con la meteorización química la cual se haya favorecida en condiciones de humedad y temperatura elevadas. Así, estos fenómenos serán más intensos cuanto más favorables sean estas condiciones, es decir, cuanto más baja sea la cota altitudinal. Al ascender en altitud se intensifican los fríos invernales y la sequedad estival, lo que ralentiza dichos procesos de meteorización química. Además, el clima también condiciona la vegetación, con lo que en la estación de esquí, con una cota media de 2.700 m., se pasa de un piornal a un pastizal poco denso, por lo que los efectos sobre la estabilización e incorporación de materia orgánica al suelo son prácticamente nulos (Simón *et al.*, 1994).

Ambos procesos, meteorización química y acumulación de materia orgánica condicionada por la vegetación, determinan la distribución de suelos en Sierra Nevada. Cuando dominan los procesos de meteorización física y están escasamente representados los anteriores, se produce una intensa crioclastia y la formación de superficies rocosas y pedregosas. De forma genérica, en la estación de esquí se pueden diferenciar las siguientes suelos (Simón & Sánchez, 1989; Simón *et al.*, 1993; Aguilar *et al.*, 1996) (**Plano n° 11**):

- ✓ **CAMBISOLES CRÓMICOS:** Ocupa una extensión pequeña dentro de la estación de esquí, en zonas rocosas y pedregosas, representa un sustrato relativamente rico en bases por contaminación a partir de los cercanos materiales alpujárrides y unas cotas no demasiado elevadas, que posibilitan un lavado reducido. El suelo dominante es el *cambisol crómico*, que se presenta sobre rocas ácidas y básicas nevado-filábrides, con pendientes variables a unos 50-75 cm. de profundidad. En las zonas más erosionadas, generalmente sobre esquistos, aparecen inclusiones de *regosoles eútricos*. También se presenta en ocasiones con *cambisoles eútricos* o *phaeozems háplicos*.

- ✓ **CAMBISOLES HÚMICOS**, desarrollados sobre los materiales morrénicos situados por debajo de la cota de 2.700 m., lo que permite que sobre ellos se implante el piornal. El elevado aporte de materia orgánica da lugar a la formación de un potente horizonte úmbrico, favoreciéndose el desarrollo de la estructura y elevando la capacidad de retención de humedad. Por otra parte, su cobertura y fuerte enraizamiento fijan y protegen al suelo de la erosión, efecto éste que entre los pies de planta sigue ejerciendo la cobertura pedregosa. Junto al epipedon úmbrico es muy frecuente encontrar un horizonte Bw que cumple los requisitos del cámbico, lo que da al suelo la categoría de *Cambisol húmico*. No obstante, la diferente cobertura vegetal que se da en la superficie de esta unidad hace que en ocasiones el epipedon no tenga el suficiente espesor como para ser como úmbrico, con lo que pasaría a ser *Cambisol* o *Regosol dístrico* en función de que tenga o no un horizonte cámbico subsuperficial. También tiene otras inclusiones como *cambisoles eútricos*, *gleysoles húmicos*, *phaeozems háplicos* o *rankers*.

- ✓ **PHAEOZEMS HÁPLICOS**: Son suelos desarrollados normalmente sobre micaesquistos y cuarcitas, que se caracterizan por la presencia del epipedón *móllico*, y están protegidos por una densa vegetación natural en forma de matorral-retamal. Las principales inclusiones de este suelo son los *regosoles eútricos*, consecuencia del aterrazamiento sufrido para las repoblaciones de pinares y *cambisoles eútricos* y *húmicos*.

- ✓ **REGOSOLES DÍSTRICOS**: Asociados con zonas de gran inestabilidad mecánica como son derrubios de gravedad, conos de avalancha y zonas de depósito morrénico de estabilidad alterada. Su inestabilidad es la causa directa de la juventud y escasa evolución de sus suelos. Son suelos ácidos, pedregosos o muy pedregosos, con poco material fino y una textura que varía de franco arenosa a arenosa franca. El bajo contenido en elementos

finos unido a las pendientes fuertes sobre las que se conforma esta unidad, hace que sean suelos de rápido drenaje y escasa capacidad de retención, lo que condiciona largos periodos de sequía que limitan la implantación de la vegetación. Los suelos dominantes son *Regosoles dístricos*, con inclusiones de *cambisoles dístricos*, *litosoles* o *gleysoles húmicos*.

- ✓ **REGOSOLES EÚTRICOS:** Suelos desarrollados sobre cuarcitas y esquistos cuarcíticos, se da desde pendientes moderadas (15-20 %) hasta fuertes (45 %). Suelen estar erosionados por lo que los suelos dominantes son pedregosos y poco evolucionados, con un epipedón *ótrico* como único horizonte de diagnóstico. Las inclusiones más habituales son *cambisoles eútricos*, que se desarrollan sobre zonas especialmente protegidas, *phaeozems háplicos* y *regosoles litosólicos*.

- ✓ **ROCAS Y PIEDRAS (*Leptosoles líticos*):** Agrupa todas aquellas áreas rocosas en las que los suelos muestran poca potencia, muy pedregosos y sometidos a fuerte erosión. Son suelos esqueléticos, de textura gruesa, y con baja capacidad de cambio, en ocasiones con un contacto lítico dentro de los primeros 10 cm., por lo que se pueden encuadrar en la categoría de *Leptosoles líticos*.

1.3.3.3) BIOGEOGRAFÍA

Desde el punto de vista corológico, Sierra Nevada no constituye una unidad homogénea. Todo el territorio pertenece a la Subregión Mediterránea Occidental de la Región Mediterránea, apareciendo dos Provincias Biogeográficas en el macizo, la Provincia Bética y la Provincia Murciano-Almeriense (Rivas-Martínez, 1987). La sectorización de estas zonas, que se lleva a cabo basándose en el estudio de la

corología de diferentes especies vegetales (Molero & Pérez-Raya, 1987; Molero, 1988), presenta cuatro sectores: *Nevadense* (donde se desarrolla este trabajo) y que corresponde con el núcleo central del macizo, *Malacitano-Almijareense* (Orla caliza al este y noroeste del sector nevadense), *Alpujarreño-Gadoreense* (franja caliza al sur del sector nevadense) y puntualmente el sector *Almeriense*, en la parte más oriental.

Respecto a los termotipos (Rivas-Martínez, 1987), caracterizados por distintos valores de temperatura, en Sierra Nevada están representados el *termomediterráneo* (T_m 17-19 °C), que corresponde a las zonas basales, con influencia costera y escasas heladas; el *mesomediterráneo* (T_m 13-17 °C), caracterizado por la presencia de heladas en invierno y sequía estival muy acusada; el *supramediterráneo* (T_m 8-13 °C), que representa al piso de media montaña, con temperaturas muy bajas en el invierno, pero más suaves en verano que en el mesomediterráneo, por lo que es posible la presencia de especies caducifolias y marcescentes (semicaducas); el *oromediterráneo*, (T_m 4-8 °C) piso de alta montaña y donde se encuentra el límite altitudinal de las especies arbóreas, ya que está cubierto de nieve gran parte del invierno; el *crioromediterráneo* ($T_m < 4$ °C), ocupado por la nieve de 6-8 meses al año y corresponde a las zonas de cumbres. Este es el piso más original de Sierra Nevada, donde aparecen la mayor parte de las especies endémicas, raras y/o amenazadas (Lorite, 2002).

En cuanto a los ombrotipos (Rivas-Martínez, 1987), definidos por rangos de precipitación, aparecen el *semiárido*, con menos de 350 mm. de precipitación anual, representado solo en las zonas basales, en concreto en la cuenca del río Adra y en las cuencas medias de los ríos Andarax y Nacimiento; el *seco* (350-600 mm.), que ocupa la mayor parte del piso mesomediterráneo; y el *subhúmedo* (600-1200 mm.), que aparece normalmente por encima de 1400 ó 1500 m. de altitud. Es posible que puntualmente aparezca el *húmedo* (>1200 mm.), aunque faltan estaciones meteorológicas en los lugares donde puede estar presente (Lorite, 2002).

Tabla 9. Relación entre los termotipos, ombrotipos, litologías/suelos, biogeografía y dominios de vegetación en Sierra Nevada (Lorite, 2002).

TERMOTIPOS	OMBROTIPOS	LITOLOGÍA/SUELO	BIOGEOGRAFÍA	DOMINIO
<i>Termomediterráneo</i>	Semiárido	Indiferente	Almeriense Alpujarreño- Gadoreense	LENTISCAL
	Seco	Calizas, filitas, suelos con bases	Alpujarreño- Gadoreense	ENCINAR BASÓFILO
	Semiárido	Indiferente, suelos con bases	Nevadense	COSCOJAR
<i>Mesomediterráneo</i>	Seco	Calizas o filitas, suelos ricos en bases	Alpujarreño- Gadoreense Malacitano- Almijareense	ENCINAR BASÓFILO
		Micaesquistos, cuarcitas y filitas, suelos pobres en bases	Nevadense	ENCINAR ACIDÓFILO
	Subhúmedo sin xericidad estival	Micaesquistos, cuarcitas y filitas, suelos pobres en bases	Nevadense Alpujarreño- Gadoreense	MELOJAR
	Seco/Subhúmedo	Calizo-dolomías, suelos ricos en bases	Alpujarreño- Gadoreense Malacitano- Almijareense	ENCINAR BASÓFILO
<i>Supramediterráneo</i>	Seco/Subhúmedo	Micaesquistos y cuarcitas, suelos pobres en bases	Nevadense	ENCINAR ACIDÓFILO
	Subhúmedo sin xericidad estival	Micaesquistos, cuarcitas y filitas, suelos pobres en bases	Nevadense	MELOJAR
	Subhúmedo/Húmedo	Calizo-dolomías, suelos ricos en bases	Malacitano- Almijareense	PINAR-SABINAR
<i>Oromediterráneo</i>	Subhúmedo/Húmedo	Calizas y calizo- dolomías	Malacitano- Almijareense	PINAR-SABINAR OROMEDITERRÁNEO
	Subhúmedo/Húmedo	Micaesquistos, suelos pobres en bases	Nevadense	ENEBRAL-PIORNAL
<i>Crioromediterráneo</i>	Indiferente	Micaesquistos, suelos pobres en bases	Nevadense	PASTIZAL PSICROXERÓFILO

1.3.3.4) FLORA Y VEGETACIÓN

La flora y vegetación de Sierra Nevada han sido estudiadas con detalle desde el siglo XIX, con la publicación de las obras de Boissier (Boissier, 1839-1845). Existen más de 2.000 plantas vasculares (entre especies y subespecies), constituyendo casi el 30 % de la flora peninsular española, con una extensión del 0,4 % de esta área, y el 7 % de la Región Mediterránea, con una extensión inferior al 0,01 % de la misma (Blanca, 2002). De este importante número de plantas vasculares, más de 80 son endémicas de Sierra Nevada, especialmente en la zona de cumbres, donde el porcentaje de endemismos se eleva por encima del 30 %, o exclusivos nichos ecológicos como los roquedos y cascajares, en los que éste se eleva hasta el 80 %. El número de especies catalogadas en Sierra Nevada que aparecen en alguna de las Categorías de Amenaza del Libro Rojo publicado por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN, 1994) y que coinciden con las que aparecieron en el “Libro Rojo de la Flora Silvestre Amenazada de Andalucía” (Blanca *et al.*, 1999, 2000) es de 123 táxones (8 en peligro crítico, 20 en peligro y 95 vulnerables, lo que representa casi el 7 % del total (Blanca, 2002).

Actualmente, en el territorio que abarca el macizo nevadense, se distinguen tres tipos principales de vegetación (Molero *et al.*, 1992; Lorite, 2002; Valle *et al.*, 2003).

1. ***Climatófila***: Aparece en áreas cuyo único aporte de agua es el de la lluvia, y es la tipología de vegetación donde se incluyen las especies de este trabajo.
2. ***Edafoxerófila***: Situada en zonas xéricas debido a factores limitantes como la topografía o los sustratos.
3. ***Edafohigrófila***. Vegetación que aparece en zonas de impluvio debido a las aguas procedentes de escorrentía.

En Sierra Nevada se presentan 154 tipos de comunidades vegetales, de las cuales 17 son de bosque, 36 de matorral, 61 de pastizales y herbazales, 16 de vegetación nitrófila y subnitrófila, 19 de formaciones rupícolas y 5 de carácter acuático (sumergidas). Las 154 comunidades de vegetación actual han sido reagrupadas en los 25 términos para poder realizar una mejor comprensión de los datos, y son expuestas en la tabla siguiente:

Tabla 10. Principales Comunidades Vegetales presentes Sierra Nevada y su distribución superficial.
(TECNA, S. L.-Junta de Andalucía, 2002).

COMUNIDADES VEGETALES	DISTRIBUCIÓN SUPERFICIAL (%)
FORMACIONES ANTRÓPICAS	
Pinares de repoblación	21,9
Cultivos de diversa naturaleza	7,2
Bolinar-cantuesales	4,5
Humedales y bojares propios de cultivos abandonados	3,2
Lastonares	2,6
Zonas urbanas o antropizadas	1,2
Pastizales nitrófilos	0,6
<i>Total formaciones antrópicas</i>	41,2
FORMACIONES SERIALES	
Romeral-tomillares	8,5
Piornal-retamares	7,0
Espartales	2,2
<i>Total formaciones seriales</i>	17,7
FORMACIONES NATURALES	
Encinar acidófilo (<i>Adenocarpus-Quercetum rotundifoliae</i>)	6,4
Encinar mesomediterráneo basófilo (<i>Paeonio-Quercetum rotundifoliae</i>)	0,1
Encinar supramediterráneo basófilo (<i>Berberido-Quercetum rotundifoliae</i>)	0,1
Enebral-piornales (<i>Genisto-Juniperetum nanae</i>)	16,8
Espinares, gayubares, .. (<i>Lonicero-Berberidion, Pruno-Rubion ulmifoliae, Asparago-Rhamnion</i>)	0,7
Lagunas y embalses	0,1
Piornal basófilo (<i>Astragalo-Festucetum hystricis</i>)	0,2
Pastizales higrófilos	0,9
Pastizales psicroxerófilos (<i>Ptilotrichion purpurei, Hieracio-Plantaginion radicatae</i>)	8,4
Pinares autóctonos (<i>Pinus sylvestris nevadensis, Pinus pinaster acutisquama</i>)	0,3
Pinares de repoblación con quercíneas.	0,3
Robledal (<i>Adenocarpus-Quercetum pyrenaicae</i>)	1,1
Roquedos y pedregales	4,0
Sabinares (<i>Daphno-Pinetum sylvestris</i>)	0,1
Saucedas, adelfares y tarajales.	0,7
<i>Total formaciones naturales</i>	41,4

Tal y como muestra el cuadro anterior, las principales comunidades vegetales que se distribuyen en Sierra Nevada, sin tener en cuenta las formaciones introducidas por el hombre, son los encinares y melojares en los pisos bioclimáticos inferiores (termo-meso- y supramediterráneo), a los que acompañan formaciones de matorral como espinales, escobonales, espartales, jarales, romerales, tomillares, retamales, etc. En los pisos superiores (oro- y crioromediterráneo) y a cotas más elevadas aparecen los pinares de alta montaña y el enebro-piornal. Es en estas zonas donde las especies adoptan una peculiar forma almohadillada para preservarse de las bajas temperaturas invernales y los helados vientos. En los múltiples cursos de agua que discurren por el macizo, aparecen series higrófilas, formadas por los bosques de riparias, saucedas, alisedas, fresnedas y zarzales, pero especialmente por los pastizales de alta montaña, los exclusivos “borreguiles”, propios de suelos húmedos y donde se localizan numerosas especies endémicas de Sierra Nevada. Finalmente, aparecen también varias especies exclusivas, por las adaptaciones que han necesitado adquirir para sobrevivir, dentro del dominio de la vegetación edafoixerófila, constituida sobre dolomías kakiritizadas o brechoides y que representan una de las formaciones más originales de todo el macizo.

Este importante grupo de comunidades se estructura en 16 series de vegetación, de las cuales 11 son de carácter climatófilo, 5 son geoseries edafohigrófilas y 1 es de tipo edafoixerófilo (Valle *et al.*, 2003).

A continuación se representa la localización altitudinal de los distintos termotipos, bioindicadores y fisonomía de la vegetación asociada a ellos (Lorite, 2002):

Tabla 11. Localización altitudinal de los distintos termotipos, bioindicadores y fisonomía de la vegetación asociada a ellos (Lorite, 2002):.

TERMOTIPOS	ALTITUD (aprox.)	BIOINDICADORES	FISONOMÍA
Termomediterráneo	Hasta 600 m.	<ul style="list-style-type: none"> ✓ <i>Ceratonía siliqua</i> ✓ <i>Osyris quadripartita</i> ✓ <i>Aristolochia baetica</i> ✓ <i>Lavandula multifida</i> ✓ Cultivos de cítricos y subtropicales 	Planifolios esclerófilos
Mesomediterráneo	600-1.500 m.	<ul style="list-style-type: none"> ✓ <i>Retama sphaerocarpa</i> ✓ <i>Cistus clusii</i> ✓ <i>Stipa tenacísima</i> ✓ <i>Chronanthus biflorus</i> ✓ <i>Cistus monspeliensis</i> ✓ <i>Cytisus grandiflorus</i> ✓ <i>Cistus ladanifer</i> ✓ <i>Pistacia terebinthus</i> ✓ <i>Rosmarinus officinalis</i> ✓ <i>Phlomis lychnitis</i> (todos se presentan además en el piso inferior, pero no en el superior) ✓ Cultivos de olivos y almendros 	Planifolios esclerófilos
Supramediterráneo	1.500-1.900 m.	<ul style="list-style-type: none"> ✓ <i>Erinacea anthyllis</i> ✓ <i>Berberis hispanica</i> ✓ <i>Bupleurum spinosum</i> ✓ <i>Thymus gadorensis</i> ✓ <i>Phlomis crinita</i> ✓ <i>Prunus ramburii</i> 	Planifolios esclerófilos, perennifolios y marcescentes
Oromediterráneo	1.900-2.900 m.	<ul style="list-style-type: none"> ✓ <i>Thymus serpylloides</i> ✓ <i>Sideritis glacialis</i> ✓ <i>Genista versicolor</i> ✓ <i>Cytisus galianoi</i> ✓ <i>Leontodon boryi</i> ✓ <i>Juniperus communis</i> subsp. <i>nana</i> ✓ <i>Astragalus sempervirens</i> subs. <i>nevadensis</i> ✓ <i>Arenaria pungens</i> ✓ <i>Arenaria tetraquetra</i> subsp. <i>amabilis</i> ✓ <i>Hormathophylla spinosa</i> ✓ <i>Anthyllis vulneraria</i> subsp. <i>pseudoarundana</i> 	Aciculifolios y caméfitos pulvinulares
Crioromediterráneo	> 2.900 m.	<ul style="list-style-type: none"> ✓ <i>Festuca clementei</i> ✓ <i>Erigeron frigidus</i> ✓ <i>Viola crassiuscula</i> ✓ <i>Papaver lapeyrousianum</i> ✓ <i>Linaria glacialis</i> ✓ <i>Ranunculus glacialis</i> ✓ <i>Hormathophylla purpurea</i> 	Pastizal psicixerófilo

1.3.3.5) FLORA Y VEGETACIÓN EN LA ESTACIÓN DE ESQUÍ

(ver **Planos n° 12 y n° 13**)

Debido a las peculiaridades biogeográficas, bioclimáticas y florísticas de Sierra Nevada, las comunidades vegetales también son especialmente originales y numerosas (López-Nieto *et al.*, 1996). A grandes rasgos, por lo que a continuación se describe la vegetación más representativa en torno a la zona donde se ubica la estación de esquí "Solynieve". Para un estudio más exhaustivo de la vegetación se pueden consultar numerosos trabajos como los realizados por Losa Quintana *et al.*, 1986; Pérez-Raya *et al.*, 1990; Molero *et al.*, 1992, 1996; Lorite, 2002 ó Valle *et al.*, 2003.

- VEGETACIÓN CLIMATÓFILA (Molero *et al.*, 1992, 1996; Lorite, 2002; Valle *et al.*, 2003).

1) PISO CRIOROMEDITERRÁNEO

1.1) PASTIZALES DE ALTA MONTAÑA

El pastizal psicroxerófilo (de frío y sequía) pertenece a la **Serie crioromediterránea nevadense silicícola de *Festuca clementei*: *Erigeronto frigidí-Festuceto clementei* S.** (Valle *et al.*, 2003). Es la serie característica de las altas cumbres de Sierra Nevada, y aparece por encima de los 2.800-3.000 m. de altitud (**Plano n° 14**). En esta zona, las extremas condiciones existentes (innivación, vientos, xericidad, insolación,..) determinan el tipo de vegetación, imposibilitando la aparición de vegetación arbórea o arbustiva de forma estable, con lo que el grado de cobertura de la misma es muy escaso, presentando las especies importantes adaptaciones al medio. De este modo, la etapa madura de la serie está formada por un pastizal que representa la mayoría de los elementos endémicos de Sierra Nevada. Dominan las gramíneas y pequeñas matas (nanocaméfitos y hemicriptófitos), con endemismos como *Festuca*

clementei, *Artemisia granatensis*, *Viola crassiuscula*, *Gentiana alpina*, *Erigeron frigidus*, *Papaver lapeyrousianum*, etc. Dentro de este pastizal hay que diferenciar algunas comunidades en función de los materiales sobre los que se asientan. Así, sobre suelos básicos aparecen especies como *Erodium cheilanthifolium*, *Arenaria pungens* subsp. *pungens*, etc. Sobre pedregales y rocas horizontales con suelos poco desarrollados (Leptosoles), aparece *Hormathophylla spinosa*.

En laderas soleadas y con mayor pendiente, domina el pastizal-lastonar de *Festuca pseudoskia* y *Festuca paniculata* subsp. *moleri*.

Los canchales móviles instalados sobre fuertes pendientes en pedregales procedentes de la criofracturación, están muy extendidos en este piso, y aunque el grado de cobertura vegetal es muy escaso, las especies presentes se han adaptado para poder resistir estas condiciones mediante largas raíces, tallos delgados y alargados y yemas muy localizadas. *Viola crassiuscula*, *Reseda complicata*, *Senecio nevadensis*, *Linaria glacialis* o la altamente amenazada, *Arenaria nevadensis* son algunas de las más significativas.

Finalmente, sobre los roquedos, donde la escasez de suelo es un factor limitante decisivo y prácticamente cada especie desarrolla su propio microhábitat, aparecen endemismos como *Saxifraga nevadensis*, *Holcus caespitosus* o *Chaenorhinum glareosum*.

1.1.2.) PISO OROMEDITERRÁNEO

➤ DOMINIO DE LOS ENEBRALES-PIORNALES

La comunidad del enebral-piornal, pertenece a la **Serie oromediterránea filábrico-nevadense silicícola del enebro rastrero (*Juniperus communis* subsp. *nana*): *Genisto baeticae-Junipereto nanae* S.** Abarca el matorral presente por encima de los 1.800-2.000 m. hasta los 2.800-3.000 m., sobre micasquitos y cuarcitas del Complejo

Nevado-Filábride, de carácter más o menos ácido (**Plano n° 14**). Se manifiesta de un modo muy uniforme en todo el piso oromediterráneo silicícola nevadense. La comunidad clímax es una formación arbustiva de carácter xerófilo-espinoso (piornal), en la que predominan enebros (*Juniperus communis* subsp. *nana* y subsp. *hemispherica*), sabinas (*Juniperus sabina*) y piornos como *Cytisus galianoi*, *Hormathophylla spinosa*, *Erinacea anthyllis* y *Genista versicolor*. Ésta última aparece en las condiciones más xéricas de esta Comunidad y con suelos menos evolucionados (Valle *et al.*, 2003).

Otra de las comunidades representativas de este dominio es el llamado *Lastonar*. Se trata de la comunidad del rompebarrigas (*Festuca indigesta*) (**Arenario-granatensis-Festucetum indigestae**) (Rivas-Martínez, 1964), pastizal duro que se desarrolla en las zonas degradadas del enebral-piornal, y que puede considerarse como estadio terminal o cuasiterminal de la serie de vegetación oromediterráneo nevadense, aunque conserva aún un alto valor antierosivo, dando idea de que a partir de ella podría regenerarse la comunidad climácica (Losa *et al.*, 1986; Pérez-Raya *et al.*, 1990). Además del rompebarrigas, se encuentran otras gramíneas como *Deschampsia flexuosa* subsp. *iberica*, *Avenula laevis* o *Corinephorus canescens*, a las que acompañan entre otras, especies como *Senecio boissieri*, *Leontodon boryi* o *Arenaria tetraquetra* subsp. *amabilis*.

También en esta serie aparecen *tomillares*, en zonas de mayor pendiente y sobre suelos menos desarrollados, donde conviven una gran variedad de especies, en general de bajo porte y escasa cobertura como *Sideritis glacialis*, *Astragalus sempervirens* subsp. *nevadensis*, *Arenaria pungens* subsp. *pungens*, *Thymus serpylloides*, *Acinos alpinus* subsp. *meridionalis* u *Hormathophylla spinosa*.

Comunidades especiales dentro de este piso son los pedregales semifijos, con presencia de *Digitalis purpurea*, *Dactylis juncinella* o *Crepis oporinoides*; zonas

alteradas, generalmente por movimientos de tierras, aparecen los denominados cardales, con especies compuestas espinosas y endémicas como *Carduus carlinoides* subsp. *hispanicus*, *Reseda complicata*, *Eryngium glaciale* o *Verbascum nevadense*; y roquedos y paredes donde se establecen *Draba hispanica*, *Sedum brevifolium* o la amenaza *Moehringia fontqueri*.

➤ DOMINIO DE LOS PINARES-SABINARES RASTREROS SOBRE CALIZAS

Este dominio es escaso en Sierra Nevada ya que ocupa las zonas más elevadas y venteadas de las sierras béticas calizas, generalmente a partir de los 1.900 m., aunque algunas de sus series puede descender en altitud y ocupar áreas supramediterráneas. Se entiende por los alrededores del Dornajo y el Trevenque y la serie que lo identifica es la **serie oromediterránea bética basófila de la sabina rastrera (*Juniperus sabina*): *Daphno hispanicae*-*Pineto nevadensis* S. (= *Daphno oleoidis*-*Pineto sylvestris* S.)** (Valle *et al.*, 2003) (Plano nº 14). La etapa madura de este dominio la constituye el denominado pinar-sabinar, formado por pino silvestre (*Pinus silvestris* subsp. *nevadensis*) y pino salgareño (*Pinus nigra* subsp. *salzmannii*) que forman un estrato arbóreo de estructura abierta, y que acoge en sus huecos un sabinar-espinal, donde aparecen sabina (*Juniperus sabina*), enebro (*Juniperus communis* subsp. *hemisphaerica*), endrino (*Prunus ramburii*), majuelo (*Crataegus monogyna*), durillo dulce (*Cotoneaster granatensis*), agracejo (*Berberis hispanica*) o *Daphne oleoides* subsp. *hispanica*.

Además de esta formación potencial, existen otras comunidades como el piornal calizo, formado por matorrales almohadillados (caméfitos pulviniformes) y espinosos con elementos como *Astragalus granatensis*, *Vella spinosa*, *Erinacea anthyllis*, *Hormathophylla spinosa* o *Bupleurum spinosum*.

Finalmente, aparece una pastizal vivaz formado por pequeñas matas (nanocaméfitos) y hierbas vivaces (hemicriptófitos), donde conviven especies como *Hippocrepis nevadensis*, *Ononis cristata*, *Festuca hystrix*, *Poa ligulata*, *Arenaria armerina* o *Koeleria vallesiana*.

1.2.) VEGETACIÓN HIGRÓFILA (Lorite, 2002)

A partir de los 2.000 m., tanto en los pisos oromediterráneo como crioromediterráneo, aparece la vegetación denominada higrófila, que corresponde fisiológicamente a un pastizal húmedo en verano y cubierto por la nieve durante gran parte del año. Estas formaciones se conocen con el nombre de *borreguiles*, donde el contenido en especies endémicas es alto y tiene muchos elementos boreoalpinos comunes con los Pirineos. Aquí se incluyen además de a estos pastizales, a las comunidades propias de arroyos, fuentes, turberas y aguas nacientes.

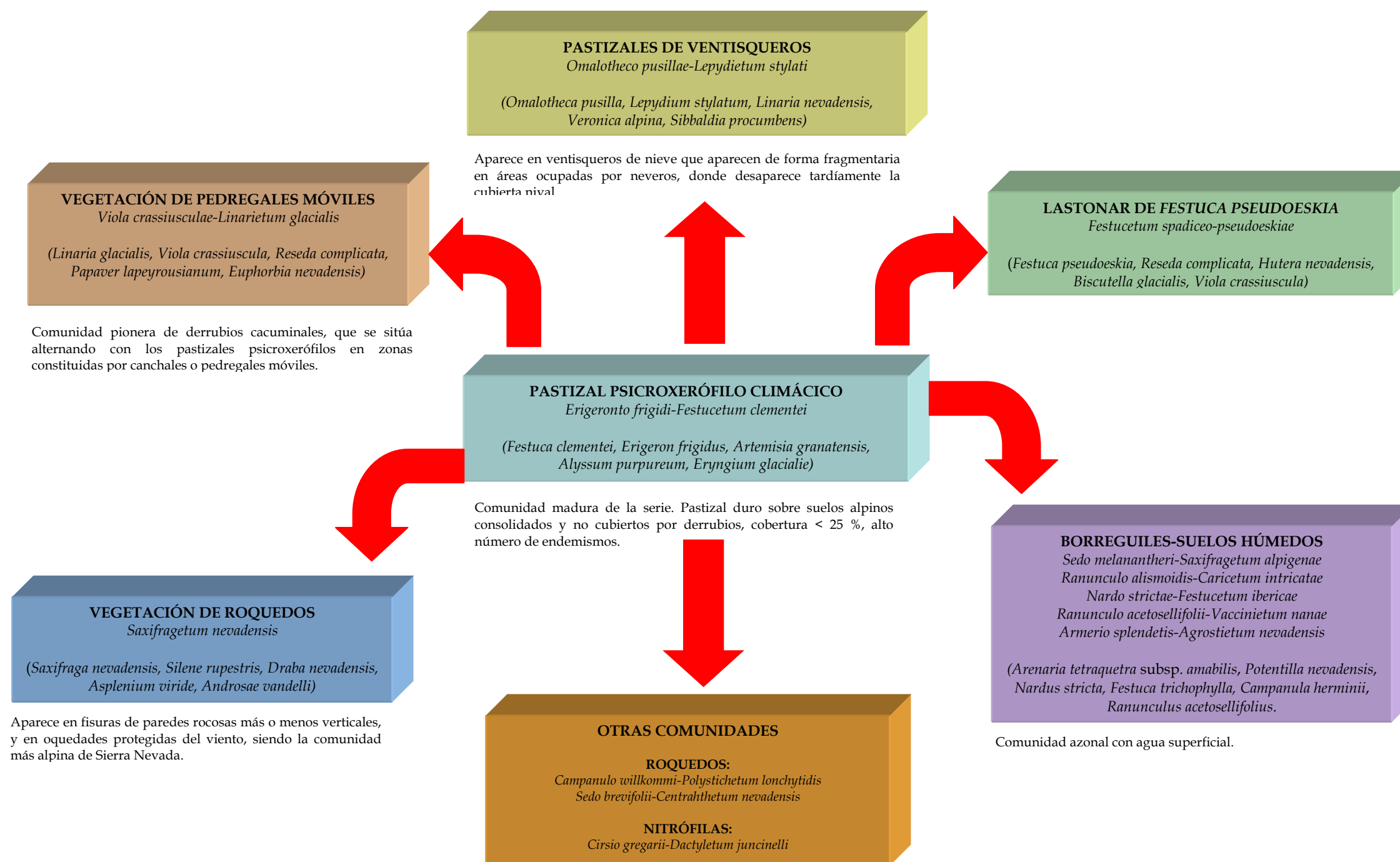
Sobre suelos algo húmedos, se constituye el borreguil seco, donde abundan especies como *Armeria splendens*, *Agrostis nevadensis*, *Plantago nivalis*, *Arenaria tetraquetra* subsp. *amabilis* o *Potentilla nevadensis*. A continuación se encuentra el pastizal denso, situado en zonas de constante humedad durante el verano, con presencia de *Nardus stricta*, *Festuca trichophylla* o *Campanula herminii* y en zonas pedregosas donde se forman promontorios aparece *Vaccinium uliginosum* subsp. *nanum* y *Ranunculus acetosellifolius*.

Las comunidades asentadas sobre las pequeñas zonas de turberas, acogen especies ciperáceas como *Carex intricata*, *Triglochin palustris*, *Eleocharis quinqueflora* o *Festuca frigida*, las cuales viven prácticamente en condiciones anóxicas, típicas de estas formaciones.

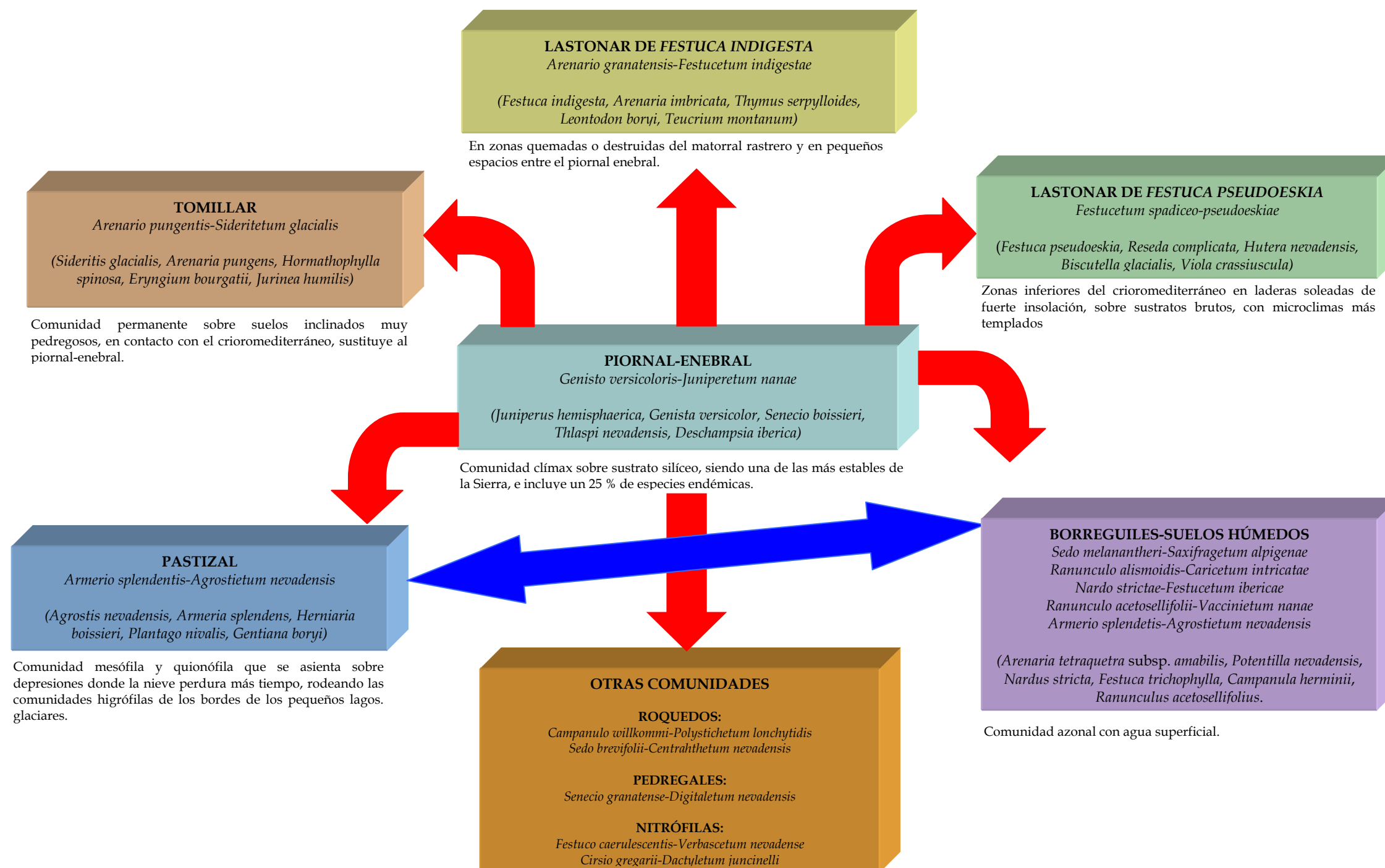
Finalmente, las comunidades de musgos son las más representativas de la vegetación desarrollada en fuentes y cursos de agua, destacando especies como *Philonotis seriata*, *Polytrichum juniperum* y *Brachythecium rivulare*. Estas comunidades forman unas llamativas almohadillas de color verde claro, entre las que aparecen especies como *Saxifraga stellaris* subsp. *alpigena*, *Sedum melanantherum*, *Veronica turbicola* o *Cerastium cerastoides*.

El siguiente esquema resume las distintas comunidades vegetales presentes en la zona de la estación de esquí, algunas de las especies más representativas, los lugares donde se presentan y las relaciones entre ellas (Pérez Raya *et al.*, 1990).

○ PISO CRIOROMEDITERRÁNEO



○ PISO OROMEDITERRÁNEO



1.3.3.6) HÁBITATS

Sierra Nevada posee 71 comunidades vegetales que forman parte de espacios protegidos según la Directiva “Hábitats” (Directiva 92/43/CEE, modificada por la Directiva 97/62/CEE). De éstas setenta comunidades, 60 son de interés general y 11 están catalogadas como de interés prioritario (hábitats de distribución muy reducida o en claro peligro de desaparición). En el conjunto del macizo, son más de 120.000 Has., las que poseen algún tipo de hábitat protegido (de interés general y/o prioritario). El 70 % de Sierra Nevada tiene alguna tipología de hábitat, aunque la mayor parte de estos espacios están clasificados como de interés general.

Tabla 12. Clasificación genérica de los Hábitats de Sierra Nevada (TECNA, S. L. -Junta de Andalucía, 2002).

<i>Directiva Hábitats</i>	<i>Sierra Nevada (ha)</i>	<i>Sierra Nevada (%)</i>
Hábitats sin protección	47.587	27,7
Hábitats de interés general	120.304	70,0
Hábitats de interés prioritario	4.095	2,4

En la siguiente tabla, extraída del actual diagnóstico y revisión del Plan de Ordenación de los Recursos Naturales (PORN) de Sierra Nevada (TECNA, S. L. & Junta de Andalucía, 2002), se expone la tipología de hábitats protegidos de Sierra Nevada, haciendo mención a su clasificación, codificada según la normativa europea, y agrupada en 26 categorías, según los códigos NATURA 2000, así como una breve descripción y distribución del mismo dentro del territorio de estudio, y donde los característicos pastizales de alta montaña, los prados naturales, bosques de galería o encinares y pinares autóctonos tienen una destacada representación.

Tabla 13: Hábitats protegidos en Sierra Nevada (TECNA, S. L.-Junta de Andalucía, 2002).

(En color gris y con (*), *Hábitat Prioritario*. En color rojo, hábitat presente en la estación de esquí). (Ver **Plano n° 15**)

CÓDIGO UE (NATURA 2000)	HÁBITAT ()	DESCRIPCIÓN GENÉRICA
1430	Matorrales halo-nitrófilos (<i>Pegano-Salsoletea</i>).	Tomillares subnitrófilos del sector almeriense.
1510 (*)	Estepas salinas mediterráneas (<i>Limonietalia</i>).	Tomillares del sector almeriense sobre suelos salinos. De distribución puntual.
3120	Aguas oligotróficas con un contenido de minerales muy bajo sobre suelos generalmente arenosos del mediterráneo occidental con <i>Isoetes spp.</i>	Lagunas y acequias de riego. Fundamentalmente en las Lagunas del Padul.
3140	Aguas oligomesotróficas calcáreas con vegetación béntica de <i>Chara spp.</i>	Lagunas y acequias profundas. Esencialmente en las Lagunas del Padul.
3250	Ríos mediterráneos de caudal permanente con <i>Glaucium flavum</i> .	Ramblas y cursos de agua permanente.
3260	Ríos, de pisos de planicie a montano con vegetación de <i>Ranunculus fluitantis</i> y de <i>Callitricho-Batrachión</i>	De distribución puntual en charcos y bebederos.
3280	Ríos mediterráneos de caudal permanente del <i>Paspalo-Agrostidion</i> con cortinas vegetales ribereñas de <i>Salix</i> y <i>Populus alba</i> .	Ríos de caudal permanente.
4090	Brezales oromediterráneos endémicos con aliaga.	<ul style="list-style-type: none"> ✓ Escobonales y piornales supra-oromediterráneos sobre sustratos silíceos. ✓ Tomillares dolomíticos meso-, supra y oromediterráneos. ✓ Matorral almohadillado supra-oromediterráneo sobre suelos carbonatados. ✓ Tomillares dolomíticos supra y oromediterráneos.
5120	Formaciones montanas de <i>Cytisus purgans</i> .	Piornal-sabinares oromediterráneos silicícolas nevadenses.
5330	Matorrales termomediterráneos y pre-estépicos.	<ul style="list-style-type: none"> ✓ Coscojares mesomediterráneos sobre sustratos silíceos. ✓ Escobonales mesomediterráneos sobre sustratos silíceos. ✓ Hiniestales y retamares mesomediterráneos sobre sustratos carbonatados. ✓ Puntualmente en el matorral de <i>Ononis speciosa</i> termo- y mesomediterráneo sobre bases del Sector Alpujarreño-Gadoreense. ✓ Tomillares del subsector almeriense sobre margas y materiales neógeno-cuaternarios.

CÓDIGO UE (NATURA 2000)	HÁBITAT ()	DESCRIPCIÓN GENÉRICA
		<ul style="list-style-type: none"> ✓ Tomillares del subsector almeriense sobre materiales neógeno-cuaternarios. ✓ Tomillares termomediterráneos del sector alpujarreño-gadoreño.
6160	Prados ibéricos silíceos de <i>Festuca indigesta</i> .	<ul style="list-style-type: none"> ✓ Pastizales oro- y crioromediterráneos silíceos xerófilos. ✓ Pastizales oro- y crioromediterráneos de borde de borreguil.
6170	Prados alpinos y subalpinos calcáreos.	Pastizales oromediterráneos sobre sustratos carbonatados.
6220 (*)	Zonas subestépicas de gramíneas y anuales del <i>Thero-Brachypodietea</i> .	Pastizales anuales y yesqueras vivaces de carácter xerófilo (cerverales).
6420	Prados húmedos mediterráneos de hierbas altas del <i>Molinion-Holoschoenion</i> .	Juncales y herbazales meso-, supra- y oromediterráneos.
6430	Megaforbios eutrofos higrófilos de las orlas de llanura y de los pisos montano a alpino.	<ul style="list-style-type: none"> ✓ Barrancos y torrenteras húmedas supramediterráneas. ✓ Herbazal húmedo oromediterráneo.
7220 (*)	Manantiales petrificantes con formación de tuf (<i>Cratoneurion</i>)	Distribución puntual, prolifera en fuentes, rezumes de agua y bordes de acequias y cursos de agua.
8130	Desprendimientos mediterráneos occidentales y termófilos.	<ul style="list-style-type: none"> ✓ Pedregales oromediterráneos y crioromediterráneos. ✓ Roquedos y pedregales oromediterráneos húmedos. ✓ Arenales dolomíticos supra- y mesomediterráneos.
8210	Pendientes rocosas calcícolas con vegetación casmofítica.	<ul style="list-style-type: none"> ✓ Tajos y fuertes relieves sobre sustratos carbonatados supramediterráneos. ✓ Tajos y fuertes relieves sobre sustratos carbonatados meso y supramediterráneos.
8220	Pendientes rocosas silíceas con vegetación casmofítica	Tajos y fuertes relieves sobre sustratos silíceos supra y oromediterráneos.
91B0	Fresnedas termófilas de <i>Fraxinus angustifolia</i> .	Fresnedas en bosques galería.
9230	Robledales galaico-portugueses con <i>Quercus robur</i> y <i>Quercus pyrenaica</i> .	Melojares.
9260	Bosques de <i>Castanea sativa</i> .	Bosques y cultivos de castaño.
92A0	Bosques galería de <i>Salix alba</i> y <i>Populus alba</i> .	<ul style="list-style-type: none"> ✓ Alamedas de álamo blanco en bosques galería termo- y mesomediterráneos. ✓ Saucedas de sauce blanco. ✓ Saucedas meso-supramediterráneas.
92D0	Galerías y matorrales ribereños termomediterráneos (<i>Nerio-Tamaricetea</i> y <i>Securinegion tinctoriae</i>).	Adelfares, zarzales y tarayales termo y mesomediterráneos.
9340	Encinares de <i>Quercus ilex</i> y <i>Quercus rotundifolia</i> .	Encinares.
9540	Pinares mediterráneos de pinos mesogeanos endémicos.	Pinares meso-supramediterráneos sobre sustratos dolomíticos fracturados.

1.4) LA ESTACIÓN DE ESQUÍ DE SIERRA NEVADA

Desde hace algunas décadas, el turismo se ha convertido en uno de los sectores económicos más fuertes, hasta el punto de que autores como Altés (1993), consideran que en este siglo XXI se convertirá en la primera gran actividad a nivel mundial.

Uno de los sectores que en España ha sufrido este aumento ha sido el denominado “turismo de nieve”, un turismo que hace unos años estaba destinado exclusivamente a las rentas más altas, pero que hoy, aunque siga siendo un turismo de élite, es accesible, por su oferta, a la mayoría de clases sociales. Nuestro país es uno de los más montañosos de Europa, y eso ha generado la construcción de estaciones de esquí en áreas aptas para la práctica de deportes de invierno. Los Pirineos (Catalán, Aragón, Navarra y Andorrano), la Cordillera Cantábrica, el Sistema Central, el Sistema Ibérico y el Sistema Penibético, conforman la extensa red de espacios susceptibles para el desarrollo de estas actividades.

1.4.1) SITUACIÓN GEOGRÁFICA Y DATOS GENERALES

Ubicada en los términos municipales de Monachil, Dílar y Güejar Sierra, y limítrofe al Parque Nacional, aunque dentro del Parque Natural, se encuentra la estación de esquí “Solynieve” de Sierra Nevada, siendo la más meridional de Europa. La estación se divide en 79 pistas, con una longitud total esquiable superior a 84 km., y ocupando un área aproximada de 350 Has, que representan el 0,4% de la superficie del Parque Natural (ver **Planos nº 1, nº 2 y nº 3**). Posee 23 remontes, con capacidad para 44.955 personas/hora, y un desnivel medio esquiable de 1.200 m., desde los 2.200 m. de Pradollano, hasta los casi 3.400 m. del Veleta (CETURSA, 2004a).

Tabla 14. Datos de afluencia de visitantes/esquiadores a Sierra Nevada. Temporada 84/85 hasta Temporada 2003/2004 (CETURSA, Com. Pers., 2004b).

TEMP.	ESQUIADORES	% Temp. anterior	% MEDIA	NO ESQUIADORES	% Temp. anterior	% MEDIA	TOTAL	% Temp. anterior	% MEDIA
84/85	281.114		-54%	76.382		-31%	357.496		-51%
85/86	308.565	9,77%	-50%	93.711	22,69%	-15%	402.276	12,53%	-44%
86/87	311.272	0,88%	-49%	88.156	-5,93%	-20%	399.428	-0,71%	-45%
87/88	410.454	31,86%	-33%	84.226	-4,46%	-24%	494.680	23,85%	-32%
88/89	312.508	-23,86%	-49%	41.354	-50,90%	-63%	353.862	-28,47%	-51%
89/90	522.298	67,13%	-15%	97.938	136,83%	-12%	620.236	75,28%	-14%
90/91	646.773	23,83%	6%	111.456	13,80%	1%	758.229	22,25%	5%
91/92	574.426	-11,19%	-6%	122.225	9,66%	10%	696.651	-8,12%	-4%
92/93	435.679	-24,15%	-29%	102.392	-16,23%	-7%	538.071	-22,76%	-26%
93/94	561.299	28,83%	-8%	111.654	9,05%	1%	672.953	25,07%	-7%
94/95	184.797	-67,08%	-70%	58.811	-47,33%	-47%	243.608	-63,80%	-66%
95/96	639.868	246,25%	5%	172.900	193,99%	56%	812.768	233,64%	12%
96/97	756.024	18,15%	24%	130.993	-24,24%	18%	887.017	9,14%	23%
97/98	920.134	21,71%	50%	140.252	7,07%	27%	1.060.386	19,55%	47%
98/99	668.764	-27,32%	9%	125.713	-10,37%	14%	794.477	-25,08%	10%
99/2000	750.391	12,21%	23%	137.260	9,19%	24%	887.651	11,73%	23%
2000/2001	940.536	25,34%	54%	119.077	-13,25%	8%	1.059.613	19,37%	47%
2001/2002	891.156	-5,25%	46%	122.306	2,71%	10%	1.013.462	-4,36%	40%
2002/2003	1.003.200	12,57%	64%	141.101	15,37%	27%	1.144.301	12,91%	58%
2003/2004	1.117.165	11,36%	83%	135.796	-3,76%	23%	1.252.961	9,50%	73%
PROMEDIO	611.821			110.685			722.506		

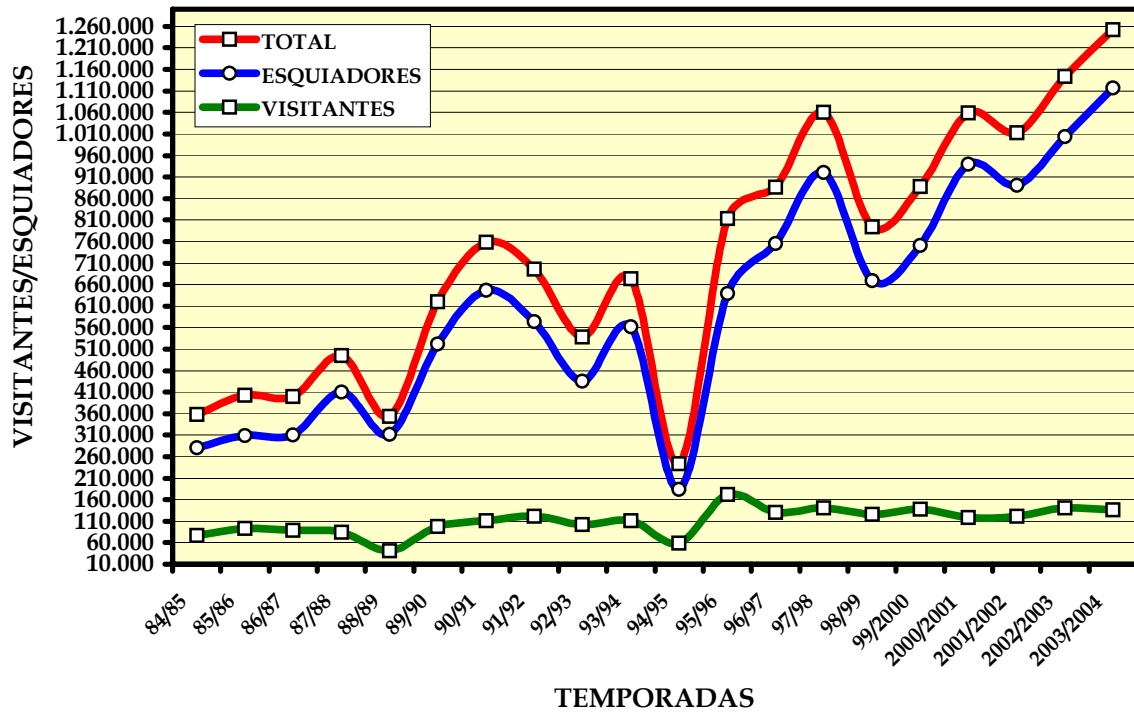


Figura 27. Afluencia de visitantes/esquiadores a Sierra Nevada "Temporada 84/85 hasta Temporada 2003/2004. (CETURSA, com. pers., 2004b)



Foto 1. Panorámica de la estación de esquí de Sierra Nevada. Al fondo el Pico Veleta



Foto 2. Zona de Borreguiles. Remontes y modelado de diferentes pistas de esquí de Sierra Nevada.



Foto 3. Zona de Borreguiles. Degradación del entorno, como consecuencia del acondicionamiento estival de las pistas de esquí.

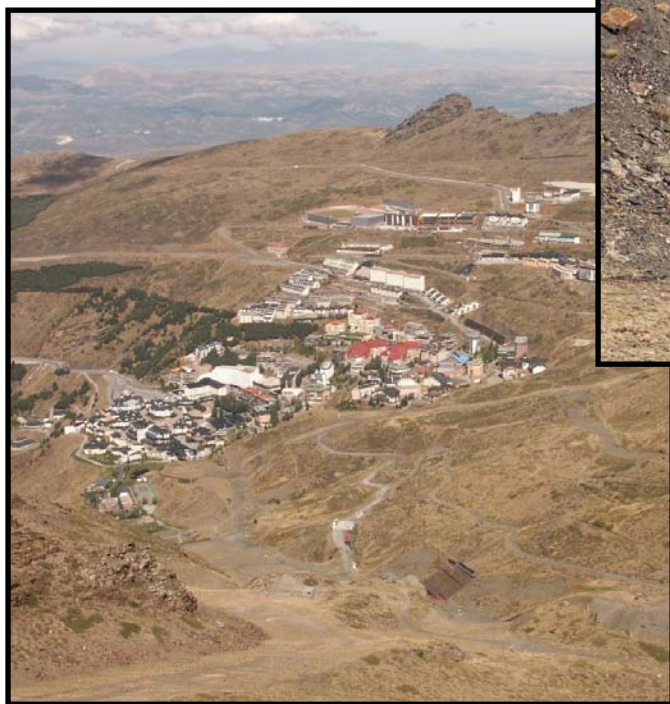


Foto 4. Zona residencial de Pradollano y pistas de esquí en época estival.



Foto 5. Erosión y pérdida de biodiversidad provocada en un talud a causa de su modificación y acondicionamiento como pista de esquí.

1.4.2) HISTORIA DEL ESQUÍ EN SIERRA NEVADA

La historia del esquí en Sierra Nevada se remonta incluso a la época árabe, refiriéndose a tal actividad el viajero *Abu Hamid*, que en el siglo XII, durante un viaje que realizó a tierras asiáticas, ya dio cuenta de lo que vio hacer a los indígenas del lugar; refiriéndose al modo que usaban para desplazarse por la nieve con esquís y se podría afirmar que describió “el esquí de montaña” (Titos-Martínez, 1997). En las “Cartas Finlandesas” (Ganivet, 1898), se habla del “curioso deporte de la patinación sobre nieve” en Sierra Nevada. Sin embargo, no es hasta 1914 cuando se tienen datos de que se encuentran aisladamente a un grupo de montañeros granadinos practicando el esquí en la Sierra (Titos-Martínez, 1997). A partir de este año, y en la década de los años 20, comienza a difundirse la actividad deportiva del macizo. Se crean las primeras Sociedades Deportivas y Clubes y se celebran diversas competiciones y pruebas de fondo. Personajes como el Duque de San Pedro de Galatino. José Valenzuela y José González son algunos de los pioneros en la constitución y organización de éstas, contribuyendo enormemente al conocimiento de Sierra Nevada como lugar para la práctica del deporte. De esta forma, y tal y como relata Titos-Martínez (1997), se llega al año 1959, fecha en la que el entonces Ministerio de Turismo e Información propone un ambicioso programa de “acondicionamiento de la Sierra y desarrollo de todas sus posibilidades turísticas y deportivas” (Olmedo, 1959). Este proyecto incluía la electrificación, la construcción de un teleférico que uniera el tranvía de la Sierra con los peñones de San Francisco, un telecabina desde este punto hasta la cima del Veleta, donde se construiría una estación de televisión y un parador-refugio. Sólo algunos de éstos se llevaron a cabo de forma inmediata, Fue el Ayuntamiento de Granada, en el año 1961, el que propuso convertir Sierra Nevada en una estación de esquí mediante la creación de la Zona Deportiva Municipal de Sierra Nevada. Pero es seguramente el año 1964, el más importante en la reciente historia de la estación de esquí, ya que es cuando se aprueba el Plan Turístico de Sierra Nevada, que elabora la Comisión Interministerial

de Turismo, y en la que se contempla la instauración de dos estaciones de esquí: una en la cuenca alta del río Monachil, y otra en la cuenca del río San Juan, Hoya de la Mora y Peñones de San Francisco (Ocaña, 1971). Este Plan comprendía, entre otros trabajos, la finalización de la carretera más alta de Europa, instalaciones mecánicas y hoteleras, construcción de refugios de montaña y conservación y repoblación de fauna y flora comarcal y construcción de parques (Ski, 1964). A partir de entonces, y no sin antes superar numerosas dificultades que casi acaban con el cierre de la estación comienza una evolución constante de la estación de esquí, especialmente a partir de la segunda mitad de la década de los 80. Se comienzan a crear Escuelas de Esquí, se construyen e inauguran numerosos hoteles y apartamentos y se amplía y moderniza la red de remotes mecánicos. Además, se celebran pruebas de ámbito internacional y se presenta candidatura para la consecución de los Juegos Olímpicos de Invierno de 1976 y de 1992, aunque sin éxito. Finalmente, en el año 1989, y tras varios intentos infructuosos, la Federación Internacional de Esquí declara a Sierra Nevada como sede de los XXIV Campeonatos del Mundo de Esquí Alpino para el año 1995.

1.4.3) EVOLUCIÓN DEL PAISAJE VEGETAL EN LA ESTACIÓN DE ESQUÍ

En 1996, López Nieto *et al.*, describieron la evolución del paisaje vegetal en las cumbres de Sierra Nevada y la degradación que éste sufrió como consecuencia de la construcción de la estación de esquí, a través del estudio de fotografías aéreas de la zona correspondientes al periodo 1957-1995 (ver **Plano nº 4**). A grandes rasgos, los autores describen tres situaciones:

1) Situación inicial (1957):

Este estado se corresponde con el original de la zona, sin apenas alteración, y en la que la vegetación propia de los pisos oro y crioromediterráneo ocupa un alto porcentaje del área esquiable (especialmente una gran orla de enebro (> 50 %), y comunidades permanentes sobre roquedos y canchales, borreguiles en las zonas de agua, etc.). Los impactos más destacables en esta época son la construcción de la carretera Granada-Veleta, (1920-1935), y los albergues de la Sociedad Sierra Nevada (1912-1915), Sabinas (1929-1931), Hoya de la Mora (1929/30-1936), y Universitario (1933-1934) (Titos-Martínez, 1997). Además de éstos, otras actuaciones humanas sobre el medio natural, son el pastoreo y las pequeñas parcelas de cultivos, que no aparecen en el plano por la antigüedad de las mismas y su independencia de la estación de esquí, y cuyo uso, equiparable al tradicional, no suponía un problema serio para la vegetación existente. El esquí todavía era un deporte incipiente que no repercutió en el paisaje vegetal.

2) Situación intermedia (1977):

Veinte años después, el territorio experimenta una gran transformación, especialmente en la cuenca del río Monachil, sobre la que se ubica la estación de esquí. Así, se han ido construyendo varios hoteles, el Parador Nacional, el centro Solynieve, el telecabina Pradollano-Borreguiles y el telesilla Parador, obras en la Laguna de las Yeguas para abastecer de agua la estación, etc. Además de estos impactos, y ya en la década de los 70, se realiza una repoblación de *Pinus sylvestris* en los alrededores de Pradollano, se crean nuevas pistas y medios mecánicos y se desdobra la carretera de Pradollano. Como consecuencia de esto, se produce un importante retroceso en los borreguiles (17 %) y en el enebro (20 %), se multiplica por 12 la superficie urbanizada y la zona de pistas ocupa el 3 % del área estudiada. Estos efectos son especialmente latentes en la cuenca del río Monachil.

3) *Situación final (1995):*

Estos siguientes 18 años suponen ya el avance definitivo de la estación, con la construcción de infraestructuras como el Centro de Astrofísica, el Radiotelescopio, el Centro de Alto Rendimiento Deportivo, el crecimiento de la urbanización en Pradollano, otro desdoblamiento de la carretera de acceso a esta zona, la construcción del aparcamiento subterráneo, la canalización del cauce del río Monachil, situando una pista sobre el mismo, construcción de una balsa en Borreguiles, empleo de cañones de nieve artificial, aumento del número de pistas, etc. Las consecuencias sobre la vegetación natural fueron muy graves, desapareciendo hasta un 40 % de los borreguiles y el enebro y una pérdida de entre un 5-10 % de la superficie del resto de comunidades seriales. Tanto las cuencas de los Ríos Monachil como Dílar se vieron bastante afectadas.

4) *Situación actual (2004):*

En los últimos 10 años y hasta la actualidad, el crecimiento de la estación ha seguido siendo constante pero a un ritmo más lento, de forma que, prácticamente, ya se ha saturado la superficie urbanizable, la zona esquiable y la oferta de servicios. Se ha acondicionado la carretera desde Granada, específicamente modificada para los Mundiales del año 1995. En el entorno de las pistas apenas hay zonas que superen el 50 % de cubierta vegetal, (ver **Plano nº 4**) y el gran aumento en el número de esquiadores ha provocado a su vez la creación de nuevas pistas y remontes que dificultan el mantenimiento o la recuperación de la vegetación en zonas degradadas.

1.4.4) ACTUACIONES SOBRE EL ENTORNO NATURAL DE LA ESTACIÓN

Como se ha comentado, el acontecimiento de los Campeonatos de esquí de 1995, cambió por completo la fisonomía de la estación, por la ingente cantidad de reformas y acondicionamientos que se hubieron de realizar, especialmente en las infraestructuras, accesos, alojamientos, servicios turísticos y en el medio natural. La repercusión que un evento de tal magnitud tuvo sobre el medio ambiente fue uno de los aspectos más importantes sobre los que se realizaron actuaciones. Las más destacables fueron (Titos-Martínez, 1997):

- 1) *Restauración de la cubierta vegetal de algunas pistas con especies propias de las series de vegetación de la alta montaña (pastizal psicroxerófilo y enebral-piornal).*
- 2) *Adecuación paisajística de la urbanización. Mejora de la tipología paisajística arquitectónica, adecuación al entorno y ajardinamientos con especies autóctonas.*
- 3) *Campañas y recogidas de semillas autóctonas. Se hicieron campañas anuales de recogida de las especies que posteriormente se usarían para la restauración de las pistas.*
- 4) *Centro de producción de especies autóctonas. Se construyó un invernadero situado a 2.100 metros de altitud para la producción y multiplicación de especies de restauración, ornamentales y aromáticas.*
- 5) *Talleres de Educación Ambiental. Se elaboró material divulgativo para la sensibilización y concienciación ambiental de los visitantes, haciendo hincapié en la importancia de conservar los valores naturales de Sierra Nevada.*
- 6) *Plan Gestor de Residuos. Especialmente favoreciendo la recogida selectiva y el principio de las "RRR" (Reducción, Recuperación, Reciclado).*

- 7) *Forfait ecológico. Destinando un 3 % de los ingresos por la venta de cada forfait para actuaciones ambientales, convirtiéndose en una estación pionera en esta experiencia.*

1.4.5) PRIMERAS EXPERIENCIAS DE RESTAURACIÓN (1986-1991)

En el año 1986, y concienciados de la importancia que para la Estación tenía la recuperación de la cubierta vegetal, se promocionan y realizan, de forma puntual, tareas de recuperación de aquellas zonas que más peligro corrían desde el punto de vista erosivo. Así, se sembraron las “Palas del Crescendo, del Dauro y del Ballet”, y posteriormente se realizó una prueba de hidrosiembra en la zona de Borreguiles que abarcó un total de 15 Ha (Rosúa, 1993).

En el año 1989 se encarga a un equipo multidisciplinar de la Universidad de Granada, la elaboración de un Estudio de Impacto Ambiental (EsIA), sobre el Proyecto de “Reparación y Acondicionamiento de la pista del Río para el Campeonato del Mundo de Esquí Alpino con instalación de nieve artificial y nuevos remontes” (Chacón, J.; Ortega, F.; Pulido, A. & Rosúa, J. L. (coord.), 1989). En este proyecto se describe que, “con el fin de adecuar la Estación de Esquí de Sierra Nevada, a las necesidades actuales de la demanda de los esquiadores, así como a la voluntad de las Instituciones Locales y la celebración del Campeonato del Mundo de Esquí Alpino, se hace totalmente imprescindible la ejecución de las siguientes obras:

- 1) *Acondicionamiento de la pista del río Monachil.*
- 2) *Innivación artificial de la pista del río.*
- 3) *Ensanche de la pista del río.*
- 4) *Instalación de un nuevo telecabina de Prado Llano a Borreguiles.*
- 5) *Instalación de un nuevo Telesilla en el valle del Dílar.”*

También en este mismo año, se firma un Convenio-Contrato entre la Universidad de Granada y la empresa concesionaria de la gestión de la estación de esquí, y comienzan una serie de experiencias de restauración de la cubierta vegetal e integración paisajística, utilizando especies autóctonas, propias de las series de vegetación nevadense.

Estos primeros experimentos se realizaron con semillas de seis especies vegetales, teniendo en cuenta su pertenencia a los estadios iniciales de la dinámica de la vegetación a restaurar. Por otra parte, se eligieron diferentes zonas de restauración, realizándose estos experimentos con distintos tipos de abonado (Rosúa & Martín, 1993; 1996).

Las especies seleccionadas fueron:

- *Festuca indigesta*.
- *Dactylis glomerata subsp. juncinella*.
- *Agrostis nevadensis*.
- *Deschampsia flexuosa subsp. iberica*.
- *Thymus serpylloides*.
- *Arenaria imbricata*.

Las “Zonas Piloto” establecidas corresponden a (ver **Plano nº 5**):

- 1) Confluencia Telesilla Dílar y la Olímpica, con 1,2 Ha. y pendiente de hasta 10°.
- 2) Junto a la Laguna de las Yeguas, con 0,5 Ha. y pendiente de 15°.
- 3) Margen derecho del Telesquí Veleta II, en la Perdiz, con 6 Ha. aproximadamente y entre 10°-15° de pendiente.

- 4) Pista del Zorro, con 2,5 Ha. y entre 0°-35° de pendiente.
- 5) Zona de Principiantes, junto a Borreguiles, de aproximadamente 1 Ha. y con pendiente nula, casi llana.
- 6) Confluencia de la Panorámica con la zona superior de Principiantes, de 2 Ha. y entre 10°-15° de pendiente.
- 7) Junto al Telesilla Emile Allais, en Zona de Principiantes, de alrededor de 1 Ha., distribuida en varias parcelas, con pendiente entre 5°-10°.
- 8) Pista de El Rebeco, de 0,5 Ha., con pendiente próxima a 40°.

A partir de 1992, se llevan a cabo ensayos de propagación sexual y de multiplicación vegetativa por distintos métodos, en ambientes más controlados, especialmente con los semilleros, situados en el interior del invernadero instalado en Pradollano con distintos tipos de sustratos. Estas experiencias fueron fundamentales para la utilización posterior de determinadas especies. Se utilizaron turbas, materiales inertes y materiales argílicos sintéticos, además de la propia tierra natural enriquecida con materia orgánica y abonos naturales y minerales. Por lo general, se partía de las semillas de las distintas especies recogidas en el verano anterior a su siembra y conservadas en frío hasta días antes de dicha tarea. También se ensayaron siembras después de conservación en frío durante un año entero, así como experiencias con semillas que no tuvieron ningún tipo de conservación especial. El mayor número de especies seleccionadas correspondió al ámbito que ocupa naturalmente el llamado *Lastonar*, comunidad de gramíneas vivaces constituida generalmente sobre sustratos silíceos y formada por especies como *Festuca indigesta*, *Dactylis glomerata subsp. juncinella*, *Agrostis nevadensis*, *Deschampsia flexuosa*, etc. Además de las especies características del lastonar, se experimenta con otros taxones incluidos en distintas comunidades de las series de vegetación propias de Sierra Nevada, así como otros no pertenecientes a las comunidades citadas pero que pudieran tener aplicaciones claras en el proceso de "regeneración" de la cubierta vegetal original (Rosúa & Martín, 1993; 1996).

Los resultados que mostraron todos estos ensayos fueron muy variables, de forma que, mientras algunos de los taxones estudiados respondieron de forma negativa a las distintas técnicas de multiplicación vegetativa empleadas, otros mostraron unos porcentajes más bajos de éxito mediante la propagación sexual. Una vez analizados todos estos resultados, se decidieron las especies objeto del presente trabajo, bien con la intención de realizar distintas experiencias de germinación en laboratorio para conseguir aumentar los porcentajes de semillas cuyos resultados hubieran sido escasos o nulos, o bien con el fin de contrastar y corroborar éstos, poniendo a punto diferentes técnicas de propagación sexual específicas de cada uno de los taxones, que incluso pudieran extrapolarse a la propia zona de actuación, permitiendo así la posibilidad de germinar "*in situ*" las semillas utilizadas habitualmente en la restauración de las pistas de esquí de Sierra Nevada.

1.5) GERMINACIÓN Y DORMICIÓN DE SEMILLAS

1.5.1) GERMINACIÓN

1.5.1.1) ASPECTOS GENERALES

La germinación se define como una serie de acontecimientos metabólicos y morfogénicos de los que resulta la transformación de un embrión en una plántula capaz de valerse por sí misma hasta transformarse en planta adulta. En la germinación se llevan a cabo procesos sincronizados en los que los procesos anabólicos y catabólicos son simultáneos.

La actividad germinativa comienza en el momento en que la semilla inicia la toma de agua o imbibición y finaliza con la elongación del eje embrionario (Bewley & Black, 1994). La señal visible de que la germinación se ha completado es, normalmente, la rotura de las estructuras que rodean al embrión por parte de la radícula, por lo que se suele hablar de germinación visible como aquella que viene marcada por la emergencia radicular (Bewley, 1997).

Para que el proceso de germinación se pueda iniciar son necesarias tres condiciones:

- 1) La semilla debe ser viable, es decir, el embrión debe estar vivo y ser capaz de germinar.
- 2) La semilla no debe estar en letargo ni el embrión quiescente. No deben existir barreras fisiológicas o físicas que induzcan letargo ni barreras químicas para la germinación.
- 3) La semilla debe estar expuesta a condiciones ambientales apropiadas: disponibilidad de agua, temperatura adecuada, provisión de oxígeno y, en ocasiones, luz.

Debido a las interacciones entre el ambiente y condiciones específicas de letargo, en ocasiones se puede evitar éste proporcionando las condiciones ambientales apropiadas.

1.5.1.2) ETAPAS DE LA GERMINACIÓN

Cuando una semilla madura y seca se pone a germinar, su potencial hídrico (χ) es considerablemente más bajo que el del medio externo, y dado que el agua se desplaza desde una zona de mayor χ hasta otra de menor χ , la consecuencia inmediata es que el agua penetra en la semilla (Bradford, 1995).

Según Bewley & Black, (1994) y Bewley, (1997), la absorción de agua por la semilla se realiza de forma trifásica (Figura 28):

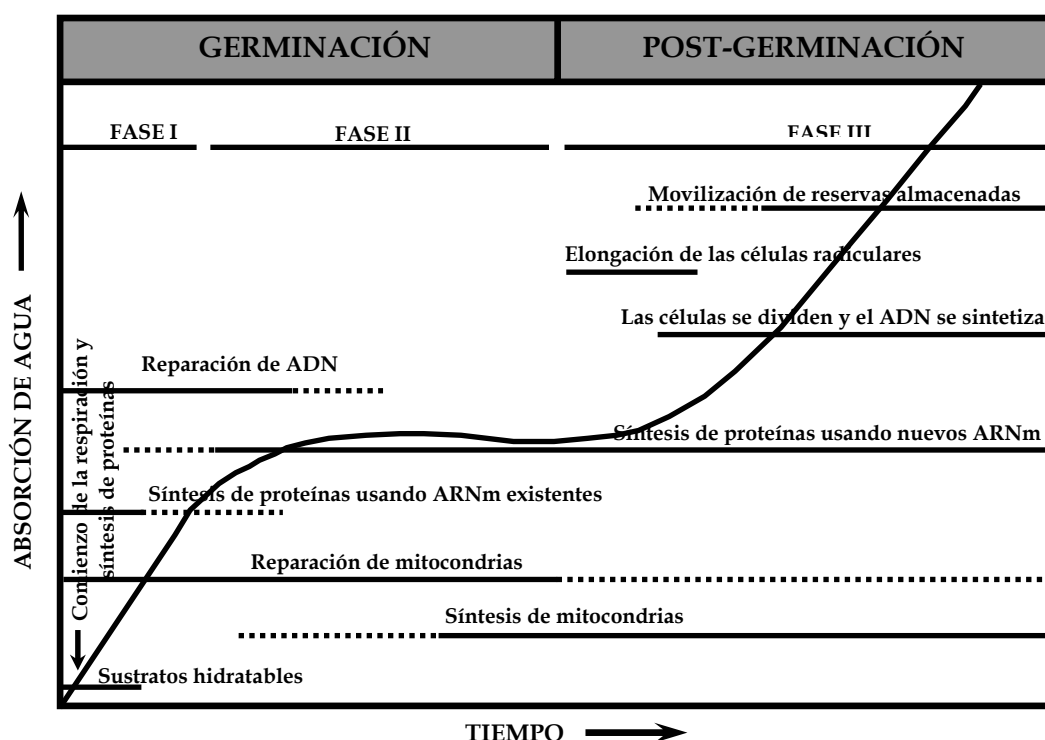


Figura 28. Principales acciones de la germinación y subsecuente crecimiento post-germinativo. El tiempo para las acciones se completan varía desde algunas horas hasta varias semanas, dependiendo de la especie y las condiciones de germinación (Extraído de Bewley, 1997).

Como se puede observar en el esquema, a la rápida toma de agua (Fase I), le sigue una fase de reposo (Fase II), a la cuál le seguirá otra de incremento de la toma de agua, que ocurre solamente después de que la germinación se haya completado, cuando se produce la elongación de los ejes embrionarios (Fase III). Puesto que las semillas durmientes no completan la germinación, éstas no llegan a la fase III.

1) IMBIBICIÓN

Es la fase de absorción inicial de H₂O, que provoca la hidratación enzimática de la semilla y del sustrato que la acoge, reactivándose numerosos sistemas metabólicos, que provocan una rápida síntesis de ATP en importantes concentraciones (Ehrenshaft & Brambl, 1990; Attucci *et al.*, 1991), síntesis de proteínas (Bewley, 1982; Beltrán-Peña *et al.*, 1995), comienzo de la actividad respiratoria (Botha *et al.*, 1992; Bewley & Black, 1994) tras la producción de sustratos y aunque los niveles de O₂ en la semilla son bajos aún, y a nivel de membrana, se produce la salida de iones hidrógeno (H⁺) y la absorción de iones potasio (K⁺).

2) GERMINACIÓN

En esta fase se estabiliza la toma de agua, ya que el potencial matricial de la semilla es menos negativo, así como el potencial osmótico. Durante esta fase los principales fenómenos metabólicos funcionan para preparar la emergencia de la radícula en las semillas no durmientes, a la vez que las semillas durmientes son también metabólicamente más activas (Bewley & Black, 1994). Comienza la síntesis de nuevas enzimas gracias a las moléculas de ARNm presentes en el eje del embrión (Comai & Harada, 1990; Lane, 1991), se reestructuran las membranas (Simon, 1981), y parte de las sustancias excretadas al medio en la fase anterior son reabsorbidas (Hernández-Distal *et al.*, 1983).

3) CRECIMIENTO

Esta fase se asocia con la germinación visible, y en ella se produce una extensión radicular a través de las estructuras que rodean al embrión que marca el final de la germinación y el comienzo del crecimiento de la plántula. Esta extensión puede estar o no acompañada por una división celular (Bewley & Black, 1994; Bewley, 1997). Para que se lleve a cabo esta extensión, se produce una entrada de agua debida a que parte de las proteínas y productos hidrocarbonados almacenados son hidrolizados a compuestos de menor peso molecular, los cuales constituyen sustratos osmóticamente activos, que son transportados al eje embrionario en crecimiento, y debido a esto, el potencial osmótico de sus células disminuye, por lo que el agua tiende a entrar. De este modo, el potencial de turgor se incrementa y las células aumentan de tamaño (Welbaum & Bradford, 1990; Bradford, 1995).

Autores como Wu *et al.* (1994), señalan que esta elongación es producto de la extensibilidad de las paredes celulares de la radícula debido a la acción de enzimas que actúan elongando las raíces en la región apical. Otros autores relacionan esta elongación con la pérdida de resistencia de tejidos que rodean la radícula como el endospermo (Watkins & Catliffe, 1983b) o el perispermo (Schopfer & Placy, 1985), debido a enzimas que segregan estos mismos tejidos, como las hidrolasas o las hemicelulasas.

Además de esto, en esta fase se generan dos síntesis distintas de ADN en las células radiculares después de la imbibición. La primera está implicada en la reparación de ADN dañado durante la fase de hidratación de la semilla así como la síntesis de ADN mitocondrial. La segunda síntesis de ADN está asociada con la división celular en la fase de post-germinación (Zlatnova *et al.*, 1987; Osborne & Boubriak, 1994).

La duración en el tiempo de cada una de estas fases depende de determinadas propiedades intrínsecas de cada semilla (tamaño, contenido en sustratos hidratables, permeabilidad de las cubiertas, absorción de O₂, etc.) y de las condiciones del medio de germinación (humedad, temperatura, luz, pH, etc.).

1.5.2) DORMICIÓN DE SEMILLAS

1.5.2.1) ASPECTOS GENERALES

Las plantas que crecen en regiones con notables cambios estacionales, han desarrollado mecanismos para asegurar su supervivencia durante los periodos desfavorables. De esta forma, una de las propiedades adaptativas más importantes en los vegetales es la capacidad que presentan las semillas para retener su viabilidad durante periodos prolongados de tiempo, lo que les permite sobrevivir en condiciones adversas. A esta capacidad adaptativa se le denomina dormición.

Una semilla se dice que es durmiente cuando, estando intacta y siendo viable, no puede completar la germinación en condiciones favorables, es decir, con una cantidad adecuada de agua, suficiente oxígeno y una temperatura dentro de unos límites fisiológicos (Bewley, 1997). A este tipo de dormición se le distingue con el nombre de dormición primaria, innata u orgánica. Es adquirida durante la fase de maduración de la semilla (Khan, 1980) y está relacionada con determinadas condiciones intrínsecas de la propia semilla. La dormición está controlada por varios factores ambientales, tales como la luz, la temperatura, la duración del almacenaje de la semilla o la presencia de sustancias inhibidoras de la germinación. Así, tanto la dormición como la germinación vienen determinadas por la acción conjunta del crecimiento potencial del embrión y las restricciones impuestas por los tejidos que le rodean (Koornef et al., 2002).

Nikolaeva (1969, 1977), describió distintos estados de dormición orgánica en semillas, en función de su determinación por causas endógenas (fisiológica, morfológica y morfofisiológica) o exógenas (física, química y mecánica). En la dormición endógena, algunas características del embrión previenen la germinación, mientras que en la exógena son las particularidades de estructuras que cubren el embrión como el endospermo, el perispermo, la cubierta seminal o las paredes de los frutos las que previenen esta germinación (Baskin & Baskin, 1998).

Las semillas que presentan dormición pueden ser inducidas a germinar mediante tratamientos especiales. En muchas especies vegetales, cuando las semillas se separan de la planta madre no germinan. Sin embargo, tales semillas germinarían en condiciones naturales si permaneciesen durante cierto tiempo en aquélla. Se dice que estas semillas requieren un periodo conocido como post-maduración. Este fenómeno se define como *“aquellos procesos que pueden suceder en el embrión y que sólo ocurren con el tiempo y los cuales no pueden ser causados por otros medios más que en unas condiciones adecuadas de almacenamiento de las semillas”* (Mayer & Poljakoff-Mayber, 1975). En este periodo, las semillas consiguen perder su dormición ya que el porcentaje de actividad de su metabolismo es muy bajo. Sin embargo, una vez imbibidas, son metabólicamente muy activas y en este estado pueden recibir señales externas (luz, estratificación, temperaturas alternantes o tratamientos químicos u hormonales), que estimulan la germinación (Corbineau & Côme, 1987; Bewley, 1997; Adkins *et al.*, 2002).

La duración de la dormición primaria puede cambiar en función de las condiciones de post-maduración. Las condiciones más adecuadas para atenuar la dormición son a menudo aquellas que predominan en los hábitats de las especies o comunidades durante la estación desfavorable (Schütz *et al.*, 2002). Así, el almacenamiento en ambiente seco y caldeado frecuentemente promueve la post-maduración de semillas de especies de climas áridos y cálidos (Baskin & Baskin, 1998; Pérez-Fernández *et al.*,

2000). En climas fríos, periodos relativamente largos de estratificación favorecen la post-maduración en semillas de determinadas especies (Young *et al.*, 1988; Meyer, 1992; Li *et al.*, 1994).

La necesidad de un periodo de post-maduración puede ser debida a numerosos factores. En embriones inmaduros, se pueden producir cambios anatómicos y morfológicos adicionales (Atwater, 1980). El periodo requerido para que los embriones alcancen la madurez puede oscilar entre unos días y varios meses (Frost-Christensen, 1974; Nomizu *et al.*, 2002).

En muchas semillas no se producen cambios anatómicos o morfológicos visibles en el embrión durante la post-maduración. En estos casos, la ruptura de la dormición es consecuencia de cambios físicos o químicos que se producen dentro de la semilla o en la cubierta de ésta (Baskin & Baskin, 1998). Así, la composición de sustancias de almacenamiento puede alterarse, cambiar la permeabilidad de la cubierta, sintetizarse sustancias promotoras de la germinación o desaparecer otras inhibitoras de la misma (Egley, 1982; Watkins & Cantliffe, 1983a; Hsiao & Quick, 1985; Myers *et al.*, 1997).

El papel del ácido abscísico (ABA) en la inducción de la dormición ha sido extensamente estudiado (Hilhorst & Karseen, 1992; Rock & Quatrano, 1995). Durante el desarrollo de la semilla, los niveles de ABA aumentan al final de la embriogénesis, son máximos durante la mitad del desarrollo, cuando se acumulan las reservas de almacenamiento, y luego decrecen durante la desecación (Frey *et al.*, 1999). Observaciones realizadas en semillas de maíz han demostrado que el ABA es requerido para prevenir la germinación precoz y para inducir la dormición (McCarthy, 1995; Merlot & Giraudat, 1997).

1.5.2.2) DORMICIÓN SECUNDARIA

En contraste con aquellas semillas que no son capaces de germinar cuando se separan de la planta madre, pero que germinan después de un periodo de post-maduración, existen otras semillas capaces de germinar rápidamente en condiciones favorables. No obstante, estas semillas pueden perder su aptitud para germinar cuando se mantienen en condiciones no favorables para su germinación (Baskin & Baskin, 1998). Este fenómeno, conocido como dormición secundaria, es el estado que resulta cuando la habilidad de las semillas o embriones para germinar es perdida con posterioridad a la liberación de la dormición primaria (Bulard, 1986).

La dormición secundaria puede desarrollarse espontáneamente en semillas debido a cambios en las condiciones requeridas para la germinación. Así, por ejemplo, una prolongada imbibición en agua de semillas de varias especies sin germinar puede inducir esta dormición (Roberts, 1988; Murdoch & Ellis, 1992). Bajos niveles de oxígeno (Nyunt & Grabe, 1987; Farmer & Spencer, 1987) y altos niveles de CO₂ (Yoshioka *et al.*, 1995) producen dormición secundaria en algunas especies.

En el caso de la temperatura, si bien altas temperaturas pueden eliminar la dormición primaria (Foley, 1994; Peña-Valdivia *et al.*, 2002), a menudo la germinación es inhibida a temperatura por encima de un óptimo, lo que es denominado como termoinhibición (Abeles, 1986; Hills & Van Staden, 2003). Las semillas que se ven imposibilitadas para germinar después de haber estado imbibidas a estas temperaturas supraóptimas, pueden entrar eventualmente en un estado de dormición secundaria denominado termodormición (Bewley & Black, 1982; Hills & Van Staden, 2003). Ésta puede ser rota, entre otros factores, por la exposición de estas semillas termodormidas a la luz (Steadman, 2004), mediante la total o parcial eliminación del endospermo (Downie & Bewley, 1996; Nascimento *et*

al., 2001) o a través de la aplicación de distintos compuestos químicos (Carmona & Murdoch, 1995; Carter & Stevens, 1998; Nascimento *et al.*, 2000).

1.5.3) ESCARIFICACIÓN DE SEMILLAS

1.5.3.1) ASPECTOS GENERALES

La escarificación es cualquier proceso capaz de romper, rayar, alterar mecánicamente o ablandar las cubiertas de las semillas para hacerlas permeables al agua y a los gases (Hartmann & Kester, 1989). En general, son las semillas de leguminosas las que presentan mayor dureza y dificultad para permitir la entrada de agua (Besnier, 1989). Los tipos de escarificación más habituales son entre otros, la escarificación mecánica, el ácido sulfúrico, el agua caliente, el calor seco o los disolventes orgánicos (Baskin & Baskin, 1998).

1.5.3.2) PAPEL DE LA ESCARIFICACIÓN EN LA GERMINACIÓN

Numerosos autores han demostrado que la aplicación de tratamientos previos de escarificación, influyen en la germinación de semillas de determinadas especies. (Tetekay, 1998; Herran *et al.*, 1998; Tigabu & Odén, 2001, Valbuena & Vera, 2002; Ren & Tao, 2004; Shelin *et al.*, 2004).

Las semillas imbibidas en H₂SO₄ rompen la dormición física de algunas semillas (Keog & Bannister, 1994; Palma *et al.*, 1995; Teketay, 1996). Este tratamiento fractura la cubierta seminal y abre vías de entrada para el agua, aunque un exceso de concentración del ácido o el tiempo de imbibición puede destruir la semilla (Miklas *et al.*, 1987). Normalmente, la duración va desde 10 minutos hasta 6 horas en función

de la especie, a una temperatura entre 15-25 °C, pasando a lavar posteriormente con agua corriente o destilada por espacio de 5-10 minutos (Besnier, 1989, Hartmann & Kester, 1989).

La inmersión en agua caliente provoca que semillas que son impermeables se vuelvan permeables, y el tiempo de permanencia en ella depende de la temperatura. Así, tratamientos de 10 minutos en agua a 80 °C provoca altos porcentajes de germinación en semillas de tres especies de acacia. Sin embargo, en estas especies, el tratamiento de 200, 100 ó 20 segundos a 100 °C, disminuye la germinación, debido a que posiblemente el embrión haya sido dañado (Clemens *et al.*, 1977).

El calor seco es efectivo en la ruptura de la dormición física en semillas de determinadas especies (Thanos *et al.*, 1992; Valbuena *et al.*, 1992; Teketay, 1996). Se necesitan sólo unos pocos minutos a temperaturas] 100 °C para romper esta dormición en la mayoría de semillas, aunque algunas como *Tephrosia appolina*, necesitan 3 días y 120 °C para hacerlo (Narag & Bhardwaja, 1974).

Los disolventes orgánicos también mejoran la permeabilidad de algunas especies. Así, una solución de éter aumentó un 52 % la germinación respecto al testigo en semillas de *Discaria* (Keogh & Bannister, 1994). Fairbrother (1991), en una atmósfera de butilamina y a temperatura constante de 20 °C, aumentó la permeabilidad de semillas de trébol en un 40 % respecto al testigo. Page *et al.* (1966), comprobó que la imbibición durante 4 horas de semillas de grosella en dioxano aumentaba un 69 % el porcentaje de germinación.

1.6) FACTORES AMBIENTALES QUE INFLUYEN EN LA GERMINACIÓN

1.6.1) AGUA

1.6.1.1) ASPECTOS GENERALES

El agua tiene propiedades físicas que lo hacen un disolvente biológico ideal, por lo que juega multitud de papeles en los distintos procesos de la vida vegetal. Al ser un fluido incompresible, puede llenar células y orgánulos, dándoles su estructura, puede interactuar con moléculas para inhibir reacciones nocivas o servir de protector de estructuras macromoleculares (Vertucci & Farrant, 1995). El agua, controla el nivel de la actividad metabólica en las plantas (Adams & Rinne, 1980; McIntyre, 1987; Leopold & Vertucci, 1989), por lo que su pérdida afecta notablemente la naturaleza de las reacciones físicas y bioquímicas (Bryant & Wolfe, 1992; Crowe *et al.*, 1992).

1.6.1.2) PAPEL DEL AGUA EN LA GERMINACIÓN

La cantidad de agua presente en una semilla apenas alcanza entre un 10-15 %, por lo que ésta debe aumentar para comenzar su metabolismo. Por otro lado, su potencial hídrico es muy bajo e inferior al del medio, por lo que toma gran cantidad de agua y de forma rápida, duplicando normalmente su peso (Robert & Ellis, 1989).

La rapidez en la imbibición viene determinada principalmente por las propiedades de la semilla, como tamaño, permeabilidad de la cubierta, contenido de sustancias hidratables, potencial de agua de la semilla, conductividad hidráulica del suelo, etc. (Koller & Hadas, 1982; Vertucci, 1989). Es muy importante la tasa de imbibición

inicial de agua, ya que si ésta es muy alta, puede ser dañina para la semilla, particularmente a bajas temperaturas (Kovach & Bradford, 1992; Taylor *et al.*, 1992). Sin embargo, en la mayoría de los casos, esta rapidez en la entrada de agua viene controlada o restringida por la cubierta seminal, la cual evita una imbibición excesivamente rápida que pudiera dañar irreversiblemente a las membranas de las células superficiales, con pérdida masiva de sustancias celulares. Al romperse la cubierta seminal, el agua penetra en la semilla mediante un complejo proceso (Hegarty, 1978), si bien esta entrada no es igual en todos los tejidos de la semilla debido a barreras internas, o a diferencias en las cantidades de los materiales hidratables en las células (Bradford, 1995).

Asimismo, el proceso de imbibición puede verse afectado por factores ambientales externos como la temperatura, la luz o la textura del sustrato (Bradford, 1995; Baskin & Baskin, 1998).

1.6.2) TEMPERATURA

1.6.2.1) ASPECTOS GENERALES

La temperatura es tal vez el factor ambiental de mayor influencia en los procesos fisiológicos y bioquímicos de las plantas (Hartmann & Kester, 1989). Parámetros como la radiación solar, las nubes, el dosel de las plantas, el color, mezcla o volumen del suelo, etc., influyen en las temperaturas y pueden cambiarlas en función de la estación del año (Egley, 1995), condicionando, por tanto, el crecimiento y desarrollo de las plantas. Así, con excepción de las zonas tropicales, donde la temperatura es relativamente constante, en el resto de climas se produce una variación cíclica de ésta a lo largo del día, especialmente en áreas de climas continentales o

mediterráneos-continentales, que someten a las semillas a temperaturas alternantes, salvo que estén enterradas a gran profundidad (Besnier, 1989).

1.6.2.2) PAPEL DE LA TEMPERATURA EN LA GERMINACIÓN

Para la germinación de las semillas, Edwards (1932), definió tres puntos de temperatura (mínima, óptima y máxima), que varían con la especie.

- **Temperatura mínima:** Temperatura más baja para una germinación efectiva.
- **Temperatura máxima:** Temperatura más elevada en que puede ocurrir la germinación. Los límites superiores pueden ser determinados ya sea por el límite letal o por los efectos de inducción de letargo.
- **Temperatura óptima:** Temperatura que queda en el rango en que se obtiene el mayor porcentaje de germinación.

Las semillas germinan en un entorno de temperatura entre alrededor de 0 °C hasta los 45 °C. La temperatura óptima aproximada para las semillas de la mayoría de las plantas que no están en letargo es de 25 a 30 °C. Sin embargo, estos intervalos van a depender, en gran parte, de la época del año en la que las plantas cumplen su ciclo y en el origen geográfico de la especie (Besnier, 1989), por lo que las semillas suelen requerir una termoperiodicidad para germinar, en la que se alterna una estación fría (de activación), entre 0-10 °C, denominada estratificación, con otra en la que el eje embrionario crece a temperaturas intermedias (20-30 °C).

La temperatura actúa regulando la germinación de tres formas (Bewley & Black, 1994):

- 1) Determinando la capacidad y el porcentaje de germinación.
- 2) Eliminando la dormición primaria y/o secundaria.
- 3) Induciendo la dormición secundaria.

Las bajas temperaturas pueden provocar una ruptura de la dormición de algunas semillas (p. e. leñosas, cereales), aunque suelen ser necesarias para su germinación las altas temperaturas (Bewley & Black, 1982). La capacidad para germinar a bajas temperaturas en semillas lipídicas, está correlacionada con las cantidades relativas de ácidos insaturados (Maluf & Tigchelaar, 1982), o bien con la capacidad de germinar con un potencial osmótico muy negativo (Maluf & Tigchellar, 1980).

Las altas temperaturas, en ocasiones, reducen la dormición de algunas semillas e inducen una dormición secundaria en otras, por lo que la respuesta de las semillas a éstas pueden jugar un papel vital en la regeneración de comunidades tras un incendio. Se cree que una breve exposición a temperaturas elevadas, incrementa notablemente la capacidad germinativa de especies arbustivas, chaparrales o de zonas áridas. Portlock *et al.* (1990), comprobaron que semillas de *Acacia pulchella* germinaban a temperatura aproximada de 60 °C. Por debajo de ésta, la germinación era sólo parcial, aunque dependía del tiempo y temperatura de exposición. Sin embargo, las semillas mostraron una mayor tolerancia a temperaturas de 130 °C, si bien el número de semillas que resistían considerablemente esta temperatura era escaso. Este hecho parece ser debido a que la exposición a altas temperaturas, permite a las semillas de especies adaptadas al fuego, cuyas cubiertas son gruesas, duras e impermeables, hacerse permeables (Stone & Juhren, 1951; Williams *et al.*, 2003). Por esto, a menudo el fracaso de la germinación a altas temperaturas está relacionado con la fuerza insuperable que se necesita para perforar las cubiertas

externas de la semilla, tales como el endospermo, el pericarpio o ambos (Watkins & Cantliffe, 1983; Drew & Brocklehurst, 1984).

Experiencias de germinación en laboratorio han probado que la alternancia diaria de temperaturas, respecto a temperaturas constantes, rompen el letargo e inducen o incrementan la germinación de muchas semillas (Thompson & Grime, 1983).

Aunque Conner & Conner (1988), demostraron que semillas de lirio germinaban con mayores porcentajes a temperatura constante que a alternante, normalmente son las temperaturas alternantes más favorables para la germinación (Ghersa *et al.*, 1992; Nishimoto & McCarry, 1997; Shütz, 1999). De hecho, algunas especies solamente germinan en regímenes de temperaturas alternas (Goedert & Roberts, 1986; Pons & Schroder, 1986; Pegtel, 1988). Generalmente, el periodo de exposición a cada temperatura para asegurar altos porcentajes de germinación está entre 4,5-8 horas y una diferencia de 10 °C o superior (Pons & Schroder, 1986), aunque en algunas especies, diferencias de 1 °C pueden estimular la germinación (Thompson & Grime, 1983).

La alternancia de temperaturas interacciona con otros factores ambientales para controlar la germinación, como la luz (Voesebeck *et al.*, 1992), los nitratos (Williams, 1983), el grado de mezcla del sustrato (Hegarty, 1975), la edad de la semilla (Juntilla, 1977) o el nivel de actividad del fitocromo Pfr (Probert *et al.*, 1987).

1.6.3) pH DEL SUELO

1.6.3.1) ASPECTOS GENERALES

La mayoría de los suelos se encuentran en un rango de pH que va desde 4,5 para suelos muy ácidos hasta 8,5 para suelos alcalinos. Un incremento o disminución del pH es un factor crítico que a menudo fuerza a las plantas a tener que hacer frente a problemas como la toxicidad por metales pesados, el exceso de bicarbonatos, las carencias o toxicidades de calcio y micronutrientes o la baja disponibilidad de nitrógeno y fósforo (Marshner, 1995).

La acidez del suelo es uno de los mayores factores limitantes del crecimiento de las plantas en todo el mundo (Foy, 1984). Esto es debido, entre otras razones, a que los suelos ácidos inducen toxicidad por cationes Al^{3+} (Kinraide, 1993; Barceló *et al.*, 1996; De la Fuente & Herrera-Estrella, 1999), Mn^{2+} (Horst, 1988), bajo aporte de N (principalmente NH_4^+ -N en lugar de NO_3^- -N) y deficiencia de P (Foy, 1984), escasez de Mo, especialmente en leguminosas (Hafner *et al.*, 1992) y concentraciones tóxicas de ácidos fenólicos (Vaughan & Ord, 1991; Baziramakenga *et al.*, 1995). Los suelos ácidos producen cambios en la arquitectura del sistema radicular y como consecuencia de ello, pueden reducir la habilidad de las plantas para absorber agua y nutrientes (Kidd & Proctor, 2001). Cationes necesarios para las plantas como Mg^{2+} , K^+ , Ca^{2+} , se disuelven rápidamente en medio ácido, antes que éstas los puedan asimilar (Andersson, 1988).

En los suelos alcalinos, donde el Ca^{2+} es abundante, un exceso de éste interfiere con procesos celulares esenciales, como el metabolismo del fosfato o la dinámica citoesquelética (Bush, 1995). De hecho, la precipitación del calcio en forma de cristales de oxalato cálcico ha sido estudiada para varias especies, en las que se ha comprobado que estos cristales se acumulan selectivamente en vacuolas de raíces,

tallos, hojas, flores, frutos y semillas (Fink, 1991; Webb, 1999). El hierro es otro micronutriente que limita el crecimiento de las plantas en suelos calcáreos, donde forma parte de polímeros de oxihidróxido con extremada baja solubilidad (López-Bucio *et al.*, 2000). El principal síntoma de la deficiencia de hierro es la aparición de la clorosis en hojas jóvenes, especialmente en cereales como el maíz o el sorgo (Vose, 1982; Guerinot & Yi, 1994; Schmidt, 1999).

1.6.3.2) PAPEL DEL pH EN LA GERMINACIÓN

Los efectos del pH sobre la germinación han sido estudiados en numerosas especies. Las semillas de muchas de éstas, germinan con altos porcentajes en un amplio rango de valores de pH (Mabo *et al.*, 1988; Rivard & Woodard, 1989; Arts & van der Heijden, 1990), pero otras sólo alcanzan niveles elevados a un pH concreto (Ahlawat & Dagar, 1980; Henig-Sever *et al.*, 1996; Ne'eman *et al.*, 1999).

La Asociación Internacional de Experimentación con Semillas (ISTA, 1985), publicó en sus normas, que el pH recomendado para las pruebas de germinación en un sistema agua-arena, debía estar entre 6,0 y 7,5.

Las especies acidófilas (propias de suelos ácidos), germinan bien a pH de 6,5 (Hackett, 1964). Turner *et al.* (1988), realizaron un estudio con semillas de *Paulonia* sometidas a diferentes pH. Así, comprobaron que no germinaban a pH entre 1,5-3,5, pero lo hacían en un porcentaje entre el 79%-98% a pH 4,0 y 7,0, respectivamente. Otras semillas, transferidas desde pH 3,0 y 3,5 a pH 6,5, germinaron un 59% y un 74% respectivamente, pero sin embargo, transferidas desde pH 1,5 y 2,5 a pH 6,5, éstas no germinaron, lo que indica que probablemente a estos pH tan ácidos las semillas murieron. En especies calcícolas, un pH de 4,0 reduce significativamente la germinación (Okusanya, 1978).

1.6.4) LUZ

1.6.4.1) ASPECTOS GENERALES

La luz es uno de los recursos más importantes para la vida de las plantas, de manera que es imprescindible para su desarrollo el que optimicen su ambiente lumínico específico (Maloof *et al.*, 2000). Las plantas poseen un sofisticado conjunto de fotorreceptores que les permiten percibir la luz y utilizarla de forma que puedan maximizar su eficacia en los distintos usos (Smith, 1995; Chory, 1997; Fankouser & Chory, 1997; Deng & Quail, 1999; Neff *et al.*, 2000), siendo capaces de detectar la cantidad, calidad, dirección y duración de la misma, y modular su crecimiento y desarrollo apropiadamente con el objetivo de capturar energía, sobrevivir y reproducirse (Kevei & Nagy, 2003).

El sistema fotosensible que usan las plantas para notar los cambios en las condiciones de luz del ambiente que les rodea, engloba cuatro clases de fotorreceptores: Los fitocromos fotorreversibles de absorción de luz roja (R)/roja lejana (FR), denominados fitocromos Pr y Pfr, respectivamente (Smith, 2000); los fotorreceptores UVB, aún no identificados a nivel molecular (Wellman, 1983); los criptocromos de absorción de luz azul/UVA y las fototropinas, que también absorben luz azul (Christie *et al.*, 1998; Lin, 2002).

1.6.4.2) PAPEL DE LA LUZ EN LA GERMINACIÓN

La luz juega un papel importante en la germinación de semillas. Muchas especies definen el entorno con mejores condiciones óptimas de crecimiento y desarrollo en función de la radiación que reciben (Maloof *et al.*, 2000). En la germinación, esta respuesta viene regulada principalmente por la acción del fotorreceptor Pr/Pfr, que

fue observado por primera vez en la germinación semillas de lechuga (Borthwick *et al.*, 1952). La absorción de luz roja (longitud de onda entre 650-680 nm.), estimula la germinación, pero ésta puede ser revertida si a continuación se absorbe luz roja-lejana (λ entre 700-730 nm.). Esto se explica por el hecho de que la absorción de luz roja convierte el fitocromo Pr, que es inactivo e inhibe la germinación, en forma Pfr, que es activo y la promueve, pero la absorción de luz roja lejana provoca el efecto contrario, convirtiendo la forma Pfr en Pr (Kendrick, 1976).

Hay semillas que germinan con porcentajes similares tanto con luz como en oscuridad (Baskin & Baskin, 1988), otras que germinan con mayor éxito en condiciones de luz (Grime *et al.*, 1981; Baskin & Baskin, 1988, Colbach *et al.*, 2002), y algunas que germinan más en oscuridad (Malik & Vanden Born, 1987; Thanos *et al.*, 1989).

Asimismo, los requerimientos de luz para la germinación pueden variar con la temperatura. Evenari (1952), comprobó que semillas de lechuga germinaban por encima del 80 % con luz a temperaturas entre 10-30 °C, mientras que en oscuridad alcanzaba el 45 % entre 10-22 °C., y por encima de 30 °C apenas si se producía germinación. Posteriormente se ha demostrado que hay especies que a temperatura constante necesitan luz para germinar, y otras que pueden germinar tanto en luz como en oscuridad, alternando las temperaturas (Thompson *et al.*, 1977; Felipe, 1978). Existen especies en las que la estratificación (Ungar & Binet, 1975; Farmer *et al.*, 1984) o las altas temperaturas (Amritphale *et al.*, 1989), sustituyen los requerimientos de luz para la germinación.

Se han realizado múltiples estudios sobre la interacción entre la luz y los cambios estacionales y su influencia en la germinación. Así, hay especies que necesitan la exposición a la luz en invierno para germinar en oscuridad en primavera (Baskin & Baskin, 1985). Otras semillas, expuestas a la luz en verano, germinan en oscuridad

en otoño (Baskin & Baskin, 1972a, 1972b). Un estudio realizado por Walck *et al.* (1997), demostró que las semillas de *Solidago shortii* expuestas a luz blanca durante 4 semanas en otoño a 15/6 °C y posteriormente estratificadas 12 semanas a 5 °C en oscuridad, germinaban un 70 % en oscuridad en primavera a 20/10 °C, mientras que el testigo mantenido en oscuridad constante sólo llegaba al 45 %. Semillas de lechuga mantuvieron el estímulo de la luz durante 1 año almacenadas en seco a temperatura ambiente (Vidaver & Hsiao, 1972), mientras que semillas de *Cirsium palustre* retuvieron este estímulo en función de la temperatura a la cual se hubieran expuesto después de estar en oscuridad, ya que a 4 °C conservaron el estímulo de la luz, pero lo perdieron a 22 °C (Pons, 1983).

1.6.5) GASES

El oxígeno (O₂), el dióxido de carbono (CO₂), y el etileno (C₂H₄), son gases presentes en la atmósfera del suelo que pueden influir en la dormición y germinación de semillas (Baskin & Baskin, 1998). Si los poros y huecos del suelo no están saturados de agua, estos gases se propagan rápidamente a lo largo de todo el perfil del mismo (Drew, 1992).

1.6.5.1) O₂

Los efectos del O₂ en la germinación de semillas son complejos. La mayoría de las semillas requieren O₂ para germinar, pero este requerimiento depende en gran parte de la especie y del estado de dormición de sus semillas. Es el embrión el que necesita el O₂, pero las cubiertas que lo recubren, debido a su estructura, grosor, y/o propiedades bioquímicas de sus tejidos, pueden reducir su entrada y determinar la sensibilidad de la semilla a este gas (Corbineau & Côme, 1995). También es importante la interacción que puede haber entre el O₂ y otros factores ambientales como la temperatura, la presión osmótica del medio de germinación, o la luz, que

pueden determinar la cantidad necesaria de O₂ en las semillas para germinar (Gutterman *et al.*, 1992; Smok *et al.*, 1993).

1.6.5.2) CO₂

El nivel de CO₂ presente en el suelo depende de la profundidad, temperatura, niveles de humedad, porosidad, cantidad de actividad biótica y tasas de intercambio gaseoso con el aire. (Egley, 1986). Distintos estudios han mostrado que bajas concentraciones de CO₂ (0,5-5 %), incrementan la germinación, mientras que altos niveles (> 5 %), la inhiben (Negm *et al.*, 1972; Egley, 1986, Corbineau *et al.*, 1990). Las condiciones del suelo que favorecen la respiración y el consumo de O₂ por parte de los microorganismos, pueden causar asimismo un incremento en las cantidades presentes de CO₂ (Egley, 1995). Los niveles de CO₂ fluctúan con los ciclos de temperatura estacionales, siendo mayores en suelos templados y menores en suelos fríos (Karssen, 1982; Terhune & Harden, 1991).

1.6.5.3) C₂H₄

El etileno, una hormona presente en las plantas en forma de gas, puede promover o inhibir la germinación, y ha sido detectado en la atmósfera del suelo a niveles lo bastante altos como para inducir dicha germinación (Smith & Cook, 1974, Taylorson, 1979; Egley, 1982). La temperatura y la disponibilidad de O₂ afectan a la producción de etileno por parte de los microorganismos del suelo, y las concentraciones pueden variar considerablemente en función de la estación y de las condiciones del suelo (Egley, 1995). Así, el etileno aparece en el suelo con bajos niveles en invierno (0,05 µl./l.) y con altos niveles en verano (1-4 µl./l.) (Smith & Dowdell, 1974).

1.7) REGULADORES DEL CRECIMIENTO

1.7.1) ASPECTOS GENERALES

Los fitorreguladores o reguladores del crecimiento, son productos orgánicos naturales de bajo peso molecular, que se sintetizan en alguna parte de planta y que actúan a concentraciones micromolares para regular todos los procesos fisiológicos y de desarrollo durante el ciclo de vida de la misma (Chiwocha *et al.*, 2003). Estos compuestos, que poseen diversas estructuras, engloban principalmente a las auxinas, citoquininas (CKs), ácido abscísico (ABA), giberelinas (GAs), etileno, poliaminas, jasmonatos, y brasinosteroides (Davies, 1995).

1.7.2) PAPEL DE LOS REGULADORES EN LA GERMINACIÓN Y LA DORMICIÓN

La regulación hormonal de la germinación y la dormición puede estudiarse desde dos puntos de vista:

- a) Observando los efectos provocados por la aplicación exógena de los reguladores del crecimiento.
- b) Estableciendo los niveles hormonales endógenos y tratando de correlacionar éstos con un determinado estado de desarrollo del proceso germinativo.

Al estudiar el papel de un regulador del crecimiento sobre la germinación, debe distinguirse entre los efectos del compuesto aplicado y la influencia del nivel endógeno de esa sustancia. Por esta razón, es necesario conocer previamente los niveles endógenos del fitorregulador antes de aplicarlo exógenamente, si bien no siempre se puede correlacionar el estado fisiológico de una semilla con su contenido

hormonal (Black, 1981; Besnier, 1989), y por otra parte, la interpretación de los resultados experimentales en los que se utilizan dosis muy altas de un determinado regulador, complican la situación.

Los reguladores del crecimiento tienen un efecto dual, ya que mientras que una respuesta rápida conllevaría alguna modificación a nivel de membranas, un retardo en dicha respuesta se debería a un efecto sobre la expresión génica. No obstante, estos efectos dependen del nivel endógeno de estos fitorreguladores, así como de la actividad metabólica y de la sensibilidad del tejido en cuestión (Trewavas, 1982).

1.7.3) AUXINAS

1.7.3.1) ASPECTOS GENERALES

Las auxinas son compuestos químicamente relacionados con el ácido-3-indolacético (AIA). Este ácido parece ser la principal auxina de muchas plantas, y su biosíntesis deriva del triptófano o de algún precursor de éste (Wright *et al.*; 1991; Bartel, 1997; Ljung *et al.*, 2002), en primordios foliares y hojas jóvenes y en semillas en desarrollo.

Las plantas contienen la mayoría del AIA, no en forma libre, sino asociada a un grupo carboxilo vía éster unido a carbohidratos, o vía amida unida a aminoácidos o péptidos. Se cree que estas asociaciones permiten funciones como el transporte, protección contra la oxidación, almacenamiento, y homeostasis (Bandurski *et al.*, 1995).

Aunque el AIA es la auxina que más se ha estudiado, existen otras auxinas también presentes en las plantas (Poupart & Wandell, 2000). El ácido-3-indolbutírico (AIB), es una auxina natural identificada en monocotiledóneas, maíz (Ludwig-Müller & Epstein, 1991) o *Arabidopsis* (Epstein & Ludwig-Müller, 1993). Generalmente, las plantas contienen *in vivo* menos cantidades de AIB que de AIA (Ludwig-Müller & Epstein, 1993; Ludwig-Müller *et al.*, 1993), aunque la efectividad en el enraizamiento del aquél suele ser mayor, siendo habitual, por tanto, encontrarlo como producto comercial para usos agrícolas (Hartmann *et al.*, 1990; DeKlerk *et al.*, 1999).

Entre las auxinas sintéticas, destaca el ácido α -naftalen-acético (1-ANA) y el ácido 2, 4-diclorofenoxiacético (2,4-D), compuestos comúnmente usados a bajas concentraciones, para estimular la respuesta en el crecimiento y división celular, el desarrollo de raíces y frutos, etc. (Holt *et al.*, 1993).

Fisiológicamente, los niveles endógenos de AIA son muy importantes en la determinación de muchos procesos de crecimiento y desarrollo de las semillas (Kowalczyk *et al*, 2002)., tales como la elongación y diferenciación celular, la dominancia apical y la maduración de frutos (Thimman, 1977). Además, juegan un importante papel en la formación de raíces laterales y en su comportamiento frente a la gravedad (Chunn *et al*, 2003). Por otra parte, varios estudios han mostrado que la aplicación exógena de auxinas resulta fundamental en el aumento del número de raíces laterales (Wightman *et al*, 1980; Torrey, 1986) y que el desarrollo de éstas depende de las auxinas y su transporte (Reed *et al.*, 1998).

1.7.3.2) PAPEL DE LAS AUXINAS EN LA GERMINACIÓN

La acción del AIA en la germinación de semillas no es muy conocida. En especies como el maíz, las judías o el pino escocés (Bandurski *et al*, 1995; Östin, 1995), se ha comprobado que ésteres de AIA (Indolacetil β -D-glucosa (AIA-Glc) e Indolacetil-2-O-mio-inositol (AIA-Inos)) se acumulan en la semilla en desarrollo y se mueven desde el endospermo hacia la raíz hasta el comienzo de la germinación, momento en el que se deconjugan y producen formas libres de AIA (Bandurski *et al.*, 1995). El contenido de estas formas libres de AIA es bajo en los cotiledones y se incrementa continuamente en los ejes durante la germinación (Bialek *et al.*, 1992).

Las auxinas inducen la producción de etileno, y algunos de los efectos del AIA sobre la germinación de semillas, son debidos a la activación de aquél (Abeles *et al*, 1992).

1.7.4) CITOQUININAS

1.7.4.1) ASPECTOS GENERALES

Las citoquininas constituyen un grupo de hormonas vegetales estructuradas a partir de derivados o subproductos de la adenina (D'Agostino & Kieber, 1999), con al menos un sustituto, isoprenoide o aromático, en el nitrógeno amínico de la posición 6 (N⁶) (Novák *et al.*, 2003).

La primera citoquinina se aisló e identificó por Miller *et al.* (1955), al someter al autoclave, ADN de esperma de arenques, obteniendo unos cristales con capacidad para inducir división celular hasta concentraciones de 10⁻⁹M. Debido a la acción que provocaba sobre la citocinesis, se la denominó quinina, identificándose como un derivado de la purina, en concreto la furfúril-6-aminopurina. Posteriormente, se han sintetizado un gran número de compuestos con actividad citoquinínica y se ha comprobado la presencia de otras sustancias naturales que actúan como citoquininas, siendo la más importante y abundante en las plantas la zeatina (Letham, 1963; Letham & Palni, 1983; Selivankina *et al.*, 2001).

En general, las citoquininas se encuentran en extractos de flores, raíces, tubérculos, semillas y frutos inmaduros, pero preferentemente aparecen en el ápice radical, ya que es el lugar principal donde se produce su biosíntesis (Short & Torrey, 1972; Feldman, 1975, Zavala & Brandon, 1983; Chen *et al.*, 1985). Ésta, ha sido objeto de numerosos trabajos (Letham, 1978; Horgan, 1992; Hamill, 1993; Binns, 1994; Gaudin *et al.*, 1994; McGaw & Burch, 1995; Kamínek *et al.*, 1997), aunque todavía no se conoce con claridad cuáles son las vías principales de producción, si bien es cierto que se aceptan mayoritariamente dos posibilidades: el "turnover" del ARNt, vía planteada por varios autores (Chen *et al.*, 1976; Barnes *et al.*, 1980; Scott *et al.*, 1980; Klämbt *et al.*, 1984); y la síntesis *de novo* (Wang *et al.*, 1981; McGaw, 1988; Brozbohaty

et al., 1994). La primera de las rutas parece ser factible, pero los niveles de citoquininas producidos son probablemente insuficientes para provocar efectos biológicos (Ashby, 2000), ya que se generan mediante la acción de los compuestos *cis*- biológicamente menos activos (McGaw, 1988). La síntesis *de novo* se ha identificado principalmente en bacterias (Morris, 1986; Costacurta & Vanderleyden, 1995; Lichter *et al.*, 1995a, 1995b; Droog *et al.*, 1997).

En cuanto a las acciones fisiológicas de las citoquininas destacan la regulación de los procesos de división y crecimiento celular en presencia de auxinas (Novák *et al.*, 2003). Asimismo, contribuyen a la disminución de la actividad inhibidora del ácido abscísico (ABA) (Norman *et al.*, 1983, Cowan & Railton, 1987) además de promover su conjugación (Even-Chen & Itai, 1975); inducir la diferenciación de los cloroplastos (Kulaeva, 1973; Kulaeva *et al.*, 1996; Barciszewski *et al.*, 1999) o retardar la senescencia en hojas, ramas y flores (Van Staden *et al.*, 1988; Ferrante *et al.*, 2002)

1.7.4.2) PAPEL DE LAS CITOQUININAS EN LA GERMINACIÓN

El hecho de que la aplicación exógena de las citoquininas contrarreste los efectos de algunos inhibidores de la germinación, pone de manifiesto que la síntesis de estos compuestos puede considerarse como requisito para la germinación de semillas (Khan, 1977). Miller (1958), comprobó que la quinetina promovía la germinación y el crecimiento en semillas de lechuga, efectos que han sido observados posteriormente en otras especies (Bozcuk, 1990; Kabar, 1990; Miyoshi & Sato, 1997; Sawan *et al.*, 2000). Esta citoquinina sintética, revierte la termodormición (Reynolds & Thompson, 1971; Rao *et al.*, 1975), aunque Saini *et al.* (1986a), encontraron que tenía sólo un ligero efecto sobre la germinación de semillas de lechuga termoinhibidas a 32 °C.

La relación entre la luz y las citoquininas no está aún bien documentada, aunque Kusnetsov *et al.*, 1999, afirman que ésta existe. En principio se pensó que la quinina podía sustituir los requerimientos de luz roja para la germinación de determinadas semillas (Miller, 1956), pero posteriormente se comprobó que en realidad las semillas eran sensibilizadas por la quinina de manera que dosis más bajas de luz inducían la germinación (Black *et al.*, 1974). Se ha demostrado que la luz roja es la única dentro del espectro de absorción lumínico, capaz de romper la dormición de semillas tratadas con citoquininas (Thomas *et al.*, 1997).

Numerosos derivados de la quinina, en los que el grupo furfurilo es reemplazado por otros grupos, también estimulan la germinación, como la benciladenina (BA) o la bencilaminopurina (BAP), citoquininas cuya aplicación incrementa los niveles de ácido amino-ciclopropano carboxílico y rompen la dormición (Fu & Yang, 1983), mediante la estimulación de la síntesis de etileno. No obstante, las citoquininas promueven mejor la germinación que el etileno, lo que implica que la expansión longitudinal de las células es más efectiva que la expansión radial para iniciar la germinación (Abeles, 1986; Brault & Maldiney, 1999).

Las distintas citoquininas difieren en su efectividad, y los compuestos sintéticos son más eficaces que los naturales (Strnad, 1997), cuestión que puede deberse a que los primeros se absorben más rápidamente (Biddington & Thomas, 1976; McGaw, 1988; Mok & Martin, 1994).

A lo largo del desarrollo de la semilla, los niveles endógenos de citoquininas sufren cambios. Así, Julin-Tegelman, 1979, en semillas de maíz, comprobó que a las 4 horas de la imbibición en agua, los niveles de citoquininas libres eran superiores a los de las semillas secas. Sin embargo, cuando el periodo de imbibición se extendía entre 24 y 48 horas, estos niveles decrecían. Con posterioridad a la estratificación y a la iluminación, en semillas sensibles al frío y a la luz, respectivamente, se detectaron

incrementos en las cantidades de citoquininas extraídas de algunas semillas (Van Staden *et al.*, 1972; Van Staden & Wareing, 1972; Julin-Tegelman & Pinfield, 1982). En garbanzo, cuyos cotiledones no tienen citoquininas preexistentes, éstas aparecían a las 12 horas de germinación, como consecuencia de su transporte desde el eje embrionario, donde sí son preexistentes (Martín *et al.*, 1987a, b; Gallego *et al.*, 1991). En semillas de guisante, Stirk & Van Staden, 2001, detectaron alta actividad de citoquininas entre los 2-4 días tras la siembra, y muy baja a los seis días. Finalmente, las citoquininas pueden promover la síntesis proteica y estar involucradas en fenómenos de permeabilidad.

1.7.5) GIBERELINAS

1.7.5.1) ASPECTOS GENERALES

Las giberelinas constituyen un amplio grupo de compuestos basados en la estructura del anillo *ent-giberelano* (Kawaide *et al.*, 1997). Desde que Kurosawa (1926) descubrió estas sustancias a partir de plantas de arroz infectadas por el hongo *Gibberella fujikuroi*, se han caracterizado continuamente más sustancias del mismo tipo en distintas especies vegetales, hasta alcanzar actualmente un número superior a 110 compuestos con actividad giberélica (Kende & Zeevart, 1997).

Estas sustancias se sintetizan a partir del ácido mevalónico en el citosol o a partir del metileritritol-4-fosfato en plástidos (Hedden & Kamiya, 1997; Lichtenthaler, 1999; Rohmer, 1999; Kasahara *et al.*, 2002).

Las giberelinas están involucradas en muchos aspectos del crecimiento y desarrollo de las plantas tales como la germinación, la elongación del tallo, la regulación del desarrollo de los granos de polen, o la producción de flores y frutos (Crozier *et al.*, 2000; Yamaguchi & Kamiya, 2000; Richards *et al.*, 2001). A nivel molecular, están implicadas en la síntesis de proteínas y de ARN (Aggarwal & Sachar, 1995; Jacobsen *et al.*, 1995; Washio, 2001).

1.7.5.2) PAPEL DE LAS GIBERELINAS EN LA GERMINACIÓN

Las giberelinas promueven y controlan la germinación en semillas de muchas especies (Karssen *et al.*, 1989). Su aplicación exógena incrementa la germinación, y son capaces de romper la dormición (Bewley & Black, 1982), especialmente en semillas sensibles al frío (Bewley & Black, 1994), o a la luz (Derckx *et al.*, 1994),

aunque se cree que el control de esta dormición es posterior a la pérdida de la acción inhibitoria del ácido abscísico (ABA) (León-Kloosterziel *et al.*, 1996; Bewley, 1997).

Numerosos autores han descrito las diferencias existentes en la efectividad de las distintas giberelinas sobre la germinación. El GA₄ suele ser el más eficaz en la mayoría de las especies, e incluso rompe la dormición a concentraciones de 10⁻⁴ M (Halinska & Lewak, 1987; Loveys & Jusaitis 1994; Derkx *et al.*, 1994). En semillas de lechuga (cv. Grand Rapids), que no germinan en oscuridad, la aplicación de GA₁ induce la germinación, lo cual no hace el GA₂₀. (Toyomasu *et al.*, 1993). El GA₃ es incapaz de romper la dormición en semillas de especies en las cuales otras giberelinas sí son capaces de romperla (Thompson, 1968; Simpson, 1990; Nicolás *et al.*, 1996; Fernández *et al.*, 1997). Tampoco tiene efectos significativos sobre la germinación de semillas termodormidas (Corbineau *et al.*, 1988; Chiwocha *et al.*, 2003), y su acción parece requerir la presencia de etileno. En este sentido, Nicolás *et al.*, 1996; 1997, y Calvo *et al.*, 2003, han comprobado en semillas de haya, que la aplicación conjunta de GA₃ y ethrel, un compuesto que a pH>4 libera etileno, ayuda a romper la dormición e incrementar la germinación desde la primera semana de tratamiento, revirtiendo además con mayor eficacia la acción inhibitoria del ácido abscísico.

El empleo de paclobutrazol, un inhibidor de la síntesis de giberelinas a nivel de la formación del ácido kaurenoico (Bai & Chaney, 2001), conduce también a una inhibición de la germinación, que puede ser revertida por la acción del GA₄₊₇ (Presman & Shaked, 1988; Sarmiento & Kuehny, 2003) o también con mayor efectividad con ethrel (Kepczynski & Kepczynska, 1988; Nicolás *et al.*, 1997; Calvo *et al.*, 2003), y por ACC, precursor natural del etileno (Kepczynski *et al.*, 1988), lo que sugiere que existe algún tipo de interacción entre las giberelinas y el etileno en la regulación de la dormición/germinación de semillas (Calvo *et al.*, 2004).

El conocimiento de los niveles endógenos de giberelinas y el papel que juegan en la geminación, no están todavía claros. Mediante bioensayos, Williams & Bradbeer, 1974, observaron en semillas de avellano, que la estratificación aumentaba ligeramente los niveles de GA₁ y GA₉ los cuales se elevaban bruscamente al pasar las semillas a altas temperaturas e indicando, pues, que la estratificación aumenta la capacidad de las semillas para sintetizar estas giberelinas. En semillas de *Arabidopsis*, Ogawa *et al.*, 2003, demostraron que los niveles de GA₄ se incrementan notablemente después de la imbibición justo antes de la protrusión de la radícula. Halinska *et al.*, 1987, pusieron de manifiesto que la concentración de GA₄₊₇ en semillas de manzano era máxima a los 30 días de estratificación y ésta era 700 veces más elevada en los ejes que en los cotiledones. En este sentido, Fernández *et al.*, 1997, identificaron en semillas de haya una diferencia considerable entre las concentraciones de distintas giberelinas en cotiledones y en ejes embrionarios.

En las semillas, los lugares de acción de las giberelinas se dividen en dos tipos (Ritchie, & Gilroy, 1998; Peng & Harberd, 2002):

- a) Los relacionados con la activación y primeras etapas del crecimiento en extensión del eje embrionario.
- b) Los relacionados con la movilización de los materiales de reserva, como pueden ser las capas de aleurona de los cereales.

Durante la germinación, existe una transformación de giberelinas ligadas en libres, que son transportadas desde los cotiledones al embrión (Schneider & Schmidt, 1990). Sin embargo, aunque se ha comprobado que para el inicio de la germinación es necesaria la síntesis *de novo* de giberelinas (Lenton *et al.*, 1994), no hay que desechar la posibilidad de que las almacenadas puedan ser necesarias también para la germinación.

En un minucioso estudio realizado en semillas de manzano por Halinska *et al.*, 1987, se comprobó que la acumulación de GA₄₊₇ libre en los ejes procedía, un 40 % de la liberación de conjugados presentes en los ejes, un 20 % de la hidrólisis de conjugados almacenados en los cotiledones y translocados a los ejes, y un 40 % originados *de novo*.

El mecanismo de acción de las giberelinas parece estar a nivel de expresión génica. Así, en endospermo de cebada, las GAs inducen un incremento en la síntesis de ARNm poliadenilado que cuando se ensaya en un sistema *in vitro* de síntesis de proteínas cataliza la síntesis de enzimas hidrolíticas, entre ellas, la α -amilasa en células de aleurona de cebada (Jacobsen & Beach, 1985). Desde que se descubrió la inducción hormonal de esta enzima, ha existido la tendencia a asumir que la degradación de los carbohidratos era inducida en todas las semillas por las giberelinas (Richards *et al.*, 2001). En leguminosas, el mecanismo de control ha sido menos estudiado, aunque se sabe que es diferente al de los cereales. En algunas de estas semillas, el embrión ejerce el control, ya que si se elimina, no hay síntesis de α -amilasa, como por ejemplo, en semillas de garbanzo, donde las giberelinas no son capaces de reemplazar al embrión (Fernández-Tarrago *et al.*, 1978).

En semillas durmientes de avena, las giberelinas elevan los niveles de dos enzimas fundamentales en la ruta de las pentosas fosfato: glucosa-6-fosfato-deshidrogenasa y 6-fosfogluconato-deshidrogenasa (Kovacs & Simpson, 1976). Por otra parte, el ácido giberélico puede integrarse en las bicapas fosfolipídicas, modificando la permeabilidad de las membranas (Ritchie & Gilroy, 1997).

1.7.6) ETILENO

1.7.6.1) ASPECTOS GENERALES

El etileno, (C₂H₄), es un producto del metabolismo de las plantas considerado como compuesto clave en la regulación del crecimiento y de diferentes procesos del desarrollo (Abeles *et al.*, 1992). Es el más simple de los alquenos, y es único entre las hormonas de las plantas debido a su simplicidad química y a su naturaleza gaseosa (Kepczynski & Kepczynska, 1997).

El etileno se sintetiza en plantas superiores a partir de la metionina en una secuencia bien definida (Bleecker & Kende, 2000) que da lugar a la formación de S-adenosil metionina (SAM) y ésta al precursor del etileno, el ácido-1-aminociclopropano-1-carboxílico (ACC), catalizado por la ACC sintasa (ACS), y que se considera el principal punto de control de la biosíntesis del etileno (Yang & Hoffman, 1984; Ge *et al.*, 2000; Wang *et al.*, 2002), aunque estudios recientes han mostrado que la ACC oxidasa, la enzima que oxida el ACC a etileno también juega un importante papel en la regulación de la producción de etileno en algunos procesos de desarrollo (Vriezen *et al.*, 1999).

Fisiológicamente, el etileno está implicado en las respuestas de las plantas a un gran número de procesos y estímulos durante todo su ciclo de vida, incluyendo la senescencia de hojas, flores y frutos (Wang *et al.*, 2001), maduración de frutos climatéricos (Alexander & Grierson, 2002), germinación de algunas semillas (Matilla, 2000), embriogénesis cigótica (Rodríguez-Gacio & Matilla, 2001), en respuesta a heridas mecánicas, invasión patógena, distintos estreses, o por tratamiento con auxinas (Voesenek *et al.*, 2003).

1.7.6.2) PAPEL DEL ETILENO EN LA GERMINACIÓN

Existe abundante bibliografía sobre la importancia del etileno en la germinación de semillas en muchas especies. Sin embargo, el papel que desempeña no está claro, ya que los datos son contradictorios. En muchas especies el etileno promueve la germinación (Egley, 1984; Esashi, 1991; Keegan *et al.*, 1989; Kepczynski & Kepczynska, 1997; Matilla, 2000), mientras que en otras actúa inhibiéndola o no afectándola (Suzuki & Taylorson, 1981; Kepczynski, 1985; Esashi, 1991; Corbineau & Côme, 1995). Normalmente, concentraciones entre 0,1 a 200 $\mu\text{l/l}$ son suficientes para estimular la germinación de especies (Corbineau & Côme, 1995; Kepczynski & Kepczynska, 1997).

Desde hace tiempo se sabe que las semillas no durmientes y en condiciones no-óptimas, responden a tratamientos con etileno, mejorando los porcentajes de germinación (Haber, 1926; Balls & Hale, 1940; Ruge, 1947). Abeles y Lonski (1969) observaron que el etileno parece sólo afectar a los estados iniciales de la germinación. Tratamientos con ethrel también estimulan la germinación, incluso mejorando en ocasiones los resultados obtenidos con el etileno en forma gaseosa (Ketrting & Morgan, 1970, Barman & Sarma, 1985).

La prueba más clara de que el etileno influye en la germinación de semillas, es su capacidad para inducirla en semillas durmientes, por la implicación que tiene en la activación de procesos primarios del crecimiento de los que resulta la protrusión de la radícula (Baskin & Baskin, 1998). Así, numerosas especies con un fuerte grado de dormición han aumentado su porcentaje de germinación tras la aplicación de etileno o ethrel (Ketrting & Morgan, 1969; Katoh & Esashi, 1975a; Kepczynski *et al.*, 1977; Egley, 1980; Saini *et al.*, 1986; Corbineau & Côme, 1992; Kepczynski *et al.*, 1996). El requerimiento de etileno para romper la dormición de semillas de lechuga se

produce durante el periodo inmediatamente anterior a la emergencia de la radícula, sin ser esencial al inicio de la imbibición (Fu & Yang, 1983).

En cuanto a la termodormición, se ha comprobado que el efecto en semillas de diversas especies (Abeles, 1986; Corbineau *et al.*, 1988; Gallardo *et al.*, 1991) es aliviado por la acción del etileno. A veces, por sí solo el etileno no tiene efectos y su acción es dependiente de la existencia de un mínimo nivel endógeno de CO₂ (1 355 ppm), para revertir la dormición secundaria impuesta por las altas temperaturas (Negm *et al.*, 1973; Katoh & Esashi, 1975b; Esashi & Katoh, 1975, Esashi *et al.*, 1976). En este sentido, el CO₂ puede estimular la producción de etileno al incrementar tanto la cantidad como la actividad de la Enzima Formadora de Etileno (EFE) (Bufler, 1986; Philosoph-Hadas *et al.*, 1986). Sin embargo, en combinación con un 10% de CO₂, se inhibe la germinación (Egley & Duke, 1985). También se ha comprobado que la cantidad de etileno se incrementa y rompe la termodormición cuando se aumentan los niveles de nitratos en algunas semillas (Saini *et al.*, 1986; Saini & Spencer, 1987).

La primera evidencia de que las semillas producen etileno de forma natural fue puesta de manifiesto por Denny & Miller en 1935. Estudios posteriores han confirmado este hecho (Katoh & Esashi, 1975b; Kepczynski *et al.*, 1977; Rudnicki *et al.*, 1978). Posteriormente se asoció la existencia de un pico máximo de producción de etileno con el crecimiento inicial de la radícula (Fu & Yang, 1983) y se sugirió un papel hormonal para este gas en la germinación de semillas de cacahuete no durmientes a la vista de la elevada producción de este compuesto durante los primeros estadios de la germinación (Ketring & Morgan, 1969). A raíz de esto, algunos autores han indicado que la producción de etileno es necesaria para que las semillas germinen (Matilla, 2000; Petruzelli *et al.*, 2000; Rinaldi, 2000), mientras que otros creen que el etileno es consecuencia de la germinación de éstas (Takayanagi & Harrington, 1971; Górecki *et al.*, 1991). Este último pensamiento ha recibido

posteriores apoyos con el empleo de inhibidores de la biosíntesis y de la acción del etileno. Así, la aplicación de Amino-etoxivinilglicina (AVG) un inhibidor competitivo de la síntesis del etileno, reduce en algunos casos la producción del mismo, pero no afecta negativamente a la germinación (De Greef *et al.*, 1980, Hoffman *et al.*, Kepczynski & Karssen, 1985). No obstante, otros compuestos, como el 2,5-norbornadieno (NBD), que inhibe fuertemente la germinación (Ishizawa *et al.*, 1988; Machabé & Saini, 1991), ve anulados sus efectos con la aplicación exógena del etileno, ethrel o ACC.

Una explicación a estos resultados contradictorios viene dada por la posibilidad de que las semillas que germinan, incluso después de que la síntesis de etileno haya sido inhibida, tengan un requerimiento muy bajo de esta hormona, tanto para el comienzo de la imbibición (Kepczynski & Karssen, 1985), como durante las primeras fases germinativas (Petruzzelli *et al.*, 1995), si bien hay otras especies (Machabé & Saini, 1991; Lalonde & Saini, 1992), cuyas semillas no requieren la acción del etileno para su germinación, puesto que el NBD no les afecta aunque las mismas produzcan dicho etileno.

Los mecanismos de acción del etileno en semillas no son aún muy conocidos y la información actual es difusa (Kepczynski, 1997; Cervantes, 2002). Se ha sugerido que la acción primaria del etileno es la promoción de la expansión radial celular en hipocótilos embrionarios (Abeles, 1986). Otras de las funciones del etileno parece ser incrementar la respiración y el potencial osmótico (Esashi *et al.*, 1979; 1990), la capacidad para revertir la inhibición de la germinación causada por tratamientos con ABA en diferentes semillas (Karssen, 1976a; Kepczynski, 1986) y la inhibición osmótica inducida por altas concentraciones de NaCl o manitol (Negm & Smith, 1978). Estos hechos pueden indicar que existe una participación del etileno en el control de la absorción de agua (Kepczynski, 1986).

Finalmente, la regulación de la expresión génica durante la germinación aún no está suficientemente estudiada. Se ha observado que el etileno activa la expresión génica de una cisteína proteinasa, enzima envuelta en el catabolismo de proteínas en diferentes semillas (Cervantes *et al.*, 1994, 2001). El ethrel promueve la formación de polirribosomas, presumiblemente debido a un incremento de la unión ARNm-ribosomas (Rao *et al.*, 1975).

1.7.7) ÁCIDO ABSCÍSICO

1.7.7.1) ASPECTOS GENERALES

Hace unos cuarenta años, se aisló una sustancia que promovía la abscisión del fruto del algodón y a la que se denominó *abscisina II* (Ohkuma *et al.*, 1963). Posteriormente, Cornforth *et al.*, 1965, descubrieron un compuesto que causaba la inhibición del crecimiento e inducía el reposo en árboles de hoja caduca, al cual llamaron *dormina*. Pronto se vio que ambas eran una misma sustancia, distinguiéndola con el nombre de ácido abscísico (ABA) (Addicott *et al.*, 1968).

La estructura química del ABA es la de un sesquiterpenoide de 15 átomos de carbono, incluido dentro de los terpenos, grupo en el que también se encuentran, entre otros, giberelinas, carotenoides o estreroides. Diferentes estudios, sugieren que, debido a la similaridad con la estructura de algunos carotenoides, el ABA es sintetizado desde una vía “indirecta”, a través de la división oxidativa de un precursor del carotenoide C₄₀, seguido de una conversión en dos pasos a partir de la xantoxina (C₁₅), vía ABA-aldehído (Taylor *et al.*, 2000; Finkelstein & Rock, 2002; Seo & Koshiha, 2002; Scwartz *et al.*, 2003, Xiong & Zhu, 2003)

El ABA se encuentra en varias partes de la planta, aunque ejerce su acción inhibidora fundamentalmente en el eje embrionario (Kermode, 1995). Regula numerosos aspectos del crecimiento y desarrollo de las mismas, incluyendo la maduración del embrión o las respuestas a diferentes estreses ambientales (Zeevart & Creelman, 1988). En semillas, el ABA está implicado en la acumulación de reservas proteicas y lipídicas, la capacidad para tolerar la desecación, la inhibición de germinación precoz en la planta-madre, o la inducción de dormición primaria (Liotenberg *et al.*, 1999). Los niveles de ABA en las semillas, generalmente se incrementan durante la primera mitad del desarrollo de éstas, cuando el peso seco

va en aumento, y disminuyen en la segunda mitad, cuando el contenido de agua va decreciendo (Hillhorst, 1995).

1.7.7.2) PAPEL DEL ÁCIDO ABSCÍSICO EN LA GERMINACIÓN

El ABA es el principal inhibidor natural de la germinación de semillas, aunque también puede inhibir esta germinación en semillas no durmientes, cuando se aplica exógenamente (Milborrow, 1974; Zigas & Coombe, 1977) provocando la dormición de aquéllas. No obstante, se necesitan concentraciones más elevadas para mantener el estado de dormición durante largos periodos de tiempo (Schopfer & Plachy, 1984). En el caso de embriones de manzana, cuya dormición primaria fue totalmente eliminada, sólo la aplicación de ABA posibilita la inducción de dormición secundaria. Por todo ello, el ABA ha sido considerado el principal inductor de la dormición (Bulard, 1986).

Ketring & Morgan, 1972, comprobaron que el ABA inhibía la germinación y producción de etileno en semillas maduras de cacahuete, proponiendo que un inhibidor, seguramente el ABA, interaccionaría con el etileno para el control de la germinación de semillas durmientes de cacahuete. Posteriormente, Corbineau & Côme, 1995 y Kepczynski & Kepczynska, 1997, han comprobado que los requerimientos exógenos de etileno en semillas de diversas especies, aumentan con la presencia de ABA.

En muchas semillas, los niveles endógenos de ABA alcanzan el máximo, hacia la mitad del proceso de maduración, para descender bruscamente justo después, siendo, en general, extremadamente bajos cuando la semilla ha alcanzado la madurez. Esta disminución en los niveles de ABA durante las últimas etapas de la maduración, puede liberar a la semilla de restricciones en su desarrollo y permitir la

germinación (Kermode, 1995). Sin embargo, en semillas maduras de lechuga se han detectado altos niveles de ABA, que no afectan a la germinación, aunque probablemente la acción de éstos, esté relacionada con la supresión de la movilización de materiales de reserva hasta que ocurre la germinación (Dulson *et al.*, 1988). Semillas maduras secas de garbanzo, también contienen elevados niveles de ABA, y con máximos que se alcanzan entre las 14 y 18 horas de imbibición, coincidiendo con un incremento en el peso fresco y la elongación de los ejes embrionarios (Iglesias & Babiano, 1996). El estrés hídrico también puede inducir un incremento en el contenido endógeno de ABA (Ribaut & Pilet, 1991; Ober & Setter, 1992), si bien, se ha comprobado que los efectos de un bajo potencial hídrico en la germinación de semillas de tomate, no produce un incremento en la cantidad de ABA (Ni & Bradford, 1992). También se ha demostrado que, en semillas de garbanzo tratadas con polietilenglicol (PEG), el cual induce estrés hídrico e inhibe la germinación, el nivel de ABA no ha aumentado (Iglesias & Babiano, 1996).

Una dificultad para entender el papel del ABA como inhibidor de la germinación es el efecto de la temperatura. En este sentido, la aplicación exógena de ABA es más efectiva a altas temperaturas, de forma que interacciona con los niveles endógenos de ABA, incrementando los efectos inhibidores de éste (Walker-Simmons, 1988, 1990), o bien cabe la posibilidad de que a altas temperaturas los tejidos aumenten su sensibilidad al ABA, por lo que es probable que la estratificación reduzca la efectividad de este inhibidor (Baskin & Baskin, 1998).

El ABA inhibe también la acción de determinadas enzimas, como la α -amilasa, malato cintasa, rubisco, o endo- β -mananasa, involucrándolas en la disminución de reservas postgerminativas (Kermode, 1990) e influye en los procesos de transcripción de las capas de aleurona en cereales (Jacobsen & Beach, 1985).

2) JUSTIFICACIÓN Y OBJETIVOS

2) JUSTIFICACIÓN Y OBJETIVOS

Las actividades antrópicas realizadas en la estación de esquí de Sierra Nevada se comienzan a realizar a finales de los años 60. Sin embargo, posteriormente, a partir de 1987, con motivo de la Concesión para la organización de los Mundiales de Esquí Alpino en 1995, se llevaron a cabo, asimismo, una serie de intervenciones en el medio natural, para la mejora de la explotación de las pistas, que acabaron por degradar notablemente el área sobre la que se asienta ésta, poniéndose de manifiesto la necesidad de recuperación de estas zonas intervenidas por razones de conservación, de protección del medio, e incluso económicas. Así, el hecho de tener una cubierta vegetal estable y densa sobre estas áreas consigue, entre otras acciones:

- Disminuir la escorrentía superficial a la que están sometidas las zonas de pistas, favoreciendo la estabilidad estructural de los suelos e incluso creando algunos.
- Mejorar el drenaje de los sustratos, reduciendo notablemente la fuerza erosiva del agua, el hielo y la nieve.
- Permitir una mayor permanencia de la capa de nieve en las pistas, gracias a la implantación de la vegetación, que evita el recalentamiento y la fusión de la misma.
- Recuperar el paisaje vegetal propio de Sierra Nevada en las zonas intervenidas, con especies endémicas del macizo y de su entorno biogeográfico.
- Proteger y mejorar los distintos biotopos y hábitats presentes en la estación de esquí.

Si bien en las fechas descritas, se realizaron determinados estudios y experiencias de propagación sexual y multiplicación vegetativa “in situ”, con algunos taxones propios de las series de vegetación presentes en la estación de esquí, el éxito en el

crecimiento y desarrollo de los mismos para posteriores trabajos de restauración de la cubierta vegetal sobre las pistas, fue desigual. Este hecho, unido al de que en el macizo nevadense existen gran cantidad de especies vegetales que tienen muy restringida su área de distribución, debido a una serie de parámetros ambientales que condicionan su germinación y crecimiento (temperatura, luz, CO₂, O₂, humedad, características del suelo, etc.), han influido decisivamente en el éxito de estas restauraciones.

Por tanto, en esta Memoria, se han estudiado algunas de las especies cuyo nicho ecológico es la propia estación de esquí y su entorno, con la intención de conocer en condiciones de laboratorio, algunos de los requerimientos ambientales que estas plantas necesitan para optimizar sus procesos de germinación y crecimiento, y la posibilidad de mejorar éstos mediante la aplicación de diferentes reguladores del crecimiento vegetal, de forma que se pueda facilitar, con ello, la traslación y aplicación de estos resultados a la propia estación de esquí, permitiendo, de esta manera, recuperar las zonas degradadas y, en definitiva, perfeccionar la actual metodología de restauración de la cubierta vegetal. Para alcanzar este fin, se realizaron 10 experimentos, que perseguían los siguientes objetivos:

- 1) En primer lugar, se procuró conocer cuál es la temperatura idónea de germinación de cinco especies propias de la alta montaña mediterránea, para posteriormente comprobar si la aplicación continua de determinados fitorreguladores puede alterar de algún modo la germinación a dicha temperatura.
- 2) A la vista de los resultados obtenidos en los experimentos anteriores, se trataría de ver si, con cortos periodos de imbibición en aquellos reguladores del crecimiento que hubiesen dado un resultado mínimamente satisfactorio,

pueden alcanzarse valores de germinación trasladables a condiciones de campo, variando los parámetros experimentales.

- 3) El paso previo a este estudio de campo, que será objeto de un posterior trabajo, consistiría en comprobar los efectos sobre sustrato sólido, y entre ellos, en algún tipo de suelo de las zonas de las pistas de esquí, de los tratamientos que mejores resultados hubieran presentado en los experimentos en placa.
- 4) En último lugar, y sobre la base de los resultados alcanzados en el conjunto de experimentos anteriores, se abordaría el estudio del comportamiento a escala celular de las semillas a través del cálculo del índice mitótico, para intentar comprender la respuesta de éstas a dicha escala, ante la aplicación exógena de fitorreguladores.

3) MATERIAL Y MÉTODOS

3) MATERIAL Y MÉTODOS

3.1) MATERIAL BIOLÓGICO

3.1.1) SEMILLAS UTILIZADAS

Para la realización de los experimentos, se utilizaron semillas de cinco especies de las utilizadas durante las labores de restauración que se llevaron a cabo en el entorno de la estación de esquí de Sierra Nevada entre los años 1990-1997. La recogida de dicho material se hizo en lugares corológicamente representativos de cada uno de los taxones, con una densidad de población suficiente para poder elaborar las experiencias sin poner en peligro el ecosistema de la comunidad vegetal. Asimismo, también se contó con la colaboración de la Oficina del Parque Nacional-Natural de Sierra Nevada, que facilitó bolsas con unas 2.000-3.000 semillas/especie.

La descripción botánica de las especies vegetales utilizadas en este trabajo es la siguiente:

➤ *Arenaria tetraquetra* L. subsp. *amabilis* (Bory) H.Lindb. fil. in Acta Soc. Sci. Fenn., Ser. B, Opera Biol. 1(2): 45 (1932).

Fam. *Caryophyllaceae*.

Sinonimia: *A. amabilis* Bory in Ann. Gén. Sci. Phys. 3: 5 (1820) [basión].

Nombre vulgar: Piel de león, papo, cojín.

- **Descripción:** Hierba vivaz, muy ramificada, de forma almohadillada densa y hemisférica. Hojas pelosas por el haz y flores pentámeras, a veces en racimos densos de 3-5 flores. El tamaño de las semillas oscila entre 0,7-1 mm.

- **Ecología:** Aparece sobre laderas pedregosas y pastizales sobre suelos silíceos esquistosos y poco evolucionados, y en lugares secos y expuestos a partir de los 2.400 m.
- **Corología:** Endemismo de Sierra Nevada, en las provincias de Granada y Almería.



Fotos 6 y 7. Ejemplar y semillas de *Arenaria tetraquetra* subsp. *amabilis*.



➤ ***Genista versicolor*** Boiss. in Notice Abies Pinsapo: 10 (1838).

Fam. *Leguminosae*

Sinonimia: *G. baetica* Spach. in Ann. Sci. Nat. Bot. ser. 3, 3: 113 (1845)

Nombre vulgar: Aulaga morisca, piorno amarillo, piorno pajizo.

- **Descripción:** Arbusto espinoso, muy ramificado, que puede ser erguido, aunque la mayoría de las veces presenta las ramas postradas, formando una mata densa y achaparrada, tallos terminados en una espina, con hojas alternas y sésiles. Flores axilares amarillas, situadas en los órganos estipulares de los tallos del año anterior. Fruto alargado, vellosolano, con 1-2 semillas ovoideas de tamaño 1,7-2,5 x 2-2,7 mm, un poco aplanadas, verde oscuras o pardas.
- **Ecología:** Principal componente de los piornales orófilos de los pisos superiores de Sierra Nevada, donde aparece entre los 1.600 m. y 2.600 m., sobre suelos poco profundos y pedregosos, principalmente sobre esquistos micacríticos y pizarras.
- **Corología:** Endemismo nevadense, en las provincias de Granada y Almería, en Sierra Nevada, Sierra de Filabres y algunos puntos de la Sierra de Baza.



Fotos 8 y 9. Ejemplar y semillas de *Genista versicolor*.

- ***Hormathophylla spinosa*** (L.) P. Kupfer in Boissiera **23**: 208 (1974).

Fam. *Brassicaceae*

Sinonimias: *Alyssum spinosum* L., Sp. Pl.: 650 (1753) [basi3n.].

Ptilotrichum spinosum (L.) Boiss., Voy. Bot. Espagne **2**: 46 (1839).

Nombre vulgar: Piorno, rascaculos.

- **Descripci3n:** Planta crucifera de 5-25(40) cm de altura, muy ramificada desde la base, espinosa, que forma almohadillas de 20-60 cm. diámetro o más. Ramas intrincadas, endurecidas y persistentes. Tallos floriferos muy numerosos, rıgidos, zigzagueantes, con todos los ejes secundarios transformados en espina corta o inflorescencias secundarias, erguidas. Hojas linear-oblongas, tardıamente caducas, todas axilando ramillas secundarias transformadas en espinas o racimos secundarios. Flores en racimo con p3talo blancos o rosas. Frutos orbicular-elıpticos, con 1-2 semillas tambi3n elıpticas, de 2,1 x 1,7 mm.
- **Ecologıa:** Pedregales y roquedos calc3reos y silıceos en todas las exposiciones, tambi3n en matorrales sobre substratos muy someros, aparece en Sierra Nevada desde 1.600 a 3.400 m. de altitud.
- **Corologıa:** Regi3n Mediterr3nea Occidental. Principalmente en la mitad oriental de la Penınsula Ib3rica -excluido el extremo NE-, tambi3n en el Sistema Ib3rico y en la Cordillera Cant3brica.



Fotos 10 y 11. Ejemplar y semillas de *Hormathophylla spinosa*.

➤ ***Reseda complicata*** Bory in Ann. Gén. Sci. Phys. 3: 13 (1820).

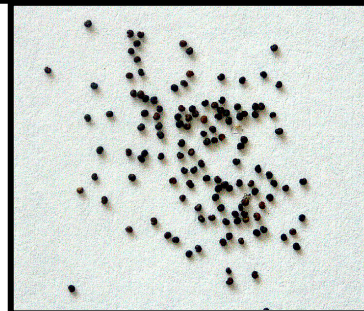
Fam. *Resedaceae*

Nombre vulgar: Bolina de Sierra Nevada.

- **Descripción:** Planta perenne con tallos densamente ramificados desde la base, ramas erectas, intrincadas y espinescentes. Hojas alternas, de lineares a oblongas, agudas, subenteras, con pétalos blanquecinos, que amarillean en la desecación. Cápsula erecta y obovoidea y semillas de 0,6-0,7 mm., reniformes, de un pardo oscuro a negruzcas.
- **Ecología:** Pedregales subalpinos y alpinos, sobre suelos esquistosos, a una altitud entre los 2.000 y los 3.100 m.
- **Corología:** Endemismo de Sierra Nevada.



Fotos 12 y 13. Ejemplar y semillas de *Reseda complicata*.



➤ *Thymus serpylloides* Bory in Ann. Gén. Sci. Phys., 3: 16 (1820).

Fam. Labiatae

Nombre vulgar: Tomillo de Sierra Nevada.

- **Descripción:** Mata muy leñosa, rastrera con tallos de hasta 60 cm. Hojas opuestas, lineares, sin pelos o con muy pocos en el haz y pelosas en el envés. Las flores se disponen en grupos (verticilastros) muy apretados en el extremo de los tallos, dando apariencia de inflorescencia; las hojas que se disponen en la base de cada verticilastro son casi iguales al resto, algo más pelosas. Cada flor origina cuatro frutillos secos e indehiscentes (núculas) muy pequeños, alojados en el fondo del cáliz.
- **Ecología:** Forma parte del matorral almohadillado de alta montaña en lugares casi desprovistos de vegetación, a veces forma tomillares bastante densos. Vive en lugares secos y pedregosos, sobre micasquistos, a partir de 2.000 m. de altura.
- **Corología:** Endemismo de Sierra Nevada.



Fotos 14 y 15. Ejemplar y semillas de *Thymus serpylloides*.

3.1.2) RECOGIDA DE SEMILLAS

La recogida del material se realizó de forma manual durante los meses de Julio, Agosto y Septiembre de los años 2001, 2002 y 2003, cuando las semillas alcanzaron su madurez. Los puntos de recogida de cada material se muestran a continuación.

Tabla 15. Localización geográfica aproximada de los puntos de recogida del material biológico.

ESPECIE	ZONA DE RECOGIDA	ALTITUD (aprox.)	COORDENADAS U.T.M. (Ref. puntual)
<i>Arenaria tetraquetra</i> subsp. <i>amabilis</i>	Hoya de la Mora	2.400-2.500 m.	X: 466348,78 Y: 4105771,07
<i>Genista versicolor</i>	Collado del Diablo	2.000-2.300 m.	X: 464758,60 Y: 4107332,53
<i>Hornathophylla spinosa</i>	Hoya de la Mora/ Peñones de San Francisco	2.300-2-500 m.	X: 465937,98 Y: 4106442,48
<i>Reseda complicata</i>	Hoya de la Mora	2.400-2.500 m-	X: 466348,78 Y: 4105771,07
<i>Thymus serpylloides</i>	Peñones de San Francisco	2.300-2.400 m.	X: 465414,55 Y: 4106546,28

Una vez recogidas las semillas, se procedió a su limpieza, eliminando cualquier resto de material que no fuera para optimizar su conservación, se mantuvieron selladas, a temperatura constante de 4 °C en oscuridad y escasa humedad relativa, de forma que no se produjese cualquier actividad metabólica que pudiera alterar las condiciones del material y por tanto, las posteriores pruebas y tests a realizar.

3.2) ENSAYOS DE GERMINACIÓN

3.2.1) TESTS DE GERMINACIÓN EN PLACAS PETRI

Para la realización de todos los ensayos de germinación se siguió un protocolo determinado, de acuerdo a las normas establecidas por la ISTA, (ISTA, 2001), además de diferentes operaciones, específicas de los requerimientos de cada una de las cinco especies estudiadas en este trabajo y que se abordarán posteriormente.

3.2.1.1) PREPARACIÓN DEL MATERIAL DE LABORATORIO

A la hora de realizar las pruebas de germinación en laboratorio, todo el material fungible fue previamente lavado, secado y esterilizado posteriormente en autoclave, a temperatura de 120 °C durante 60 minutos. Para evitar la contaminación de dicho material, todas las manipulaciones se hicieron en una cámara de flujo laminar. Los experimentos se llevaron a cabo en cámara de cultivo con regulador de humedad relativa, temperatura diurna-nocturna y temporizador luz-oscuridad, y una estufa de incubación termostatzada desde +5 °C a +80 °C.

3.2.1.2) PREPARACIÓN DE LAS SEMILLAS

Para la preparación de las muestras, se tomaron en todos los casos, semillas previamente conservadas durante al menos tres meses a 4 °C en oscuridad, en lotes de 50 semillas, homogeneizadas en tamaño y con características externas similares, desechando aquellas que pudieran tener alguna alteración o malformación fácilmente visible. A su vez, se prepararon placas Petri de 10 cm. de diámetro con papel de filtro, ambos previamente esterilizados, con 10 ml. de agua destilada por

placa y esterilizada a 120 °C, durante 60 minutos, en las que se dispusieron las semillas. Todas las manipulaciones se hicieron en cámara de flujo laminar. Asimismo, y generalizando para todas las experiencias, se consideró que una semilla había germinado cuando el eje embrionario se hizo visible.

3.2.1.3) MEDICIÓN DE LA RADIACIÓN FOTOSINTÉTICAMENTE ACTIVA

En función de las características de cada uno de los experimentos realizados en este estudio, algunos de éstos se prepararon en condiciones de oscuridad, para lo cuál se trabajó bajo cámara de flujo laminar con luz fluorescente verde (de longitud de onda aproximada entre 490-560 nm). Asimismo, para los ensayos en los que se requirió la presencia de luz, se utilizaron tanto la cámara de flujo laminar como la cámara de cultivo, ambas dotadas de tubos con luz fluorescente blanca. No obstante, para comprobar estas condiciones experimentales, se midió la Radiación Fotosintéticamente Activa (PAR) emitida, tanto en la cámara de flujo laminar como en la de cultivo. Para realizar estas medidas se utilizó un espectrorradiómetro de campo LI-COR, modelo LI-1800. A continuación se muestran los gráficos elaborados a partir de los valores obtenidos por el espectrorradiómetro.

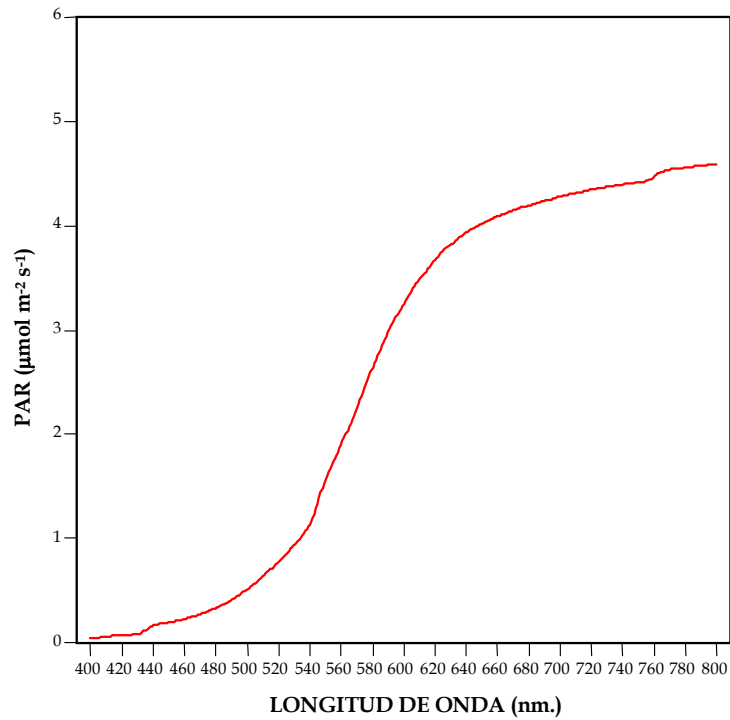


Figura 29. Radiación fotosintéticamente activa presente en la cámara de flujo laminar en el intervalo de longitudes de onda 400-800 nm.

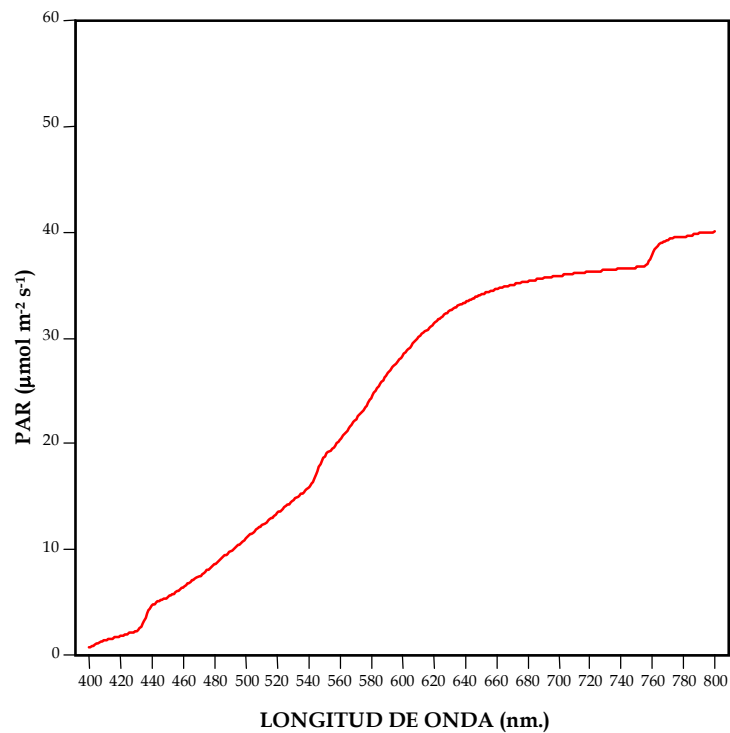


Figura 30. Radiación fotosintéticamente activa presente en la cámara de cultivo en el intervalo de longitudes de onda 400-800 nm.

En la mayoría de experimentos en condiciones de oscuridad, se utiliza la luz verde para ir comprobando la evolución del proceso germinativo, si bien esta luz se ha utilizado con precaución y durante cortos espacios de tiempo, intentando con ello evitar la influencia de la PAR desprendida entre las longitudes de onda 490-560 en la actividad germinativa de las diferentes especies estudiadas (**Figura 29**).

La *ISTA, 1985*, recomienda para ensayos de germinación con luz, una iluminación (frecuente y erróneamente denominada intensidad lumínica) de aproximadamente entre 750-1250 lux, proporcionada por tubos fluorescentes blancos. Esta iluminación, se corresponde aproximadamente con una PAR de $20 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, en el intervalo de longitud de onda entre 400-700 nm (Baskin & Baskin, 1998). La medida realizada en la cámara de cultivo (**Figura 30**), permite comprobar que la PAR absorbida por las semillas en los experimentos realizados bajo condiciones de luz es suficiente para el correcto desarrollo de los mismos.

3.3) TRATAMIENTO ESTADÍSTICO DE LOS DATOS

Los resultados obtenidos en el presente trabajo, fueron procesados informáticamente con el paquete estadístico SPSS 12.0.1 (SPSS Inc., 2003), mediante la aplicación de un análisis de la varianza ANOVA de un factor y su posterior contraste a través del *Test de rango múltiple de Duncan* (Duncan, 1955), test de comparaciones múltiples basado en la distribución *t* de Student, que establece un valor crítico que depende del número de medias comprendido entre las medias que se comparan, habiendo ordenado previamente las medias en orden creciente (Lara Porras, 2001). En el **Experimento n° 10**, se ha realizado, además, el análisis estadístico del Test de *correlaciones bivariadas Rho (r) de Spearman* (Spearman, 1927), test apto para el análisis de correlación entre dos variables cuya distribución de frecuencias no se ajusta a una curva normal.

3.4) ELABORACIÓN DE CARTOGRAFÍA TEMÁTICA

Para la elaboración de la cartografía temática, se ha utilizado un software de diseño de Sistemas de Información Geográfica (SIG) denominado *ArcView GIS 3.2* (©ESRI, 1999), y el módulo específico de dicho programa *3D Analyst*. A partir del mismo, se han diseñado las diferentes geometrías que se presentan, apoyadas por la construcción de bases de datos asociadas a dichas geometrías, que han permitido la identificación y etiquetado en los planos de los diferentes elementos que aparecen en ellos. La interacción entre coberturas temáticas y elementos habituales en la cartografía digital (orografía, hidrografía, sistemas de poblamiento, datos administrativos, etc.) mediante intersecciones, uniones y superposiciones geométricas, han posibilitado la integración de esta información hasta completar cada uno de los planos finales que se presentan. Las coordenadas utilizadas para el posicionamiento espacial de la cartografía han sido Universal-Transversal de Mercator (UTM), y las unidades de medida para el cálculo de áreas y longitudes han sido la hectárea y el metro, respectivamente. Las escalas se han escogido específicamente en función del plano y los elementos a expresar en cada uno de ellos. Además, esta cartografía se ha podido levantar, a partir de coberturas ARC-INFO georreferenciadas, construidas por los equipos informáticos de la **Consejería de Obras Públicas y Transportes (Instituto de Cartografía de Andalucía)**, y la **Consejería de Medio Ambiente**, ambas pertenecientes a la Junta de Andalucía. Las bases cartográficas digitales utilizadas, para la elaboración de todos los mapas temáticos han sido las siguientes:

- 1) Mapa Topográfico de Andalucía: Escala 1:100.000.
- 2) Mapa Topográfico de Andalucía: Escala 1:400.000.
- 3) Mapa Topográfico de Andalucía: Mosaico Digital Raster: Escala 1:10.000.
- 4) Mapa Topográfico Nacional: Mosaico Digital Raster: Escala 1:50.000.

- 5) Ortoimágenes pancromáticas de Andalucía: Satélite IRS-WiFS. Escala 1:50.000.
- 6) Ortofotografía Digital de Andalucía (Color): Escala 1:10.000.
- 7) Mapa de Vegetación del Parque Natural y Nacional de Sierra Nevada.
- 8) Diversas coberturas temáticas digitalizadas (geomorfología, edafología, climatología, vegetación, etc.)

4) EXPERIMENTOS REALIZADOS

**4.1) ESTUDIO DE LOS EFECTOS DE LA
ESCARIFICACIÓN CON ÁCIDO
SULFÚRICO SOBRE LA GERMINACIÓN
DE SEMILLAS DE *GENISTA VERSICOLOR*
Y *RESEDA COMPLICATA***

4.1) ESTUDIO DE LOS EFECTOS DE LA ESCARIFICACIÓN CON ÁCIDO SULFÚRICO SOBRE LA GERMINACIÓN DE SEMILLAS DE *GENISTA VERSICOLOR* Y *RESEDA COMPLICATA*.

4.1.1) OBJETIVOS

El primer experimento realizado en este trabajo, consistió en comprobar los efectos sobre la germinación, del escarificado con ácido sulfúrico (H_2SO_4) de semillas de dos de las especies seleccionadas en este trabajo, *Genista versicolor* y *Reseda complicata*.

Experiencias previas realizadas en laboratorio pusieron de manifiesto la dificultad que las semillas de estas especies tienen para permitir la entrada de agua, por lo que con el escarificado se pretende ablandar la cubierta seminal, de manera que se pueda favorecer la entrada de agua en la semilla y el intercambio de gases, facilitando, de esta forma, el proceso de germinación.

4.1.2) MATERIAL Y MÉTODOS

Para la elaboración de este experimento, siguiendo el protocolo enunciado en el **Apartado 3.2.1** de este trabajo, se prepararon vasos de precipitado, con distintas concentraciones de ácido sulfúrico y tiempos de imbibición en función de las características específicas de cada especie. Posteriormente, se depositaron las semillas, que permanecieron imbibidas en el H₂SO₄ durante los tiempos que se muestran en la siguiente tabla.

Tabla 16. Tratamientos de escarificación con H₂SO₄ de semillas de *Genista versicolor* y *Reseda complicata*.

ESPECIE	TRATAMIENTO	CONCENTRACIÓN H ₂ SO ₄ (%)	TIEMPO DE IMBIBICIÓN			T ^a (°C)
			(minutos)			
<i>Genista versicolor</i>	TESTIGO					15
	H ₂ SO ₄	50	10	20	30	
	H ₂ SO ₄	100	10	20	30	
<i>Reseda complicata</i>	TESTIGO					15
	H ₂ SO ₄	50	5	10	15	
	H ₂ SO ₄	100	5	10	15	

Una vez concluido el escarificado, se realizó un abundante lavado de las semillas con agua destilada, para finalizar realizando un último lavado con agua esterilizada. Posteriormente, se depositaron éstas sobre papel de filtro en placas Petri, y se pusieron a germinar. Durante todo el tiempo de experimentación, las placas se mantuvieron en oscuridad y a 15 °C de temperatura constantes, regando con agua destilada cuando fue necesario.

4.1.3) RESULTADOS

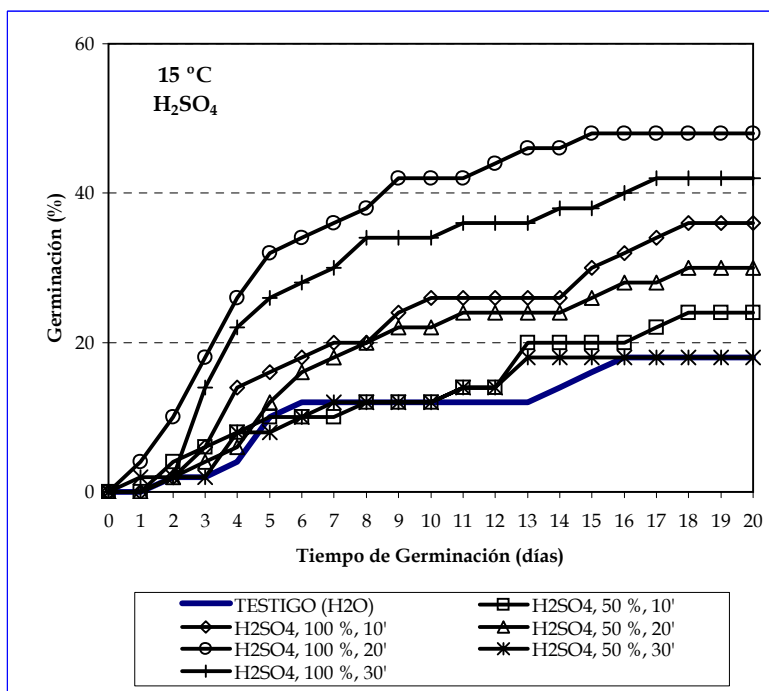


Figura 31. Efecto de la escarificación con H₂SO₄ sobre la germinación de semillas de *Genista versicolor*.

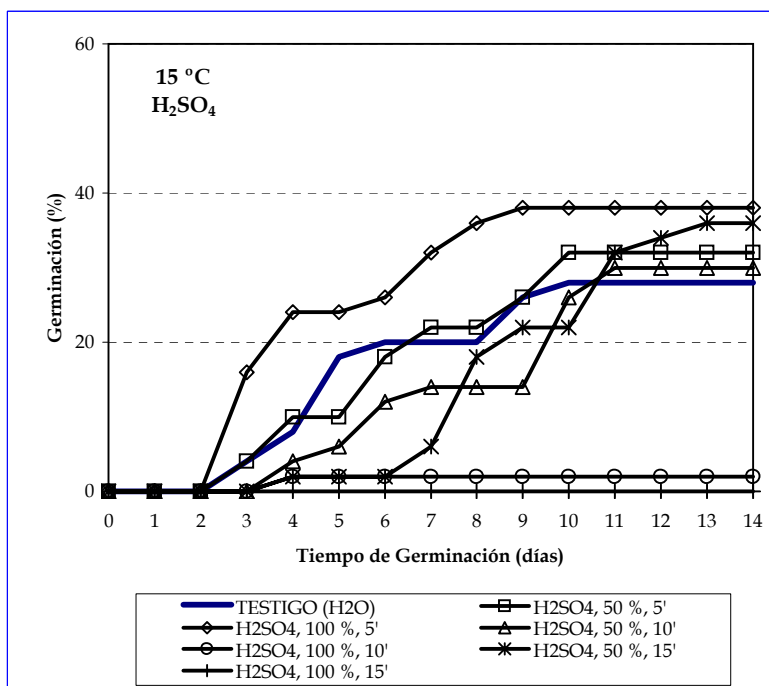


Figura 32. Efecto de la escarificación con H₂SO₄ sobre la germinación de semillas de *Reseda complicata*.

Tabla 17. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Genista versicolor* escarificadas con H₂SO₄ a 15 °C.

Variables: PORCENTAJE/TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig,
Inter-grupos	4937,143	6	822,857	8,571	,000
Intra-grupos	3360,000	35	96,000		
Total	8297,143	41			

Tabla 18. Grado de germinación y T₅₀ de semillas de *Genista versicolor* escarificadas con H₂SO₄ a 15 °C.

TRATAMIENTO	PORCENTAJE DE GERMINACIÓN RESPECTO AL TESTIGO SIN ESCARIFICAR (%)	T ₅₀ (DÍAS)
TESTIGO (H ₂ O)	18,0 ± 3,1 d	5,9
H ₂ SO ₄ , [50 %], 10'	24,0 ± 2,0 c,d	8,9
H ₂ SO ₄ , [100 %], 10'	36,0 ± 5,5 a,b,c	7,5
H ₂ SO ₄ , [50 %], 20'	30,0 ± 2,6 b,c,d	5,1
H ₂ SO ₄ , [100 %], 20'	48,0 ± 4,0 a	4,8
H ₂ SO ₄ , [50 %], 30'	18,0 ± 1,6 d	6,6
H ₂ SO ₄ , [100 %], 30'	42,0 ± 6,5 a,b	4,9

Cada valor es la media de seis repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

Tabla 19. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Reseda complicata* escarificadas con H₂SO₄ a 15 °C.

Variables: PORCENTAJE/TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig,
Inter-grupos	9598,286	6	1599,714	13,363	,000
Intra-grupos	4190,000	35	119,714		
Total	13788,286	41			

Tabla 20. Grado de germinación y T₅₀ de semillas de *Reseda complicata* escarificadas con H₂SO₄ a 15 °C.

TRATAMIENTO	PORCENTAJE DE GERMINACIÓN RESPECTO AL TESTIGO SIN ESCARIFICAR (%)	T ₅₀ (DÍAS)
TESTIGO (H ₂ O)	28,0 ± 3,1 a	5,6
H ₂ SO ₄ , [50 %], 5'	32,0 ± 7,0 a	6,7
H ₂ SO ₄ , [100 %], 5'	38,0 ± 6,0 a	4,3
H ₂ SO ₄ , [50 %], 10'	30,0 ± 4,5 a	10,1
H ₂ SO ₄ , [100 %], 10'	2,0 ± 1,6 b	4,7
H ₂ SO ₄ , [50 %], 15'	36,0 ± 4,2 a	9,0
H ₂ SO ₄ , [100 %], 15'	0,0 ± 0,0 b	0,0

Cada valor es la media de seis repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

1) *Genista versicolor*

Los resultados de la escarificación con H₂SO₄ (**Figura 31**) ponen de manifiesto una mejora sustancial de la germinación. Entre los diferentes tratamientos utilizados, fue el H₂SO₄ a la concentración del 100 % y 20 minutos, la que presentó un mayor grado germinativo y un menor valor de T₅₀ (**Tabla 18**) por lo que se decidió utilizar éste en los sucesivos experimentos a llevar a cabo con las semillas de esta especie.

2) *Reseda complicata*

En el caso de las semillas de *Reseda* (**Figura 32**), excesivos tiempos de imbibición con H₂SO₄ al 100 % de concentración, fueron totalmente perjudiciales para el proceso germinativo. Sin embargo, escarificadas con dicha concentración durante 5 minutos, se obtuvieron resultados más convincentes, pero a pesar de ello, éstos no fueron significativamente estadísticos al compararlos con semillas sin escarificar. De hecho, en ningún momento se llegaron a conseguir niveles aceptables de germinación, ya que no se alcanzó, en ningún caso, tan siquiera el 40 % (**Tabla 20**).

**4.2) ESTUDIO DEL EFECTO DE LA
TEMPERATURA Y APLICACIÓN DE
DIFERENTES REGULADORES DEL
CRECIMIENTO SOBRE LA
GERMINACIÓN DE SEMILLAS**

4.2) ESTUDIO DEL EFECTO DE LA TEMPERATURA Y APLICACIÓN DE DIFERENTES REGULADORES DEL CRECIMIENTO SOBRE LA GERMINACIÓN DE SEMILLAS

4.2.1) OBJETIVOS

En este experimento se comprobaron los efectos sobre la germinación producidos por la imbibición de semillas de las cinco especies seleccionadas, en diferentes reguladores del crecimiento, a distintas concentraciones y temperaturas y en cámara de cultivo. Los reguladores utilizados fueron *Ácido-3-Giberélico (GA₃)*, *N⁶-Benciladenina (BA)*, *Ethrel (E)* e *Inabarplant IV (IP IV)*, a concentraciones de 1, 10 y 100 ppm. Estos dos últimos fitorreguladores son la denominación comercial de distintos compuestos específicos. El *Ethrel* (o *Etephon*), es el nombre comercial del ácido-2-cloroetil-fosfónico, un regulador del crecimiento de las plantas, con propiedades sistémicas, que al penetrar en los tejidos, se descompone, liberando etileno, fosfato e ión cloruro en disoluciones acuosas por encima de pH 4-5, mientras que por debajo de este pH, es estable. La reacción está catalizada por el ion hidroxilo. Su vida media tratado a pH 6 es aproximadamente de 96 horas. A pH 7, en las mismas condiciones, se descompone a etileno aproximadamente un 80 % (*Domir & Foy, 1978*), y la vida media a este pH y temperaturas de 15 y 35 °C es de 100 y 4 horas, respectivamente (*Kreichberg et al., 1984*). Su uso principal es favorecer el adelantamiento de la maduración de frutos, especialmente en cultivos hortícolas (tomate, pimiento, manzano, algodón, etc.). El *Inabarplant IV* es un producto comercial compuesto por una mezcla de dos fitorreguladores, las auxinas *Ácido indolbutírico (AIB)* (0,4 %) y el *Ácido naftalenacético (ANA)* (0,4%), y el *Captán* (15 %), un fungicida de la familia de las tioftalamidas. El *Inabarplant IV* es utilizado generalmente para favorecer el enraizamiento de las plantas leñosas y aumentar el número y la calidad de éstas, especialmente en las especies siempreverdes de hoja ancha (cítricos, olivo), ornamentales (camelia, acebo, boj, daphne), siempreverdes de hoja angosta (abeto,

enebro, pino) o plantas de hoja caduca (manzano, peral, albaricoquero, ciruelo, cerezo, algarrobo, avellano, nogal, vid, arce, haya, morera).

4.2.2) MATERIAL Y MÉTODOS

Para realizar este experimento, se siguió el protocolo genérico de preparación de las semillas, expuesto en el **Apartado 3.2.1**, con lotes de 50 semillas de cada una de las especies. Previamente, éstas fueron esterilizadas superficialmente para evitar la contaminación por hongos, mediante la inmersión en hipoclorito sódico ($NaHClO$) al 1%, durante 5 minutos, a excepción de las semillas de *Genista versicolor*, que al ser tratadas previamente a la puesta del experimento con H_2SO_4 a concentración del 100 % y durante 20 minutos, no necesitaron dicha esterilización. Posteriormente, todas las semillas se lavaron abundantemente con agua destilada y finalmente también se realizó un lavado con agua estéril.

4.2.3) RESULTADOS

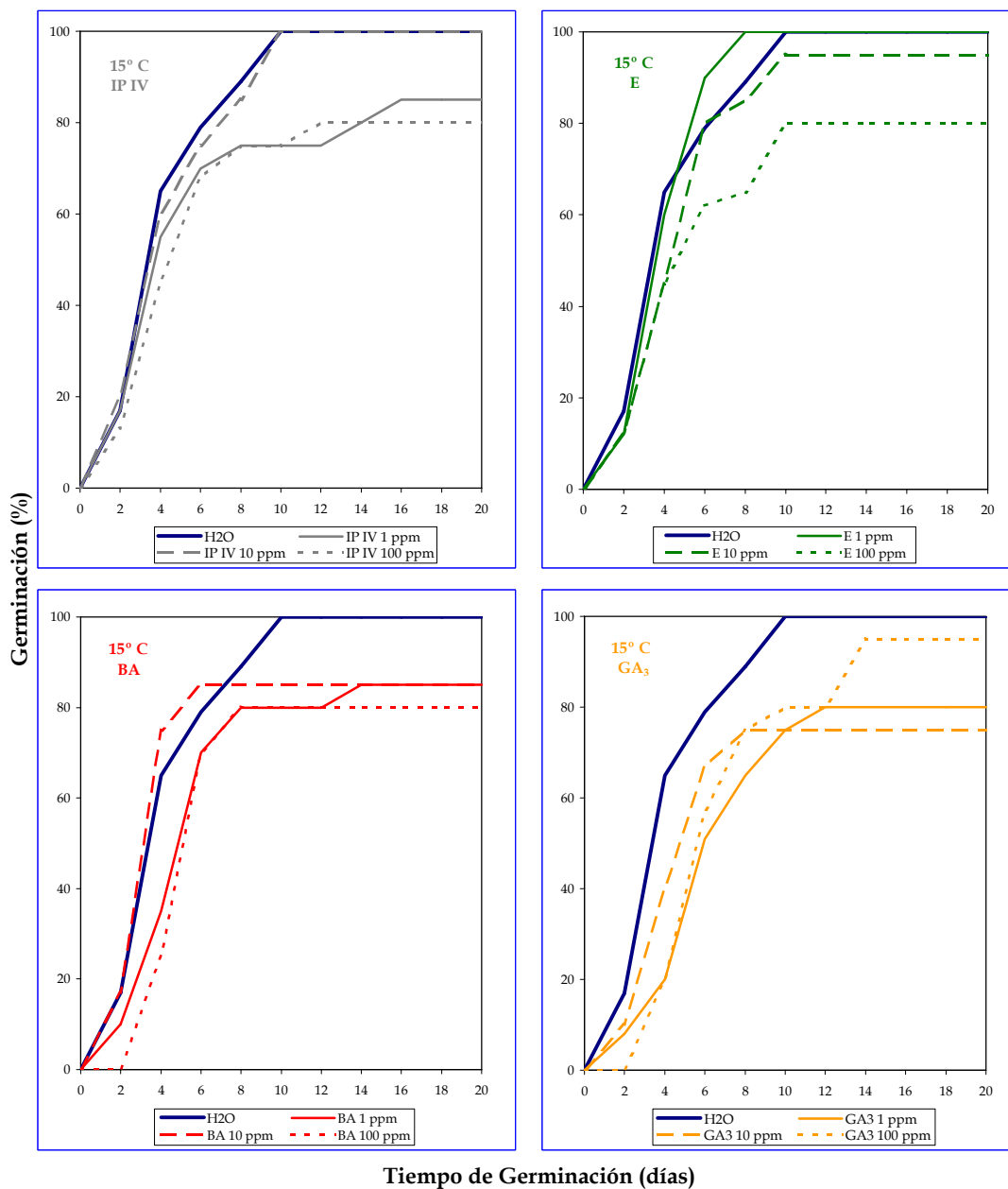


Figura 33. Evolución del porcentaje medio de germinación de semillas de *Arenaria tetraquetra* subsp. *amabilis* bajo los diferentes tratamientos ensayados a 15 °C.

Tabla 21. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Arenaria tetraquetra* subsp. *amabilis* a 15 °C.

Variables: PORCENTAJE / TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	3923,077	12	326,923	2,550	,014
Intra-grupos	5000,000	39	128,205		
Total	8923,077	51			

Tabla 22. Grado de germinación y T₅₀ de semillas de *Arenaria tetraquetra* subsp. *amabilis* a 15 °C.

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)	T ₅₀ (Días)
TESTIGO	100 ± 0,0 a	2,3
IP IV, 1 ppm	85 ± 5,1 a,b,c	2,3
IP IV, 10 ppm	100 ± 0,0 a	2,5
IP IV, 100 ppm	80 ± 0,0 b,c	3,6
E, 1 ppm	100 ± 0,0 a	3,6
E, 10 ppm	95 ± 5,2 a,b	3,1
E, 100 ppm	80 ± 8,2 b	3,7
BA, 1 ppm	85 ± 9,1 a,b,c	4,4
BA, 10 ppm	85 ± 5,3 a,b,c	2,9
BA, 100 ppm	80 ± 8,2 b,c	4,6
GA₃, 1 ppm	80 ± 8,2 b,c	5,3
GA₃, 10 ppm	75 ± 5,5 c	3,8
GA₃, 100 ppm	95 ± 5,2 a,b	5,5

Cada valor es la media de cuatro repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

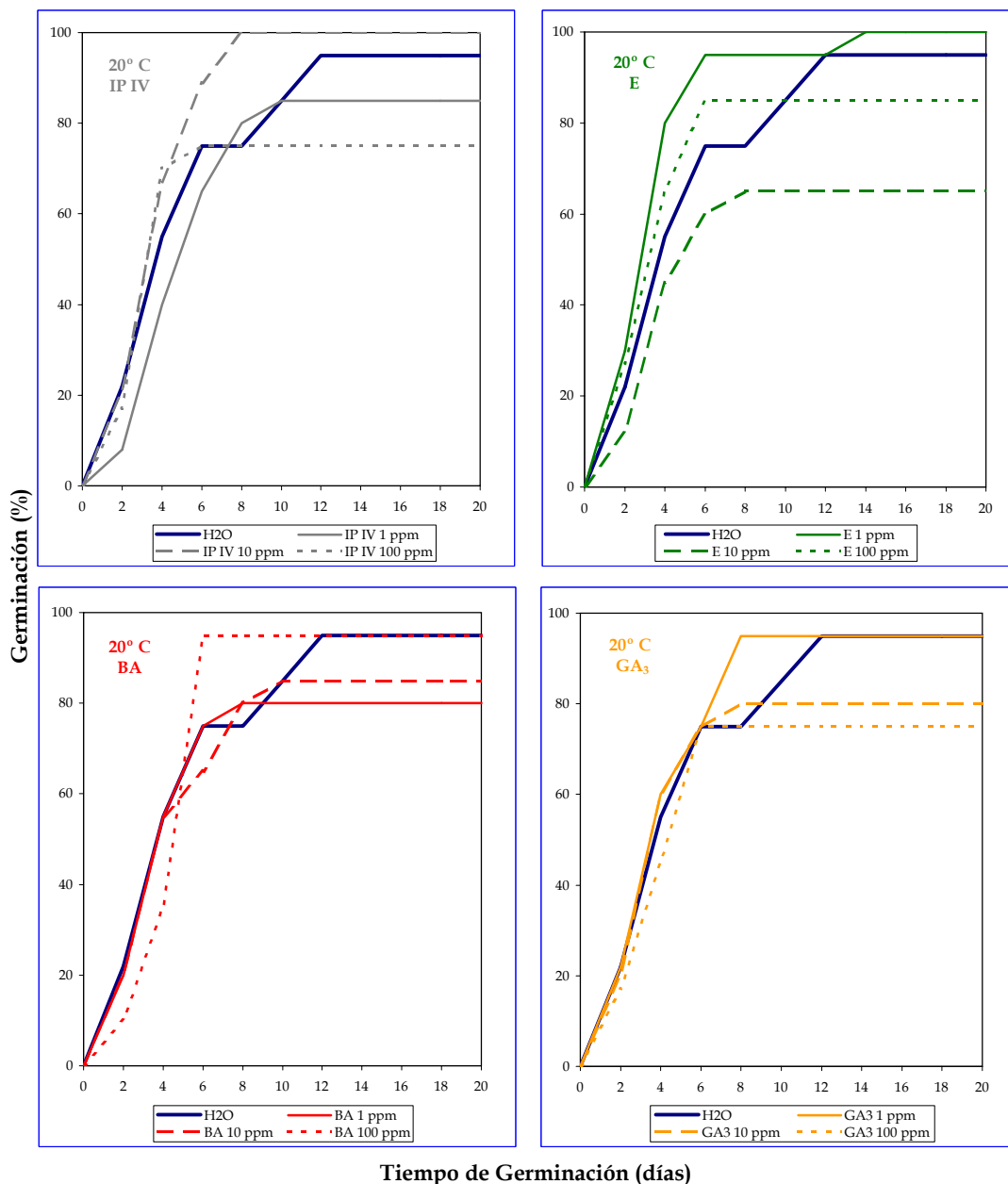


Figura 34. Evolución del porcentaje medio de germinación de semillas de *Arenaria tetraquetra* subsp. *amabilis* bajo los diferentes tratamientos ensayados a 20 °C.

Tabla 23. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Arenaria tetraquetra* subsp. *amabilis* a 20 °C.

Variables: PORCENTAJE / TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	5569,231	12	464,103	2,701	,009
Intra-grupos	6700,000	39	171,795		
Total	12269,231	51			

Tabla 24. Grado de germinación y T₅₀ de semillas de *Arenaria tetraquetra* subsp. *amabilis* a 20 °C.

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)	T ₅₀ (Días)
TESTIGO	95 ± 5,0 a,b	3,5
IP IV, 1 ppm	85 ± 9,6 a,b,c	4,2
IP IV, 10 ppm	100 ± 0,0 a	3,3
IP IV, 100 ppm	75 ± 12,6 b,c	2,8
E, 1 ppm	100 ± 0,0 a	2,8
E, 10 ppm	65 ± 5,0 c	3,3
E, 100 ppm	85 ± 5,0 a,b,c	2,8
BA, 1 ppm	80 ± 8,2 a,b,c	3,1
BA, 10 ppm	85 ± 5,0 a,b,c	3,2
BA, 100 ppm	95 ± 5,0 a,b	4,4
GA₃, 1 ppm	95 ± 5,0 a,b	3,3
GA₃, 10 ppm	80 ± 8,2 a,b,c	3,0
GA₃, 100 ppm	75 ± 5,0 b,c	3,4

Cada valor es la media de cuatro repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

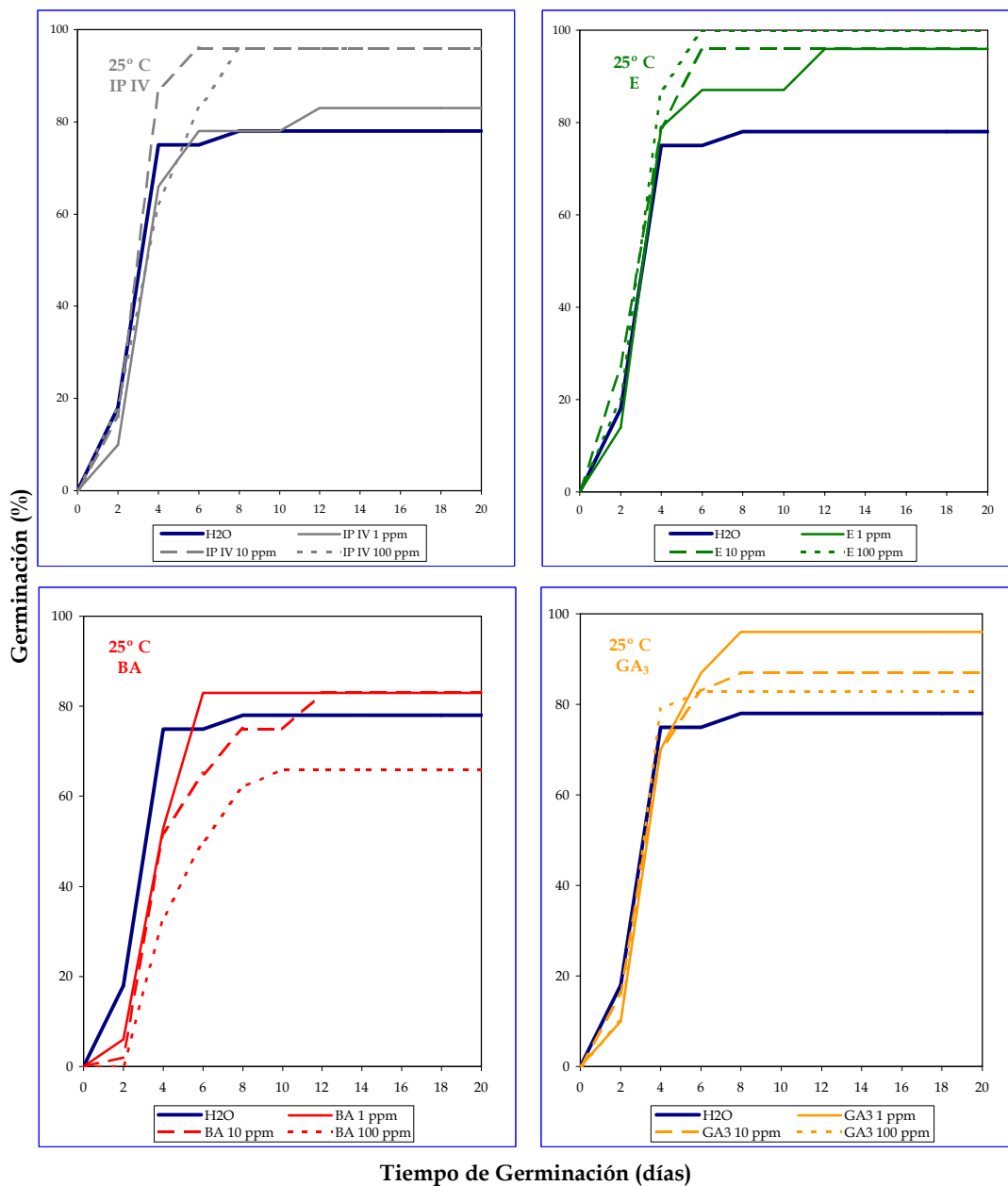


Figura 35. Evolución del porcentaje medio de germinación de semillas de *Arenaria tetraquetra* subsp. *amabilis* bajo los diferentes tratamientos ensayados a 25 °C.

Tabla 25. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Arenaria tetraquetra* subsp. *amabilis* a 25°C.

Variables: PORCENTAJE / TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	4451,308	12	370,942	3,130	,003
Intra-grupos	4622,000	39	118,513		
Total	9073,308	51			

Tabla 26. Grado de germinación y T₅₀ de semillas de *Arenaria tetraquetra* subsp. *amabilis* a 25°C.

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)	T ₅₀ (Días)
TESTIGO	78 ± 6,4 b,c	2,7
IP IV, 1 ppm	93 ± 7,2 a,b,c	3,1
IP IV, 10 ppm	95 ± 4,0 a,b	2,8
IP IV, 100 ppm	95 ± 4,0 a,b	3,3
E, 1 ppm	95 ± 4,0 a,b	3,1
E, 10 ppm	95 ± 4,0 a,b	2,7
E, 100 ppm	100 ± 0,0 a	2,8
BA, 1 ppm	83 ± 7,3 a,b,c	3,5
BA, 10 ppm	83 ± 7,3 a,b,c	3,6
BA, 100 ppm	66 ± 6,5 c	4,1
GA₃, 1 ppm	95 ± 4,0 a,b	3,2
GA₃, 10 ppm	87 ± 8,5 a,b	3,0
GA₃, 100 ppm	83 ± 0,0 a,b,c	2,9

Cada valor es la media de cuatro repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

1) TEMPERATURA: 15 °C

Como se observa en la **Figura 33**, las semillas de *Arenaria* sin ningún tipo de tratamiento, a esta temperatura, no presentan ningún problema en cuanto a la germinación, alcanzándose el 100 % a los 10 días desde el inicio del experimento (**Tabla 22**). La mayoría de los tratamientos utilizados, y a cualquiera de las concentraciones, no son capaces de igualar el comportamiento de las semillas control, incluso actúan como inhibidores del proceso germinativo, a excepción del *Inabarplant*, 10 ppm, que presenta una curva de germinación prácticamente similar a la del *Testigo*, y el *Ethrel*, 1 ppm, que alcanza los valores de dichas semillas control incluso dos días antes (**Figura 33**).

2) TEMPERATURA: 20 °C

En la **Figura 34**, se puede comprobar que los valores del *Testigo* son menores que los obtenidos a 15 °C, si bien no significativos desde un punto de vista estadístico. También se puede ver en la **Tabla 24**, que la velocidad de germinación es menor, con un T_{50} de 3,5 días frente a los 2,3 días a 15 °C. Por lo que respecta a los tratamientos, en este experimento el *Inabarplant* se comporta de una forma más eficaz que en el ensayo anterior, y al igual que en éste, es la concentración de 10 ppm la que produce un efecto más positivo, pues alcanza el 100 % de germinación a los 8 días (**Tabla 24**). Lo mismo sucede con el *Ethrel*, que, de nuevo, es la concentración de 1 ppm la que ejerce un mayor efecto, no sólo porque logra el 100 % de germinación, sino porque también presenta un T_{50} considerablemente más bajo (2,8 días), obteniendo en la mitad de tiempo el máximo de germinación alcanzado por el *Testigo* (**Tabla 24**). A diferencia de lo que se observó con el experimento a 15 °C (**Figura 33**), en este ensayo, tanto la *Benciladenina* como el *Ácido Giberélico* a las concentraciones de 100 ppm y 1 ppm, respectivamente, igualan los valores de las

semillas control, pero en el primer caso, este valor se alcanza con 6 días de antelación, mientras que con el *Ácido Giberélico* se consigue 4 días antes (**Figura 34**).

3) TEMPERATURA: 25 °C

A 25 °C (**Figura 35**), el porcentaje de germinación de las semillas no tratadas de *Arenaria* es menor que el conseguido con las otras dos temperaturas ensayadas, siendo esta disminución estadísticamente significativa (datos no mostrados). No obstante, la velocidad de germinación es intermedia entre esas dos temperaturas. En este experimento, prácticamente todos los tratamientos y a cualquiera de las concentraciones ensayadas, mejoran el comportamiento de las semillas sin tratar (**Figura 35**). A pesar de que se obtienen incrementos que oscilan entre el 6 % en el caso de *Benciladenina* (1 y 10 ppm), el 22 % del *Inabarplant* (10 y 100 ppm), *Ethrel* (1 y 10 ppm) y el *Ácido Giberélico* (1 ppm), o el 28 % del *Ethrel* (100 ppm), únicamente este último, muestra datos significativos desde un punto de vista estadístico (**Tabla 26**).

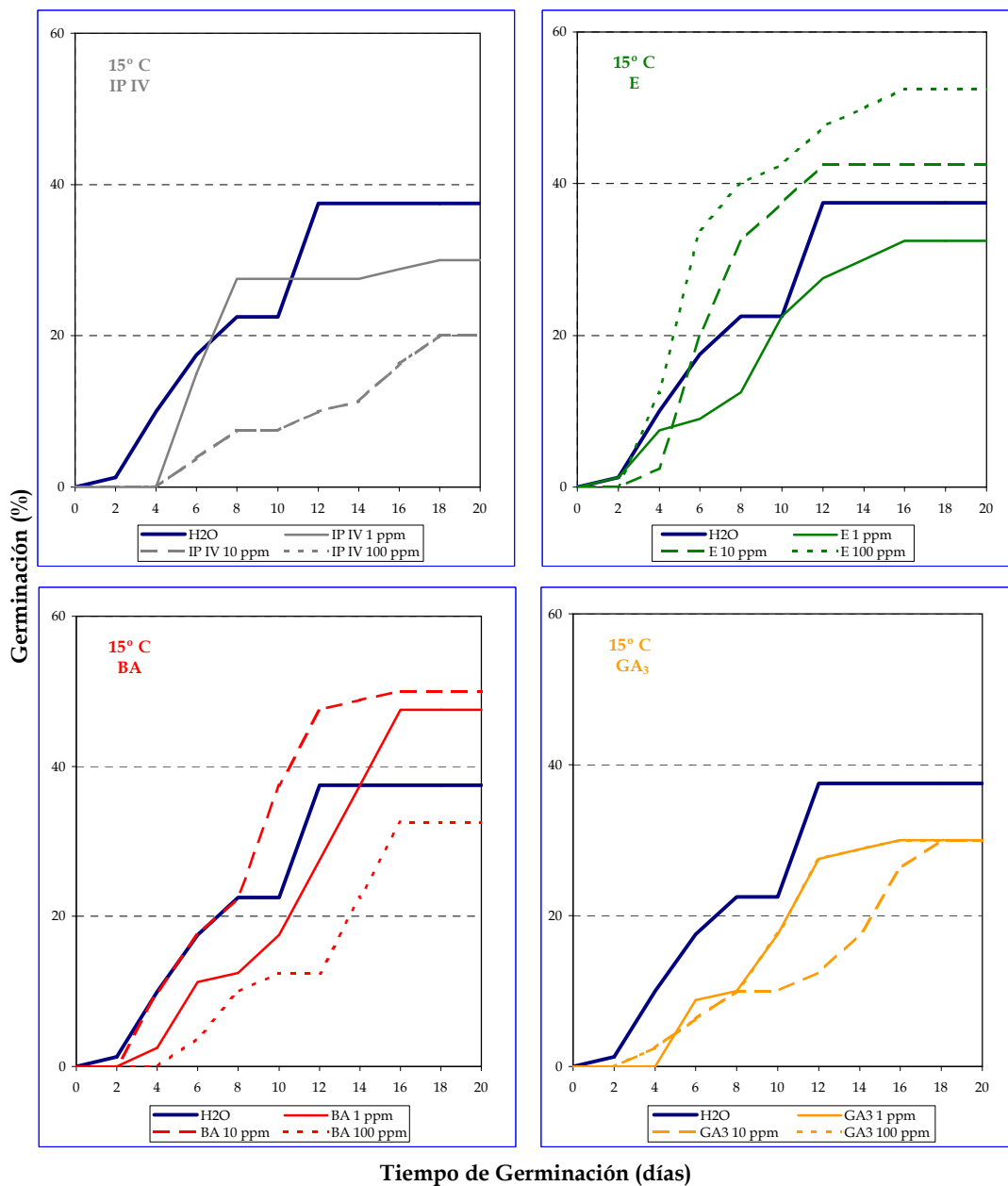


Figura 36. Evolución del porcentaje medio de germinación de semillas de *Genista versicolor* bajo los diferentes tratamientos ensayados a 15 °C.

Tabla 27. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Genista versicolor* a 15 °C.

Variables: PORCENTAJE / TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	5250,000	12	437,500	2,290	,025
Intra-grupos	7450,000	39	191,026		
Total	12700,000	51			

Tabla 28. Grado de germinación y T₅₀ de semillas de *Genista versicolor* a 15 °C.

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)	T ₅₀ (Días)
TESTIGO	37,5 ± 11,8 a,b	6,6
IP IV, 1 ppm	30,0 ± 4,1 a,b	6,0
IP IV, 10 ppm	20,0 ± 4,1 b	12,0
IP IV, 100 ppm	20,0 ± 4,1 b	12,0
E, 1 ppm	32,5 ± 9,5 a,b	8,7
E, 10 ppm	42,5 ± 2,5 a,b	6,2
E, 100 ppm	52,5 ± 4,8 a	5,2
BA, 1 ppm	47,5 ± 11,8 a	11,2
BA, 10 ppm	50,0 ± 4,1 a	8,3
BA, 100 ppm	32,5 ± 4,8 a,b	12,8
GA₃, 1 ppm	30,0 ± 4,1 a,b	9,3
GA₃, 10 ppm	30,0 ± 10,8 a,b	13,0
GA₃, 100 ppm	30,0 ± 0,0 a,b	9,3

Cada valor es la media de cuatro repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

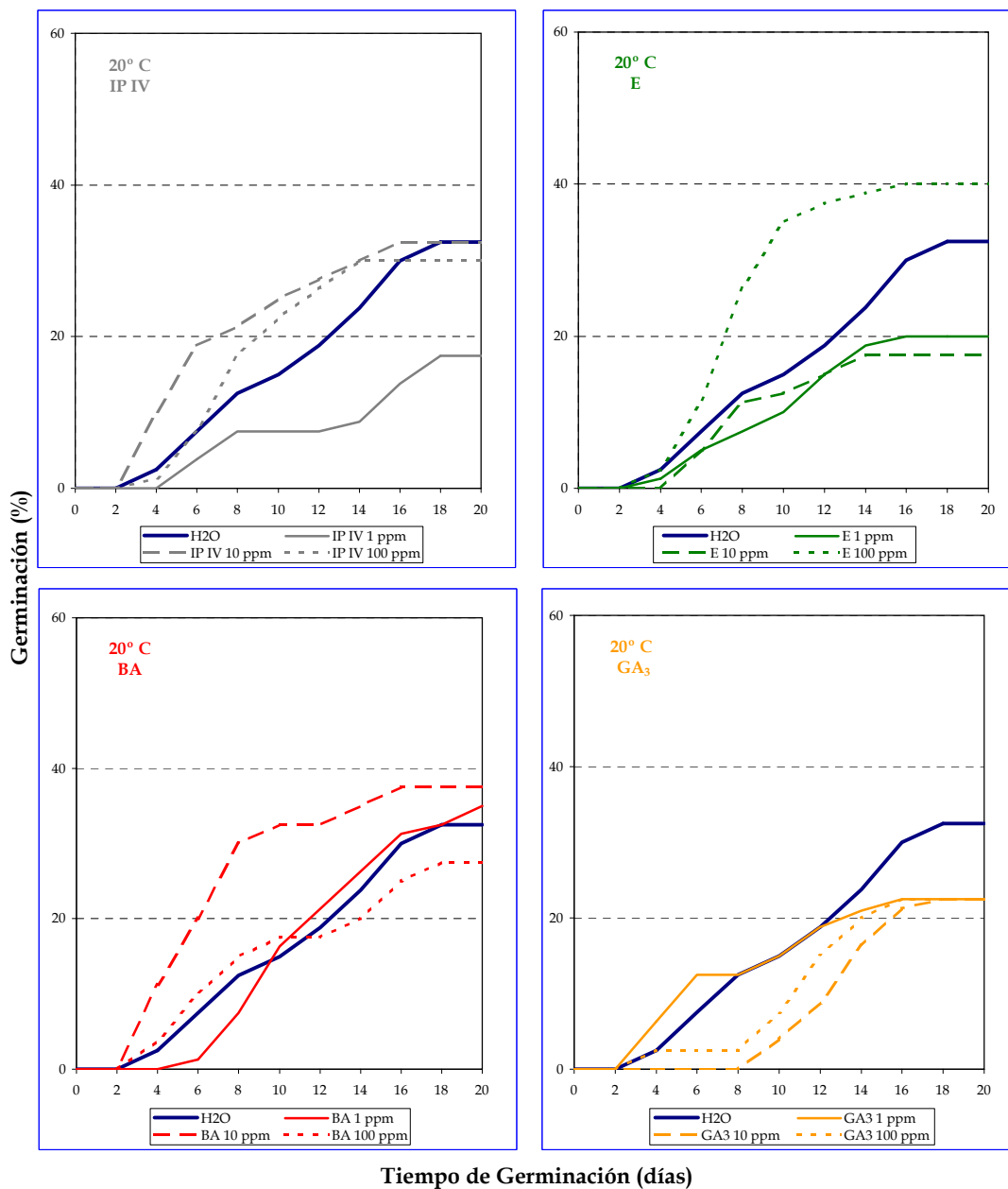


Figura 37. Evolución del porcentaje medio de germinación de semillas de *Genista versicolor* bajo los diferentes tratamientos ensayados a 20 °C.

Tabla 29. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Genista versicolor* a 20 °C.

Variables: PORCENTAJE / TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	2800,000	12	233,333	2,180	,033
Intra-grupos	4175,000	39	107,051		
Total	6975,000	51			

Tabla 30. Grado de germinación y T₅₀ de semillas de *Genista versicolor* a 20 °C.

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)	T ₅₀ (Días)
TESTIGO	32,5 ± 4,8 a,b,c,d	6,6
IP IV, 1 ppm	17,5 ± 6,3 d	6,0
IP IV, 10 ppm	32,5 ± 6,3 a,b,c,d	12,0
IP IV, 100 ppm	30,0 ± 7,1 a,b,c,d	12,0
E, 1 ppm	20,0 ± 7,1 c,d	8,7
E, 10 ppm	17,5 ± 6,3 d	6,2
E, 100 ppm	40,0 ± 0,0 a	5,2
BA, 1 ppm	35,0 ± 2,9 a,b,c	11,2
BA, 10 ppm	37,5 ± 4,8 a,b	8,3
BA, 100 ppm	27,5 ± 6,3 a,b,c,d	12,8
GA₃, 1 ppm	22,5 ± 2,5 b,c,d	9,3
GA₃, 10 ppm	22,5 ± 4,8 b,c,d	13,0
GA₃, 100 ppm	22,5 ± 2,5 b,c,d	9,3

Cada valor es la media de cuatro repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

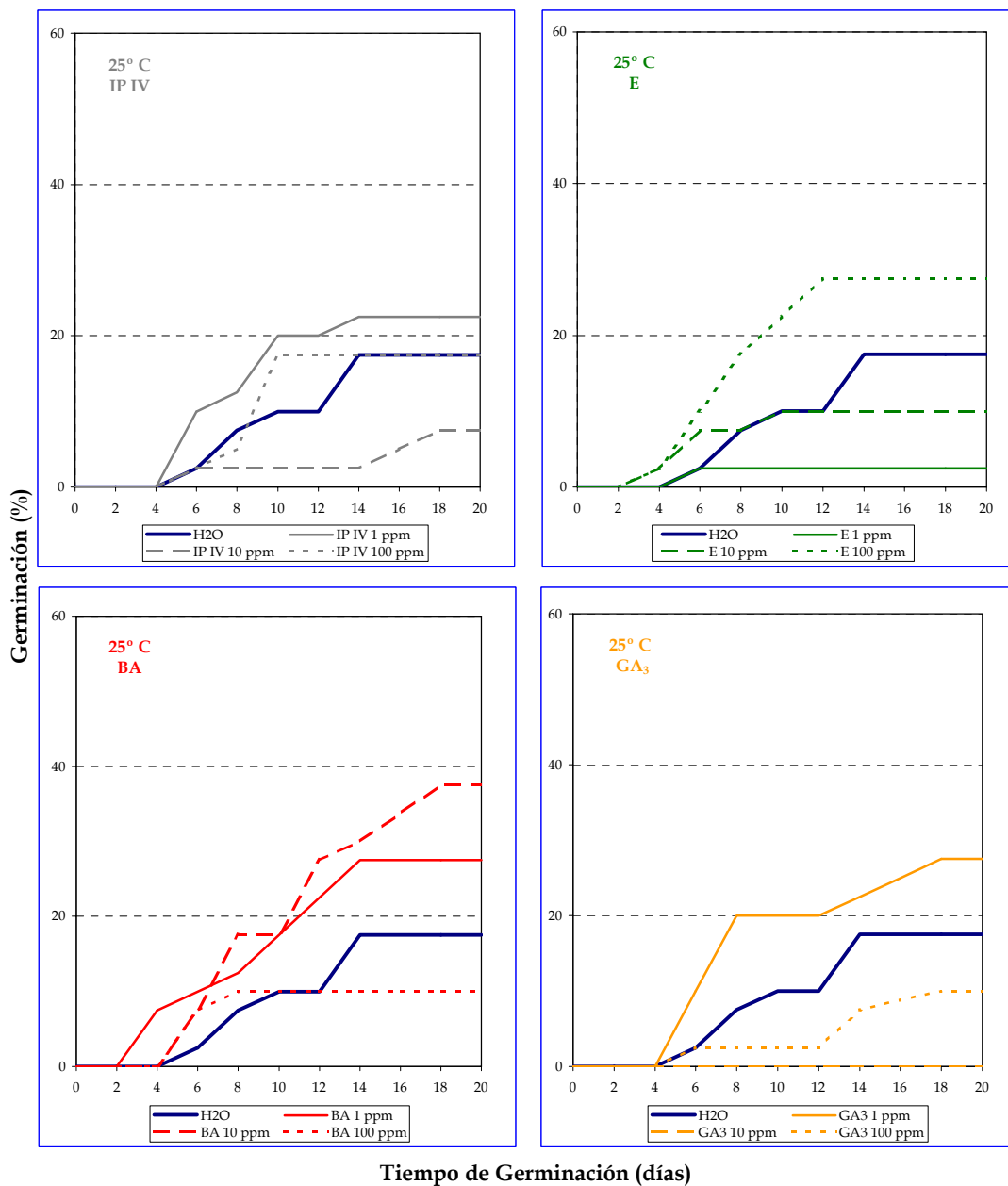


Figura 38. Evolución del porcentaje medio de germinación de semillas de *Genista versicolor* bajo los diferentes tratamientos ensayados a 25 °C.

Tabla 31. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Genista versicolor* a 25 °C.

Variables: PORCENTAJE / TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	6069,231	12	505,769	3,476	,002
Intra-grupos	5675,000	39	145,513		
Total	11744,231	51			

Tabla 32. Grado de germinación y T₅₀ de semillas de *Genista versicolor* a 25 °C.

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)	T ₅₀ (Días)
TESTIGO	17,5 ± 2,5 b,c	9,0
IP IV, 1 ppm	22,5 ± 13,1 a,b	7,0
IP IV, 10 ppm	7,5 ± 4,8 b,c	15,0
IP IV, 100 ppm	17,5 ± 8,5 b,c	8,6
E, 1 ppm	2,5 ± 2,5 c	5,0
E, 10 ppm	10,0 ± 4,1 b,c	5,0
E, 100 ppm	27,5 ± 6,3 a,b	6,9
BA, 1 ppm	27,5 ± 4,8 a,b	8,4
BA, 10 ppm	37,5 ± 6,3 a	10,2
BA, 100 ppm	10,0 ± 4,1 b,c	5,4
GA₃, 1 ppm	27,5 ± 6,3 a,b	6,7
GA₃, 10 ppm	0,0 ± 0,0 c	0,0
GA₃, 100 ppm	10,0 ± 4,1 b,c	13,1

Cada valor es la media de cuatro repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

1) TEMPERATURA: 15 °C

La curva de germinación de las semillas de *Genista* puestas a germinar en agua a 15 °C (**Figura 36**), pone de manifiesto, tanto su lenta velocidad de germinación como el porcentaje final alcanzado, que no llega al 50 % (**Tabla 28**). En cuanto a los tratamientos ensayados, únicamente el *Ethrel* (10 y 100 ppm) y la *Benciladenina* (1 y 10 ppm), superan al *Testigo*, y a pesar de que estos incrementos son de un 40 % (**Tabla 28**), como en el caso de la concentración más elevada de *Ethrel* y que tanto ésta como la *Benciladenina*, 10 ppm, consiguen el 50 % de germinación, no tienen significación estadística alguna (**Tabla 28**), aunque cabe resaltar el hecho de que el *Ethrel*, 100 ppm, adelanta considerablemente la germinación de las semillas (**Figura 36**), presentando también una velocidad bastante más elevada que en el caso de las semillas control, 5,2 y 6,6 días respectivamente. (**Tabla 28**).

2) TEMPERATURA: 20 °C

En este caso (**Figura 37**), el *Testigo* presenta un comportamiento bastante menos favorable tanto en la velocidad como en el grado de germinación, un 13 % inferior a las semillas germinadas a 15 °C (**Tablas 28 y 30**), y al igual que a esta última temperatura, son los tratamientos con *Ethrel* y *Benciladenina* los que muestran una mejor respuesta (**Figura 37**). El *Ethrel*, 100 ppm, supera en un 23 % la germinación de las semillas sin tratar (**Tabla 30**). Aunque tampoco existen diferencias significativas, sí se observa con estos dos compuestos, al igual que sucede con la aplicación de *Inabarplant* (10 y 100 ppm), que la velocidad de germinación se incrementa considerablemente (**Figura 37**). De esta manera, con la aplicación de *Inabarplant*, 10 ppm, tratamiento que presenta el menor valor de T_{50} , se rebaja hasta la mitad el índice de dicho parámetro obtenido por las semillas control (**Tabla 30**).

3) TEMPERATURA: 25 °C

Los datos que se presentan en la **Tabla 32**, constatan el continuado descenso de la germinación conforme se aumenta la temperatura (**Figura 38**). Así, a 25 °C, se observa una disminución de más del 50 % en las semillas *Testigo*, con relación a estas mismas germinando a 15 °C (**Tablas 28 y 32**). Aún siendo los distintos tratamientos incapaces de lograr un porcentaje germinativo que llegue al 50 % en este experimento, cualquiera de los cuatro fitorreguladores utilizados, superan en alguna de las concentraciones utilizadas los valores de las semillas control, siendo la *Benciladenina, 10 ppm*, el tratamiento más eficaz, superando en más del 100 % a éste y mostrando diferencias estadísticamente significativas (**Tabla 32**).

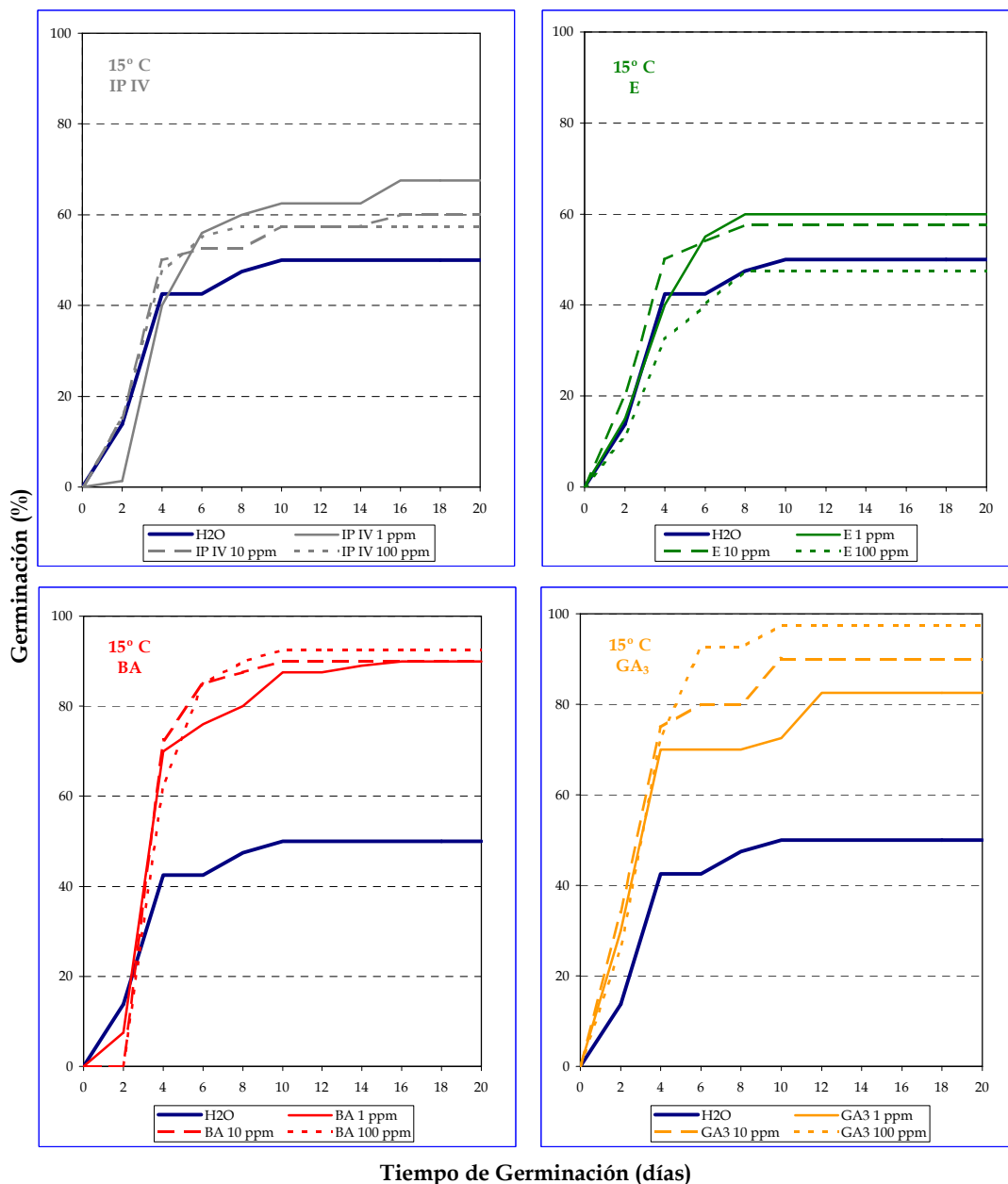


Figura 39. Evolución del porcentaje medio de germinación de semillas de *Hormathophylla spinosa* bajo los diferentes tratamientos ensayados a 15 °C.

Tabla 33. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Hormathophylla spinosa* a 15 °C.

Variables: PORCENTAJE / TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	15850,000	12	1320,833	26,760	,000
Intra-grupos	1925,000	39	49,359		
Total	17775,000	51			

Tabla 34. Grado de germinación y T₅₀ de semillas de *Hormathophylla spinosa* a 15 °C.

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)	T ₅₀ (Días)
TESTIGO	50 ± 4,2 d,e	2,8
IP IV, 1 ppm	68 ± 4,4 c	3,6
IP IV, 10 ppm	60 ± 0,0 c,d	2,8
IP IV, 100 ppm	58 ± 6 c,d,e	2,8
E, 1 ppm	60 ± 0,0 c,d	3,2
E, 10 ppm	58 ± 2,6 c,d,e	2,5
E, 100 ppm	48 ± 2,4 e	3,2
BA, 1 ppm	90 ± 4,2 a,b	3,2
BA, 10 ppm	90 ± 4,2 a,b	3,2
BA, 100 ppm	92 ± 2,5 a,b	3,5
GA₃, 1 ppm	82 ± 5,3 b	2,5
GA₃, 10 ppm	90 ± 0,0 a,b	2,5
GA₃, 100 ppm	98 ± 2,5 a	3,0

Cada valor es la media de cuatro repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

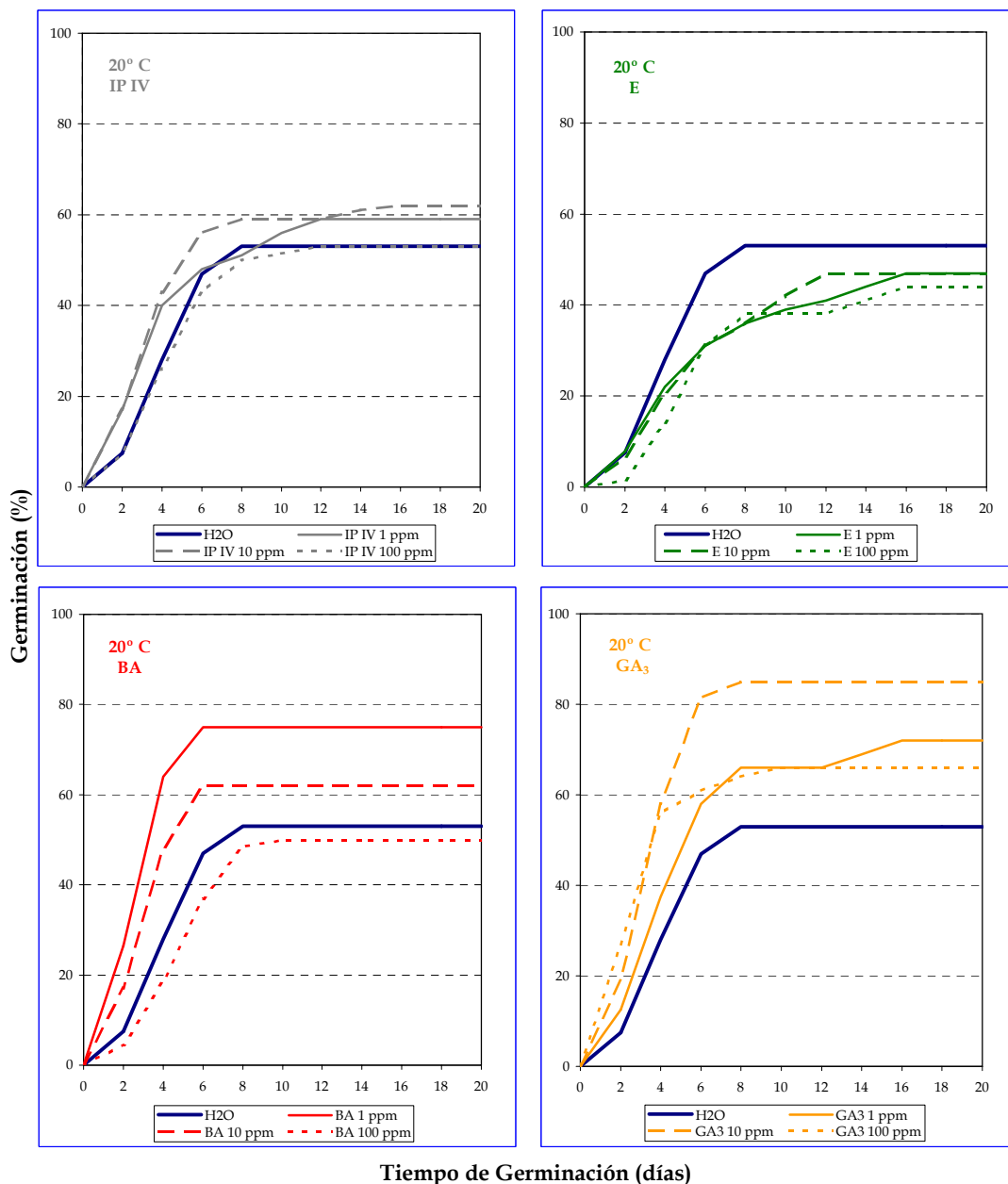


Figura 40. Evolución del porcentaje medio de germinación de semillas de *Hormathophylla spinosa* bajo los diferentes tratamientos ensayados a 20 °C.

Tabla 35. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Hormathophylla spinosa* a 20 °C.

Variables: PORCENTAJE / TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	7270,308	12	605,859	3,535	,001
Intra-grupos	6683,750	39	171,378		
Total	13954,058	51			

Tabla 36. Grado de germinación y T₅₀ de semillas de *Hormathophylla spinosa* a 20 °C.

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)	T ₅₀ (Días)
TESTIGO	53 ± 3,3 c,d,e	3,8
IP IV, 1 ppm	59 ± 3,6 b,c,d,e	3,1
IP IV, 10 ppm	62 ± 5,4 b,c,d,e	3,1
IP IV, 100 ppm	53 ± 8,1 c,d,e	4,1
E, 1 ppm	47 ± 3,5 d,e	4,3
E, 10 ppm	47 ± 11,2 d,e	4,5
E, 100 ppm	44 ± 8,4 e	5,4
BA, 1 ppm	75 ± 9,1 a,b	2,6
BA, 10 ppm	62 ± 5,4 b,c,d,e	2,9
BA, 100 ppm	50 ± 0,0 d,e	4,7
GA₃, 1 ppm	72 ± 6,6 a,b,c	3,8
GA₃, 10 ppm	85 ± 8,2 a	3,2
GA₃, 100 ppm	66 ± 8,5 a,b,c,d	2,4

Cada valor es la media de cuatro repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

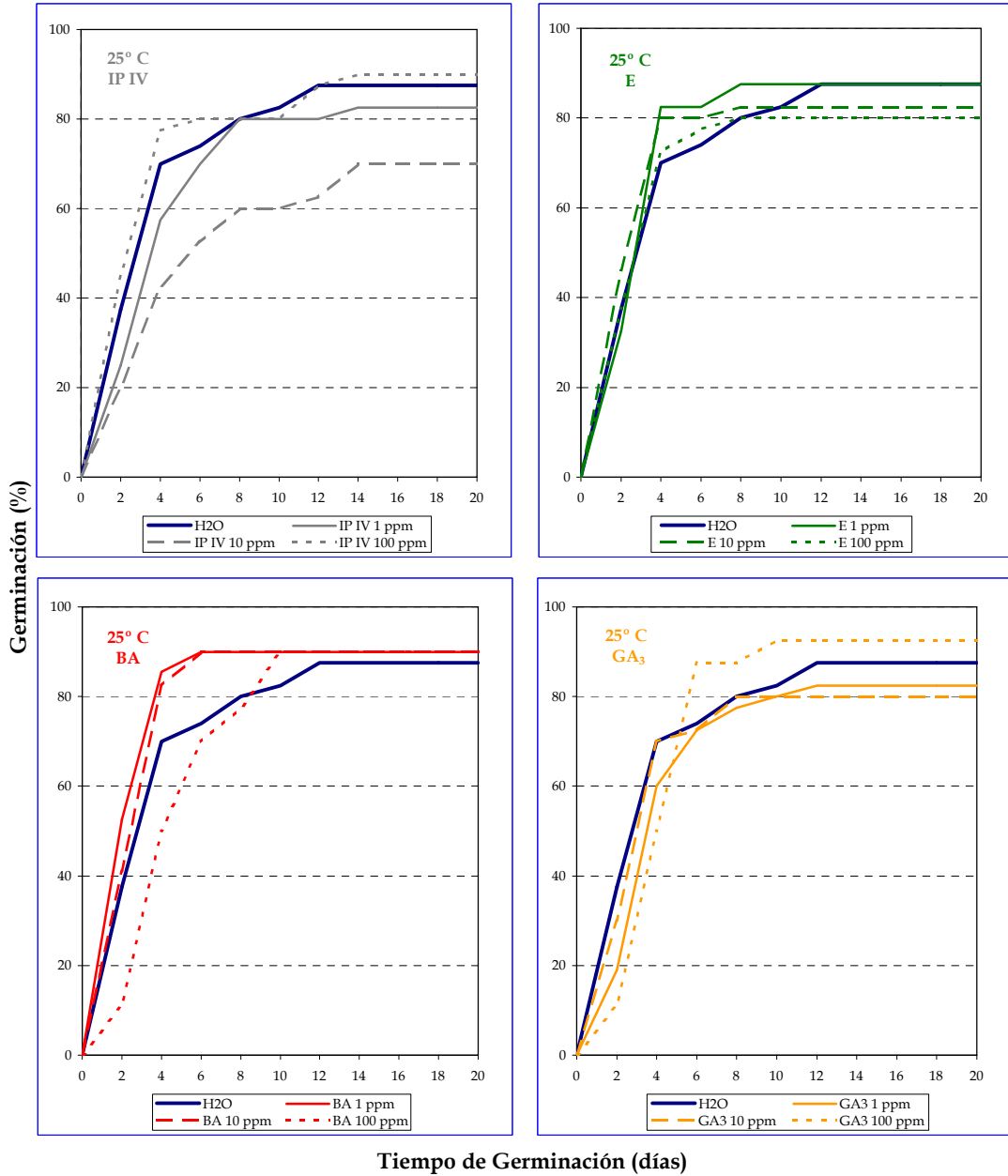


Figura 41. Evolución del porcentaje medio de germinación de semillas de *Hormathophylla spinosa* bajo los diferentes tratamientos ensayados a 25 °C.

Tabla 37. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Hormathophylla spinosa* a 25 °C.

Variables: PORCENTAJE / TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	1850,000	12	154,167	1,415	,201
Intra-grupos	4250,000	39	108,974		
Total	6100,000	51			

Tabla 38. Grado de germinación y T₅₀ de semillas de *Hormathophylla spinosa* a 25 °C.

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)	T ₅₀ (Días)
TESTIGO	88 ± 2,3 a	2,3
IP IV, 1 ppm	90 ± 0,0 a	3,0
IP IV, 10 ppm	70 ± 7,6 b	3,3
IP IV, 100 ppm	82 ± 2,5 a,b	2,0
E, 1 ppm	88 ± 2,3 a	2,5
E, 10 ppm	82 ± 8,5 a,b	1,7
E, 100 ppm	80 ± 7,4 a,b	2,2
BA, 1 ppm	90 ± 7,2 a	1,7
BA, 10 ppm	90 ± 0,0 a	2,2
BA, 100 ppm	90 ± 0,0 a	3,7
GA₃, 1 ppm	82 ± 8,4 a,b	3,1
GA₃, 10 ppm	80 ± 4,3 a,b	2,4
GA₃, 100 ppm	92 ± 5,1 a	3,8

Cada valor es la media de cuatro repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

1) TEMPERATURA: 15 °C

En la **Figura 39**, se muestran los datos de germinación de las semillas de *Hormathophylla spinosa* a 15 °C, temperatura a la cual las semillas *Testigo* muestran un comportamiento nada más que aceptable, ya que únicamente obtienen el 50 %, si bien presentan una velocidad de germinación bastante alta, con un T_{50} de 2,8 días (**Tabla 34**). En este experimento, prácticamente todos los tratamientos superan los valores del *Testigo*, y excepto en el caso del *Ethrel*, 1 ppm, que a pesar de lograr un 20 % más, y en las concentraciones más bajas de *Inabarplant*, en todos los demás casos los incrementos son estadísticamente significativos, siendo el *Ácido Giberélico*, 100 ppm, el que alcanza un mayor porcentaje de germinación, prácticamente el 100 % (**Tabla 34**), doblando los valores de las semillas sin tratar. También hay que destacar que en el caso de la *Benciladenina*, se consiguen valores como mínimo del 90 % de germinación (**Tabla 34**).

2) TEMPERATURA: 20 °C

A 20 °C (**Figura 40**), el *Testigo* presenta valores similares a los conseguidos en el experimento anterior, si bien la velocidad del proceso germinativo es más lenta, con un T_{50} de 3,8 días (**Tabla 36**). Los grados de germinación de los tratamientos no alcanzan los niveles obtenidos en el ensayo llevado a cabo a 15 °C (**Figura 39**), de hecho, tan sólo la *Benciladenina*, 1 ppm, y el *Ácido Giberélico*, 10 ppm, son significativos en relación al *Testigo*, lográndose en este último caso un máximo del 80 % de germinación (**Tabla 36**). Por otra parte, también hay que poner de manifiesto que a esta temperatura y en líneas generales, las velocidades germinativas de los tratamientos son más lentas que en el experimento llevado a cabo a 15 °C (**Tabla 34**).

3) TEMPERATURA: 25 °C

En este último ensayo, el *Testigo* presenta un comportamiento muy favorable, como consecuencia de la elevación de la temperatura, alcanzando las semillas cerca del 90 % de germinación (**Tabla 38**), siendo este valor significativamente estadístico con relación a los *Testigos* de los experimentos realizados a 15 °C y 20 °C (datos no mostrados) y también es más elevada la velocidad de germinación que en estos casos. Los tratamientos presentan asimismo unas pautas óptimas, aunque no superan a las semillas control (**Figura 41**). Aún así, cabe destacar que en el caso de la *Benciladenina*, los máximos se consiguen en la mitad de tiempo que el *Testigo* (**Tabla 38**).

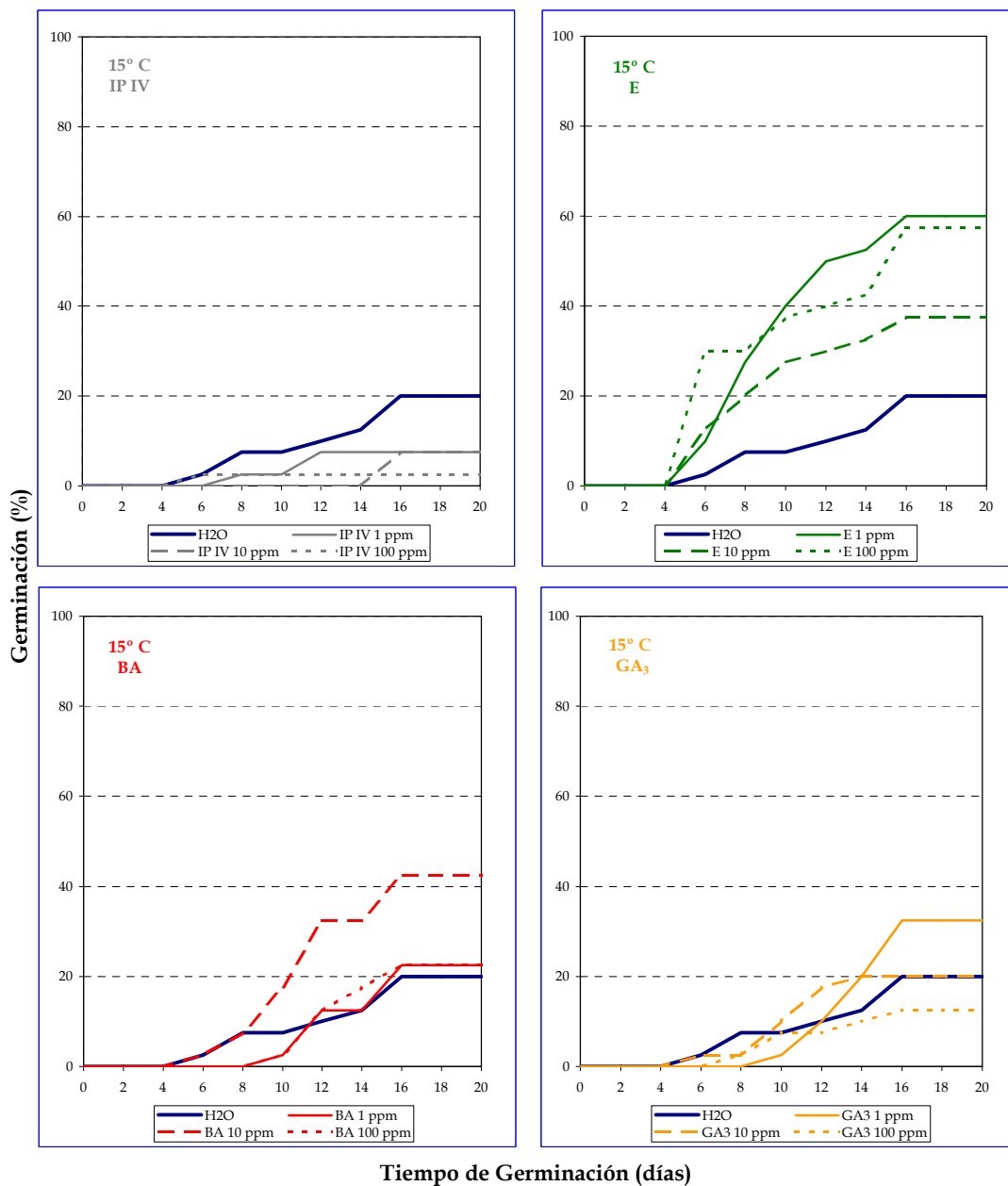


Figura 42. Evolución del porcentaje medio de germinación de semillas de *Reseda complicata* bajo los diferentes tratamientos ensayados a 15 °C.

Tabla 39. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Reseda complicata* a 15 °C.

Variables: PORCENTAJE / TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	16426,923	12	1368,910	9,619	,000
Intra-grupos	5550,000	39	142,308		
Total	21976,923	51			

Tabla 40. Grado de germinación y T₅₀ de semillas de *Reseda complicata* a 15 °C.

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)	T ₅₀ (Días)
TESTIGO	20,0 ± 4,1 c,d,e	11,8
IP IV, 1 ppm	7,5 ± 2,5 d,e	6,7
IP IV, 10 ppm	7,5 ± 2,5 d,e	14,8
IP IV, 100 ppm	2,5 ± 2,5 e	4,5
E, 1 ppm	60,0 ± 0,0 a	10,4
E, 10 ppm	37,5 ± 10,3 b,c	7,7
E, 100 ppm	57,5 ± 6,3 a	5,9
BA, 1 ppm	22,5 ± 8,5 c,d	11,6
BA, 10 ppm	42,5 ± 2,5 a,b	10,5
BA, 100 ppm	22,5 ± 6,3 c,d	11,6
GA₃, 1 ppm	32,5 ± 10,3 b,c	13,2
GA₃, 10 ppm	30,0 ± 7,1 c,d,e	10,0
GA₃, 100 ppm	12,5 ± 2,5 d,e	9,4

Cada valor es la media de cuatro repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

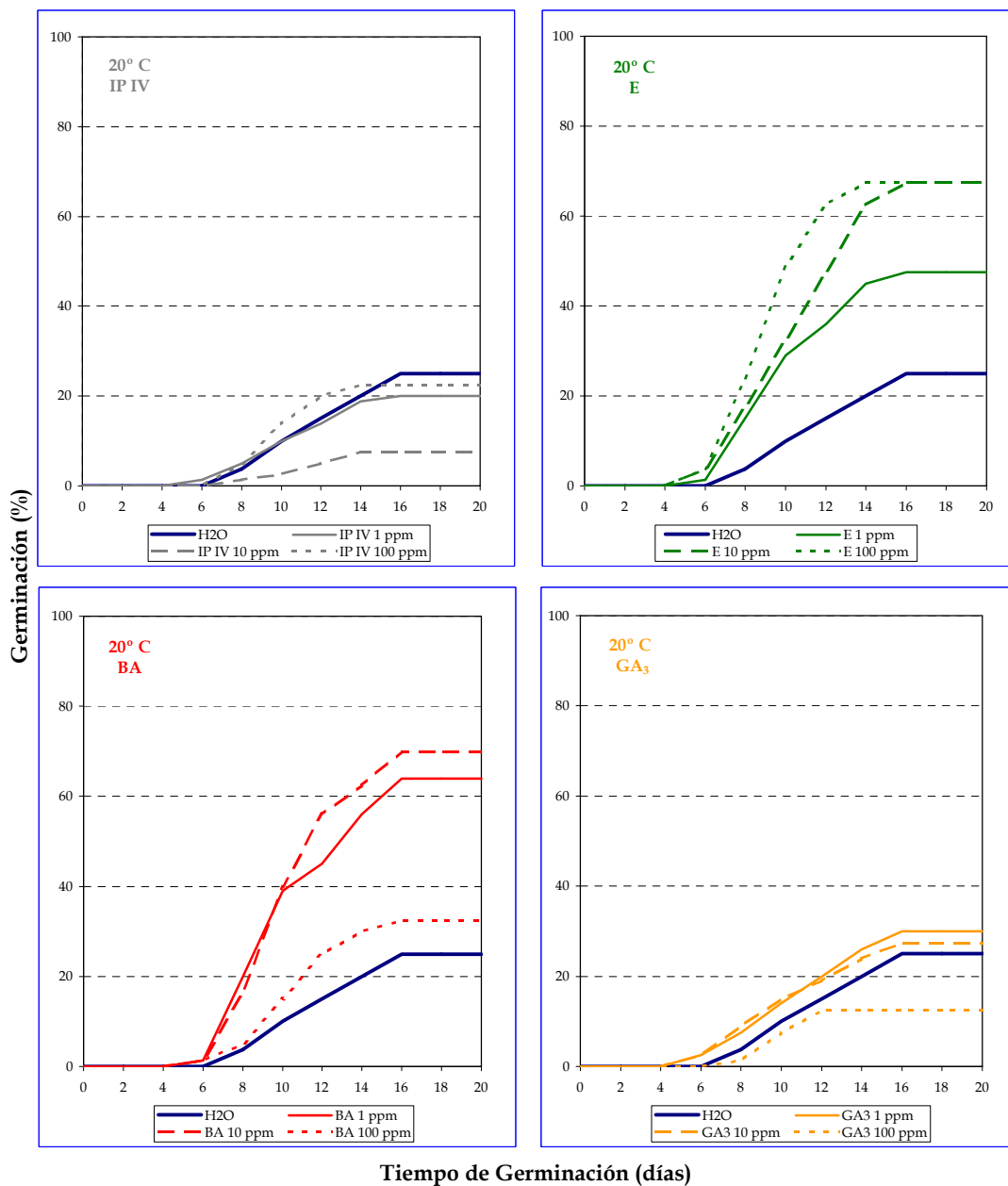


Figura 43. Evolución del porcentaje medio de germinación de semillas de *Reseda complicata* bajo los diferentes tratamientos ensayados a 20 °C.

Tabla 41. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Reseda complicata* a 20 °C.

Variables: PORCENTAJE / TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	24692,308	12	2057,692	16,492	,000
Intra-grupos	4875,000	39	125,000		
Total	29567,308	51			

Tabla 42. Grado de germinación y T₅₀ de semillas de *Reseda complicata* a 20 °C.

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)	T ₅₀ (Días)
TESTIGO	25,0 ± 4,8 c,d,e	11,0
IP IV, 1 ppm	20,0 ± 3,5 c,d,e	10,0
IP IV, 10 ppm	7,5 ± 4,8 e	10,8
IP IV, 100 ppm	22,5 ± 2,5 c,d,e	9,4
E, 1 ppm	47,5 ± 14,4 b	9,3
E, 10 ppm	67,5 ± 6,3 a	11,4
E, 100 ppm	67,5 ± 2,5 a	8,8
BA, 1 ppm	65,0 ± 2,0 a	9,2
BA, 10 ppm	70,0 ± 0,0 a	9,5
BA, 100 ppm	32,5 ± 2,5 b,c	10,2
GA₃, 1 ppm	30,0 ± 4,1 c,d	10,3
GA₃, 10 ppm	27,5 ± 4,8 c,d	9,7
GA₃, 100 ppm	12,5 ± 6,3 d,e	9,5

Cada valor es la media de cuatro repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

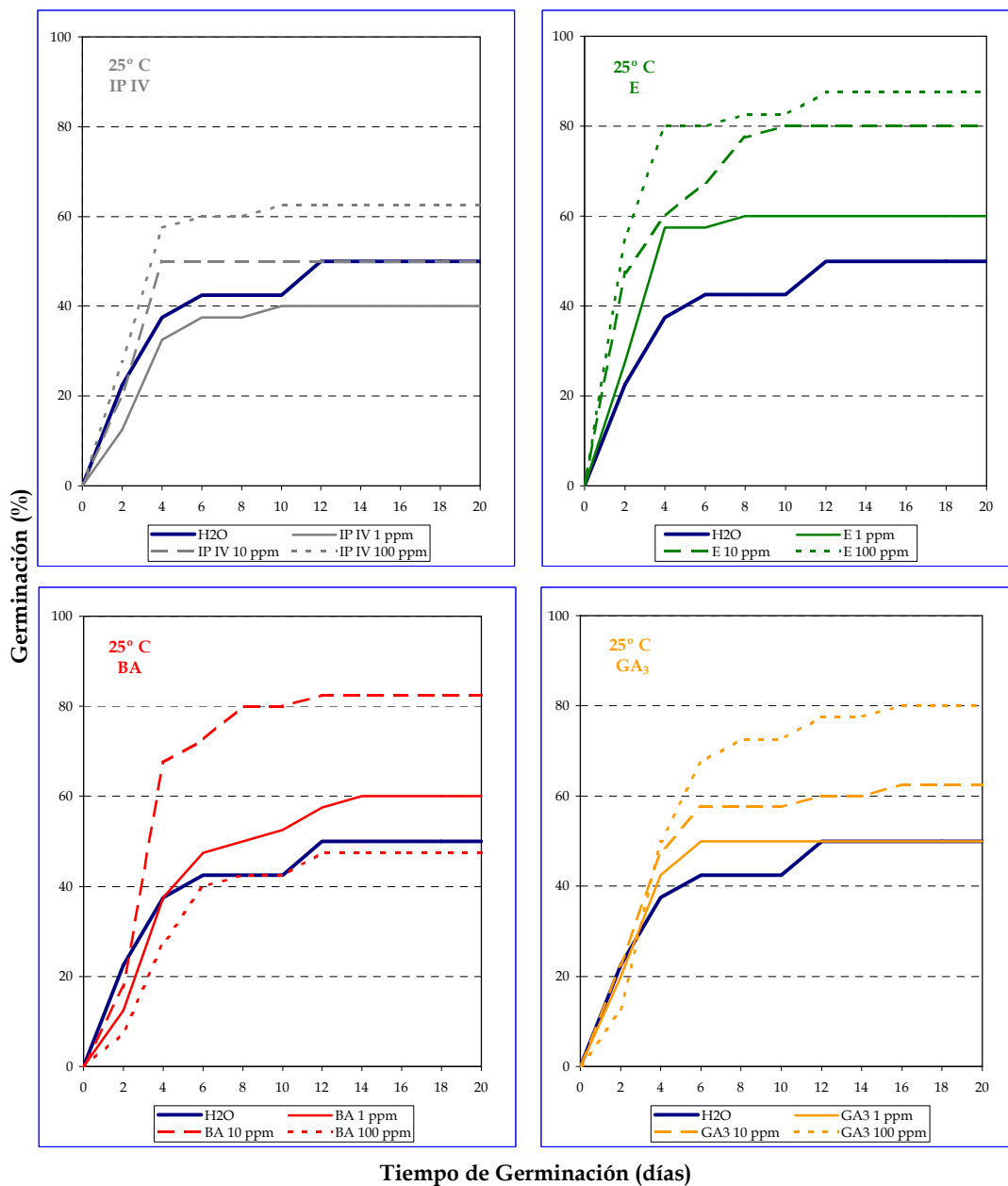


Figura 44. Evolución del porcentaje medio de germinación de semillas de *Reseda complicata* bajo los diferentes tratamientos ensayados a 25 °C.

Tabla 43. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Reseda complicata* a 25 °C.

Variables: PORCENTAJE / TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	11400,000	12	950,000	8,874	,000
Intra-grupos	4175,000	39	107,051		
Total	15575,000	51			

Tabla 44. Grado de germinación y T₅₀ de semillas de *Reseda complicata* a 25 °C.

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)	T ₅₀ (Días)
TESTIGO	50,0 ± 8,2 b,c	2,3
IP IV, 1 ppm	40,0 ± 0,0 c	2,7
IP IV, 10 ppm	50,0 ± 8,2 b,c	2,3
IP IV, 100 ppm	62,5 ± 2,5 a,b,c	2,2
E, 1 ppm	60,0 ± 4,1 a,b,c	2,2
E, 10 ppm	80,0 ± 4,1 a	1,7
E, 100 ppm	87,5 ± 6,3 a	1,5
BA, 1 ppm	60,0 ± 0,0 a,b,c	3,4
BA, 10 ppm	82,5 ± 4,8 a	2,9
BA, 100 ppm	47,5 ± 8,5 b,c	3,7
GA₃, 1 ppm	50,0 ± 4,1 b,c	2,4
GA₃, 10 ppm	62,5 ± 2,5 a,b,c	2,7
GA₃, 100 ppm	80,0 ± 4,1 a	3,4

Cada valor es la media de cuatro repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

1) TEMPERATURA: 15 °C

Los datos representados en la **Figura 42**, muestran que las semillas de *Reseda* puestas a germinar en agua, presentan unos tasas de germinación muy bajas (20 %), al igual que una escasa velocidad de este proceso ($T_{50}=11,8$ días) (**Tabla 40**). A esta temperatura, los tratamientos con *Inabarplant* resultan francamente inhibidores, no alcanzando siquiera el 10 % (**Tabla 40**). No es este el caso del *Ethrel*, que a las concentraciones de 1 y 100 ppm, consiguen aproximadamente el 60 % (**Tabla 40**), disminuyendo de una forma muy considerable la velocidad de germinación, fundamentalmente en el caso del *Ethrel*, 100 ppm, ($T_{50}=5,9$ días), y siendo ambas, estadísticamente significativas. En cuanto a la *Benciladenina*, únicamente con 10 ppm, se obtiene un porcentaje de germinación superior al de las semillas sin tratar (dato con significación estadística), pero no llega a alcanzar el 50 % (**Tabla 40**), ni tampoco mejora la velocidad de germinación. Por último, el *Ácido Giberélico*, a pesar de que con 1 ppm supera en más del 60 % el valor del *Testigo* (**Tabla 40**), carece de significación estadística, aparte de que el inicio de la germinación se produce muy tardíamente, lo cual hace que disminuya considerablemente su velocidad.

2) TEMPERATURA: 20 °C

A esta temperatura (**Figura 43**), apenas se observan diferencias, en cuanto al *Testigo*, si se compara con el mismo a 15 °C (**Figura 42**), pero los tratamientos, tanto con *Ethrel* como *Benciladenina*, presentan unos datos más favorables que en el experimento anterior. De hecho, el *Ethrel* supera, en cualquiera de las concentraciones utilizadas, al *Testigo* (**Figura 43**), alcanzando cerca del 70 % de germinación con 10 y 100 ppm (**Tabla 42**), siendo estadísticamente significativas dichas diferencias. No obstante, en el primero de estos casos, la velocidad de germinación es algo más lenta que en el *Testigo*. Asimismo, la aplicación de

Benciladenina, 1 y 10 ppm, da como resultado unos porcentajes entre el 68 % y el 70 %, y disminuye en casi en dos puntos el valor de T_{50} respecto a las semillas control (**Tabla 42**).

3) TEMPERATURA: 25 °C

A esta última temperatura (**Figura 44**), las semillas control logran alcanzar el 50 % de germinación, presentando la curva una velocidad de germinación bastante alta, concretamente un T_{50} de 2,3 días (**Tabla 44**). En general, los tratamientos ofrecen un comportamiento mucho más favorable que en las dos temperaturas anteriormente consideradas. De esta manera, el *Inabarplant*, a pesar de que no tienen significación estadística los valores obtenidos cuando se comparan con el *Testigo*, llegan a superar a éste (*Inabarplant*, 100 ppm). De la comparación de los datos estadísticos para las tres temperaturas, se deduce que éste tratamiento supera en mucho los valores obtenidos cuando se le aplica a 15 °C ó 20 °C (**Tablas 40, 42, 44**). Con el *Ethrel* se obtienen valores cercanos al 90 % (*Ethrel*, 100 ppm) (**Tabla 44**), y al igual que con 10 ppm, se supera al *Testigo* en más del 60 %, siendo significativamente estadísticos estos datos, rebajando además considerablemente la velocidad del proceso germinativo. También con valores similares actúa la *Benciladenina*, 10 ppm, aunque el valor de T_{50} es superior al del control (**Tabla 44**). Por último, las *giberelinas* presentan grados de germinación que oscilan entre el 50% y el 80 %, y en este último caso (*Ácido Giberélico*, 100 ppm), el valor tiene además relevancia estadística, a pesar de que en los primeros momentos, la germinación es más lenta, lo cuál se refleja en un mayor valor de T_{50} (**Tabla 44**).

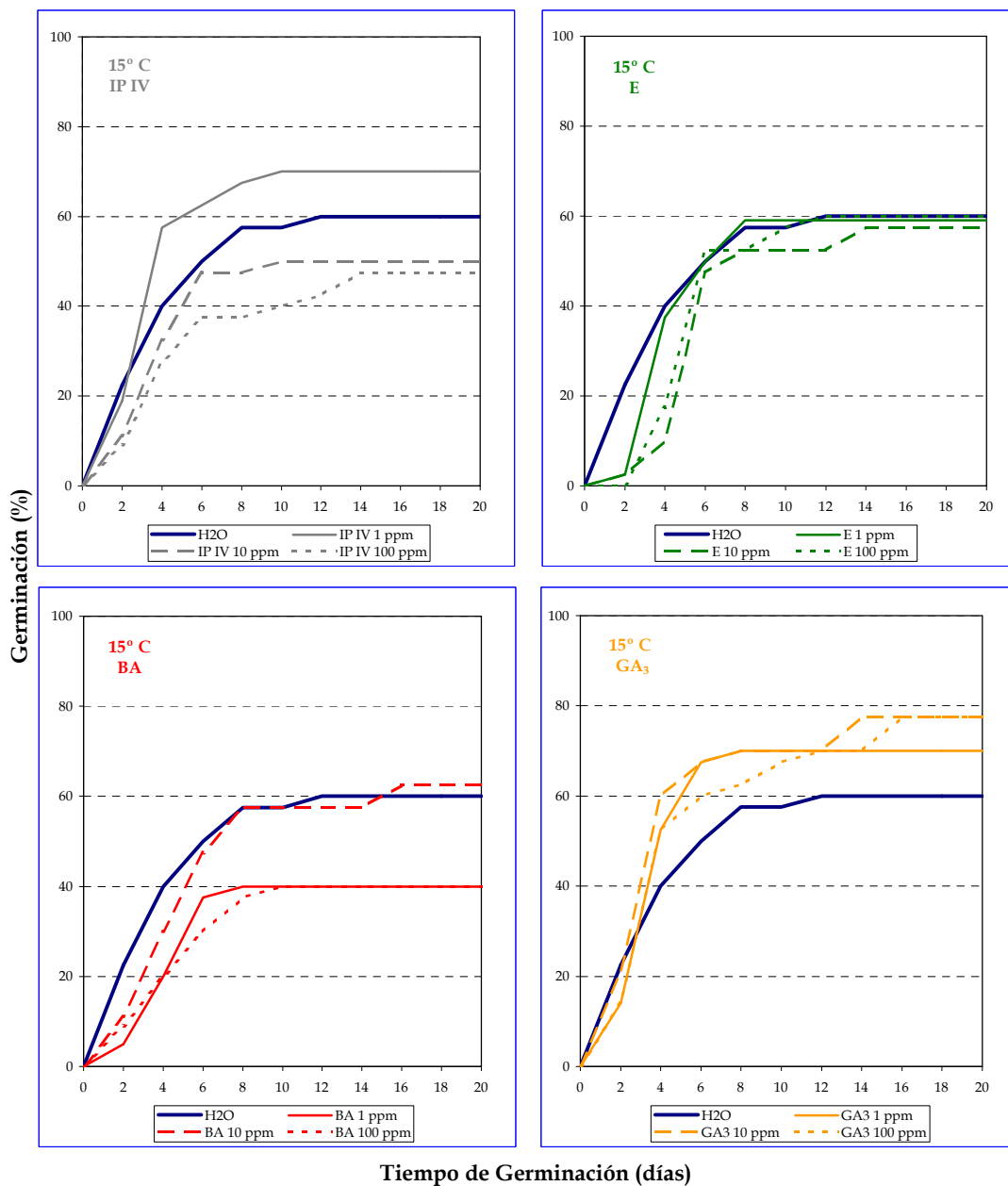


Figura 45. Evolución del porcentaje medio de germinación de semillas de *Thymus serpylloides* bajo los diferentes tratamientos ensayados a 15 °C.

Tabla 45. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Thymus serpylloides* a 15 °C.

Variables: PORCENTAJE / TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	7022,769	12	585,231	4,377	,000
Intra-grupos	5215,000	39	133,718		
Total	12237,769	51			

Tabla 46. Grado de germinación y T₅₀ de semillas de *Thymus serpylloides* a 15 °C.

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)	T ₅₀ (Días)
TESTIGO	60,0 ± 4,1 a,b,c	2,8
IP IV, 1 ppm	70,0 ± 5,1 a,b	2,8
IP IV, 10 ppm	50,0 ± 4,1 b,c	3,2
IP IV, 100 ppm	47,5 ± 8,5 b,c	3,3
E, 1 ppm	59,0 ± 5,2 a,b,c	3,5
E, 10 ppm	57,5 ± 2,5 a,b,c	5,0
E, 100 ppm	60,0 ± 7,1 a,b,c	4,7
BA, 1 ppm	40,0 ± 4,1 c	4,0
BA, 10 ppm	62,5 ± 2,5 a,b,c	4,1
BA, 100 ppm	40,0 ± 4,1 c	4,0
GA₃, 1 ppm	70,0 ± 4,1 a,b	3,1
GA₃, 10 ppm	77,5 ± 9,5 a,b	2,8
GA₃, 100 ppm	77,5 ± 8,5 a,b	2,3

Cada valor es la media de cuatro repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

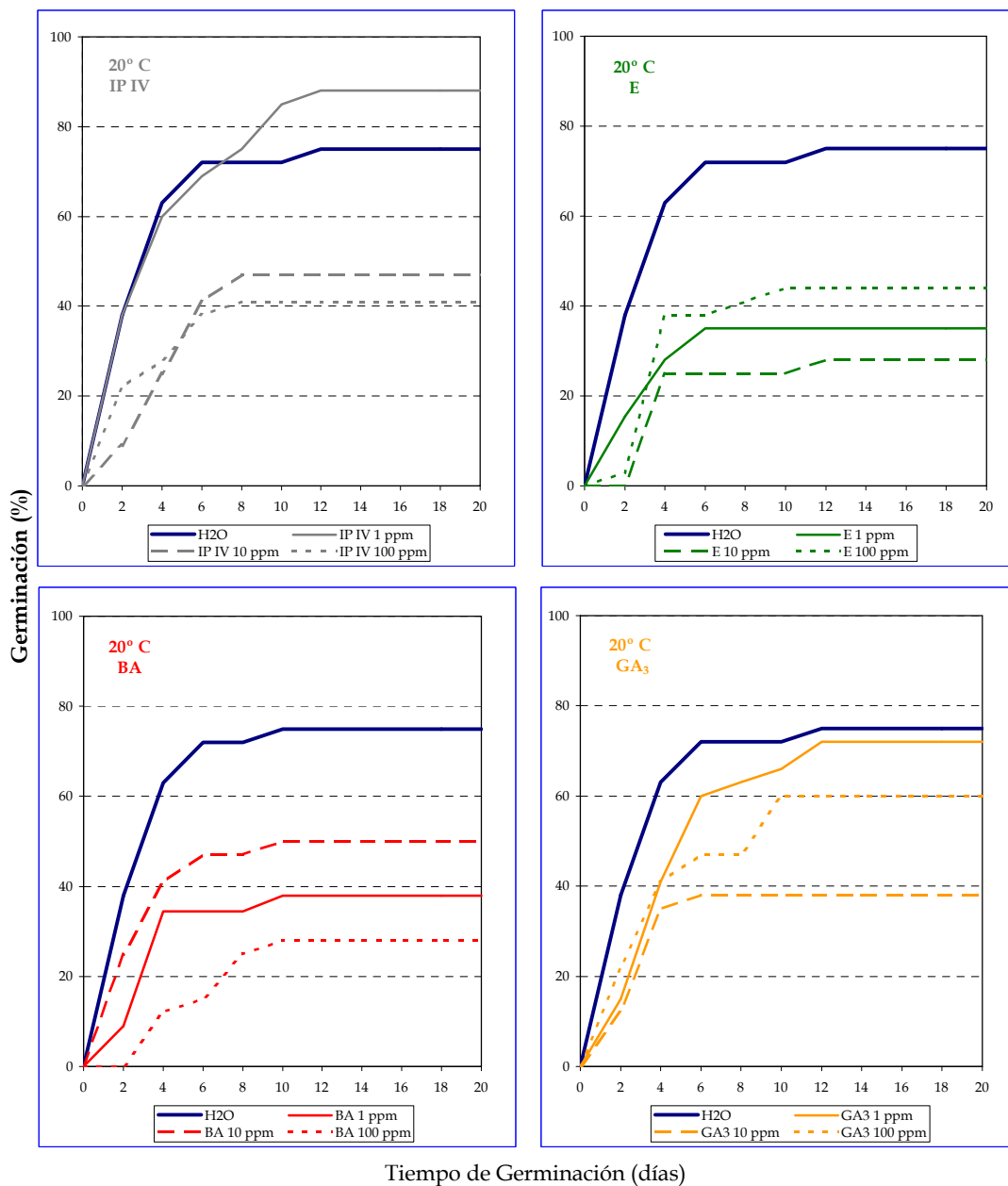


Figura 46. Evolución del porcentaje medio de germinación de semillas de *Thymus serpylloides* bajo los diferentes tratamientos ensayados a 20 °C.

Tabla 47. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Thymus serpylloides* a 20 °C.

Variables: PORCENTAJE / TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	16984,231	12	1415,353	7,856	,000
Intra-grupos	7026,750	39	180,173		
Total	24010,981	51			

Tabla 48. Grado de germinación y T₅₀ de semillas de *Thymus serpylloides* a 20 °C.

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)	T ₅₀ (Días)
TESTIGO	72,3 ± 5,1 a,b	2,0
IP IV, 1 ppm	87,7 ± 5,1 a	2,5
IP IV, 10 ppm	47,0 ± 10,6 c,d	3,8
IP IV, 100 ppm	41,0 ± 3,0 c,d	1,8
E, 1 ppm	34,7 ± 3,2 d	2,3
E, 10 ppm	28,2 ± 3,2 d	3,2
E, 100 ppm	43,7 ± 11,0 c,d	3,2
BA, 1 ppm	37,7 ± 10,4 d	2,8
BA, 10 ppm	50,0 ± 10,2 c,d	2,0
BA, 100 ppm	28,2 ± 3,2 d	5,4
GA₃, 1 ppm	72,0 ± 3,0 a,b	3,6
GA₃, 10 ppm	37,7 ± 5,1 d	2,6
GA₃, 100 ppm	59,7 ± 3,2 b,c	2,8

Cada valor es la media de cuatro repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

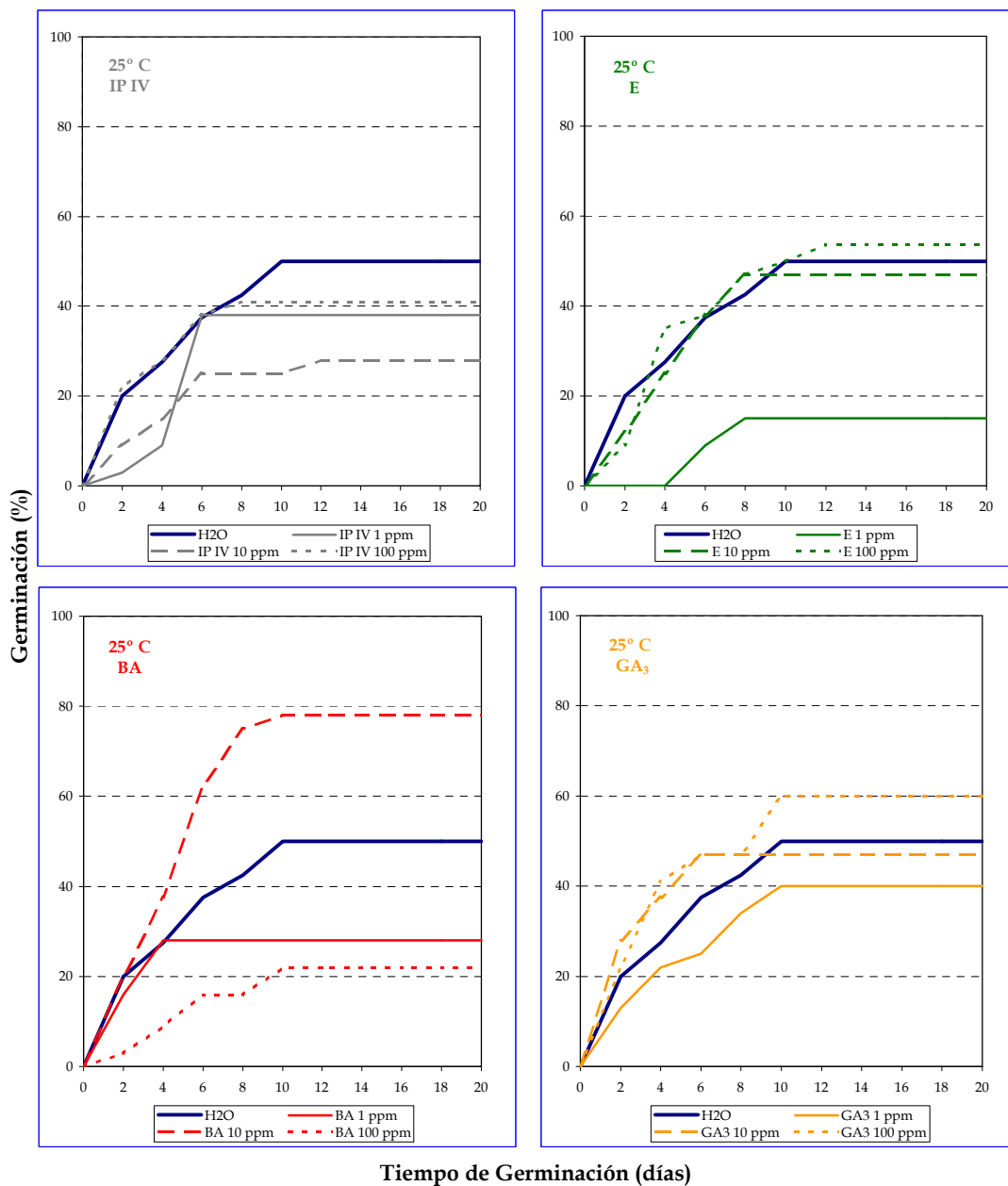


Figura 47. Evolución del porcentaje medio de germinación de semillas de *Thymus serpylloides* bajo los diferentes tratamientos ensayados a 25 °C.

Tabla 49. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Thymus serpylloides* a 25 °C.

Variables: PORCENTAJE / TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	13771,077	12	1147,590	5,504	,000
Intra-grupos	8132,000	39	208,513		
Total	21903,077	51			

Tabla 50. Grado de germinación y T₅₀ de semillas de *Thymus serpylloides* a 25 °C.

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)	T ₅₀ (Días)
TESTIGO	50,0 ± 4,1 b,c	3,3
IP IV, 1 ppm	37,7 ± 5,1 b,c,d,e	4,7
IP IV, 10 ppm	28,2 ± 3,2 c,d,e	3,7
IP IV, 100 ppm	59,7 ± 7,8 a,b	4,5
E, 1 ppm	15,2 ± 3,2 e	5,6
E, 10 ppm	47,0 ± 15,8 b,c	3,8
E, 100 ppm	53,5 ± 6,0 a,b	3,3
BA, 1 ppm	28,2 ± 3,2 c,d,e	1,8
BA, 10 ppm	74,7 ± 8,9 a	4,1
BA, 100 ppm	21,7 ± 6,2 d,e	4,6
GA₃, 1 ppm	40,2 ± 3,2 b,c,d	3,5
GA₃, 10 ppm	47,0 ± 7,9 b,c	1,6
GA₃, 100 ppm	59,5 ± 2,8 a,b	3,2

Cada valor es la media de cuatro repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

1) TEMPERATURA: 15 °C

Las semillas de *Thymus* sin tratar, presentan unos niveles de germinación del 60 % (**Tabla 46**), y a pesar de que es superado por el *Inabarplant, 1 ppm* y por todas las concentraciones utilizadas de *Ácido Giberélico* (**Figura 45**), en ninguno de estos casos los valores presentan significación estadística. La aplicación de *Ethrel* en el medio, no provoca ninguna variación en relación con las semillas control, y la *Benciladenina*, exceptuando la concentración de *10 ppm*, disminuye considerablemente tanto el porcentaje final de germinación como la velocidad de este proceso (**Tabla 46**).

2) TEMPERATURA: 20 °C

A 20 °C (**Figura 46**), el *Testigo* presenta unos niveles de germinación bastante aceptables, superando en un 20 % (**Tabla 48**) a los resultados obtenidos a 15 °C (**Tabla 46**), teniendo, por otra parte, significación estadística (datos no mostrados). De todos los tratamientos aplicados, únicamente el *Inabarplant, 1 ppm*, al igual que sucediera para este fitorregulador en el caso anterior, incrementa el porcentaje germinativo en algo más del 20 % respecto a su *Testigo* (**Tabla 48**), si bien este dato no es estadísticamente significativo. Por regla general, todos los demás tratamientos disminuyen considerablemente la germinación, incluso comparándolos con los experimentos llevados a cabo a 15 °C (**Figura 45**).

3) TEMPERATURA: 25 °C

En este experimento (**Figura 47**), las semillas puestas a germinar en agua, presentan un porcentaje de germinación intermedio entre los dos experimentos llevados a cabo con antelación, y sólo cabe resaltar el hecho de que únicamente la *Benciladenina*, 10 ppm, alcanza valores que superan ampliamente al *Testigo*, siendo este dato estadísticamente significativo (**Tabla 50**).

4.3) ESTUDIO DE LA INFLUENCIA DEL pH SOBRE LA GERMINACIÓN DE SEMILLAS

4.3) ESTUDIO DE LA INFLUENCIA DEL pH SOBRE LA GERMINACIÓN DE SEMILLAS

4.3.1) OBJETIVOS

En la primera tanda de experimentos, en los que se ensayó el efecto de algunos reguladores del crecimiento sobre la germinación de semillas de las especies estudiadas, *Arenaria tetraquetra* subsp. *amabilis* alcanzó el 100 % en el caso del *Testigo*, en las semillas germinadas en agua, a 15 °C (**Figura 33; Tabla 22**), es decir, a la temperatura de experimentación más baja (por otra parte la que se aproxima más a las condiciones naturales del hábitat de esta especie). Debido a esta circunstancia, se decidió obviar el estudio de esta especie en los siguientes ensayos, centrando a partir de aquí el trabajo en las otras cuatro especies, y concretamente a las temperaturas, tratamientos y concentraciones, con los que mejores resultados se obtuvieron en los experimentos llevados a cabo previamente.

En este experimento, por tanto, se estudió la influencia del pH del agua sobre la germinación de semillas de los cuatro taxones restantes, teniendo como referencia los datos geológicos y edafológicos que se han extraído del inventario ambiental de la zona de estudio (ver **Apartados 1.3.2.1; 1.3.2.2; 1.3.3.1; 1.3.3.2**)

4.3.2) MATERIAL Y MÉTODOS

Las especies vegetales seleccionadas en este trabajo aparecen de forma mayoritaria sobre suelos ácidos de los materiales silíceos, dentro de la orla Nevado-Filábride de Sierra Nevada. Para comprobar experimentalmente este hecho, se tomaron varias muestras de suelos de determinadas zonas dentro de las pistas de esquí, algunas de las cuales han sufrido alteraciones, por la realización de diversas actividades antrópicas de modelado y acondicionamiento. La posición geográfica de los puntos de muestreo se ilustra en el **Plano n° 16**, y las características principales de cada uno de ellos se muestra en las siguientes tablas:

Tabla 51. Parámetros generales de las muestras de suelos tomadas en distintos puntos de la estación de esquí (I).

Datos de la Muestras: Situación geográfica, Localización en la Pista y otras propiedades geográficas relativas.						
Muestra (Suelo)	Coordenadas (UTM)		Altitud (m.)	En la Pista	Orientación	Pendiente
	X	Y				
1 (7)	464972.59	4103647.29	2.590-2.595	Borde de pista	NW	65-70%
2 (8)	465163.63	4103435.62	2.600-2.605	Pista (central)	SE	10-15%
3 (9)	465912.63	4103445.16	2.660-2.665	Pista (central)	W	60-65%
4 (10)	465781.45	4103004.74	2.710-2.715	Borde de pista	SW	20-25%
5 (12)	466682.60	4102173.23	2.955-2.960	Pista (central)	S	15-20%
6 (13)	465197.65	4101649.18	2.605-2.610	Pista (central)	W	5-10%
7 (14)	464578.60	4102931.57	2.715-2.720	Fuera de pista	S	20-25%

Los n° entre paréntesis representan el número de suelo en el **Plano n° 16**.

Tabla 52. Parámetros generales de las muestras de suelos tomadas en distintos puntos de la estación de esquí (II).

Muestra (Suelo)	Nieve Producida	Pista de competición	Paravientos	Presencia de áridos (*)	Frecuencia de paso de Máquinas(**)
1 (7)	Si	Si	Si	No	
2 (8)	Si	No	No	Si	Todos los días
3 (9)	Si	Si	No	Si	Todos los días
4 (10)	Si	Si	Si	Si	Todos los días
5 (12)	Si	No	No	No	Todos los días
6 (13)	No	No	No	No	Frecuentemente
7 (14)	No	No	No	No	Casi nunca

(*) La presencia de áridos que se cita es en superficie (se entiende que esos áridos son de naturaleza calizo-dolomítica). (**) La frecuencia de paso de máquinas se refiere a las ratrac o máquinas pisapistas.

Tabla 53. Parámetros generales de las muestras de suelos tomadas en distintos puntos de la estación de esquí (y III).

Datos de la Muestras: Gestiones en temporada de esquí. Otros condicionantes.						
Muestra (Suelo)	Restauración Vegetal	Drenajes	Conservación de suelo	Siembra de centeno	Microdiques	Años de Siembra
1 (7)	Si	Si	No	No	Si	1995
2 (8)	Si	Si	No	No	No	1993
3 (9)	Si	Si	No	Si	Si	1993
4 (10)	Si	Si	No	Si	No	1993, 1995, 1996
5 (12)	Si	Si	No	No	No	1993
6 (13)	Si	No	No	Si	No	1990
7 (14)	No	No	No	No	No	

Cuando se da más de una fecha de siembra, es porque se ha vuelto actuar sobre la zona y se ha destrozado la siembra anterior.

- RECOGIDA DE SUELOS

Las muestras de suelo se recogieron conforme al siguiente procedimiento:

1. Se marcó una superficie de 0,5 x 0,5 m. en los lugares relacionados anteriormente.
2. Una vez marcada esta superficie, se rasparon los 5 primeros centímetros de suelo, incluyendo piedras, hierbas y todo aquello que hubiera en ella.
3. Ya raspado ese suelo, se removió en él, tomando varios kilos de tierra.

- CÁLCULO DEL pH DE LOS SUELOS

Para realizar el análisis del pH de los suelos, se tomaron 2 muestras idénticas de cada uno de los suelos. Se prepararon, en sendos vasos de precipitado, previamente esterilizados, 20 ml. de agua destilada y esterilizada y 20 ml. de cloruro potásico (KCl), 1N, depositando en cada uno de ellos aproximadamente 30 g. de suelo. Se removieron durante unos 5 minutos, dejándolos posteriormente reposar durante 1 hora. Al cabo de este tiempo, se volvieron a remover durante unos dos minutos más, midiendo posteriormente el pH con pH-metro en ambos volúmenes.

Tabla 54. Valores de pH obtenidos en los diferentes sustratos.

MUESTRA (SUELO)	pH (H ₂ O)	pH (KCl, 1 N)
1 (7)	7,22	6,71
2 (8)	6,55	5,90
3 (9)	7,88	7,12
4 (10)	7,08	6,55
5 (12)	7,15	5,60
6 (13)	6,11	5,30
7 (14)	6,23	5,28

A la vista de estos valores, se prepararon diversos lotes de semillas de cada una de las cuatro especies seleccionadas, y siguiendo el protocolo de ensayos de germinación descrito en este trabajo, se incubaron en agua destilada y esterilizada, a pH 5,2, 6,2 y 7,0. Las temperaturas de ensayo fueron elegidas en función de los resultados obtenidos en el experimento, siendo para *Genista versicolor* y *Thymus serpylloides* de 15 °C mientras que para *Hormathophylla spinosa* y *Reseda complicata*, éstas fueron tanto de 15 °C como 25 °C. Todo el experimento se realizó en condiciones de oscuridad constante.

4.3.3) RESULTADOS

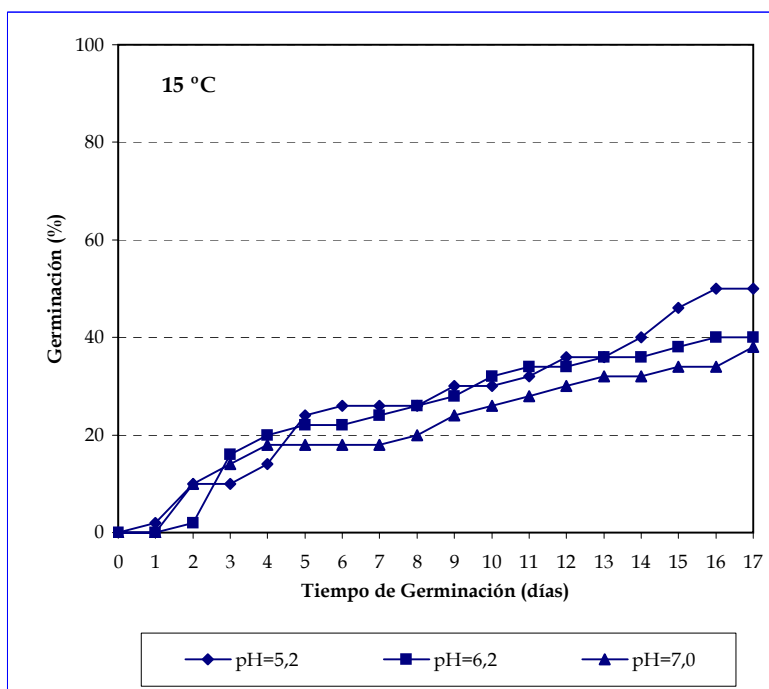


Figura 48. Efecto de la imbibición en agua a distintos pH y 15 °C, sobre la germinación de semillas de *Genista versicolor*.

Tabla 55. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Genista versicolor* a diferentes pH y 15 °C.

Variables: PORCENTAJE/TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig,
Inter-grupos	496,000	2	248,000	1,292	,304
Intra-grupos	2880,000	15	192,000		
Total	3376,000	17			

Tabla 56. Grado de germinación y T₅₀ de semillas de *Genista versicolor* a diferentes pH y 15 °C.

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)	T ₅₀ (DÍAS)
pH=5,2	50,0 ± 6,8 a	6,2
pH=6,2	40,0 ± 6,8 a	5,0
pH=7,0	38,0 ± 1,6 a	4,8

Cada valor es la media de seis repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

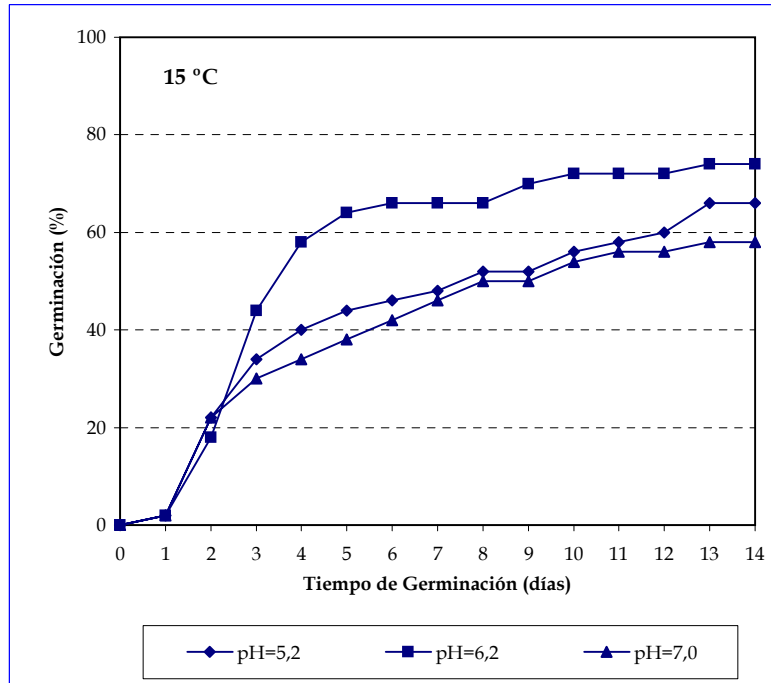


Figura 49. Efecto de la imbibición en agua a distintos pH y 15 °C, sobre la germinación de semillas de *Hormathophylla spinosa*.

Tabla 57. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Hormathophylla spinosa* a diferentes pH y 15 °C.

Variables: PORCENTAJE/TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig,
Inter-grupos	768,000	2	384,000	2,483	,117
Intra-grupos	2320,000	15	154,667		
Total	3088,000	17			

Tabla 58. Grado de germinación y T₅₀ de semillas de *Hormathophylla spinosa* a diferentes pH y 15 °C.

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)	T ₅₀ (DÍAS)
pH=5,2	66,0 ± 5,5 a	3,9
pH=6,2	74,0 ± 4,2 a	3,7
pH=7,0	58,0 ± 5,4 a	3,8

Cada valor es la media de seis repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

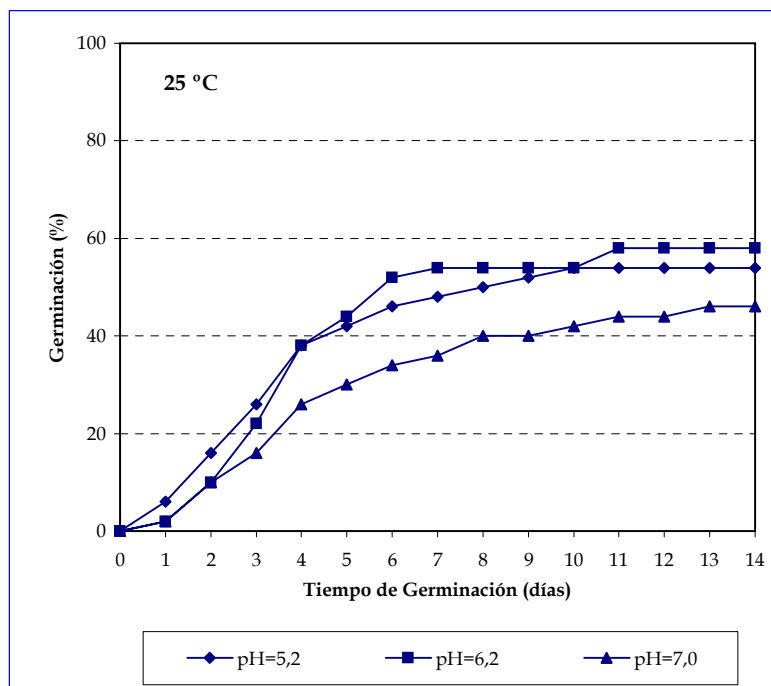


Figura 50. Efecto de la imbibición en agua a distintos pH y 25 °C, sobre la germinación de semillas de *Hormathophylla spinosa*.

Tabla 59. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Hormathophylla spinosa* a diferentes pH y 25 °C.

Variables: PORCENTAJE / TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	448,000	2	224,000	1,585	,237
Intra-grupos	2120,000	15	141,333		
Total	2568,000	17			

Tabla 60. Grado de germinación y T₅₀ de semillas de *Hormathophylla spinosa* a diferentes pH y 25 °C.

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)	T ₅₀ (DÍAS)
pH=5,2	54,0 ± 7,1 a	4,1
pH=6,2	58,0 ± 3,1 a	4,4
pH=7,0	46,0 ± 3,3 a	4,7

Cada valor es la media de seis repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

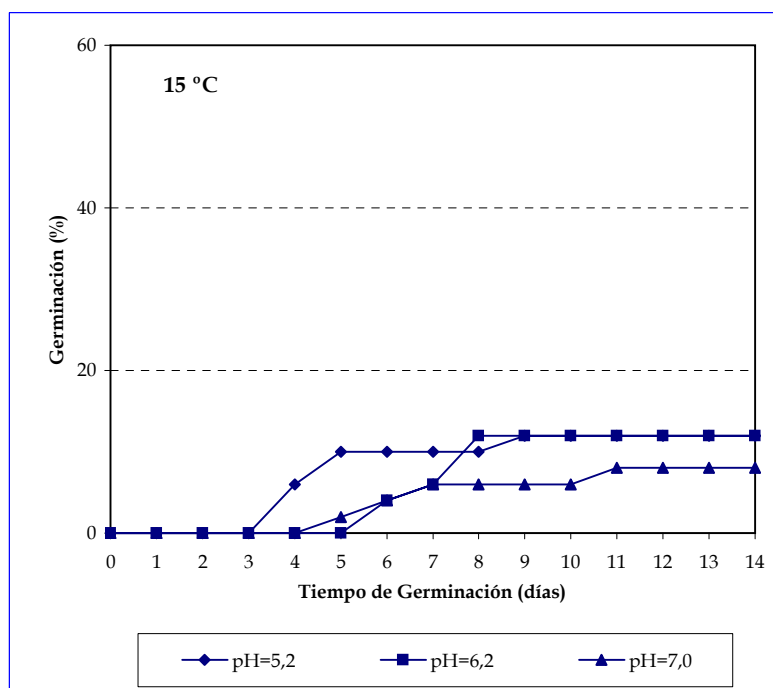


Figura 51. Efecto de la imbibición en agua a distintos pH y 15 °C, sobre la germinación de semillas de *Reseda complicata*.

Tabla 59. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Reseda complicata* a diferentes pH y 15 °C.

Variables: PORCENTAJE/TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig,
Inter-grupos	21,778	2	10,889	,120	,888
Intra-grupos	1363,333	15	90,889		
Total	1385,111	17			

Tabla 60. Grado de germinación y T_{50} de semillas de *Reseda complicata* a diferentes pH y 15 °C.

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)	T_{50} (DÍAS)
pH=5,2	12,0 ± 4,0 a	5,0
pH=6,2	12,0 ± 4,0 a	8,0
pH=7,0	8,0 ± 3,1 a	7,0

Cada valor es la media de seis repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

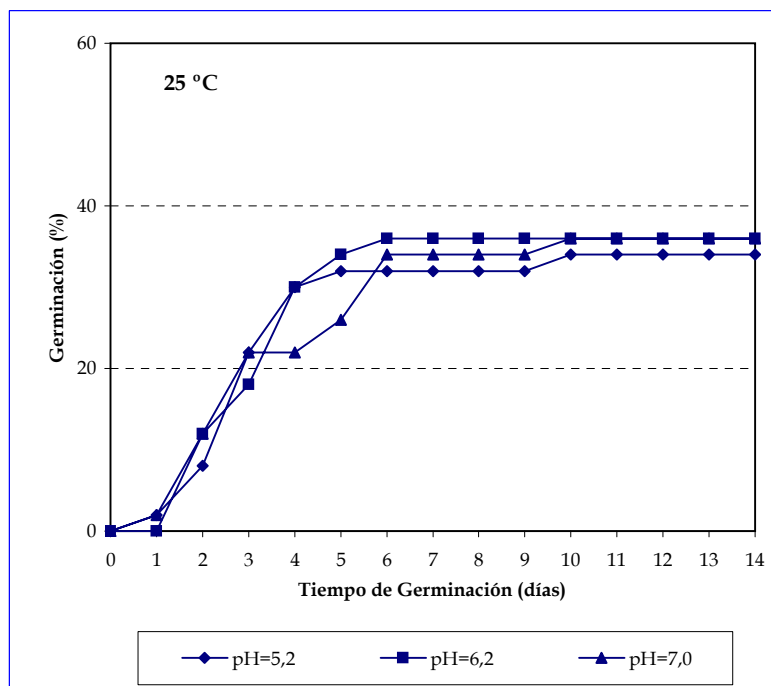


Figura 52. Efecto de la imbibición en agua a distintos pH y 25 °C, sobre la germinación de semillas de *Reseda complicata*.

Tabla 61. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Reseda complicata* a diferentes pH y 25 °C.

Variables: PORCENTAJE / TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	16,000	2	8,000	,036	,965
Intra-grupos	3360,000	15	224,000		
Total	3376,000	17			

Tabla 62. Grado de germinación y T₅₀ de semillas de *Reseda complicata* a diferentes pH y 25 °C.

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)	T ₅₀ (DÍAS)
pH=5,2	34,0 ± 7,1 a	3,6
pH=6,2	36,0 ± 7,6 a	4,0
pH=7,0	36,0 ± 2,0 a	3,7

Cada valor es la media de seis repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

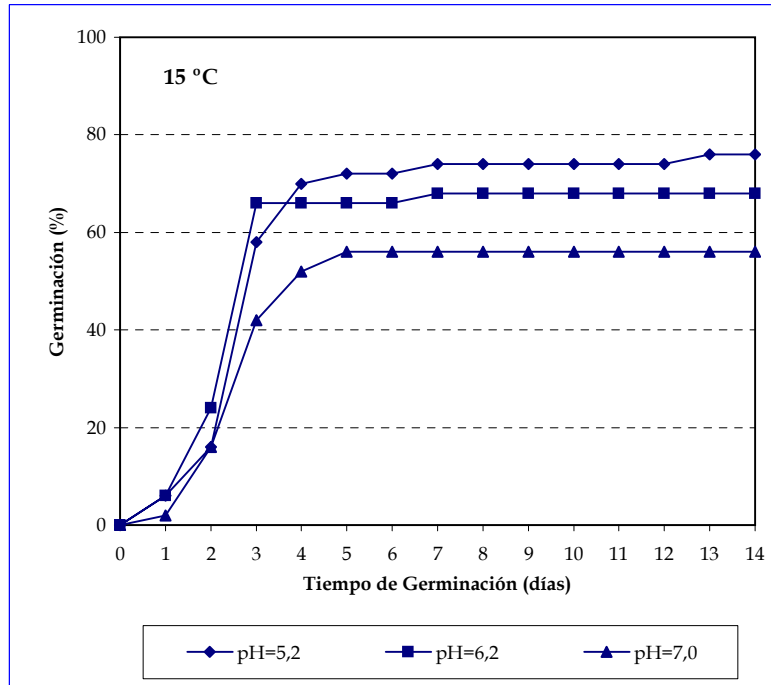


Figura 53. Efecto de la imbibición en agua a distintos pH y 15 °C, sobre la germinación de semillas de *Thymus serpylloides*.

Tabla 63. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Thymus serpylloides* a diferentes pH y 15 °C.

Variables: PORCENTAJE / TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig,
Inter-grupos	1216,000	2	608,000	,919	,420
Intra-grupos	9920,000	15	661,333		
Total	11136,000	17			

Tabla 64. Grado de germinación y T₅₀ de semillas de *Thymus serpylloides* a diferentes pH y 15 °C.

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)	T ₅₀ (DÍAS)
pH=5,2	76,0 ± 4,2 a	3,5
pH=6,2	68,0 ± 14,9 a	3,2
pH=7,0	56,0 ± 9,5 a	3,4

Cada valor es la media de seis repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

4.3.3) RESULTADOS

Ante la posibilidad de que el pH del medio pudiera tener algún efecto sobre la germinación, se estudió el efecto de tres diferentes valores (5,2; 6,2 y 7,0), habiendo sido este último, el del medio de los ensayos efectuados con anterioridad. Los resultados a distintos pH en cualquiera de las 4 especies estudiadas (**Figuras 48 a 53**), revelan que no existen diferencias estadísticas significativas entre los valores alcanzados con relación al porcentaje de germinación (**Tablas 55 a 64**), aunque, en líneas generales, el pH=6,2 es el que muestra un mejor comportamiento, decidiendo, por ello, ajustar todos los medios utilizados en los siguientes experimentos a este pH.

**4.4) ESTUDIO DE LOS EFECTOS DE LA
APLICACIÓN DE DIVERSOS
PRETRATAMIENTOS CON
REGULADORES DEL CRECIMIENTO
SOBRE LA GERMINACIÓN DE
SEMILLAS.**

4.4) ESTUDIO DE LOS EFECTOS DE LA APLICACIÓN DE DIVERSOS PRETRATAMIENTOS CON REGULADORES DEL CRECIMIENTO SOBRE LA GERMINACIÓN DE SEMILLAS.

4.4.1) OBJETIVOS

En los primeros experimentos, efectuados para comprobar si determinadas sustancias reguladoras del crecimiento vegetal podían mejorar los índices de germinación de semillas de las especies objeto de este estudio, tal y como se indicó en el apartado de material y métodos correspondiente, éstas se mantuvieron a lo largo de todo el tiempo de experimentación, imbibidas en las soluciones ensayadas. Evidentemente, dichas condiciones son imposibles de trasladar al campo, por lo que se diseñaron los ensayos que a continuación se exponen, en los que se estudia el posible efecto sobre la germinación de aquellos tratamientos que mejores resultados mostraron anteriormente. En este caso, sin embargo, las semillas fueron imbibidas en los distintos fitorreguladores durante 12 ó 24 horas, para ser posteriormente incubadas en agua a lo largo del tiempo que duraron dichos ensayos. Estas condiciones, en el caso de que fueran eficaces sí podrían, en principio, ser trasladadas al hábitat natural de estas especies.

4.4.2) MATERIAL Y MÉTODOS

Siguiendo el mismo protocolo que para el resto de experimentos (**Apartado 3.2.1**), se prepararon diferentes lotes de 50 semillas de cada una de las especies, estableciendo los siguientes tratamientos:

ESPECIE	TRATAMIENTOS	CONCENTRACIÓN FITORREGULADOR (ppm)		TIEMPO DE IMBIBICIÓN (horas)		TEMPERATURA (°C)	
<i>Genista versicolor</i>	TESTIGO					15	
	E	10	100	12	24		
	BA	1	10	12	24		
<i>Hormathophylla spinosa</i>	TESTIGO					15	25
	BA	10	100	12	24	15	
	GA ₃	10	100	12	24	15	25
<i>Reseda complicata</i>	TESTIGO					15	25
	IP IV	10	100	12	24	25	
	E	1	100	12	24	15	25
	BA	10		12	24	15	
	BA	1	10	12	24	25	
	GA ₃	10	100	12	24	25	
<i>Thymus serpylloides</i>	TESTIGO					15	25
	IP IV	1	10	12	24	15	
	BA	10		12	24	25	
	GA ₃	10	100	12	24	15	

Previamente a la puesta del experimento, las semillas de *Genista versicolor* fueron escarificadas durante 20 minutos en H₂SO₄ al 100 % de concentración, mientras que las del resto de especies, fueron esterilizadas en HClO al 1 % durante 5 minutos.

4.4.3) RESULTADOS

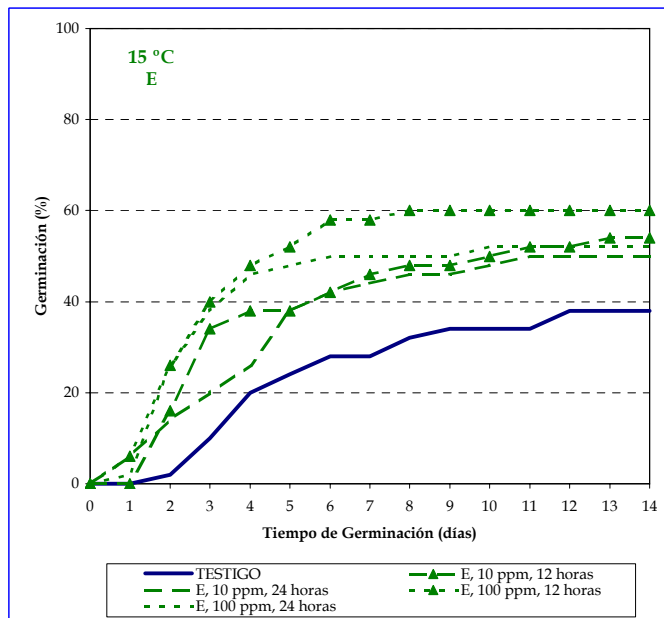


Figura 54. Efecto de diferentes pretratamientos con *Ethrel* sobre la germinación de semillas de *Genista versicolor* a 15 °C.

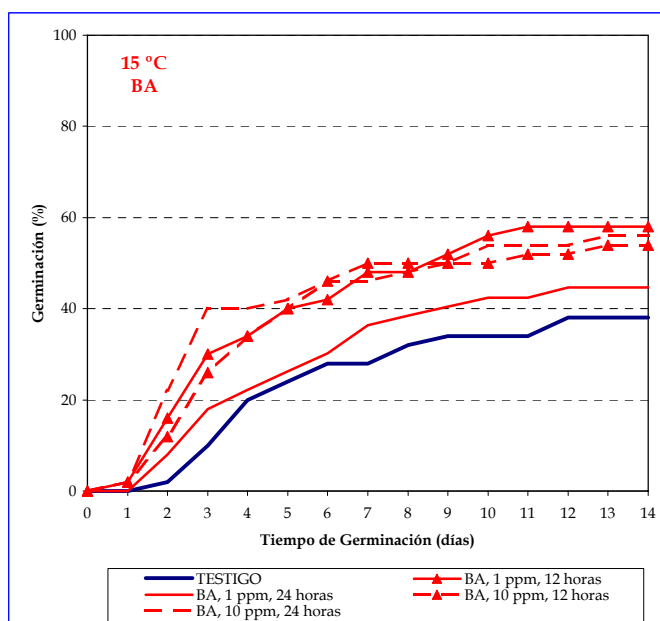


Figura 55. Efecto de diferentes pretratamientos con *Benciladenina* sobre la germinación de semillas de *Genista versicolor* a 15 °C.

Tabla 65. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Genista versicolor* a 15 °C y oscuridad.

VARIABLES: PORCENTAJE / TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	2325,333	8	290,667	1,220	,309
Intra-grupos	10720,000	45	238,222		
Total	13045,333	53			

Tabla 66. Grado de germinación y T₅₀ de semillas de *Genista versicolor* a 15 °C y oscuridad.

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)	T ₅₀ (DÍAS)
TESTIGO	38,0 ± 6,5 b	4,9
E, 10 ppm, 12 horas	54,0 ± 9,2 a,b	3,7
E, 10 ppm, 24 horas	50,0 ± 2,6 a,b	4,8
E, 100 ppm, 12 horas	60,0 ± 4,5 a	3,2
E, 100 ppm, 24 horas	52,0 ± 7,5 a,b	3,0
BA, 1 ppm, 12 horas	58,0 ± 7,9 a,b	3,9
BA, 1 ppm, 24 horas	44,0 ± 6,6 a,b	4,8
BA, 10 ppm, 12 horas	54,0 ± 4,9 a,b	4,2
BA, 10 ppm, 24 horas	56,0 ± 4,2 a,b	3,2

Cada valor es la media de seis repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

TEMPERATURA: 15 °C

Tanto en el caso de la aplicación de *Ethrel* como de *Benciladenina*, a las concentraciones que mejor comportamiento mostraron en los ensayos previos y a la temperatura de 15 °C (temperatura a la cual esta especie presentó el mayor porcentaje de germinación), el efecto sobre dicha germinación comparándola con el *Testigo* es sustancialmente positivo (**Figuras 54 y 55**). De hecho, en todos los casos, las curvas de germinación se encuentran por encima de las semillas sin tratar, pudiéndose observar un notable incremento en la velocidad de germinación, aunque el porcentaje de ésta finalmente alcanzado, sólo es estadísticamente significativo en el caso del *Ethrel, 100 ppm, 12 horas* (**Tabla 66**), que, por otra parte, es la concentración que mayor éxito germinativo obtuvo en el primer bloque de experimentos efectuados, superando incluso el porcentaje alcanzado en dicho ensayo.

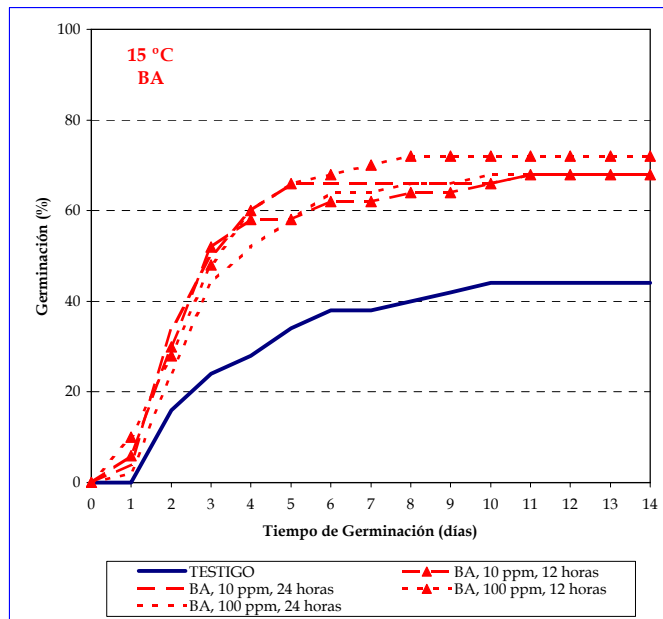


Figura 56. Efecto de diferentes pretratamientos con *Benciladenina* sobre la germinación de semillas de *Hormathophylla spinosa* a 15 °C.

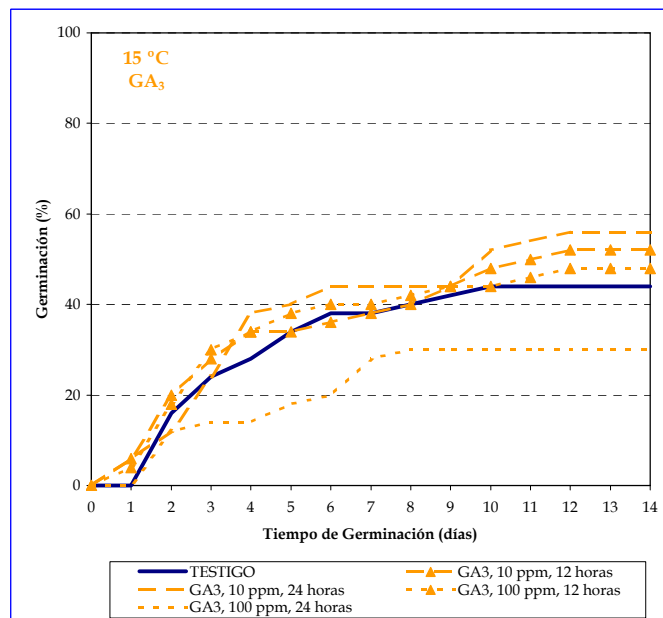


Figura 57. Efecto de diferentes pretratamientos con *Ácido giberélico* sobre la germinación de semillas de *Hormathophylla spinosa* a 15 °C.

Tabla 67. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Hormathophylla spinosa* a 15 °C y oscuridad.

Variabes: PORCENTAJE / TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	9525,333	8	1190,667	4,998	,000
Intra-grupos	10720,000	45	238,222		
Total	20245,333	53			

Tabla 68. Grado de germinación y T₅₀ de semillas de *Hormathophylla spinosa* a 15 °C y oscuridad.

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)	T ₅₀ (DÍAS)
TESTIGO	44,0 ± 7,6 c,d	4,9
BA, 10 ppm, 12 horas	68,0 ± 5,4 a,b	3,9
BA, 10 ppm, 24 horas	68,0 ± 5,4 a,b	4,8
BA, 100 ppm, 12 horas	72,0 ± 7,0 a	4,2
BA, 100 ppm, 24 horas	68,0 ± 7,9 a,b	3,2
GA₃, 10 ppm, 12 horas	52,0 ± 6,0 a,b,c	3,7
GA₃, 10 ppm, 24 horas	56,0 ± 5,5 a,b,c	4,8
GA₃, 100 ppm, 12 horas	48,0 ± 4,0 b,c,d	3,2
GA₃, 100 ppm, 24 horas	30,0 ± 6,8 d	3,0

Cada valor es la media de seis repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

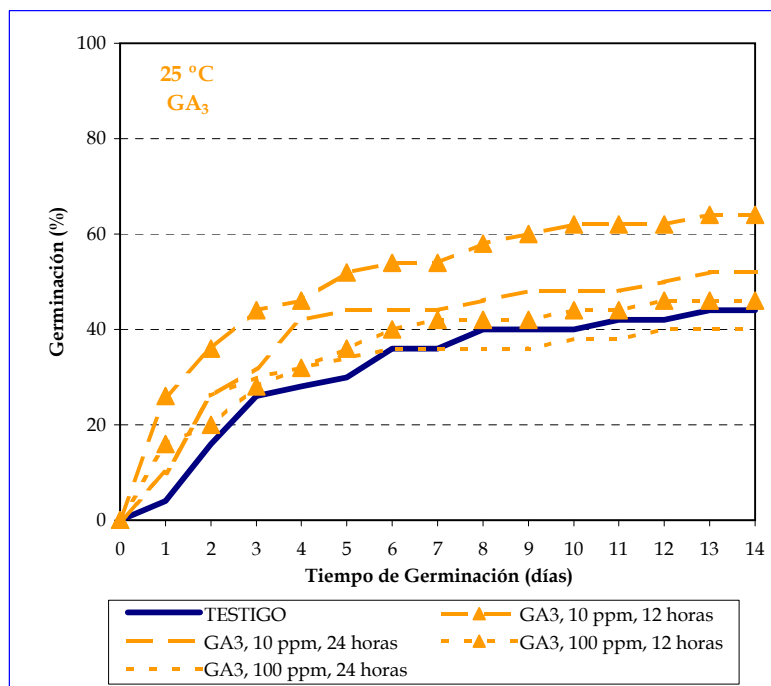


Figura 58. Efecto de diferentes pretratamientos con Ácido Giberélico sobre la germinación de semillas de *Hormathophylla spinosa* a 25 °C.

Tabla 69. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Hormathophylla spinosa* a 25 °C y oscuridad.

Variables: PORCENTAJE / TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig,
Inter-grupos	2092,800	4	523,200	1,912	,140
Intra-grupos	6840,000	25	273,600		
Total	8932,800	29			

Tabla 70. Grado de germinación y T₅₀ de semillas de *Hormathophylla spinosa* a 25 °C y oscuridad.

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)	T ₅₀ (DÍAS)
TESTIGO	44,0 ± 7,6 a,b	3,6
GA ₃ , 10 ppm, 12 horas	64,0 ± 4,2 a	2,6
GA ₃ , 10 ppm, 24 horas	52,0 ± 7,9 a,b	3,0
GA ₃ , 100 ppm, 12 horas	46,0 ± 6,1 a,b	2,9
GA ₃ , 100 ppm, 24 horas	40,0 ± 4,5 b	2,6

Cada valor es la media de seis repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

1) TEMPERATURA: 15 °C

Las **Figuras 56 y 57**, muestran que, excepto en el caso del *Ácido Giberélico*, 100 ppm, 24 horas, que actúa inhibiendo la germinación de semillas de *Hormathophylla* (si bien el porcentaje final no difiere estadísticamente del resultado alcanzado por el *Testigo*) (**Tabla 68**), el comportamiento de las demás concentraciones, tanto en el caso del propio *Ácido Giberélico* como de la *Benciladenina*, sí presentan efectos positivos en estas condiciones. No obstante, únicamente con la *Benciladenina* se superan claramente los datos de las semillas control, siendo significativos los resultados de todos los casos ensayados (**Tabla 68**). De todas formas, con ninguno de los dos compuestos se alcanzan los niveles de germinación obtenidos en el experimento preliminar.

2) TEMPERATURA: 25 °C

A 25 °C, únicamente se ensayó el efecto del *Ácido Giberélico* (**Figura 58**), y al igual que en el experimento efectuado a 15 °C (**Figura 57**), con la concentración de 100 ppm, 24 horas, germinan menos semillas que con el *Testigo*, mientras que con los otros tres tratamientos ensayados, se obtienen unos resultados que mejoran los del control, aunque en ninguno de los casos existen diferencias contrastadas (**Tabla 70**).

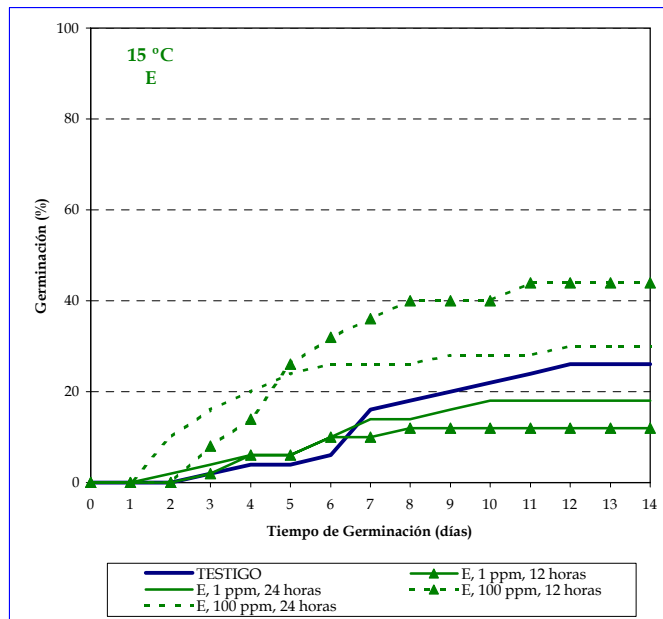


Figura 59. Efecto de diferentes pretratamientos con Ethrel sobre la germinación de semillas de *Reseda complicata* a 15 °C.

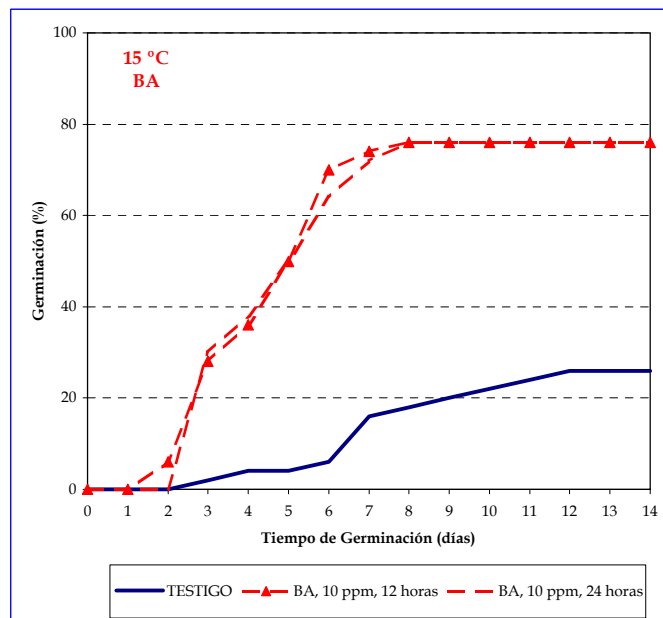


Figura 60. Efecto de diferentes pretratamientos con Benziladenina sobre la germinación de semillas de *Reseda complicata* a 15 °C.

Tabla 71. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Reseda complicata* a 15 °C y oscuridad.

Variables: PORCENTAJE / TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	25028,571	6	4171,429	23,397	,000
Intra-grupos	6240,000	35	178,286		
Total	31268,571	41			

Tabla 72. Grado de germinación y T₅₀ de semillas de *Reseda complicata* a 15 °C y oscuridad.

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)	T ₅₀ (DÍAS)
TESTIGO	26,0 ± 3,3 c,d	4,9
E, 1 ppm, 12 horas	12,0 ± 4,8 d	3,7
E, 1 ppm, 24 horas	18,0 ± 5,4 c,d	4,8
E, 100 ppm, 12 horas	44,0 ± 9,2 b	3,2
E, 100 ppm, 24 horas	30,0 ± 3,7 b,c	3,0
BA, 10 ppm, 12 horas	76,0 ± 5,5 a	4,2
BA, 10 ppm, 24 horas	76,0 ± 4,2 a	3,2

Cada valor es la media de seis repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

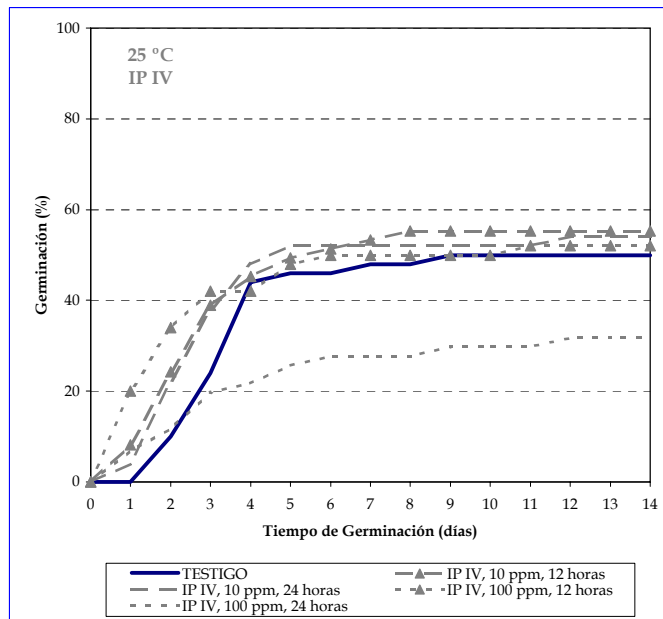


Figura 61. Efecto de diferentes pretratamientos con *Inabarplant IV* sobre la germinación de semillas de *Reseda complicata* a 25 °C.

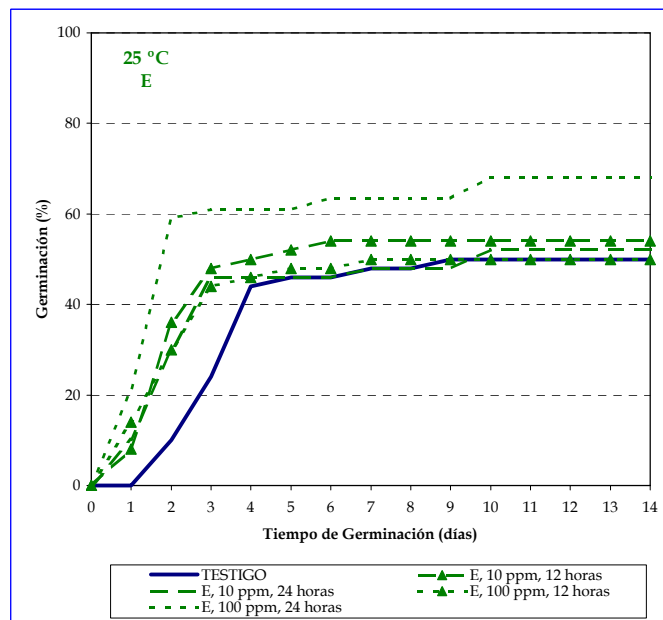


Figura 62. Efecto de diferentes pretratamientos con *Ethrel* sobre la germinación de semillas de *Reseda complicata* a 25 °C.

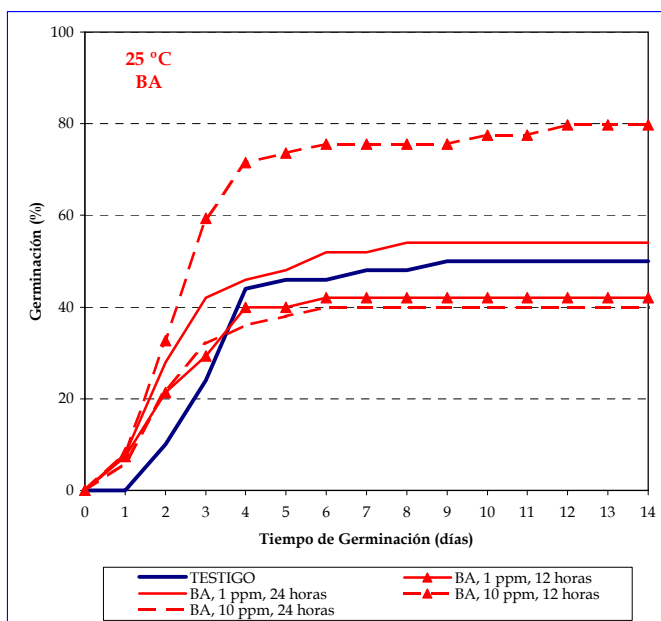


Figura 63. Efecto de diferentes pretratamientos con Benciladenina sobre la germinación de semillas de *Reseda complicata* a 25 °C.

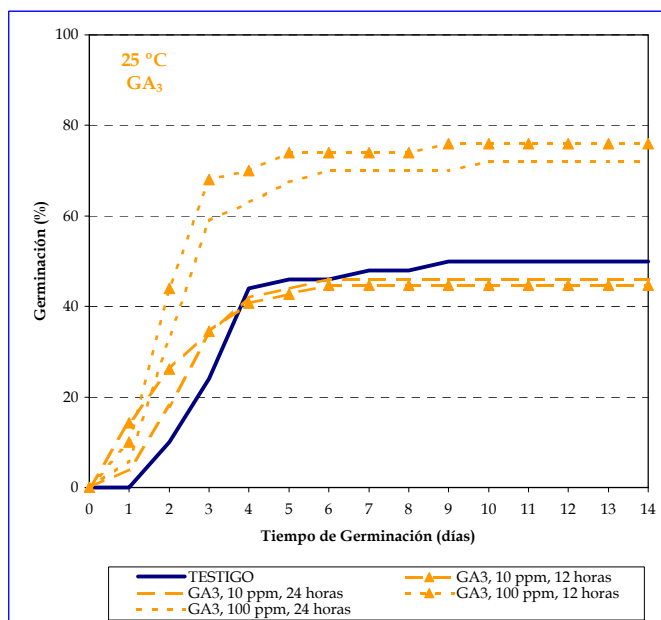


Figura 64. Efecto de diferentes pretratamientos con Ácido Giberélico sobre la germinación de semillas de *Reseda complicata* a 25 °C.

Tabla 73. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Reseda complicata* a 25 °C y oscuridad.

Variables: PORCENTAJE / TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	16184,973	16	1011,561	5,997	,000
Intra-grupos	14338,763	85	168,691		
Total	30523,736	101			

Tabla 74. Grado de germinación y T₅₀ de semillas de *Reseda complicata* a 25 °C y oscuridad.

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)	T ₅₀ (Días)
TESTIGO	50,0 ± 6,8 c	4,1
IP IV, 10 ppm, 12 horas	55,3 ± 6,9 b,c	3,1
IP IV, 10 ppm, 24 horas	54,0 ± 4,2 b,c	3,3
IP IV, 100 ppm, 12 horas	52,0 ± 4,8 b,c	2,4
IP IV, 100 ppm, 24 horas	31,7 ± 3,1 d	3,5
E, 10 ppm, 12 horas	54,0 ± 4,9 b,c	2,7
E, 10 ppm, 24 horas	52,0 ± 7,0 b,c	2,7
E, 100 ppm, 12 horas	50,0 ± 3,7 c	2,6
E, 100 ppm, 24 horas	68,0 ± 7,5 a,b	2,3
BA, 1 ppm, 12 horas	42,0 ± 3,1 c,d	3,0
BA, 1 ppm, 24 horas	54,0 ± 4,9 b,c	2,9
BA, 10 ppm, 12 horas	79,8 ± 6,8 a	3,2
BA, 10 ppm, 24 horas	40,0 ± 2,6 c,d	2,9
GA₃, 10 ppm, 12 horas	44,7 ± 3,8 c,d	2,6
GA₃, 10 ppm, 24 horas	46,0 ± 6,1 c,d	3,3
GA₃, 100 ppm, 12 horas	76,0 ± 4,2 a	2,8
GA₃, 100 ppm, 24 horas	72,0 ± 6,0 a	3,1

Cada valor es la media de seis repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

1) TEMPERATURA: 15 °C

Los resultados obtenidos en el experimento con semillas de *Reseda* a 15 °C (**Figuras 59 y 60**), muestran que de la aplicación del *Ethrel* a diferentes concentraciones y tiempos de imbibición, es la más elevada de estas concentraciones, 100 ppm y con el menor tiempo de incubación, 12 horas, la única que presenta un notable incremento sobre el porcentaje de germinación (casi el 70 %), respecto al Testigo (**Tabla 72**). Esta misma concentración, pero aplicándola durante 24 horas, también denota una mejora en el grado germinativo, pero no es estadísticamente significativa, al contrario que la anteriormente comentada (**Tabla 72**). De todos modos, hay que poner de manifiesto que esta concentración, en el primer experimento realizado, superó en más del 180 % a las semillas control (**Tabla 45**). Por otra parte, la concentración de *Ethrel*, 1 ppm, que había logrado unos resultados más favorables en los ensayos previos, en este caso, si bien adelanta en los primeros días, el inicio de la germinación, conforme avanza el tiempo, los valores de ésta se sitúan por debajo del Testigo (**Figura 59**). Con relación a la incubación de las semillas con *Benciladenina*, la concentración de 10 ppm, que fue la más eficaz en el experimento anterior (**Figura 42**), se muestra aquí con un éxito considerable a cualquiera de los tiempos utilizados (**Figura 60**), superando casi en un 200 % los valores de las semillas control (**Tabla 72**), y a su vez, mejorando los resultados obtenidos en el primer ensayo, en el que el porcentaje de germinación alcanzado a la misma concentración de este regulador fue del 112 % respecto al control (**Tabla 40**).

2) TEMPERATURA: 25 °C

A esta temperatura, se ensayaron los cuatro reguladores del crecimiento vegetal utilizados en el primer experimento (**Figuras 61 a 64**), incluido el *Inabarplant*, a pesar de que éste, a ninguna de las concentraciones utilizadas, obtuvo resultados estadísticamente significativos respecto al *Testigo*, aunque en el caso de 100 ppm, sí fue mayor el porcentaje de germinación logrado (**Tabla 74**). Algo similar sucede cuando se imbiben las semillas a diferentes tiempos (**Figura 61**), en donde se puede observar que, excepto para 100 ppm, 24 horas, en los demás casos se adelanta el proceso germinativo, lo cual se traduce en unos valores de T₅₀ bastante inferiores a los de las semillas control, sin ser, no obstante, apreciables, los resultados finales de germinación (**Tabla 74**). El *Ethrel* (**Figura 62**), al igual que en el primer ensayo (**Figura 44**), presenta un mejor comportamiento, y la concentración de 100 ppm aplicada durante 24 horas, además de ser la que provoca un valor de T₅₀ más bajo en el conjunto de todo el experimento, es con la que se obtiene un mayor porcentaje de germinación, de la misma manera que sucedió en dicho primer ensayo (**Tabla 44**), si bien no alcanza los valores logrados en aquél (68 % frente al 87,5 %, respectivamente) (**Tablas 74 y 44**). Este no es el caso de la *Benciladenina* (**Figura 63**), que a la misma concentración, 10 ppm, y concretamente, con 12 horas de aplicación, presenta unos valores similares a los conseguidos previamente ($p=0,05$) (**Tablas 44 y 74**). Lo mismo sucede con la acción de las *Giberelinas* (**Figura 64**), en la que tan sólo la concentración más elevada, 100 ppm, y a los dos tiempos de aplicación, exhibe un comportamiento similar al del primer experimento, mostrando valores de germinación muy parecidos (**Tablas 44 y 74**).

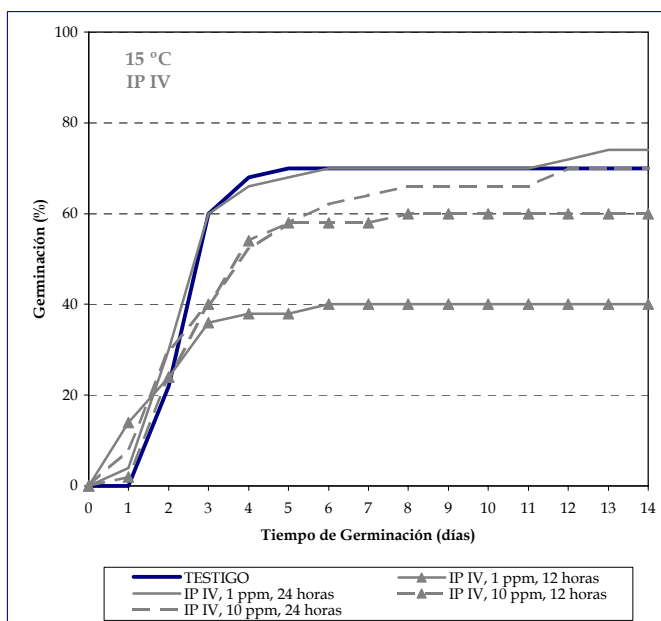


Figura 65. Efecto de diferentes pretratamientos con *Inabarplant* sobre la germinación de semillas de *Thymus serpylloides* a 15 °C.

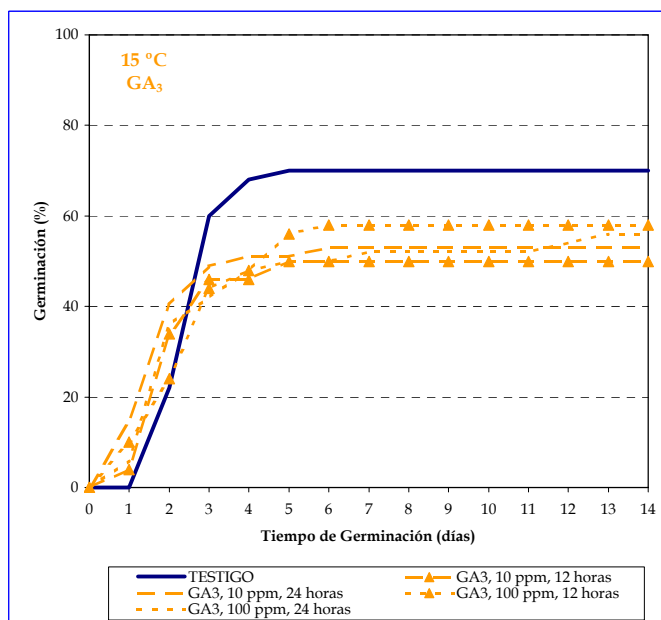


Figura 66. Efecto de diferentes pretratamientos con *Ácido Giberélico* sobre la germinación de semillas de *Thymus serpylloides* a 15 °C.

Tabla 75. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Thymus serpylloides* a 15 °C y oscuridad.

Variables: PORCENTAJE / TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	5949,333	8	743,667	3,666	,002
Intra-grupos	9127,500	45	202,833		
Total	15076,833	53			

Tabla 76. Grado de germinación y T₅₀ de semillas de *Thymus serpylloides* a 15 °C y oscuridad.

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)	T ₅₀ (Días)
TESTIGO	70,0 ± 7,3 a	3,4
IP IV, 1 ppm, 12 horas	40,0 ± 7,3 c	2,8
IP IV, 1 ppm, 24 horas	74,0 ± 4,2 a	3,3
IP IV, 10 ppm, 12 horas	60,0 ± 4,8 a,b	3,4
IP IV, 10 ppm, 24 horas	70,0 ± 3,1 a	3,6
GA₃, 10 ppm, 12 horas	50,0 ± 5,8 b,c	2,7
GA₃, 10 ppm, 24 horas	50,5 ± 3,7 b,c	2,4
GA₃, 100 ppm, 12 horas	58,0 ± 5,4 a,b,c	3,3
GA₃, 100 ppm, 24 horas	56,0 ± 6,1 a,b,c	2,7

Cada valor es la media de seis repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

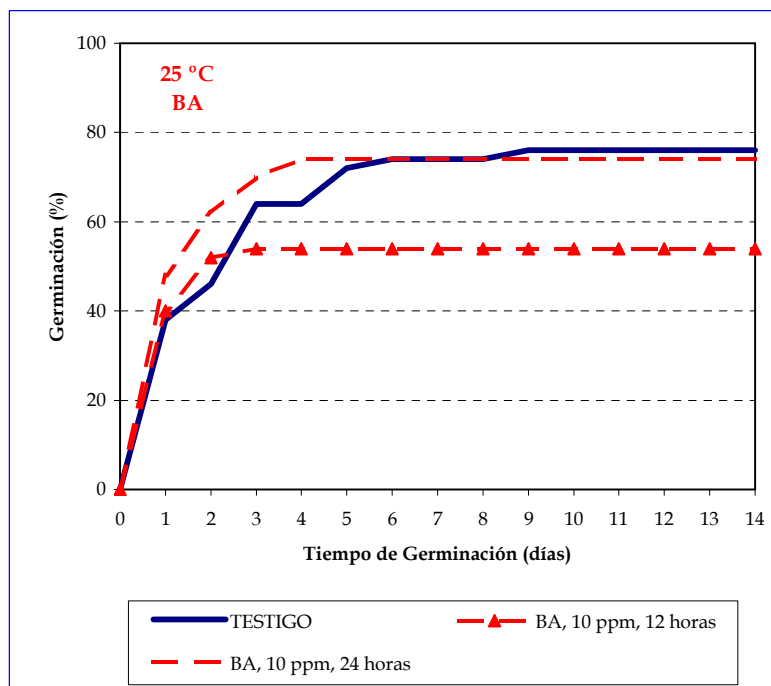


Figura 67. Efecto de diferentes pretratamientos con *Benciladenina* sobre la germinación de semillas de *Thymus serpylloides* a 25 °C.

Tabla 77. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Thymus serpylloides* a 25 °C y oscuridad.

Variables: PORCENTAJE/TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig,
Inter-grupos	1776,000	2	888,000	2,030	,166
Intra-grupos	6560,000	15	437,333		
Total	8336,000	17			

Tabla 78. Grado de germinación y T₅₀ de semillas de *Thymus serpylloides* a 25 °C y oscuridad.

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)	T ₅₀ (DÍAS)
TESTIGO	76,0 ± 7,1 a	2,0
BA, 10 ppm, 12 horas	54,0 ± 11,7 a	1,6
BA, 10 ppm, 24 horas	74,0 ± 5,5 a	1,7

Cada valor es la media de seis repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

1) TEMPERATURA: 15 °C

Para las semillas de esta especie a 15 °C, se ensayaron los efectos producidos por la aplicación del *Inabarplant* y el *Ácido Giberélico* (**Figuras 65 y 66**), ya que fueron los tratamientos que mejores porcentajes de germinación mostraron en el primer experimento (**Figura 45; Tabla 46**). En este caso, ninguno de ellos produjo resultados favorables, a excepción de *Inabarplant, 1 ppm, 24 horas* (**Figura 65**), que prácticamente coincide con el *Testigo* (**Tabla 60**), y a pesar de que el porcentaje final es ligeramente más elevado, este dato no tiene ninguna relevancia estadística (**Tabla 60**). El *Ácido Giberélico*, que durante los tres primeros días de ensayo muestra una tendencia que está por encima del control, a partir del mismo produce un efecto claramente inhibitorio comparándolo con las semillas imbibidas desde el inicio del experimento en agua (**Figura 66**).

2) TEMPERATURA: 25 °C

A esta temperatura, tan sólo se ensayó el posible efecto de la *Benciladenina, 10 ppm* (**Figura 67**), ya que en el experimento previo, ésta había provocado un fuerte incremento de la germinación en comparación con el *Testigo* (**Figura 47**), aunque en este caso, estos resultados no se repitieron y únicamente cabría destacar el hecho de que incubando las semillas durante 24 horas con este fitorregulador, se rebaja ligeramente la velocidad de germinación, aunque el porcentaje final de germinación apenas iguala al de las semillas no tratadas (**Tabla 78**).

4.5) ESTUDIO DE LOS EFECTOS DE LA LUZ SOBRE LA GERMINACIÓN DE SEMILLAS

4.5) ESTUDIO DE LOS EFECTOS DE LA LUZ SOBRE LA GERMINACIÓN DE SEMILLAS.

4.5.1) OBJETIVOS

Este experimento se lleva a cabo para comprobar si la luz tiene algún efecto sobre la germinación de semillas, ya que hasta el momento, todos los experimentos ensayados, se han realizado en condiciones de oscuridad constante.

4.5.2) MATERIAL Y MÉTODOS

Una vez finalizados los experimentos en oscuridad, las siguientes pruebas consistieron en comprobar los efectos de la luz sobre la germinación de las semillas. Para ello, se realizaron dos ensayos. En el primero de ellos, se sometieron diversos lotes de 50 semillas *Testigo* de las especies seleccionadas a la germinación en cuatro diferentes condiciones lumínicas (*Oscuridad Constante*; *12-24 horas de luz* y posterior traslado a oscuridad constante, y *Luz Constante*).

Al igual que para el resto de experimentos anteriores, previamente a la puesta del experimento, las semillas de *Genista versicolor* fueron escarificadas durante 20 minutos con H₂SO₄ al 100 % de concentración, mientras que las de las otras especies, fueron esterilizadas con HClO al 1 % durante 5 minutos. El experimento se realizó en cámara de cultivo dotada de tubos fluorescentes de luz blanca y temporizador luz/oscuridad.

4.5.3) RESULTADOS

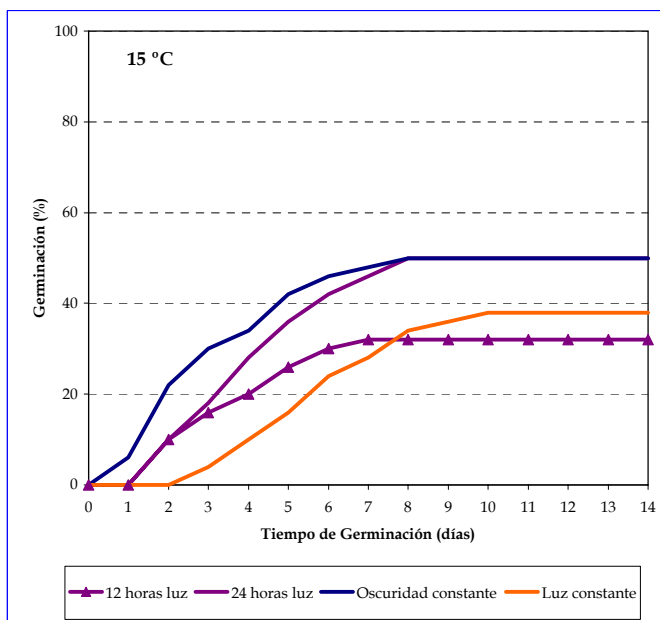


Figura 68. Efecto de la luz sobre la germinación de semillas de *Genista versicolor* a 15 °C.

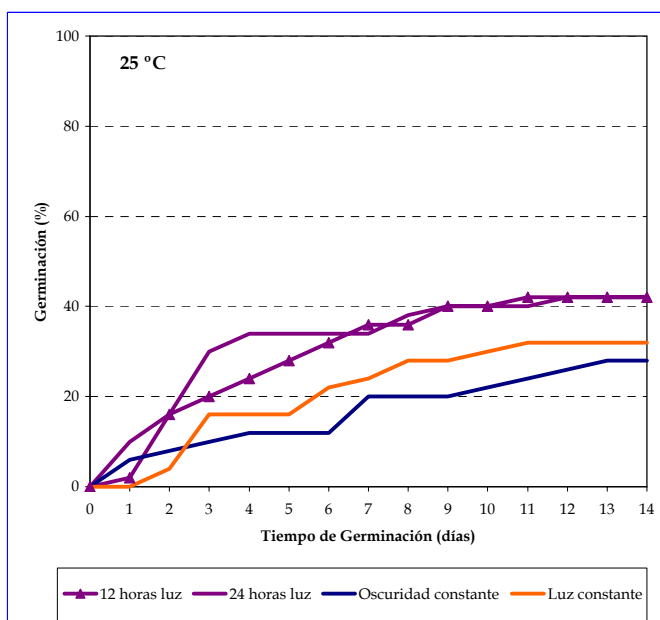


Figura 69. Efecto de la luz sobre la germinación de semillas de *Genista versicolor* a 25 °C.

Tabla 79. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Genista versicolor* a 15 °C

Variables: PORCENTAJE/TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	1458,000	3	486,000	2,042	,140
Intra-grupos	4760,000	20	238,000		
Total	6218,000	23			

Tabla 80. Grado de germinación y T₅₀ de semillas de *Genista versicolor* a 15 °C.

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)	T ₅₀ (DÍAS)
OSCURIDAD CONSTANTE	50,0 ± 8,6 a	3,4
LUZ=12 HORAS	32,0 ± 6,0 a	4,0
LUZ=24 HORAS	50,0 ± 5,2 a	4,7
LUZ CONSTANTE	38,0 ± 4,8 a	6,4

Cada valor es la media de seis repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

Tabla 81. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Genista versicolor* a 25 °C.

Variables: PORCENTAJE/TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	912,000	3	304,000	2,413	,097
Intra-grupos	2520,000	20	126,000		
Total	3432,000	23			

Tabla 82. Grado de germinación y T₅₀ de semillas de *Genista versicolor* a 25 °C.

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)	T ₅₀ (DÍAS)
OSCURIDAD CONSTANTE	28,0 ± 3,1 a	7,2
LUZ=12 HORAS	42,0 ± 5,4 a	4,3
LUZ=24 HORAS	42,0 ± 5,4 a	3,4
LUZ CONSTANTE	32,0 ± 4,0 a	4,0

Cada valor es la media de seis repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

1) TEMPERATURA: 15 °C

En el caso de las semillas de *Genista* germinadas a 15 °C (**Figura 68**), los porcentajes de germinación final, a pesar de que se obtienen diferencias de más del 50 % entre las semillas germinadas con un pretratamiento de 24 horas de Luz respecto al pretratamiento de 12 horas de Luz, no presentan significación estadística (**Tabla 80**). Por otra parte, la velocidad de germinación de las semillas germinadas en *Oscuridad* es mayor que la de los demás tratamientos, y concretamente, presenta un valor de T_{50} casi la mitad del de las semillas germinadas con Luz Constante (**Tabla 80**). No obstante, cuando se analizan los datos del conjunto de las curvas (datos no mostrados), sí existen diferencias significativas entre las semillas germinadas en *Oscuridad* frente a las germinadas en Luz Constante, y también se observa que las curvas de las semillas germinadas en *Oscuridad* y las de pretratamientos con 24 horas de Luz, son iguales, del mismo modo que también lo son las de las semillas germinadas con Luz constante y las pretratadas con 12 horas de Luz (datos no mostrados).

2) TEMPERATURA: 25 °C

Cuando las semillas de *Genista* se ponen a germinar a 25 °C (**Figura 69**), al igual que en el caso anterior, no existen diferencias estadísticas significativas en cuanto al porcentaje final de germinación (**Tabla 82**). No obstante, en este experimento, todos los tratamientos con Luz presentan unas curvas que se sitúan por encima de la correspondiente a las semillas germinadas en *Oscuridad Constante*, y de hecho, en el conjunto de la curva, los pretratamientos con Luz 12 y 24 horas, presentan diferencias significativas con relación a aquéllas (datos no mostrados).

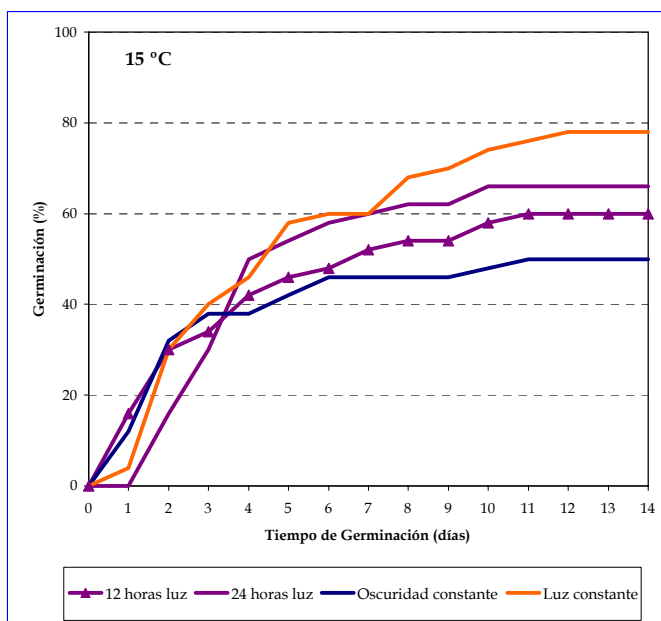


Figura 70. Efecto de la luz sobre la germinación de semillas de *Hormathophylla spinosa* a 15 °C.

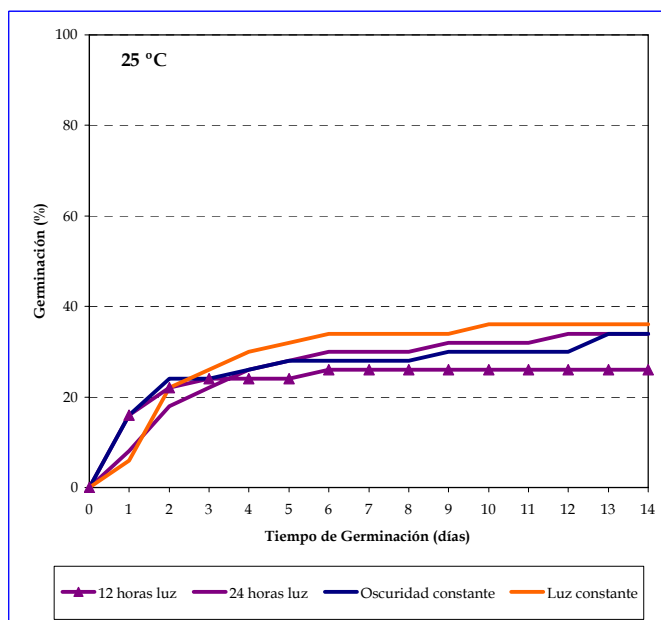


Figura 71. Efecto de la luz sobre la germinación de semillas de *Hormathophylla spinosa* a 25 °C.

Tabla 83. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Hormathophylla spinosa* a 15 °C

Variables: PORCENTAJE/TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	2466,000	3	822,000	6,850	,002
Intra-grupos	2400,000	20	120,000		
Total	4866,000	23			

Tabla 84. Grado de germinación y T₅₀ de semillas de *Hormathophylla spinosa* a 15 °C.

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)	T ₅₀ (DÍAS)
OSCURIDAD CONSTANTE	50,0 ± 2,6 c	2,7
LUZ=12 HORAS	60,0 ± 5,2 b,c	3,0
LUZ=24 HORAS	66,0 ± 4,9 a,b	4,2
LUZ CONSTANTE	78,0 ± 4,8 a	3,9

Cada valor es la media de seis repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

Tabla 85. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Hormathophylla spinosa* a 25 °C

Variables: PORCENTAJE/TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	354,000	3	118,000	,578	,636
Intra-grupos	4080,000	20	204,000		
Total	4434,000	23			

Tabla 86. Grado de germinación y T₅₀ de semillas de *Hormathophylla spinosa* a 25 °C.

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)	T ₅₀ (DÍAS)
OSCURIDAD CONSTANTE	34,0 ± 5,5 a	2,2
LUZ=12 HORAS	26,0 ± 5,5 a	2,5
LUZ=24 HORAS	34,0 ± 6,6 a	2,9
LUZ CONSTANTE	36,0 ± 5,5 a	2,7

Cada valor es la media de seis repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

1) TEMPERATURA: 15 °C

Las semillas de *Hormathophylla spinosa* a 15 °C, si bien durante los primeros días presentan unas tendencias similares en las curvas (**Figura 70**), en todos los casos, al final, los tres tratamientos en los que está implicada la luz presentan unos valores de germinación por encima de las semillas germinadas en *Oscuridad*, obteniéndose incrementos del 56 % en el caso de la *Luz Constante*, 32 % en el pretratamiento con 24 horas de *Luz*, y 20 % en el de 12 horas de *Luz*, siendo los dos primeros, estadísticamente significativos con relación al de las semillas en condiciones de *Oscuridad* (**Tabla 84**).

2) TEMPERATURA: 25 °C

A 25 °C (**Figura 71**), prácticamente los resultados obtenidos en todos los tratamientos son idénticos, de forma que no existen diferencias estadísticas significativas entre ninguno de ellos (**Tabla 86**).

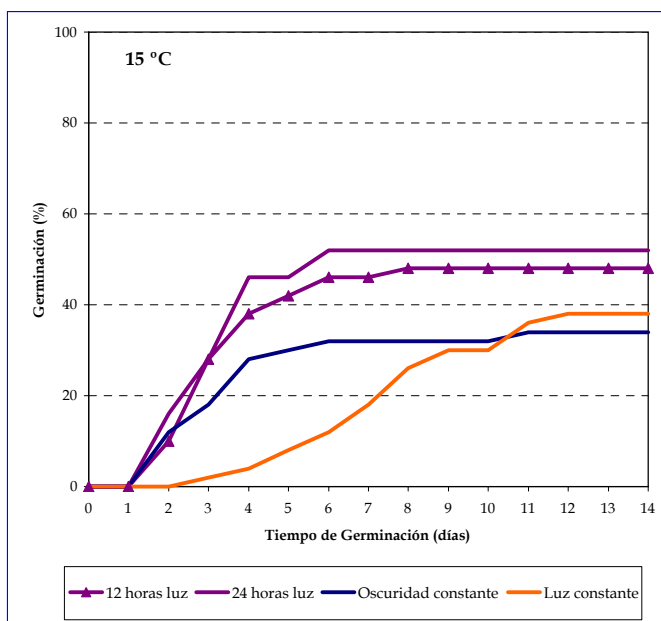


Figura 72. Efecto de la luz sobre la germinación de semillas de *Reseda complicata* a 15 °C.

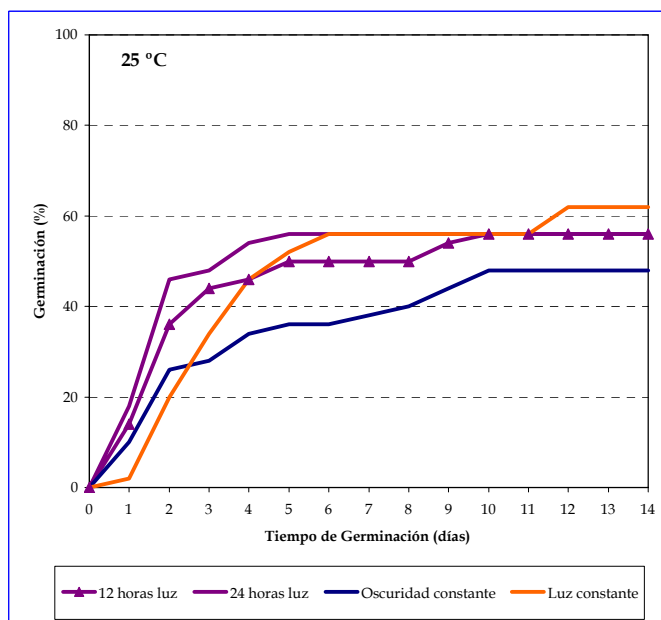


Figura 73. Efecto de la luz sobre la germinación de semillas de *Reseda complicata* a 25 °C.

Tabla 87. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Reseda complicata* a 15 °C

Variables: PORCENTAJE/TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	1272,000	3	424,000	1,582	,225
Intra-grupos	5360,000	20	268,000		
Total	6632,000	23			

Tabla 88. Grado de germinación y T₅₀ de semillas de *Reseda complicata* a 15 °C.

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)	T ₅₀ (DÍAS)
OSCURIDAD CONSTANTE	34,0 ± 6,6 a	3,9
LUZ=12 HORAS	48,0 ± 7,5 a	3,8
LUZ=24 HORAS	52,0 ± 7,5 a	3,8
LUZ CONSTANTE	38,0 ± 4,8 a	8,1

Cada valor es la media de seis repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

Tabla 89. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Reseda complicata* a 25 °C.

Variables: PORCENTAJE/TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	594,000	3	198,000	1,165	,348
Intra-grupos	3400,000	20	170,000		
Total	3994,000	23			

Tabla 90. Grado de germinación y T₅₀ de semillas de *Reseda complicata* a 25 °C.

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)	T ₅₀ (DÍAS)
OSCURIDAD CONSTANTE	48,0 ± 4,8 a	2,8
LUZ=12 HORAS	56,0 ± 6,6 a	2,4
LUZ=24 HORAS	56,0 ± 5,5 a	2,6
LUZ CONSTANTE	62,0 ± 4,0 a	3,8

Cada valor es la media de seis repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

1) TEMPERATURA: 15 °C

Los resultados obtenidos por las semillas de *Reseda complicata* en este experimento (**Figura 72**), muestran cómo los tratamientos en los que está involucrada la luz, presentan porcentajes de germinación por encima del tratamiento en *Oscuridad constante* (**Tabla 88**), aunque entre ninguno de ellos existen diferencias estadísticas significativas. No obstante, al analizar los datos del conjunto de las curvas (datos no mostrados), sí que existen diferencias significativas entre los tratamientos con *Luz*, 12 y 24 horas respecto a los realizados con *Luz* y *Oscuridad constantes*. Aquellos, además de lograr con un 48 % y un 52 %, respectivamente, los grados de germinación más elevados, muestran también una velocidad mayor ($T_{50}= 3,8$ días), manifestando una tendencia germinativa superior a los tratamientos con *Luz* y *Oscuridad constantes* ($T_{50}=8,1$ y $3,9$ días, respectivamente) (**Tabla 88**).

2) TEMPERATURA: 25 °C

A esta temperatura (**Figura 73**), los porcentajes de germinación de los cuatro tratamientos son similares, no existiendo diferencia estadística alguna (**Tabla 90**). No obstante, se puede destacar, que, al igual que sucedía a 15 °C (**Figura 72; Tabla 88**), es de nuevo el tratamiento en *Oscuridad constante* el que menor grado de germinación alcanza, si bien en esta ocasión, cuando las semillas germinan en *Luz constante*, obtienen un valor mayor que cuando lo hacen en *Luz* a 12 ó 24 horas. Por otra parte, a 25 °C, todos los tratamientos disminuyen el valor de T_{50} (**Tabla 90**) en comparación con el obtenido a 15 °C (**Tabla 88**).

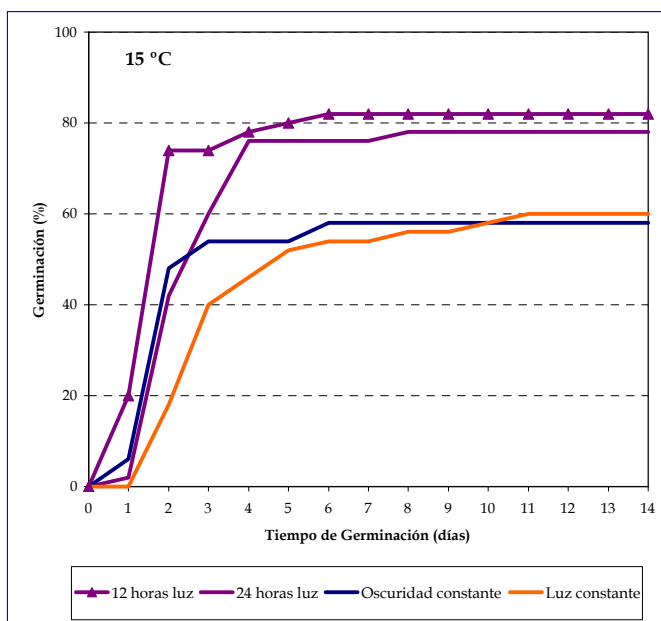


Figura 74. Efecto de la luz sobre la germinación de semillas de *Thymus serpylloides* a 15 °C.

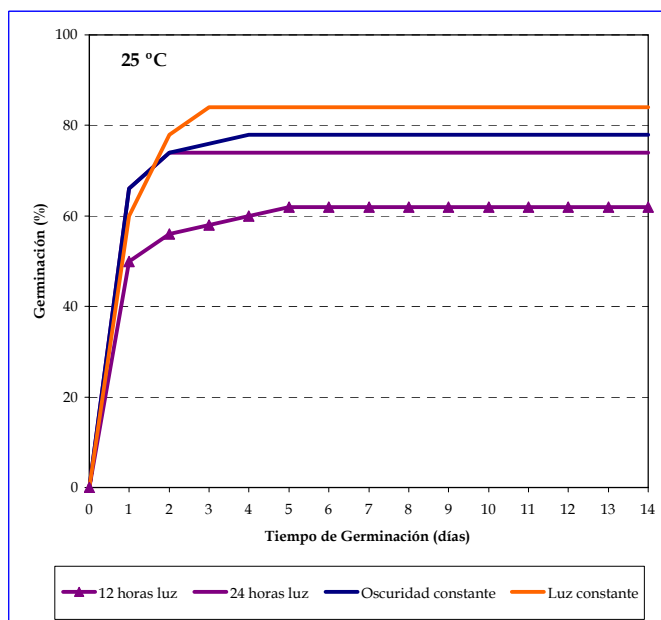


Figura 75. Efecto de la luz sobre la germinación de semillas de *Thymus serpylloides* a 25 °C.

Tabla 91. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Thymus serpylloides* a 15 °C.

Variables: PORCENTAJE/TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	2706,000	3	902,000	2,361	,102
Intra-grupos	7640,000	20	382,000		
Total	10346,000	23			

Tabla 92. Grado de germinación y T₅₀ de semillas de *Thymus serpylloides* a 15 °C.

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)	T ₅₀ (DÍAS)
OSCURIDAD CONSTANTE	58,0 ± 7,0 a	2,5
LUZ=12 HORAS	82,0 ± 6,5 a	2,4
LUZ=24 HORAS	78,0 ± 6,0 a	2,9
LUZ CONSTANTE	60,0 ± 11,3 a	3,5

Cada valor es la media de seis repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

Tabla 93. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Thymus serpylloides* a 25 °C

Variables: PORCENTAJE/TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	1554,000	3	518,000	1,177	,343
Intra-grupos	8800,000	20	440,000		
Total	10354,000	23			

Tabla 94. Grado de germinación y T₅₀ de semillas de *Thymus serpylloides* a 25 °C.

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)	T ₅₀ (DÍAS)
OSCURIDAD CONSTANTE	78,0 ± 10,1 a	1,6
LUZ=12 HORAS	62,0 ± 7,0 a	1,7
LUZ=24 HORAS	74,0 ± 11,1 a	1,5
LUZ CONSTANTE	84,0 ± 4,2 a	1,7

Cada valor es la media de seis repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

1) TEMPERATURA: 15 °C

A esta temperatura (**Figura 74**), a pesar de que con el pretratamiento de 12 horas de Luz se consigue un 82 % de germinación, que representa casi el 48 % sobre el total de las semillas germinadas en *Oscuridad*, no se encuentran diferencias significativas entre ninguno de los tratamientos (**Tabla 92**). No obstante, cuando se estudia la evolución de la germinación en las condiciones consideradas, si bien no existen diferencias entre los tratamientos con Luz y *Oscuridad constantes*, los pretratamientos con Luz de 12 y 24 horas, sí presentan una tendencia que se impone sobre dichos tratamientos (**Figura 74**).

2) TEMPERATURA: 25 °C

En las semillas de *Thymus* germinadas a 25 °C (**Figura 75**), tampoco se observan diferencias entre la máxima germinación alcanzada por los distintos tratamientos. En este caso, son los que están en condiciones constantes de Luz y *Oscuridad*, los que muestran un desarrollo que superan sensiblemente a los pretratamientos con Luz durante 12 y 24 horas (**Tabla 94**).

**4.6) ESTUDIO DE LOS EFECTOS DE LA
LUZ Y APLICACIÓN DE DIVERSOS
PRETRATAMIENTOS CON
REGULADORES DEL CRECIMIENTO
SOBRE LA GERMINACIÓN DE
SEMILLAS.**

4.6) ESTUDIO DE LOS EFECTOS DE LA LUZ Y APLICACIÓN DE DIVERSOS PRETRATAMIENTOS CON REGULADORES DEL CRECIMIENTO SOBRE LA GERMINACIÓN DE SEMILLAS.

4.6.1) OBJETIVOS

Teniendo en cuenta los resultados alcanzados en los experimentos con oscuridad, y los obtenidos por los *Testigos* de las diferentes especies objeto de estudio, en el experimento anterior, se estudió el efecto de la luz y los distintos reguladores del crecimiento sobre la germinación de semillas de los distintos taxones objeto del presente estudio, regulando el temporizador de la cámara de cultivo con un fotoperíodo de luz/oscuridad de **12:12** horas.

4.6.2) MATERIAL Y MÉTODOS

Para la realización de este experimento, utilizando el mismo protocolo que los anteriores (**Apartado 3.2.1**). Se prepararon nuevamente, lotes de 50 semillas de cada una de las especies siendo éstos los tratamientos aplicados:

ESPECIE	TRATAMIENTOS	CONCENTRACIÓN FITORREGULADOR (ppm)		TIEMPO DE IMBIBICIÓN (horas)		TEMPERATURA (°C)	
<i>Genista versicolor</i>	TESTIGO					15	
	E	10	100	12			
	BA	1		12			
	BA	10		24			
<i>Hormathophylla spinosa</i>	TESTIGO					15	25
	BA	10	100	12		15	
	GA ₃	10		12	24	15	25
<i>Reseda complicata</i>	TESTIGO					15	25
	IP IV	10		12	24	25	
	E	100		12	24	15	
	E	10		12		25	
	E	100		24			
	BA	10		12	24	15	
	BA	1		24		25	
	BA	10		12			
GA ₃	100		12	24	25		
<i>Thymus serpylloides</i>	TESTIGO					15	
	IP IV	1	10	24		15	

De igual forma que en otros experimentos, previamente a la puesta del mismo, se escarificaron las semillas de *Genista versicolor* durante 20 minutos con H₂SO₄ al 100 % de concentración, y las otras especies, fueron esterilizadas con HClO al 1 % durante 5 minutos.

4.6.3) RESULTADOS

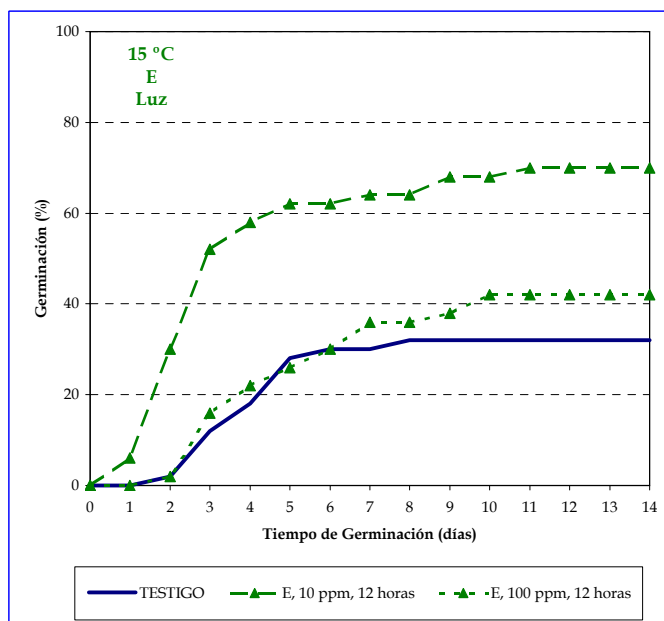


Figura 76. Efecto de la aplicación de *Ethrel* sobre la germinación de semillas de *Genista versicolor* a 15 °C.

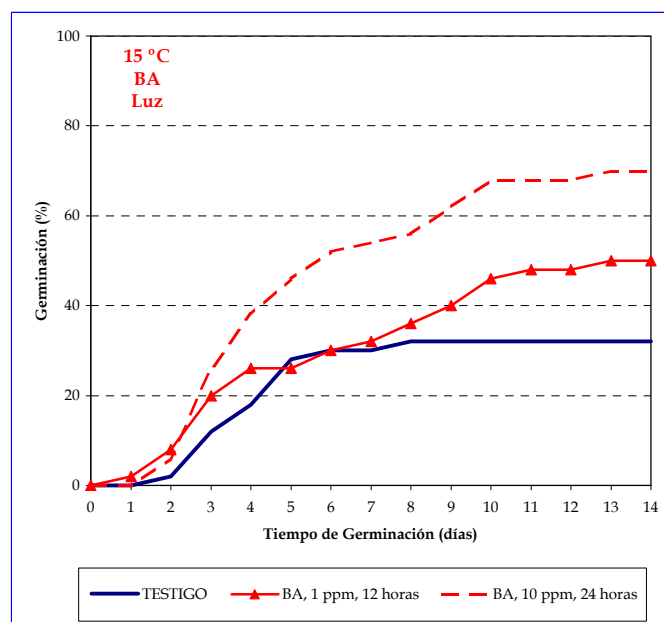


Figura 77. Efecto de la aplicación de *Benciladenina* sobre la germinación de semillas de *Genista versicolor* a 15 °C.

Tabla 95. Tabla ANOVA del grado de germinación en semillas de *Genista versicolor* a 15 °C y luz.

Variables: PORCENTAJE/TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	6892,800	4	1723,200	9,447	,000
Intra-grupos	4560,000	25	182,400		
Total	11452,800	29			

Tabla 96. Grado de germinación y T_{50} en semillas de *Genista versicolor* a 15 °C y luz.

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)	T_{50} (DÍAS)
TESTIGO	32,0 ± 5,4 c	4,6
E, 10 ppm, 12 horas	70,0 ± 2,6 a	3,3
E, 100 ppm, 12 horas	42,0 ± 7,5 b,c	4,8
BA, 1 ppm, 12 horas	50,0 ± 2,6 b	4,8
BA, 10 ppm, 24 horas	70,0 ± 7,3 a	4,7

Cada valor es la media de seis repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

TEMPERATURA: 15 °C

En la **Figura 76, Tabla 96**, se expresan los resultados correspondientes al efecto del *Ethrel* frente al *Testigo* en condiciones de luz constante. En este experimento, el pretratamiento durante *12 horas* con *Ethrel* a *10 ppm*, resulta muy positivo, alcanzándose un porcentaje que supera al del *Testigo* en un *118 %*, a la vez que disminuye considerablemente la velocidad de germinación (**Tabla 96**). Este mismo tratamiento, en condiciones de oscuridad, superó al *Testigo* en tan sólo un *58 %* (**Figura 54; Tabla 66**). Con la aplicación de *Benciladenina*, se observa que los dos pretratamientos empleados (**Figura 77**), mejoran significativamente el valor alcanzado por las semillas control, siendo el de *24 horas* de imbibición con *10 ppm* de concentración, el que ofrece un mejor comportamiento, superando, al igual que en caso anterior, en un *118 %* al *Testigo* (**Tabla 96**), frente al *48 %* que ofrecía respecto al tratamiento control en el experimento llevado a cabo en oscuridad (**Tabla 66**).

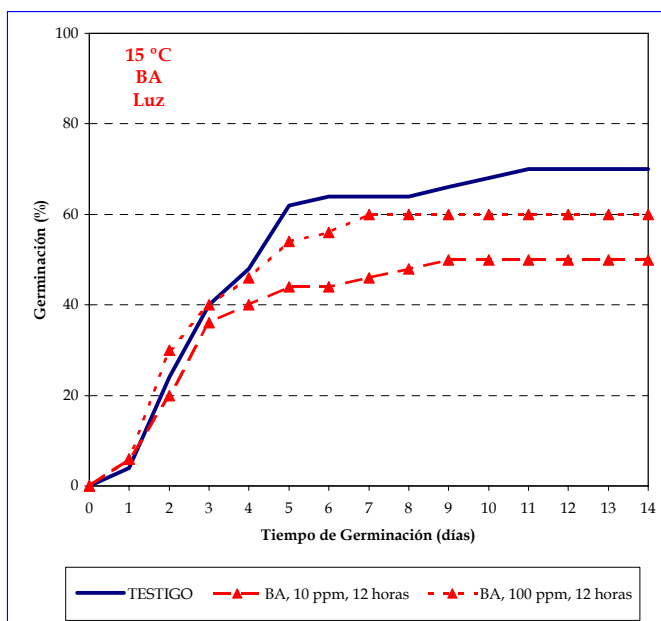


Figura 78. Efecto de la aplicación de *Benciladenina* sobre la germinación de semillas de *Hormathophylla spinosa* a 15 °C.

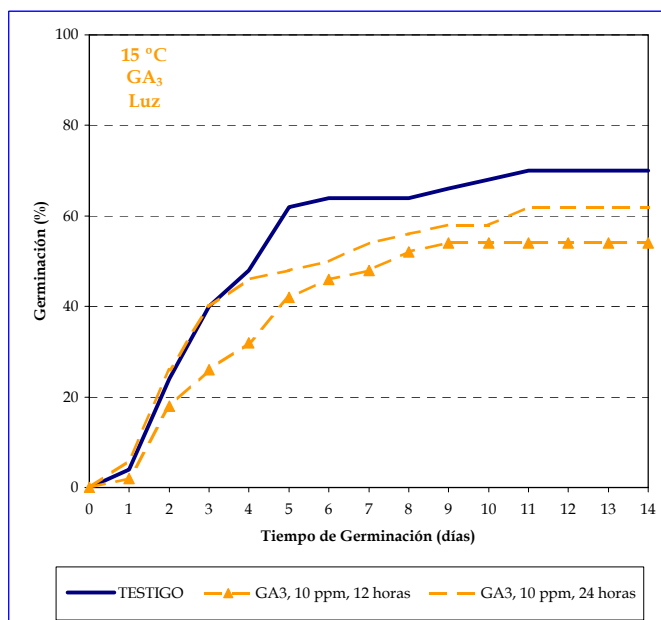


Figura 79. Efecto de la aplicación de *Ácido Giberélico* sobre la germinación de semillas de *Hormathophylla spinosa* a 15 °C.

Tabla 97. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Hormathophylla spinosa* a 15 °C y luz.

Variables: PORCENTAJE / TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	1420,800	4	355,200	2,114	,109
Intra-grupos	4200,000	25	168,000		
Total	5620,800	29			

Tabla 98. Grado de germinación y T₅₀ de semillas de *Hormathophylla spinosa* a 15 °C y luz.

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)	T ₅₀ (DÍAS)
TESTIGO	70,0 ± 5,8 c,d	3,6
BA, 10 ppm, 12 horas	50,0 ± 5,8 a,b	3,3
BA, 100 ppm, 12 horas	60,0 ± 2,6 a	3,0
GA₃, 10 ppm, 12 horas	54,0 ± 4,2 a,b,c	4,3
GA₃, 10 ppm, 24 horas	62,0 ± 7,0 a,b,c	3,3

Cada valor es la media de seis repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

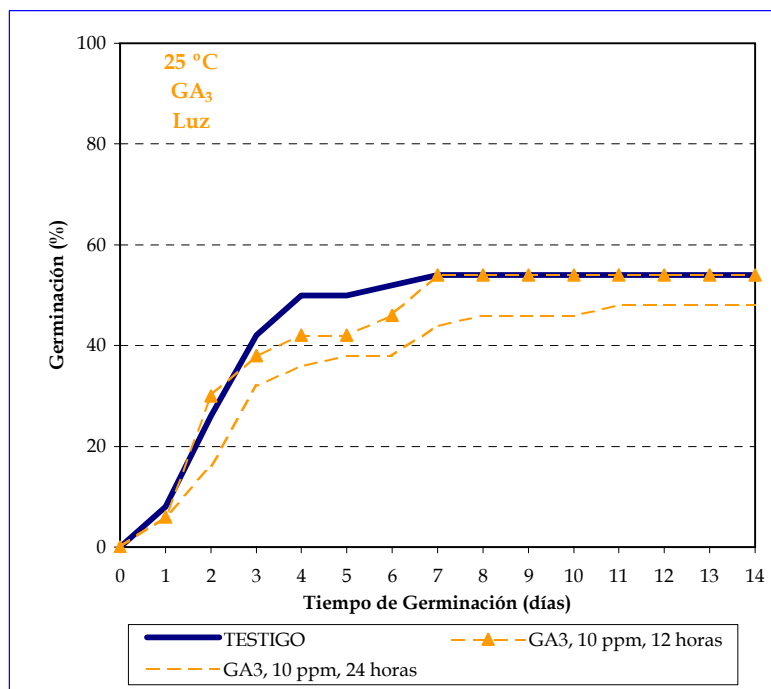


Figura 80. Efecto de la aplicación de Ácido Giberélico sobre la germinación de semillas de *Hormathophylla spinosa* a 25 °C.

Tabla 99. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Hormathophylla spinosa* a 25 °C y luz.

Variables: PORCENTAJE / TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig,
Inter-grupos	144,000	2	72,000	,229	,798
Intra-grupos	4720,000	15	314,667		
Total	4864,000	17			

Tabla 100. Grado de germinación y T₅₀ de semillas de *Hormathophylla spinosa* a 25 °C y luz.

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)	T ₅₀ (DÍAS)
TESTIGO	54,0 ± 7,1 a	3,1
GA ₃ , 10 ppm, 12 horas	54,0 ± 8,4 a	2,8
GA ₃ , 10 ppm, 24 horas	48,0 ± 6,0 a	3,5

Cada valor es la media de seis repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

1) TEMPERATURA: 15 °C

En el experimento llevado a cabo en presencia de luz con semillas de *Hormathophylla* germinando a 15 °C (**Figuras 78 y 79**), y a pesar de que en términos absolutos, tanto los tratamientos con *Ácido Giberélico* como con *Benciladenina* (**Tabla 98**) no difieren significativamente respecto al resultado final de germinación alcanzado con los tratamientos llevados a cabo en oscuridad (**Tabla 68**), los porcentajes de germinación se encuentran por debajo de los del *Testigo*, que, por otra parte, como se puede observar en el experimento plasmado en la **Tabla 98**, supera significativamente a las semillas germinadas en oscuridad (**Tabla 68**).

2) TEMPERATURA: 25 °C

A esta temperatura, y a pesar de que el *Testigo* alcanza valores inferiores a los del *Testigo* a 15 °C (**Figuras 80 y 79; Tablas 100 y 98**), los pretratamientos con *Ácido giberélico* (**Figura 80**) no superan los índices obtenidos por el control y, únicamente en el caso del pretratamiento con 12 horas a 10 ppm, se igualan ambos resultados (**Tabla 100**).

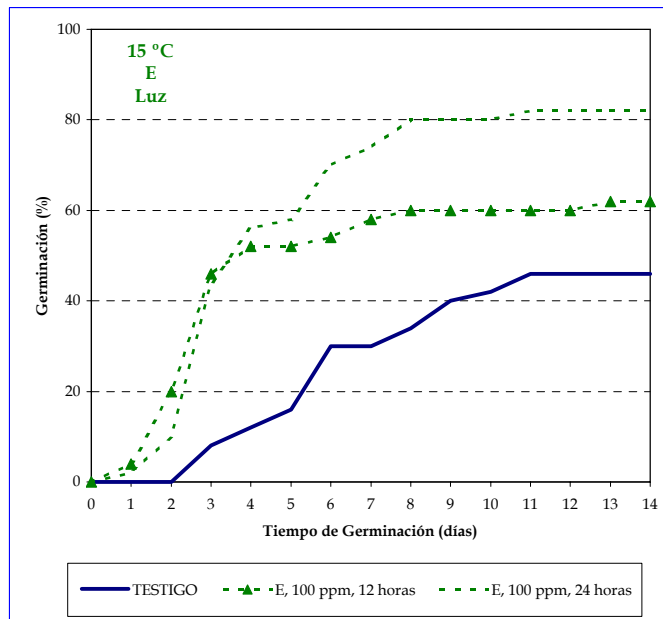


Figura 81. Efecto de la aplicación de *Ethrel* sobre la germinación de semillas de *Reseda complicata* a 15 °C.

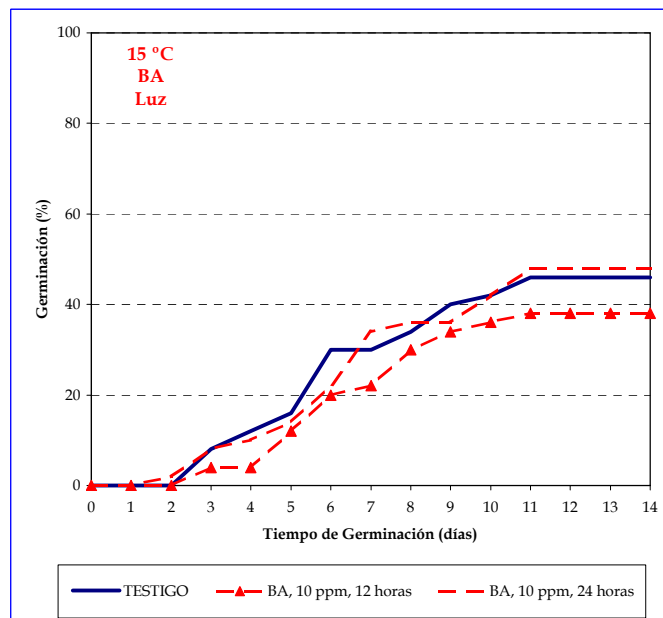


Figura 82. Efecto de la aplicación de *Benciladenina* sobre la germinación de semillas de *Reseda complicata* a 15 °C.

Tabla 101. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Reseda complicata* a 15 °C y luz.

Variables: PORCENTAJE / TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	7180,800	4	1795,200	9,273	,000
Intra-grupos	4840,000	25	193,600		
Total	12020,800	29			

Tabla 102. Grado de germinación y T₅₀ de semillas de *Reseda complicata* a 15 °C y luz.

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)	T ₅₀ (DÍAS)
TESTIGO	46,0 ± 3,3 b,c	6,5
E, 100 ppm, 12 horas	62,0 ± 8,7 b	3,4
E, 100 ppm, 24 horas	82,0 ± 4,8 a	3,9
BA, 10 ppm, 12 horas	38,0 ± 4,8 c	6,9
BA, 10 ppm, 24 horas	48,0 ± 5,4 b,c	7,2

Cada valor es la media de seis repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

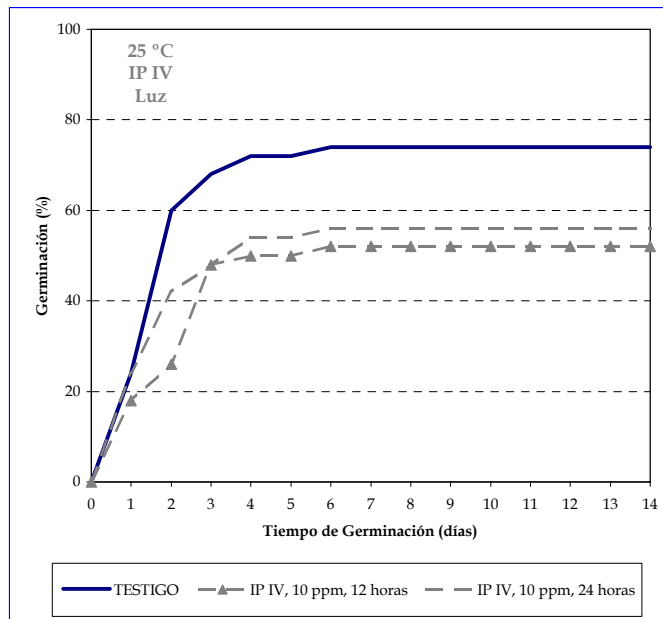


Figura 83. Efecto de la aplicación de *Inabarplant* sobre la germinación de semillas de *Reseda complicata* a 25 °C.

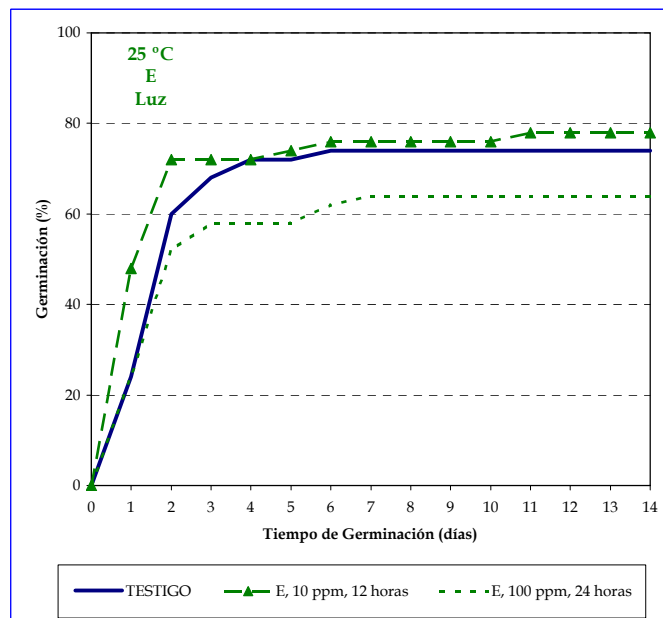


Figura 84. Efecto de la aplicación de *Ethrel* sobre la germinación de semillas de *Reseda complicata* a 25 °C.

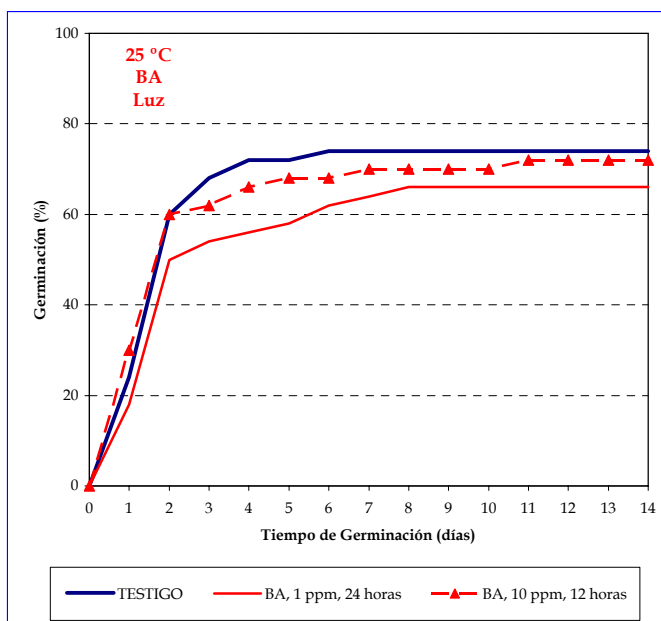


Figura 85. Efecto de la aplicación de *Benciladenina* sobre la germinación de semillas de *Reseda complicata* a 25 °C.

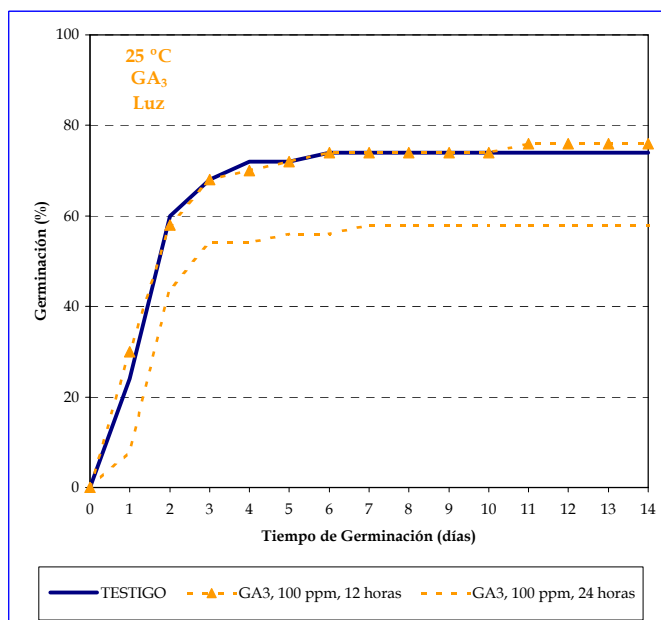


Figura 86. Efecto de la aplicación de *Ácido Giberélico* sobre la germinación de semillas de *Reseda complicata* a 25 °C.

Tabla 103. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Reseda complicata* a 25 °C y luz.

Variables: PORCENTAJE / TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	4245,333	8	530,667	5,283	,000
Intra-grupos	4520,000	45	100,444		
Total	8765,333	53			

Tabla 104. Grado de germinación y T₅₀ de semillas de *Reseda complicata* a 25 °C y luz.

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)	T ₅₀ (DÍAS)
TESTIGO	74,0 ± 3,3 a,b	2,4
IP IV, 10 ppm, 12 horas	52,0 ± 3,1 d	3,0
IP IV, 10 ppm, 24 horas	56,0 ± 4,2 c,d	2,3
E, 10 ppm, 12 horas	78,0 ± 5,4 a	1,8
E, 100 ppm, 24 horas	64,0 ± 4,2 b,c,d	2,3
BA, 1 ppm, 24 horas	66,0 ± 3,3 a,b,c	2,5
BA, 10 ppm, 12 horas	72,0 ± 4,0 a,b	2,6
GA₃, 100 ppm, 12 horas	76,0 ± 2,0 a,b	2,3
GA₃, 100 ppm, 24 horas	58,0 ± 6,0 c,d	2,6

Cada valor es la media de seis repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

1) TEMPERATURA: 15 °C

En este experimento (**Figuras 81 y 82**), únicamente manifiestan un comportamiento estadísticamente significativo con respecto al control, las semillas imbibidas durante 24 horas con *Ethrel, 100 ppm*, tratamiento que supera en un 78 % a aquél, que, por otro lado, rebaja en casi la mitad la velocidad de germinación (T_{50} de 6,5 y 3,4 días, respectivamente) (**Tabla 102**). También hay que destacar, que en oscuridad, fue el tratamiento de 12 horas con *Ethrel, 100 ppm*, el único que presentó un efecto significativo frente a su respectivo *Testigo*, pero en este caso, el incremento sobre éste fue de un 69 % (**Figura 59, Tabla 72**).

En el caso de la *Benciladenina*, que en oscuridad superó ampliamente al *Testigo*, casi un 200 % más (**Figura 60, Tabla 72**), en condiciones de luz no tuvo ningún efecto y las curvas prácticamente se superponen (**Figura 82**).

2) TEMPERATURA: 25 °C

Por lo que respecta a las semillas germinadas en luz constante (**Figuras 83 a 86**), ningún tratamiento de los utilizados mejoró estadísticamente los valores del *Testigo* (**Tabla 104**), al contrario de lo que se observó en oscuridad (**Figuras 61 a 64**), en el que varios de los tratamientos superaron significativamente a sus respectivos control (**Tabla 74**).

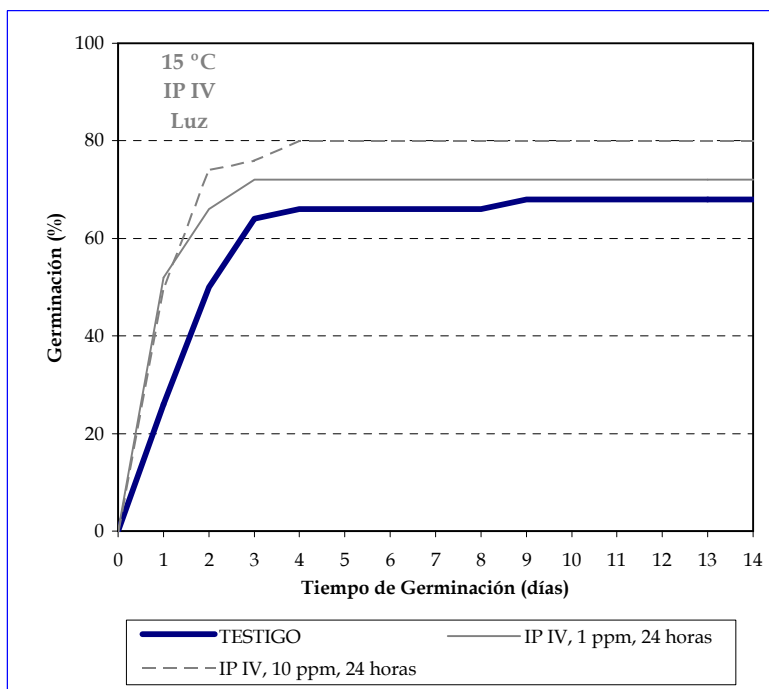


Figura 87. Efecto de la aplicación de Inabarplant sobre la germinación de semillas de *Thymus serpylloides* a 15 °C.

Tabla 105. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Thymus serpylloides* a 15 °C y luz.

Variables: PORCENTAJE / TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig,
Inter-grupos	448,000	2	224,000	1,063	,370
Intra-grupos	3160,000	15	210,667		
Total	3608,000	17			

Tabla 106. Grado de germinación y T₅₀ de semillas de *Thymus serpylloides* a 15 °C y luz.

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)	T ₅₀ (DÍAS)
TESTIGO	68,0 ± 6,5 a	2,3
IP IV, 1 ppm, 24 horas	72,0 ± 4,0 a	1,7
IP IV, 10 ppm, 24 horas	80,0 ± 6,8 a	1,8

Cada valor es la media de seis repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

TEMPERATURA: 15 °C

En el caso de las semillas de *Thymus*, el *Inabarplant* mejoró ligeramente la germinación de las semillas respecto al *Testigo* (**Figura 87**), pero el resultado final no fue significativo (**Tabla 106**), del mismo modo que sucedió con el experimento en oscuridad (**Tabla 76**). Quizá se pueda resaltar que en este experimento sí aumenta ligeramente la velocidad de germinación (**Tabla 106**).

**4.7) ESTUDIO DE LA APLICACIÓN DE
DISTINTOS FITORREGULADORES
SOBRE LA GERMINACIÓN DE SEMILLAS
Y PRIMEROS ESTADÍOS DEL
CRECIMIENTO VEGETATIVO EN
SUSTRATO SÓLIDO**

4.7) ESTUDIO DE LA APLICACIÓN DE DISTINTOS FITORREGULADORES SOBRE LA GERMINACIÓN DE SEMILLAS Y PRIMEROS ESTADÍOS DEL CRECIMIENTO VEGETATIVO EN SUSTRATO SÓLIDO

4.7.1) OBJETIVOS

Una vez concluidos los experimentos en placas, la siguiente fase de trabajo consistió en observar la capacidad de germinación, enraizamiento y primeros estadios del crecimiento vegetativo de las semillas de las especies seleccionadas en un sustrato sólido.

4.7.2) MATERIAL Y MÉTODOS

Para realizar este experimento, el sustrato escogido fue la vermiculita, un mineral natural a base de Silicato Aluminico-Magnésico (SiO_2 : 38 - 46 %, Al_2O_3 : 10 - 17 % MgO : 12 - 35 %, entre otros). Su forma más común es la de pequeños granos de una mica de color pardo y estructura laminar, que contiene agua interláminas, y que posee la propiedad de retener una cantidad de agua muy superior al de su peso a la vez que mantiene la textura suelta y aireada del sustrato.

Tabla 107. Propiedades físicas y químicas de una muestra de vermiculita exfoliada (Ext. Burés, 1997)

DENSIDADES	DENSIDAD APARENTE (DA)	0,13
	DENSIDAD RELATIVA (DR)	2,65
POROSIDAD Y RETENCIÓN DE AGUA (% VOL.)	ESPACIO POROSO TOTAL (EPT)	95,09
	CAPACIDAD ABSORCIÓN (CA)	58,76
	AGUA FÁCILMENTE DISPONIBLE (AFD)	1,26
	AGUA RESERVA (AR)	1,11
	AGUA DIFÍCILMENTE DISPONIBLE (ADD)	33,96
	MATERIA ORGÁNICA (% PESO)	0,0
	CE ₂₅ (1: 2,5 vol.)	0,02
CONTENIDO ELEMENTOS EXTRACTABLES (mg/l)	N	4
	P	3
	K	31
	Ca	175
	Mg	390

De esta forma, se dispusieron macetas forestales con 25 “pots” cada una, de un volumen aproximado de 300 cm³/unidad (5 x 5 x 12 cm.). Cada uno de los “pots” se llenó con vermiculita hasta quedar a 1 cm. del borde superior, con 100 ml. de agua destilada a pH de 6,2. Asimismo, se prepararon lotes de semillas, según los tratamientos, que con los diferentes reguladores del crecimiento, mejores resultados hubieran logrado en el conjunto de los experimentos realizados en placas. Posteriormente, se depositaron 5 semillas en cada “pot”, número correspondiente a

una densidad de siembra aproximada de 25 plantas/m², tapándolas también con vermiculita y regándolas ligeramente. La disposición de los distintos tratamientos fue la siguiente:

ESPECIE	TRATAMIENTOS	CONCENTRACIÓN FITORREGULADOR (ppm)		TIEMPO DE IMBIBICIÓN (horas)		T ^a (°C)	
<i>Genista versicolor</i>	TESTIGO					15	
	E	10	100	12			
	BA	1		12			
	BA	10		24			
<i>Hormathophylla spinosa</i>	TESTIGO					15	25
	BA	10	100	12		15	
	GA ₃	10		12	24	15	25
<i>Reseda complicata</i>	TESTIGO					15	25
	IP IV	10		12	24	25	
	E	100		12	24	15	
	E	10		12		25	
	E	100		24			
	BA	1		24		25	
	BA	10		12		25	
	GA ₃	100		12	24	25	
<i>Thymus serpylloides</i>	TESTIGO					15	
	IP IV	1	10	24		15	

Las temperaturas a las que se realizó el experimento fueron constantes, y el fotoperíodo luz/oscuridad, fue de **12 / 12 horas**. La duración de esta prueba fue de 28 días. Además, cada 7 días se realizó un aporte de nutrientes mediante una solución nutritiva (Rigaurd & Puppo, 1975), suplementada con nitrógeno (KNO₃: 5mM) y cuya composición es esta:

MACRONUTRIENTES	CANTIDAD (g.)
H ₂ KPO ₄	0,200
MgSO ₄ · 7H ₂ O	0,200
KCl	0,200
CaSO ₄ · 2H ₂ O	0,120
HIERRO	
EDTAFeNa ₂	0,025
MICRONUTRIENTES	
MoO ₄ Na ₂ · 2H ₂ O	0,004
MnSO ₄ · 4H ₂ O	0,002
CuSO ₄ · 5H ₂ O	0,002
ZnSO ₄ · 7H ₂ O	0,003
H ₃ BO ₃	0,018

Estas cantidades se diluyeron en 1.000 ml. de H₂O destilada. Una vez lista la solución nutritiva, se diluyó nuevamente ésta a una concentración del 50% en agua destilada añadiendo a la misma 0,5 g. de nitrato potásico (KNO₃), por cada litro de disolución. Finalmente, se ajustó el pH de la solución a 6,2. Los aportes de solución nutritiva para cada especie fueron éstos:

ESPECIE	APORTE SOLUCIÓN NUTRITIVA
<i>Genista versicolor</i>	50 ml./maceta
<i>Hormathophylla spinosa</i>	25 ml./maceta
<i>Reseda complicata</i>	25 ml./maceta
<i>Thymus serpylloides</i>	25 ml./maceta

Una vez finalizado el tiempo de experimentación, se realizó un recuento de plántulas emergidas, extrayéndolas cuidadosamente del suelo. Una vez lavadas para eliminar los restos de tierra, se secaron en estufa a 80 °C durante 24 horas, anotando el peso seco como medida del crecimiento, tanto de la parte aérea como la radical.

4.7.3) RESULTADOS

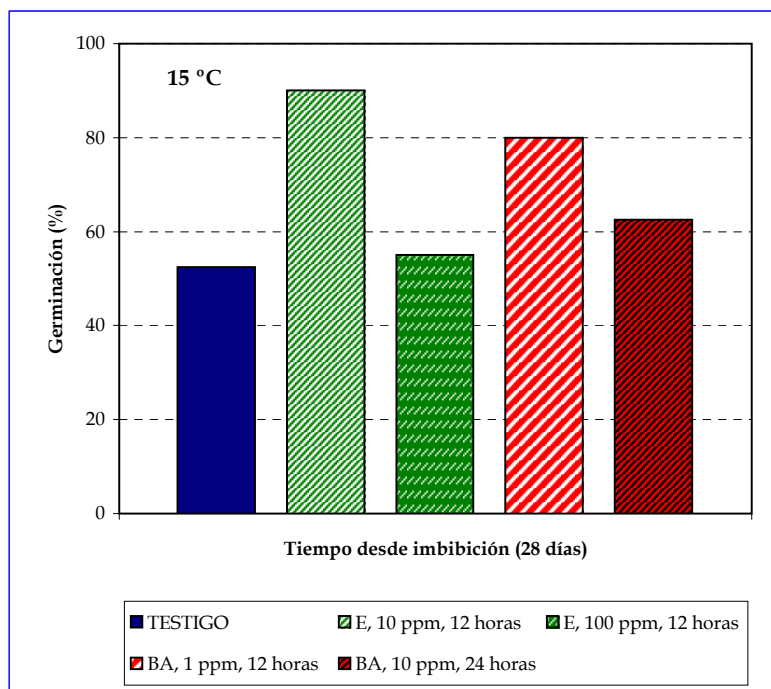


Figura 88. Efecto de la aplicación de los distintos tratamientos relacionados en la leyenda, sobre la germinación de semillas de *Genista versicolor* sembradas en vermiculita a 15 °C.

Tabla 108. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Genista versicolor* en vermiculita a 15 °C.

Variables: PORCENTAJE/TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig,
Inter-grupos	8540,000	4	2135,000	3,718	,013
Intra-grupos	20100,000	35	574,286		
Total	28640,000	39			

Tabla 109. Grado de germinación de semillas de *Genista versicolor* en vermiculita a 15 °C.

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)
TESTIGO	52,5 ± 6,5 c
E, 10 ppm, 12 horas	90,0 ± 3,8 a
E, 100 ppm, 12 horas	55,0 ± 9,8 b,c
BA, 1 ppm, 12 horas	80,0 ± 9,3 a,b
BA, 10 ppm, 24 horas	62,5 ± 11,0 b,c

Cada valor es la media de ocho repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

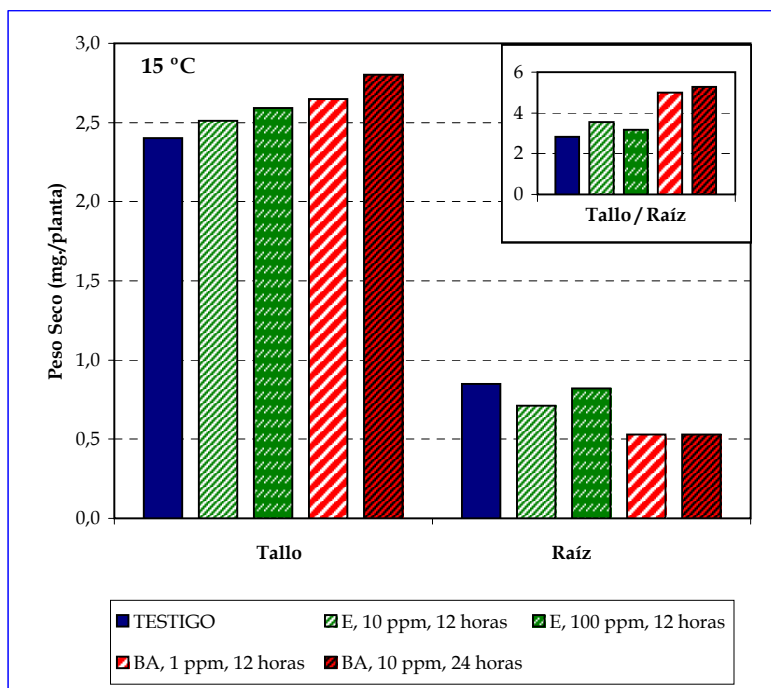


Figura 89. Peso seco y razón tallo/raíz de plántulas de *Genista versicolor*, germinadas en vermiculita con tratamientos según muestra la leyenda a 15 °C.

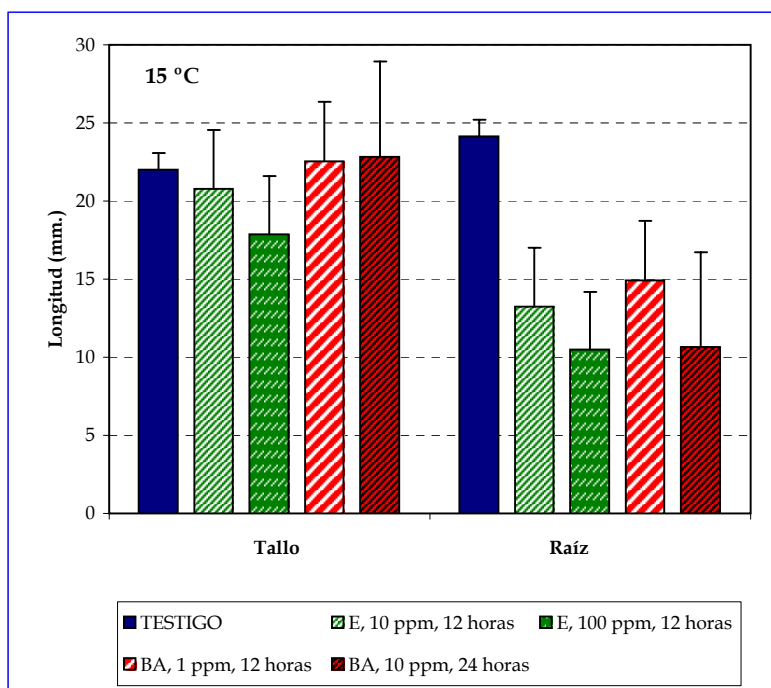


Figura 90. Longitud media de tallo y raíz, de plántulas de *Genista versicolor*, germinadas en vermiculita, con tratamientos según muestra la leyenda a 15 °C. Cada valor va acompañado por su error estándar.

Tabla 110. Tabla ANOVA de la longitud de tallo de plántulas de *Genista versicolor* en vermiculita a 15 °C.

Variables: LONGITUD TALLO/TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	331,803	4	82,951	1,483	,212
Intra-grupos	6599,677	118	55,929		
Total	6931,480	122			

Tabla 111. Longitud media de tallo de plántulas de *Genista versicolor* en vermiculita a 15 °C.

TRATAMIENTO	LONGITUD MEDIA TALLO (mm.)
TESTIGO	22,0 ± 1,6 a,b
E, 10 ppm, 12 horas	20,8 ± 1,7 a,b
E, 100 ppm, 12 horas	17,9 ± 1,2 b
BA, 1 ppm, 12 horas	22,6 ± 0,9 a,b
BA, 10 ppm, 24 horas	22,8 ± 1,8 a

Cada valor es la media del total de plántulas de cada tratamiento y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

Tabla 112. Tabla ANOVA de la longitud de raíz de plántulas de *Genista versicolor* en vermiculita a 15 °C.

Variables: LONGITUD RAÍZ/TRATAMIENTO

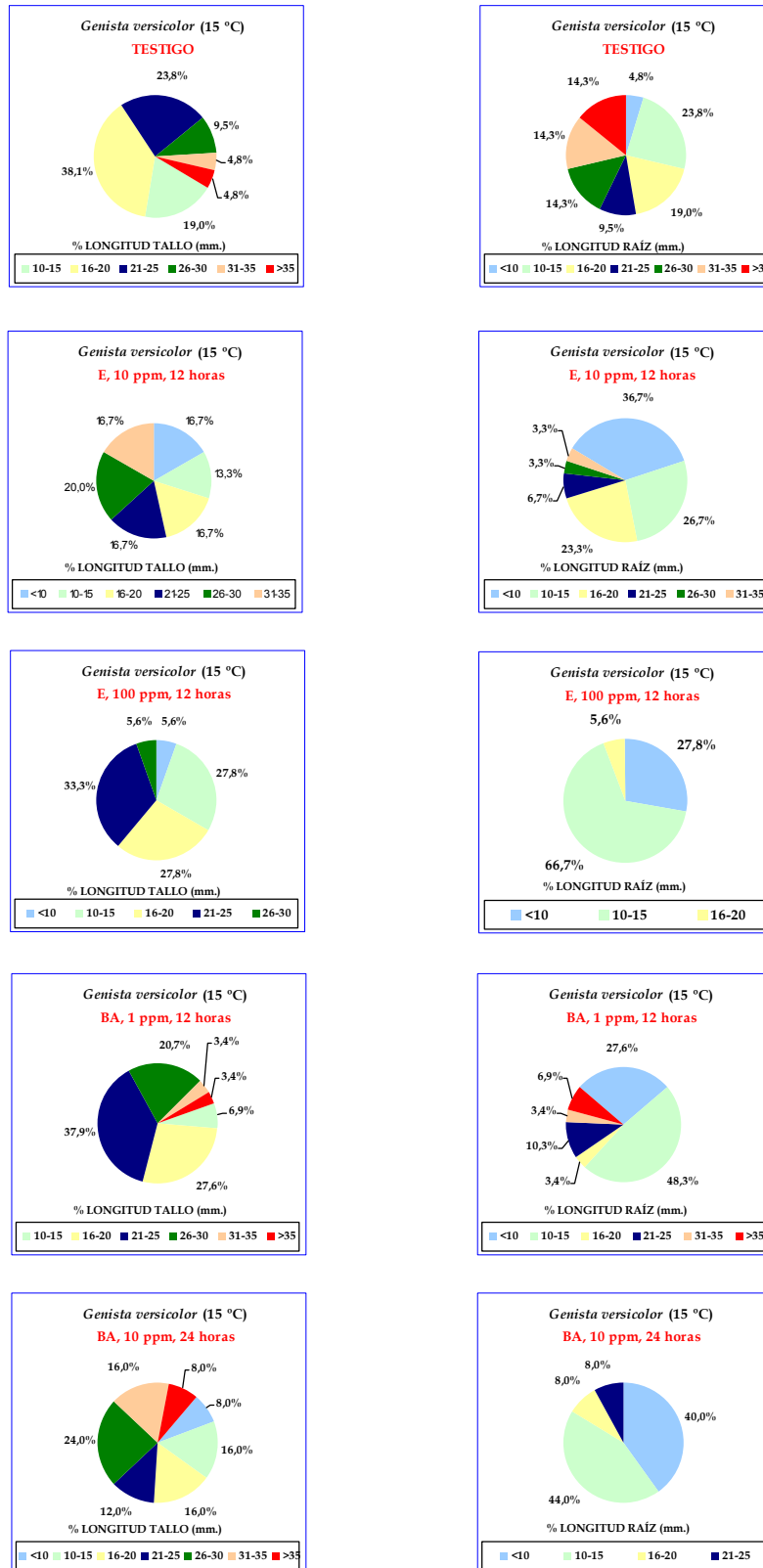
	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	2666,102	4	666,526	10,011	,000
Intra-grupos	7856,060	118	66,577		
Total	10522,163	122			

Tabla 113. Longitud media de raíz de plántulas de *Genista versicolor* en vermiculita a 15 °C.

TRATAMIENTO	LONGITUD MEDIA RAÍZ (mm.)
TESTIGO	24,1 ± 2,6 a
E, 10 ppm, 12 horas	13,2 ± 1,4 b
E, 100 ppm, 12 horas	10,5 ± 0,9 b
BA, 1 ppm, 12 horas	14,9 ± 1,7 b
BA, 10 ppm, 24 horas	10,6 ± 1,0 b

Cada valor es la media del total de plántulas de cada tratamiento y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

Figura 91. Intervalos de longitud del tallo y de la raíz en plántulas de *Genista versicolor*.



TEMPERATURA: 15 °C

En la **Figura 88**, se reflejan los datos de germinación al cabo de 28 días transcurridos desde la puesta en imbibición, y se puede observar que todos los tratamientos, en principio, mejoran los valores de las semillas *Testigo* (imbibidas en agua). A pesar de ello, y como se muestra en la **Tabla 109**, tan sólo los pretratamientos con *Ethrel*, 10 ppm, durante 12 horas, y de *Benciladenina*, con 1 ppm, también durante 12 horas, presentan unos resultados significativos, mejorando un 70 % y más del 50 %, respectivamente, los porcentajes de germinación. Aunque no se llevó a cabo un estudio estadístico sobre el crecimiento de las plántulas; en la **Figura 89**, sí se puede percibir que en todos los casos, el crecimiento de la parte aérea se ve favorecido fundamentalmente con la *Benciladenina*, si bien, y con relación a las raíces, se produce un menor crecimiento, el cuál es menos pronunciado con los pretratamientos de *Ethrel*. Esto se traduce en un mayor incremento en la relación tallo/raíz en el conjunto del experimento, destacando que con la *Benciladenina* se dobla el valor de dicho índice respecto al obtenido por las plántulas sin tratar.

En la **Figura 90**, se expresa el crecimiento, tanto de la parte aérea como de la radical, en función de sus longitudes. El análisis estadístico mostrado en la **Tabla 111**, pone de manifiesto que no existen diferencias entre los tratamientos y el *Testigo*. No obstante, si se realiza un análisis por intervalos de longitudes (**Figura 91**), se observa que para los intervalos comprendidos entre plántulas mayores de 25 mm., hasta las que superan los 35 mm., los tratamientos con *Benciladenina* superan ampliamente la altura de las plántulas control, al igual que las tratadas con 10 ppm durante 12 horas, mientras que las imbibidas con *Ethrel*, 100 ppm, durante 12 horas, presentan unos porcentajes menores en estos intervalos considerados. Una imagen representativa de estos datos viene mostrada en la **Foto 27**.

Por lo que se refiere a la longitud de las raíces (**Figura 95**), todos los tratamientos presentan una fuerte inhibición en las mismas, comparándolas con las plántulas control, mostrando todos los casos diferencias estadísticas significativas, datos que vienen corroborados en la **Tabla 122**. También se pueden observar dichas diferencias en la **Foto 16**, representativa de las plántulas ensayadas en este experimento.

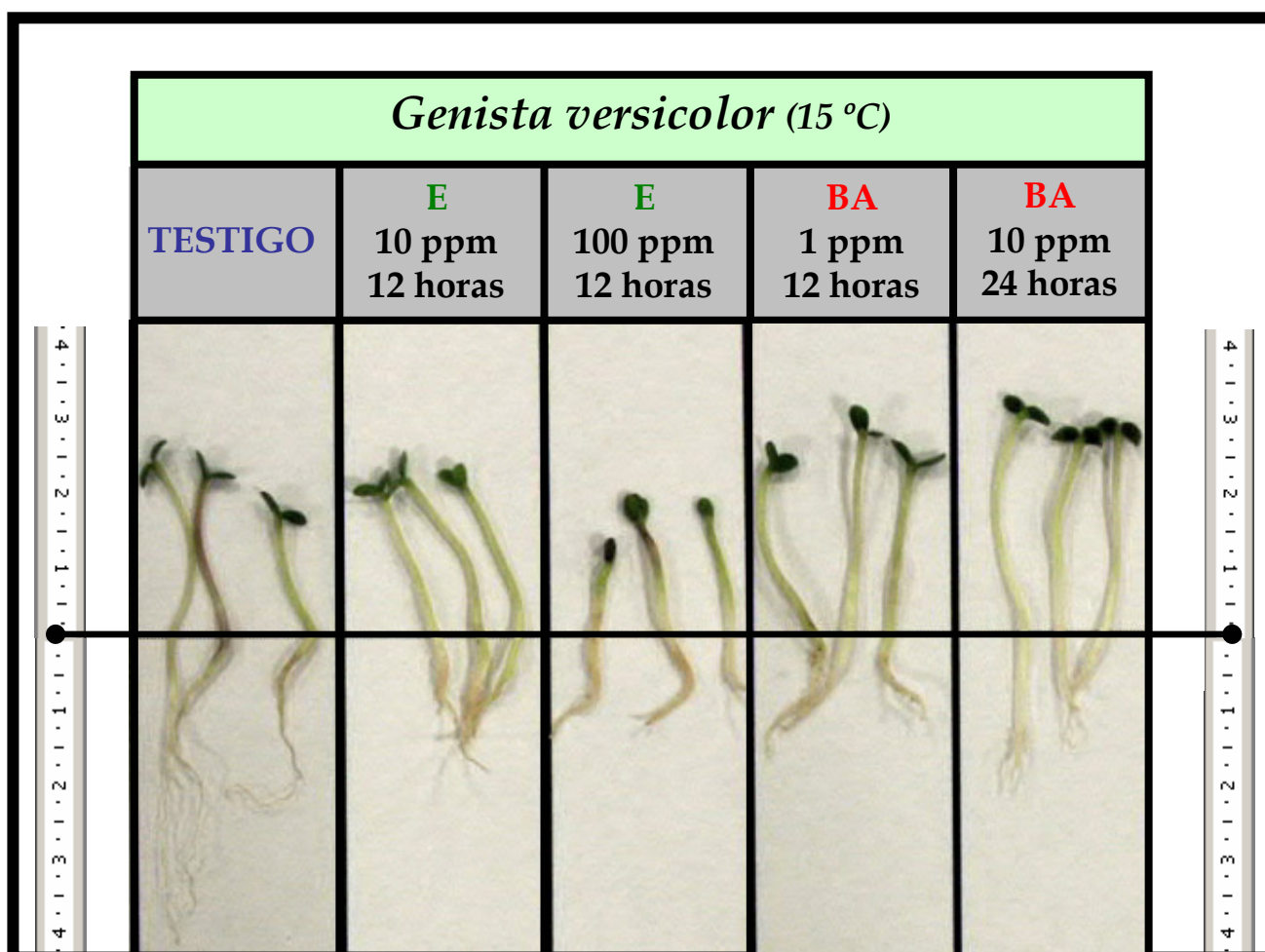


Foto 16. Longitud (cm.) de plántulas de *Genista versicolor* según los tratamientos experimentados.

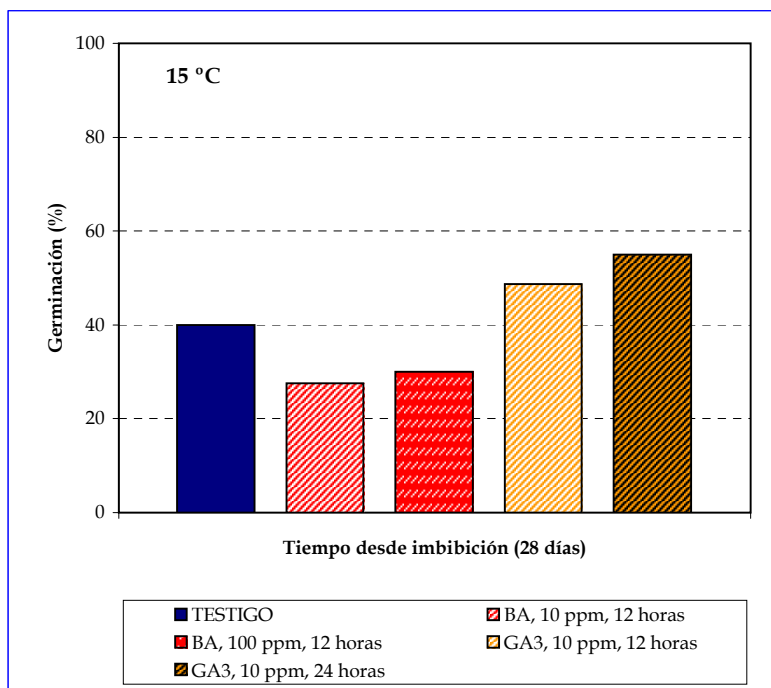


Figura 92. Efecto de la aplicación de los distintos tratamientos relacionados en la leyenda, sobre la germinación de semillas de *Hormathophylla spinosa* sembradas en vermiculita a 15 °C.

Tabla 114. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Hormathophylla spinosa* en vermiculita a 15 °C.

Variables: PORCENTAJE/TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig,
Inter-grupos	4460,000	4	1115,000	4,518	,005
Intra-grupos	8637,500	35	246,786		
Total	13097,500	39			

Tabla 115. Grado de germinación de semillas de *Hormathophylla spinosa* en vermiculita a 15 °C.

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)
TESTIGO	40,0 ± 3,3 a,b
BA, 10 ppm, 12 horas	27,5 ± 4,1 b
BA, 100 ppm, 12 horas	30,0 ± 4,6 b
GA ₃ , 10 ppm, 12 horas	48,8 ± 6,7 a
GA ₃ , 10 ppm, 24 horas	55,0 ± 7,8 a

Cada valor es la media de ocho repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

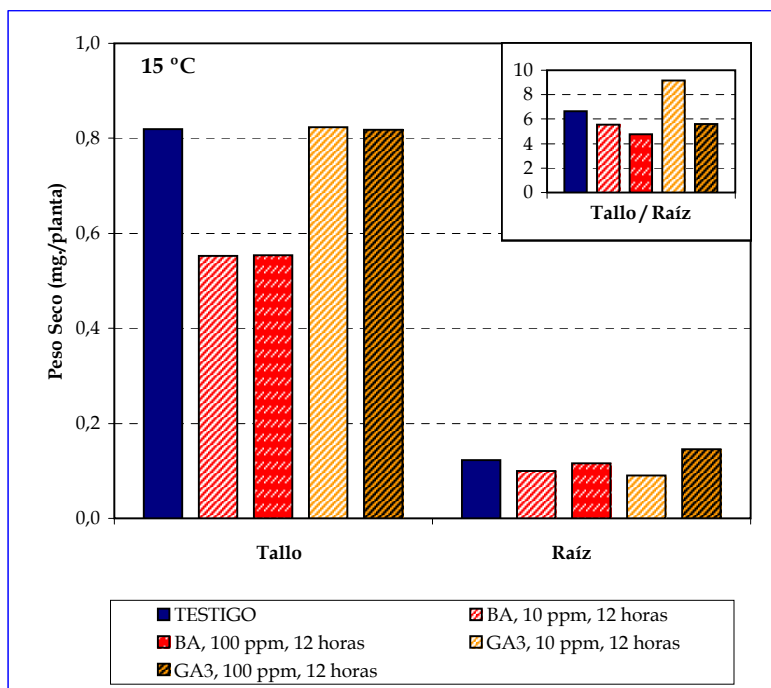


Figura 93. Peso seco y razón tallo/raíz de plántulas de *Hormathophylla spinosa*, germinadas en vermiculita con tratamientos según muestra la leyenda a 15 °C.

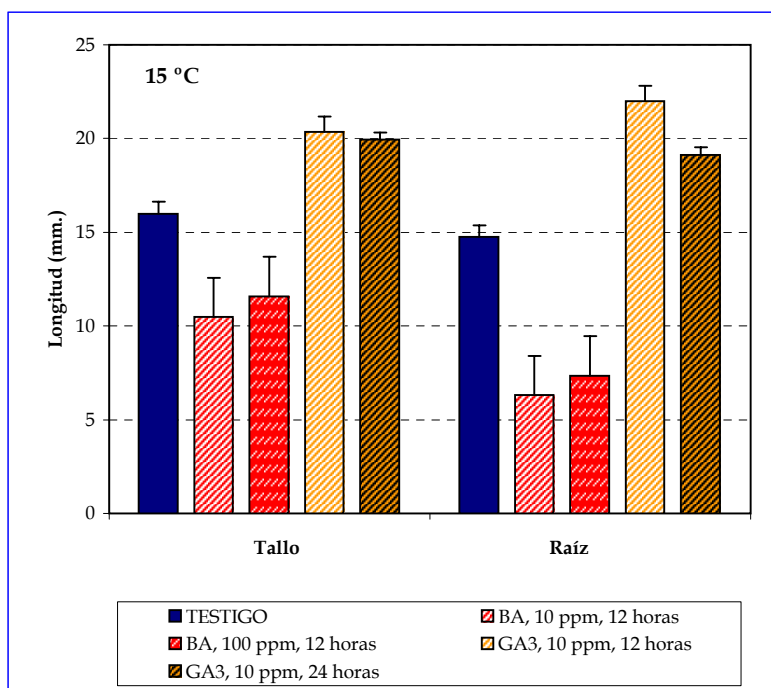


Figura 94. Longitud media de tallo y raíz, de plántulas de *Hormathophylla spinosa*, germinadas en vermiculita, con tratamientos según muestra la leyenda a 15 °C. Cada valor va acompañado por su error estándar.

Tabla 116. Tabla ANOVA de la longitud de tallo de plántulas de *Hormathophylla spinosa* en vermiculita a 15 °C.

Variables: LONGITUD TALLO / TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	2359,382	4	589,845	35,864	,000
Intra-grupos	2516,340	153	16,447		
Total	4875,722	157			

Tabla 117. Longitud media de tallo de plántulas de *Hormathophylla spinosa* en vermiculita a 15 °C.

TRATAMIENTO	LONGITUD MEDIA TALLO (mm.)
TESTIGO	16,0 ± 0,8 b
BA, 10 ppm, 12 horas	10,5 ± 0,7 c
BA, 100 ppm, 12 horas	11,6 ± 0,6 c
GA ₃ , 10 ppm, 12 horas	20,4 ± 0,6 a
GA ₃ , 10 ppm, 24 horas	19,9 ± 0,7 a

Cada valor es la media del total de plántulas de cada tratamiento y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

Tabla 118. Tabla ANOVA de la longitud de raíz de plántulas de *Hormathophylla spinosa* en vermiculita a 15 °C.

Variables: LONGITUD RAÍZ / TRATAMIENTO

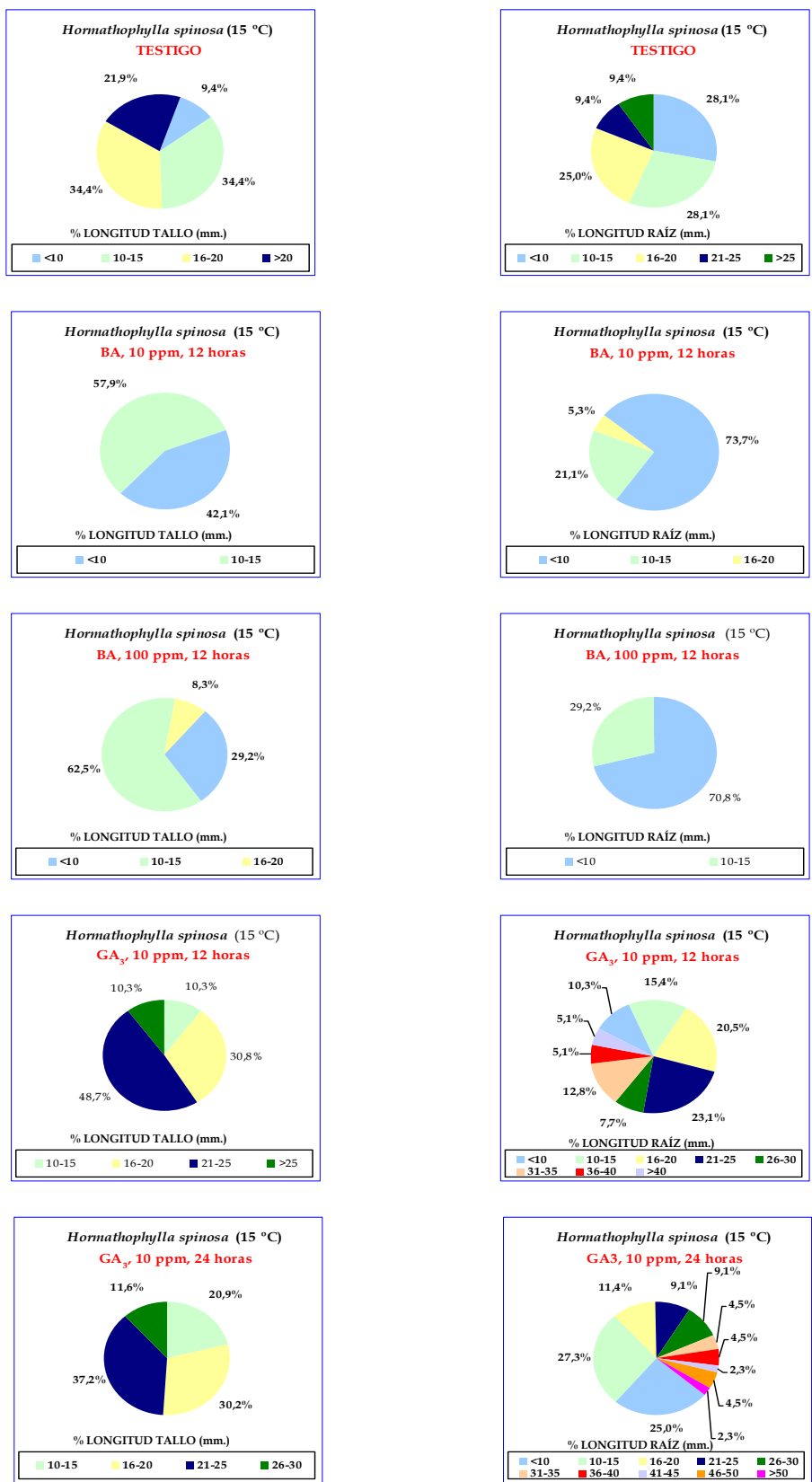
	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	5448,595	4	1362,149	15,853	,000
Intra-grupos	13146,620	153	85,926		
Total	18595,215	157			

Tabla 119. Longitud media de raíz de plántulas de *Hormathophylla spinosa* en vermiculita a 15 °C.

TRATAMIENTO	LONGITUD MEDIA RAÍZ (mm.)
TESTIGO	14,8 ± 1,2 b
BA, 10 ppm, 12 horas	6,3 ± 1,1 c
BA, 100 ppm, 12 horas	7,3 ± 0,7 c
GA ₃ , 10 ppm, 12 horas	22,0 ± 1,6 a
GA ₃ , 10 ppm, 24 horas	19,1 ± 2,0 a,b

Cada valor es la media del total de plántulas de cada tratamiento y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

Figura 95. Intervalos de longitud del tallo y de la raíz en plántulas de *Hormathophylla spinosa*.



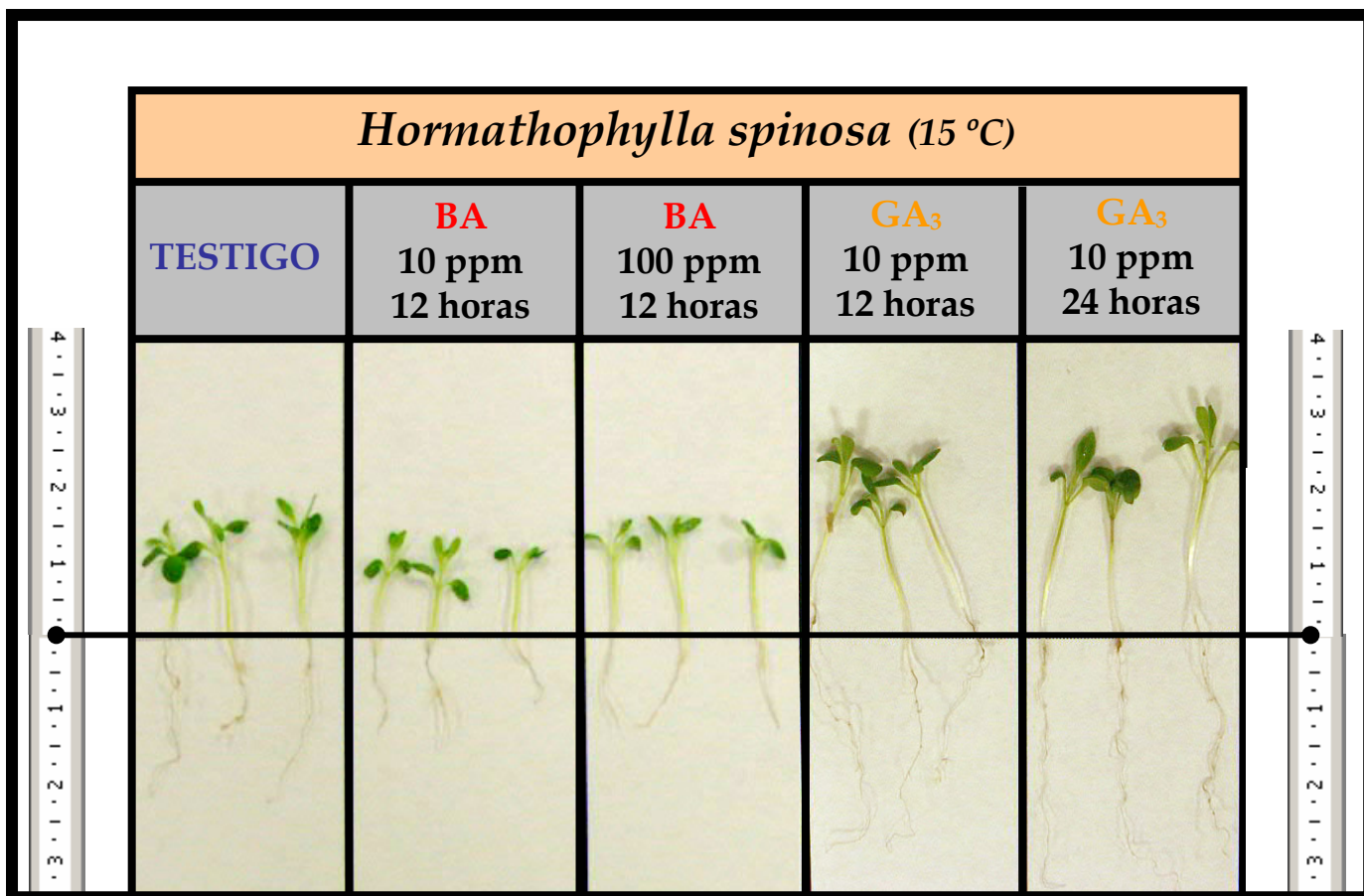


Foto 17. Longitud (cm.) de plántulas de *Hormathophylla spinosa* según los tratamientos experimentados.

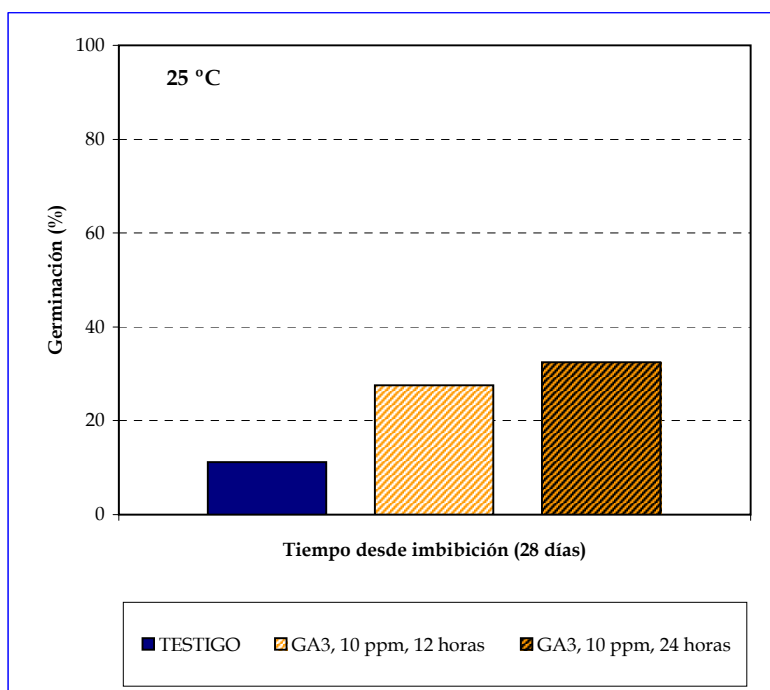


Figura 96. Efecto de la aplicación de los distintos tratamientos relacionados en la leyenda, sobre la germinación de semillas de *Hormathophylla spinosa* sembradas en vermiculita a 25 °C.

Tabla 120. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Hormathophylla spinosa* en vermiculita a 25 °C.

Variables: PORCENTAJE / TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	1975,000	2	987,500	9,480	,001
Intra-grupos	2187,500	21	104,167		
Total	4162,500	23			

Tabla 121. Grado de germinación de semillas de *Hormathophylla spinosa* en vermiculita a 25 °C.

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)
TESTIGO	11,3 ± 2,3 b
GA ₃ , 10 ppm, 12 horas	27,5 ± 4,5 a
GA ₃ , 10 ppm, 24 horas	32,5 ± 3,7 a

Cada valor es la media de ocho repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

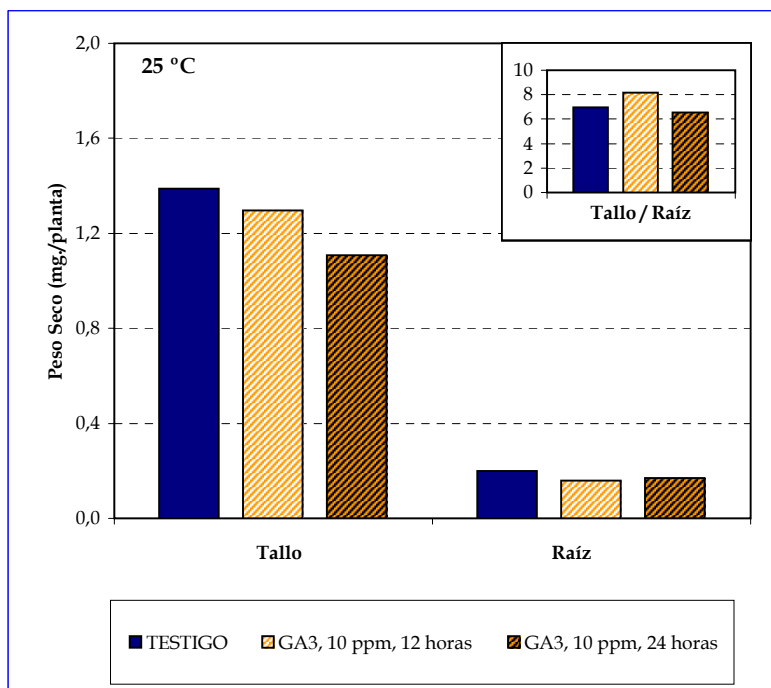


Figura 97. Peso seco y razón tallo/raíz de plántulas de *Hormathophylla spinosa*, germinadas en vermiculita con tratamientos según muestra la leyenda a 25 °C.

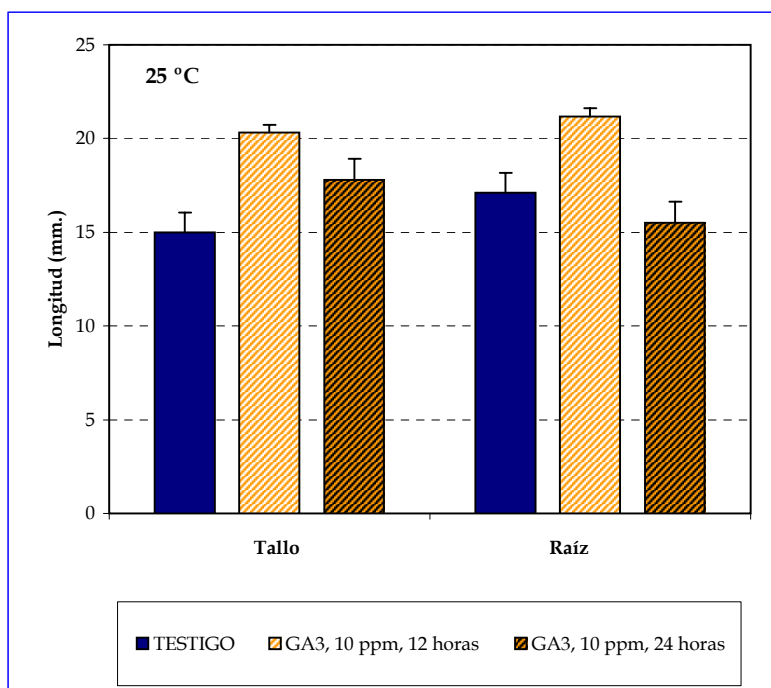


Figura 98. Longitud media de tallo y raíz, de plántulas de *Hormathophylla spinosa*, germinadas en vermiculita, con tratamientos según muestra la leyenda a 25 °C. Cada valor va acompañado por su error estándar.

Tabla 122. Tabla ANOVA de la longitud de tallo de plántulas de *Hormathophylla spinosa* en vermiculita a 25 °C.

Variables: LONGITUD TALLO / TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	161,030	2	80,515	1,642	,203
Intra-grupos	2745,275	56	49,023		
Total	2906,305	58			

Tabla 123. Longitud media de tallo de plántulas de *Hormatophylla spinosa* en vermiculita a 25 °C.

TRATAMIENTO	LONGITUD MEDIA TALLO (mm.)
TESTIGO	15,0 ± 1,5 a
GA ₃ , 10 ppm, 12 horas	19,9 ± 1,5 a
GA ₃ , 10 ppm, 24 horas	17,8 ± 1,4 a

Cada valor es la media del total de plántulas de cada tratamiento y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

Tabla 124. Tabla ANOVA de la longitud de raíz de plántulas de *Hormathophylla spinosa* en vermiculita a 25 °C.

Variables: LONGITUD RAÍZ / TRATAMIENTO

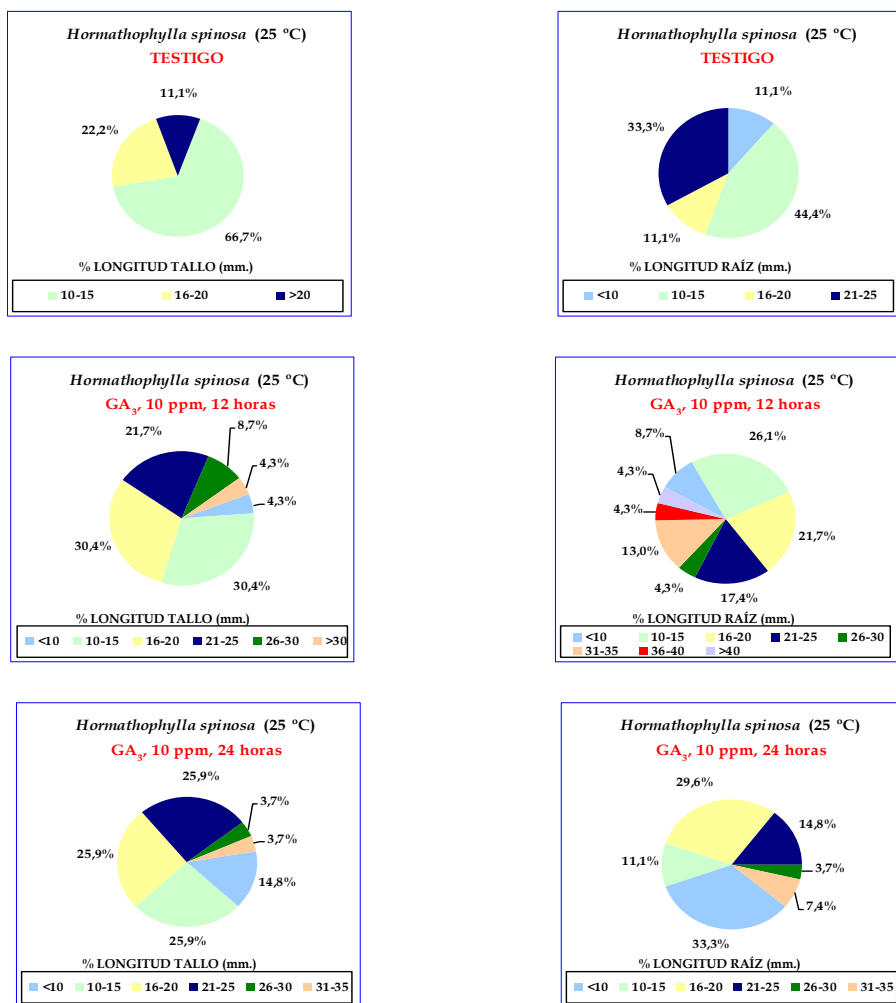
	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	404,998	2	202,499	2,122	,129
Intra-grupos	5344,934	56	95,445		
Total	5749,932	58			

Tabla 125. Longitud media de raíz de plántulas de *Hormathophylla spinosa* en vermiculita a 25 °C.

TRATAMIENTO	LONGITUD MEDIA RAÍZ (mm.)
TESTIGO	17,1 ± 2,3 a
GA ₃ , 10 ppm, 12 horas	21,2 ± 2,3 a
GA ₃ , 10 ppm, 24 horas	15,5 ± 1,8 a

Cada valor es la media del total de plántulas de cada tratamiento y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

Figura 99. Intervalos de longitud del tallo y de la raíz en plántulas de *Hormathophylla spinosa*.



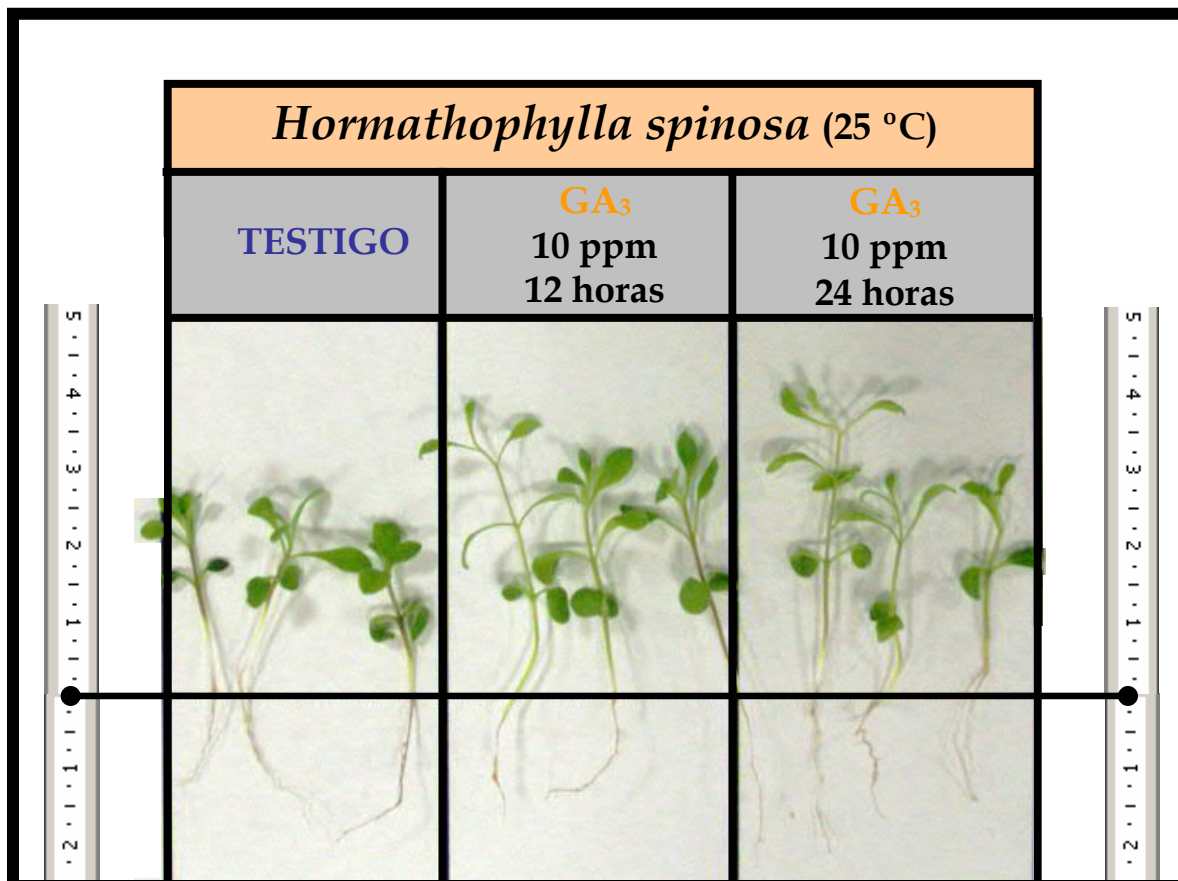


Foto 18. Longitud (cm.) de plántulas de *Hormathophylla spinosa* según los tratamientos experimentados.

1) TEMPERATURA: 15 °C

La **Figura 92** refleja los datos de germinación obtenidos sobre sustrato sólido (vermiculita), a 15 °C. Como se puede observar, las semillas pretratadas con *Benciladenina* presentan un porcentaje de germinación sensiblemente inferior al de las semillas *Testigo*, al contrario de lo que sucede con los pretratamientos con *Ácido Giberélico*, y si bien estos últimos datos son significativos con relación a los de germinación de semillas pretratadas con *Benciladenina*, no lo son cuando se comparan con el *Testigo* (**Tabla 115**). Este menor porcentaje de germinación en las semillas pretratadas con *Benciladenina*, posiblemente sea consecuencia de un retraso del proceso germinativo, lo que se traduce en un menor crecimiento de las plántulas, tanto cuando se expresa en función del peso seco (**Figura 93**), como en la longitud de éstas (**Figura 94**). Sin embargo, las plántulas procedentes de semillas pretratadas con *Ácido Giberélico*, aunque presentan un peso por planta similar al de las plántulas *Testigo*, sí superan sustancialmente en longitud a estas últimas, siendo los resultados de ambos tratamientos estadísticamente significativos respecto a aquél (**Tabla 117**).

En cuanto al crecimiento radical de las plántulas, de los datos de peso, y dado que no se llevó a cabo un estudio estadístico de los mismos, no se puede sacar ningún tipo de conclusión válida. De todos modos, al considerar la longitud, se demuestra que los pretratamientos con *Benciladenina*, inhiben fuertemente el crecimiento radical, si bien, dado que éste en la parte aérea se ve sensiblemente disminuido, origina un menor valor de la razón tallo/raíz (**Figura 94**). A pesar de la baja concentración de *Ácido Giberélico* utilizada y los, relativamente, cortos tiempos de imbibición empleados, parecen ser suficientes para que al cabo de transcurrido casi un mes, las plántulas presenten un sistema radical que supera en longitud ampliamente al de las plántulas sin tratar, y aunque con 24 horas de imbibición el resultado no es significativo con relación al control (**Tabla 119**), de la observación de

la **Figura 94** se deduce que el porcentaje de plántulas con las raíces más elongadas, supera ampliamente al *Testigo*. En la **Foto 17**, se aprecia una muestra representativa de las plántulas obtenidas en este experimento en la que se pueden comprobar los datos comentados anteriormente.

2) TEMPERATURA: 25 °C

En el experimento realizado en vermiculita a 25 °C (**Figura 96**), se obtienen unos resultados de germinación muy inferiores a los conseguidos en el mismo experimento llevado a cabo 15 °C, tanto cuando se comparan los *Testigos* como los tratamientos con *Ácido Giberélico*, comunes en ambos ensayos (**Tabla 121**).

Al calcular el peso seco de la parte aérea de las plántulas como medida de crecimiento (**Figura 97**), los pretratamientos se encuentran ligeramente por debajo de las plántulas control, aunque en todos los casos superan el peso por plántula alcanzado en el mismo tiempo por las plántulas creciendo a 15 °C (**Figura 93**).

Con relación a la longitud de los brotes (**Figura 98**), los resultados son similares a los del experimento a 15 °C, en términos absolutos, de tal modo que la longitud de las plántulas procedentes de semillas pretratadas con *Ácido Giberélico*, superan en el mismo porcentaje al *Testigo* para las dos temperaturas utilizadas, aunque en el experimento a 25 °C, estas diferencias no son significativas (**Tablas 123 y 125**). De cualquier manera, en la **Foto 18**, se puede comprobar que la temperatura de 25 °C, provoca un incremento en la longitud de los entrenudos en todos los casos comparándolos con respecto al experimento a 15 °C, y además se acelera el estado fenológico, muy apreciable en las plántulas pretratadas, pues aparece un nuevo verticilo foliar. El crecimiento radical prácticamente no se ve modificado por los pretratamientos con *Ácido Giberélico*, ya sea expresado como peso seco o en longitud (**Figura 97; Figura 98; Foto 18**).

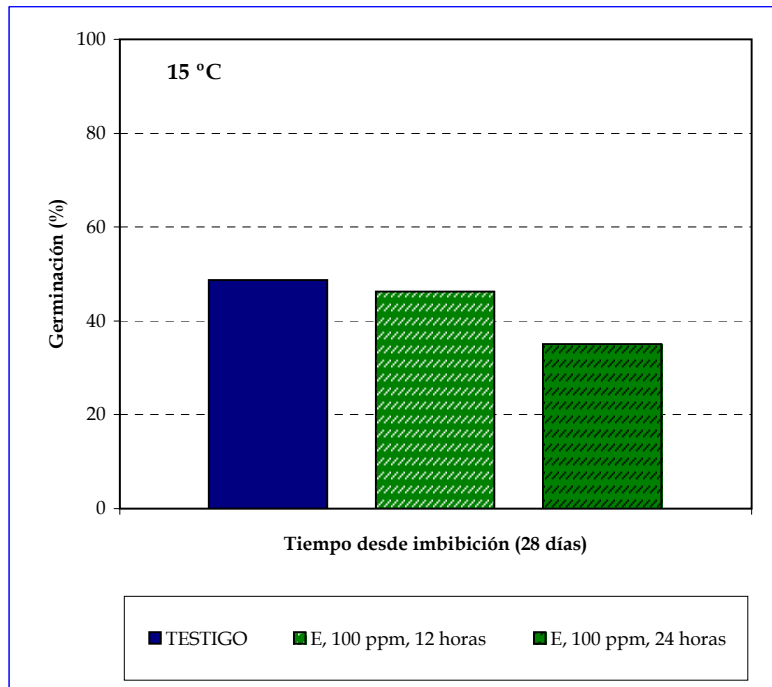


Figura 100. Efecto de la aplicación de los distintos tratamientos relacionados en la leyenda, sobre la germinación de semillas de *Reseda complicata* sembradas en vermiculita a 15 °C.

Tabla 126. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Reseda complicata* en vermiculita a 15 °C.

Variables: PORCENTAJE/TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig,
Inter-grupos	858,333	2	429,167	,829	,450
Intra-grupos	10875,000	21	517,857		
Total	11733,333	23			

Tabla 127. Grado de germinación de semillas de *Reseda complicata* en vermiculita a 15 °C.

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)
TESTIGO	48,8 ± 6,4 a
E, 100 ppm, 12 horas	46,3 ± 5,6 a
E, 100 ppm, 24 horas	35,0 ± 11,0 a

Cada valor es la media de ocho repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

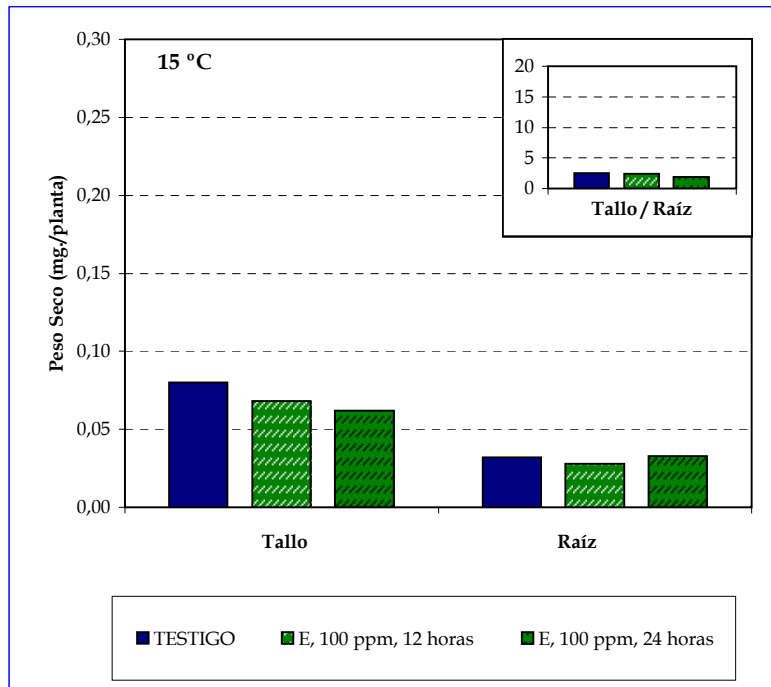


Figura 101. Peso seco y razón tallo/raíz de plántulas de *Reseda complicata*, germinadas en vermiculita con tratamientos según muestra la leyenda a 15 °C.

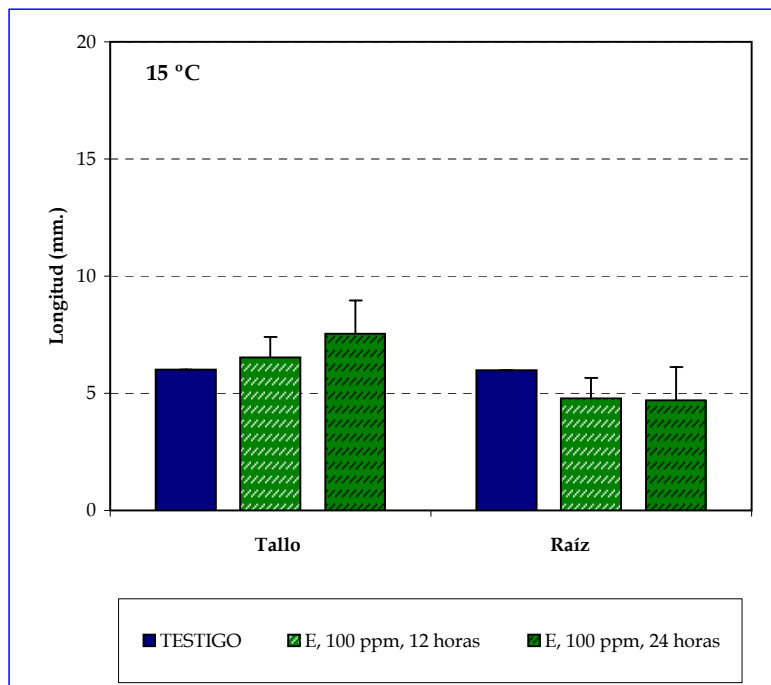


Figura 102. Longitud media de tallo y raíz, de plántulas de *Reseda complicata*, germinadas en vermiculita, con tratamientos según muestra la leyenda a 15 °C. Cada valor va acompañado por su error estándar.

Tabla 128. Tabla ANOVA de la longitud de tallo de plántulas de *Reseda complicata* en vermiculita a 15 °C.

Variables: LONGITUD TALLO/TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	36,405	2	18,202	4,756	,011
Intra-grupos	367,434	96	3,827		
Total	403,838	98			

Tabla 129. Longitud media de tallo de plántulas de *Reseda complicata* en vermiculita a 15 °C.

TRATAMIENTO	LONGITUD MEDIA TALLO (mm.)
TESTIGO	6,0 ± 0,3 b
E, 100 ppm, 12 horas	6,5 ± 0,3 b
E, 100 ppm, 24 horas	7,5 ± 0,4 a

Cada valor es la media del total de plántulas de cada tratamiento y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

Tabla 130. Tabla ANOVA de la longitud de raíz de plántulas de *Reseda complicata* en vermiculita a 15 °C.

Variables: LONGITUD RAÍZ/TRATAMIENTO

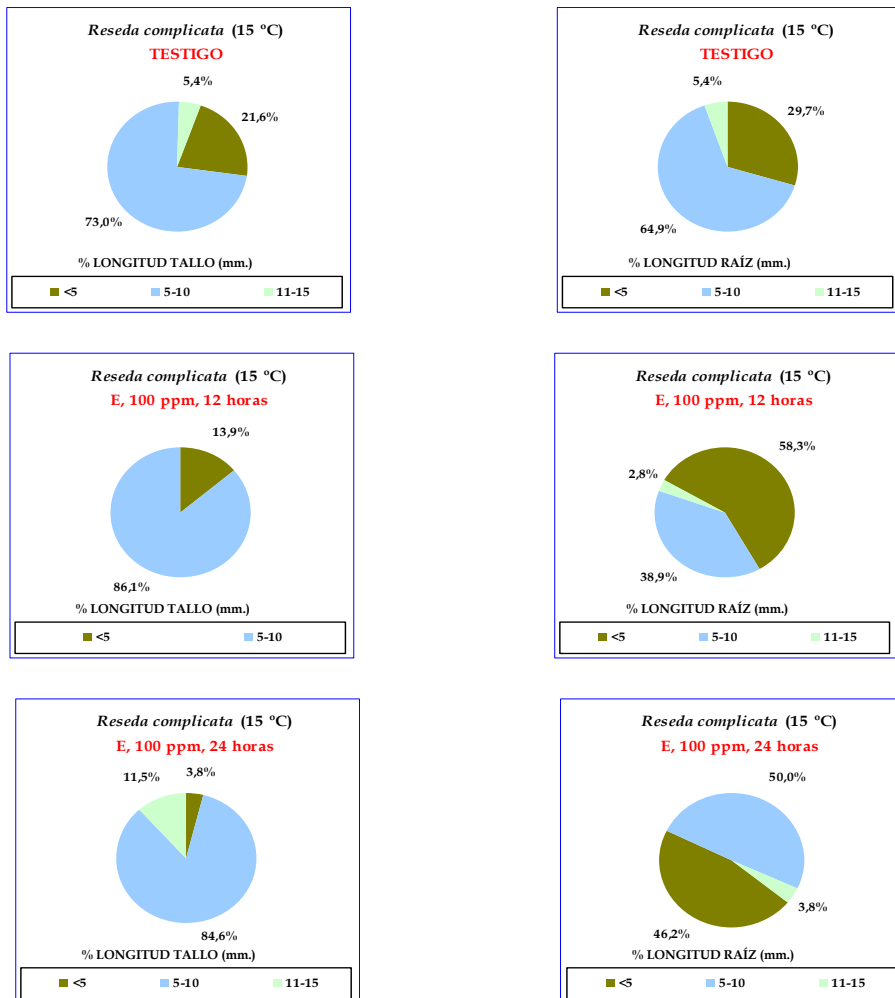
	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	35,226	2	17,613	3,377	,038
Intra-grupos	500,734	96	5,216		
Total	535,960	98			

Tabla 131. Longitud media de raíz de plántulas de *Reseda complicata* en vermiculita a 15 °C.

TRATAMIENTO	LONGITUD MEDIA RAÍZ (mm.)
TESTIGO	6,0 ± 0,4 a
E, 100 ppm, 12 horas	4,8 ± 0,4 b
E, 100 ppm, 24 horas	4,7 ± 0,4 b

Cada valor es la media del total de plántulas de cada tratamiento y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

Figura 103. Intervalos de longitud del tallo y de la raíz en plántulas de *Reseda complicata*.



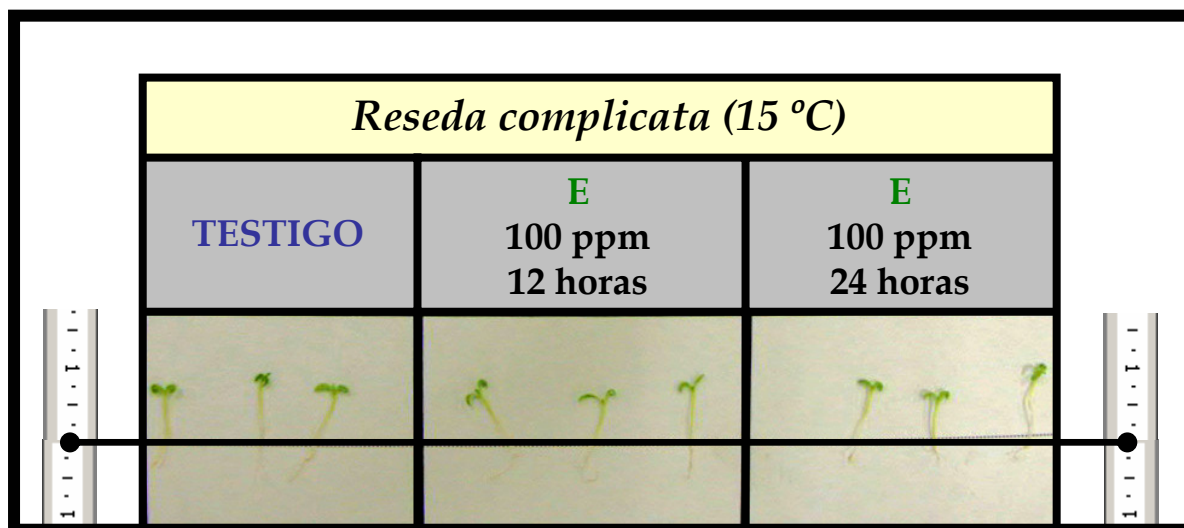


Foto 19. Longitud (cm.) de plántulas de *Reseda complicata* según los tratamientos experimentados.

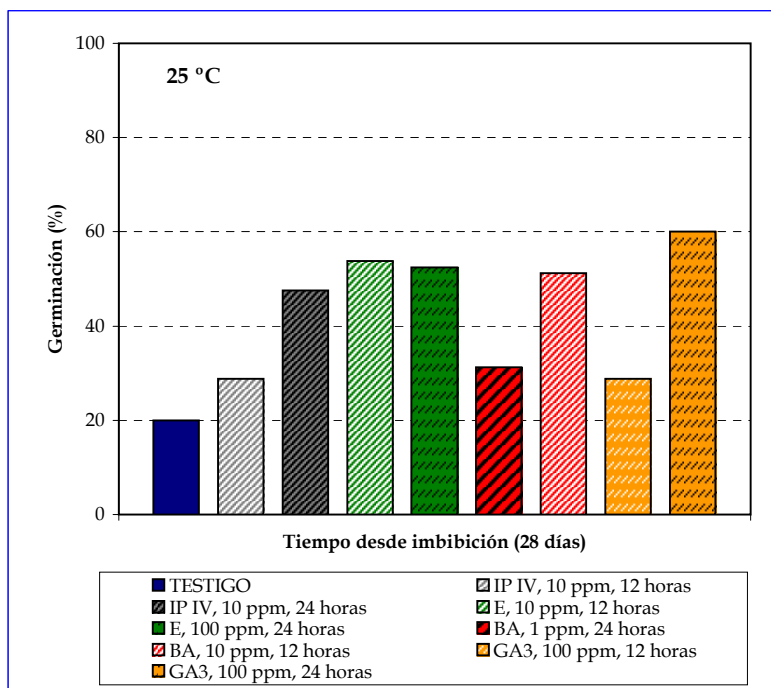


Figura 104. Efecto de la aplicación de los distintos tratamientos relacionados en la leyenda, sobre la germinación de semillas de *Reseda complicata* sembradas en vermiculita a 25 °C.

Tabla 132. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Reseda complicata* en vermiculita a 25 °C.

Variables: PORCENTAJE / TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig,
Inter-grupos	13094,444	8	1636,806	5,046	,000
Intra-grupos	20437,500	63	324,405		
Total	33531,944	71			

Tabla 133. Grado de germinación de semillas de *Reseda complicata* en vermiculita a 25 °C.

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)
TESTIGO	20,0 ± 8,9 c
IP IV, 10 ppm, 12 horas	28,8 ± 7,4 b,c
IP IV, 10 ppm, 24 horas	47,5 ± 4,9 a,b
E, 10 ppm, 12 horas	53,8 ± 8,2 a
E, 100 ppm, 24 horas	52,5 ± 4,5 a
BA, 1 ppm, 24 horas	31,3 ± 6,1 b,c
BA, 10 ppm, 12 horas	51,3 ± 4,4 a
GA3, 100 ppm, 12 horas	28,8 ± 6,4 b,c
GA3, 100 ppm, 24 horas	60,0 ± 4,6 a

Cada valor es la media de ocho repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

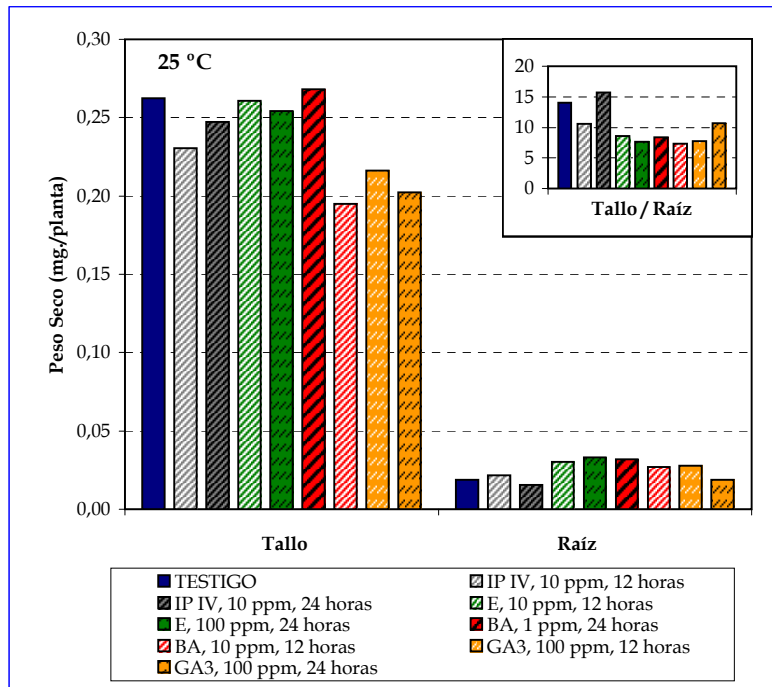


Figura 105. Peso seco y razón tallo/raíz de plántulas de *Reseda complicata*, germinadas en vermiculita con tratamientos según muestra la leyenda a 25 °C.

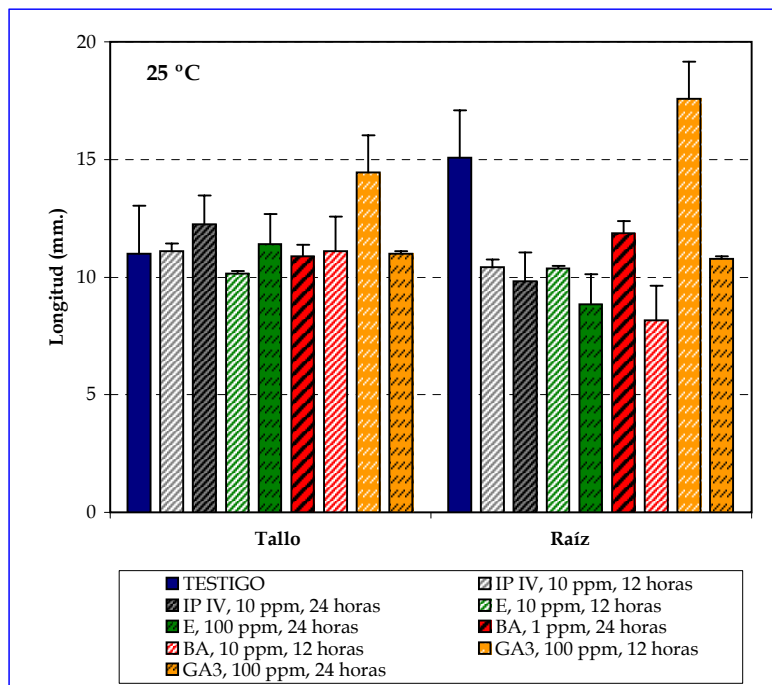


Figura 106. Longitud media de tallo y raíz, de plántulas de *Reseda complicata*, germinadas en vermiculita, con tratamientos según muestra la leyenda a 25 °C. Cada valor va acompañado por su error estándar.

Tabla 134. Tabla ANOVA de la longitud de tallo de plántulas de *Reseda complicata* en vermiculita a 25 °C.

Variables: LONGITUD TALLO / TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	374,173	8	46,772	5,311	,000
Intra-grupos	2624,114	298	8,806		
Total	2998,287	306			

Tabla 135. Longitud media de tallo de plántulas de *Reseda complicata* en vermiculita a 25 °C.

TRATAMIENTO	LONGITUD MEDIA TALLO (mm.)
TESTIGO	11,0 ± 0,6 b,c
IP IV, 10 ppm, 12 horas	11,1 ± 0,6 b,c
IP IV, 10 ppm, 24 horas	12,3 ± 0,5 b
E, 10 ppm, 12 horas	10,2 ± 0,4 c
E, 100 ppm, 24 horas	11,4 ± 0,5 b,c
BA, 1 ppm, 24 horas	10,9 ± 0,7 b,c
BA, 10 ppm, 12 horas	10,4 ± 0,4 c
GA ₃ , 100 ppm, 12 horas	14,5 ± 0,6 a
GA ₃ , 100 ppm, 24 horas	11,7 ± 0,4 b,c

Cada valor es la media del total de plántulas de cada tratamiento y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

Tabla 136. Tabla ANOVA de la longitud de raíz de plántulas de *Reseda complicata* en vermiculita a 25 °C.

Variables: LONGITUD RAÍZ / TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	1670,270	8	208,784	12,540	,000
Intra-grupos	4961,697	298	16,650		
Total	6631,967	306			

Tabla 137. Longitud media de raíz de plántulas de *Reseda complicata* en vermiculita a 25 °C.

TRATAMIENTO	LONGITUD MEDIA RAÍZ (mm.)
TESTIGO	15,1 ± 1,3 b
IP IV, 10 ppm, 12 horas	10,4 ± 0,8 c
IP IV, 10 ppm, 24 horas	12,3 ± 0,5 c
E, 10 ppm, 12 horas	10,4 ± 0,6 c
E, 100 ppm, 24 horas	11,4 ± 0,5 c
BA, 1 ppm, 24 horas	11,9 ± 1,0 c
BA, 10 ppm, 12 horas	8,2 ± 0,6 d
GA ₃ , 100 ppm, 12 horas	17,6 ± 1,3 a
GA ₃ , 100 ppm, 24 horas	10,8 ± 0,5 c

Cada valor es la media del total de plántulas de cada tratamiento y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

Figura 107. Intervalos de longitud del tallo y de la raíz en plántulas de *Reseda complicata*.

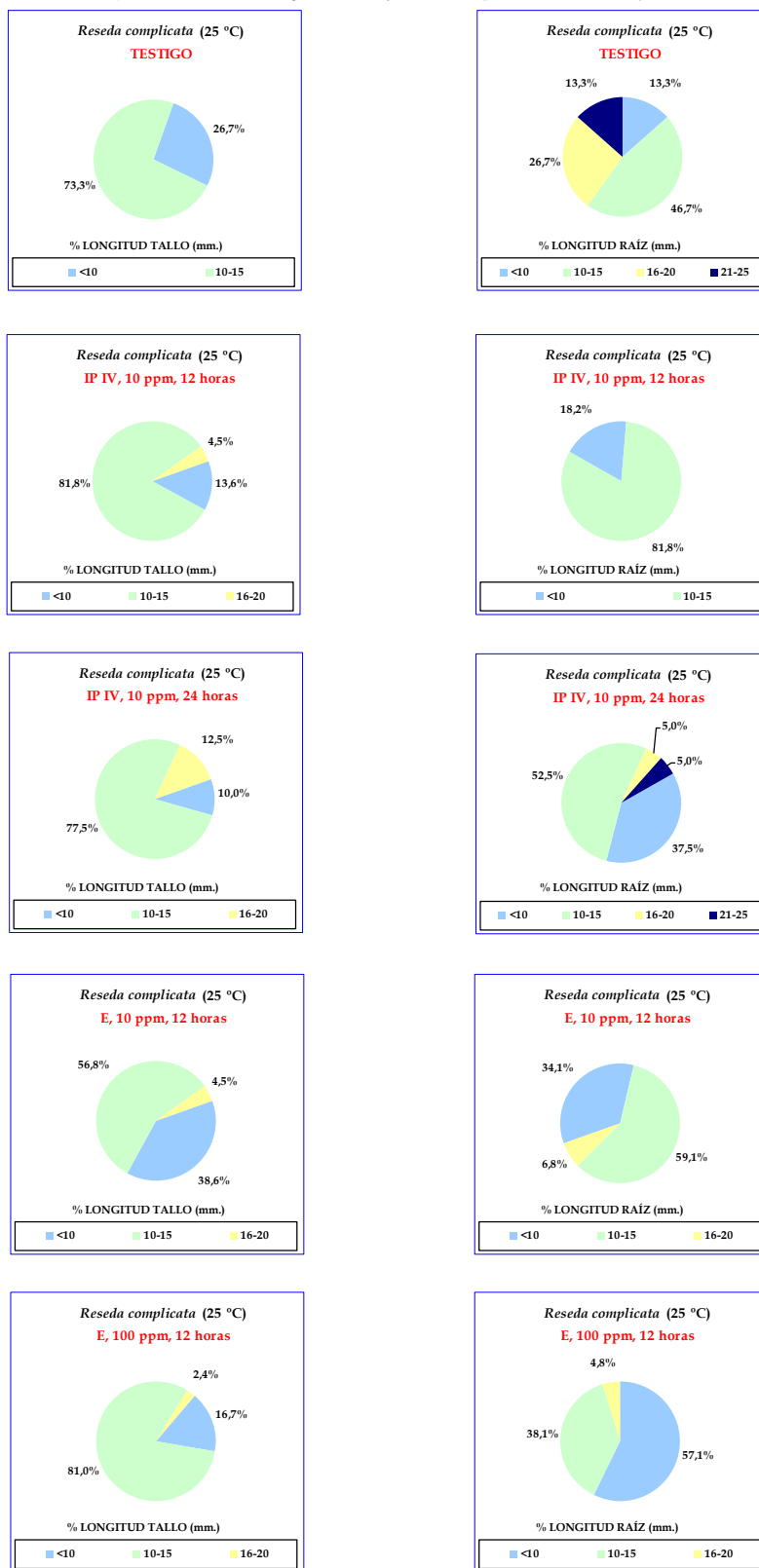
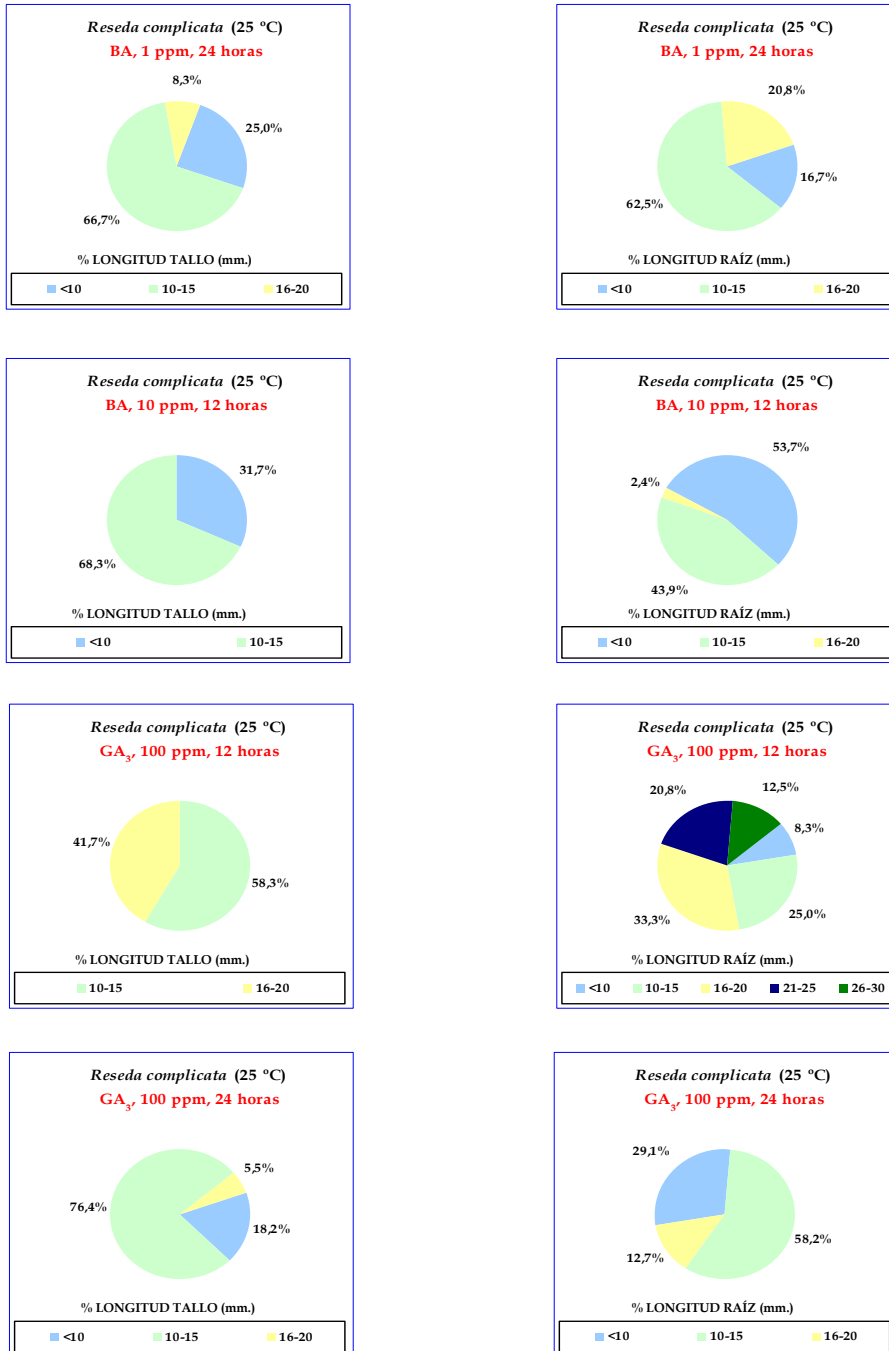


Figura 108. Intervalos de longitud del tallo y de la raíz en plántulas de *Reseda complicata*.



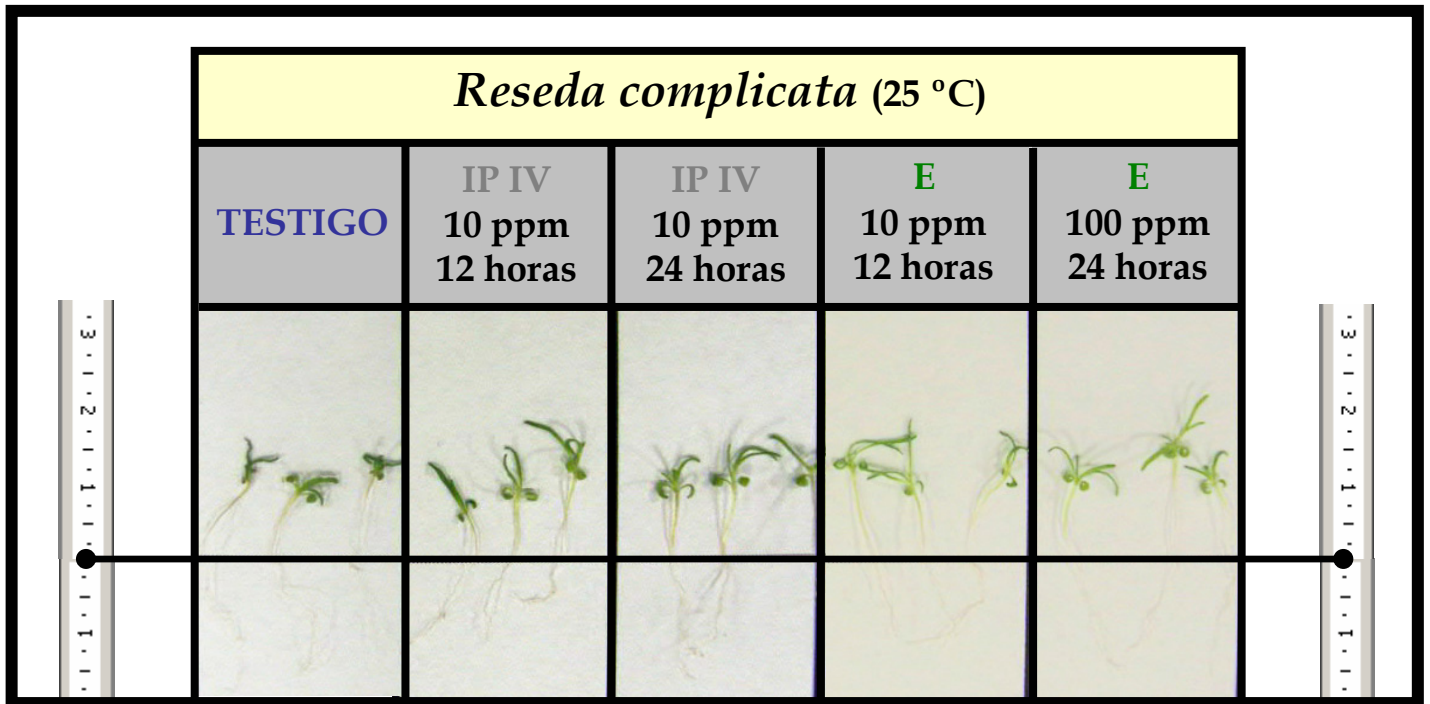


Foto 20. Longitud (cm.) de plántulas de *Reseda complicata* según los tratamientos experimentados.

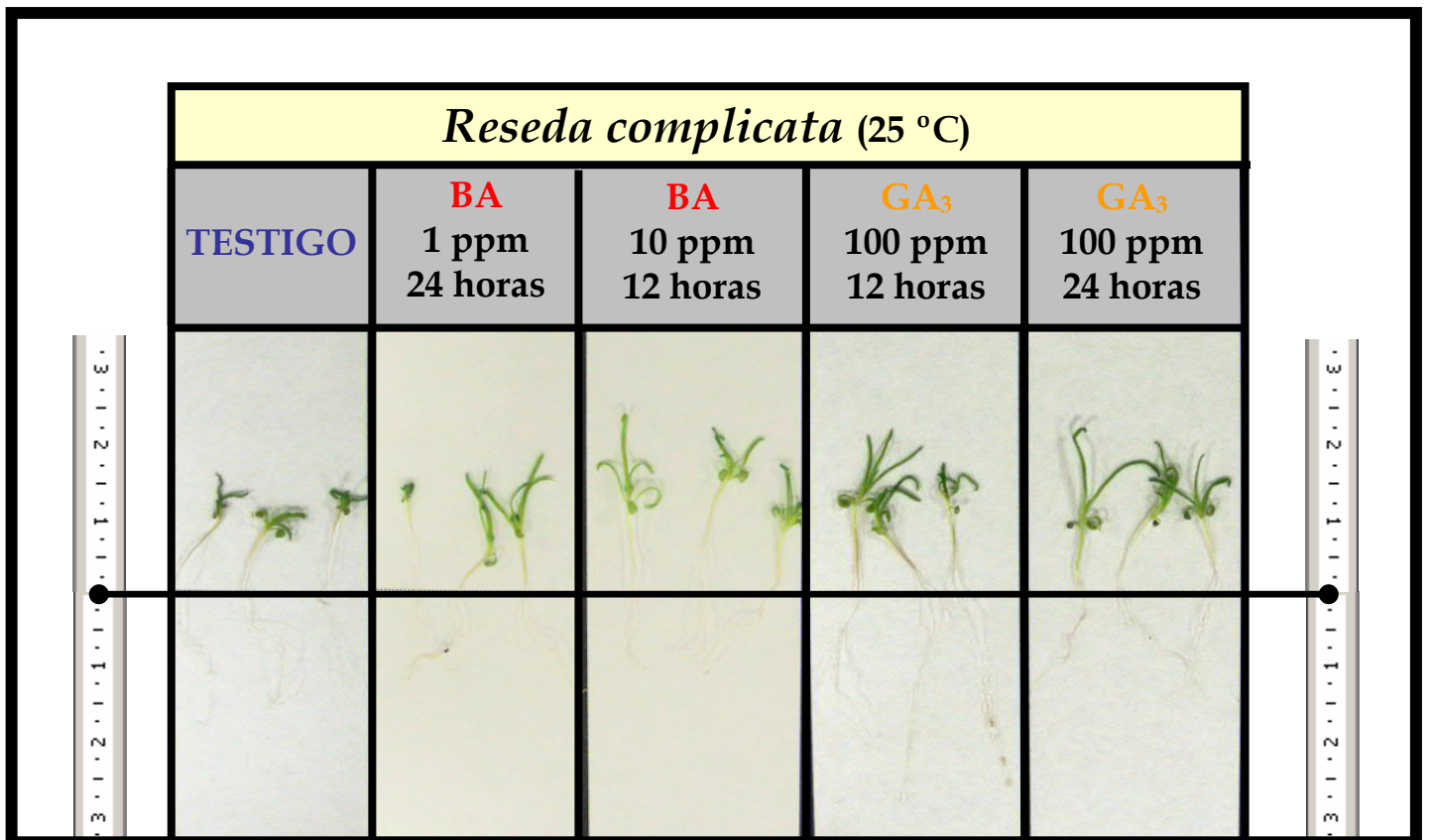


Foto 21. Longitud (cm.) de plántulas de *Reseda complicata* según los tratamientos experimentados.

1) TEMPERATURA: 15 °C

Los datos de germinación de las semillas de *Reseda* en vermiculita, se muestran en la **Figura 100** y **Tabla 127**. En este experimento, no se aprecian diferencias en cuanto al porcentaje de germinación de las semillas *Testigo*, en comparación del obtenido en los ensayos con placas (**Figuras 42, 59 y 81**). Sin embargo, el *Ethrel* no produjo el efecto tan positivo que se obtuvo en aquél, y de hecho, a pesar de que no difieren estadísticamente los resultados alcanzados con ambos tratamientos comparándolos con el *Testigo*, la tendencia es hacia una disminución del grado de germinación.

Del mismo modo, el crecimiento del brote, expresado en miligramos de peso seco por planta (**Figura 101**), es menor con las aplicaciones de *Ethrel*, aunque en lo concerniente a las raíces, se observa un mayor crecimiento en las plántulas pretratadas con 100 ppm durante 24 horas. Esto, obviamente, se traduce para este caso en una menor relación tallo/raíz (**Figura 101**).

A pesar de estos datos, que no están contrastados estadísticamente, cuando el crecimiento se expresa en función del tamaño (**Figura 102**), sí se produce un efecto positivo del *Ethrel*, que incluso con el mayor tiempo de imbibición, presenta una diferencia significativamente positiva respecto a la longitud de las plántulas *Testigo* (**Tabla 129**). Lo contrario sucede con la longitud de las raíces, que son mayores en las plántulas sin pretratamiento, siendo estadísticamente significativo el dato (**Tabla 131**).

2) TEMPERATURA: 25 °C

Al contrario de lo que sucedió en el experimento llevado a cabo en vermiculita a 15 °C en semillas de *Reseda*, en el que los tratamientos no mejoran la germinación de las semillas sin tratar, en este caso, todos los pretratamientos utilizados superan el

grado de germinación alcanzado por el *Testigo* (**Figura 104**), siendo estos datos significativos para los pretratamientos de *Inabarplant* y *Ácido Giberélico* durante 24 horas, *Benciladenina*, 10 ppm, 12 horas, y para los dos de *Ethrel* ensayados (**Tabla 133**). Aún así, estos datos quizá estén tergiversados por el hecho de que el porcentaje final de germinación alcanzado por el *Testigo* fue muy bajo, tan sólo del 20 %, muy inferior al 74 % alcanzado por el mismo en el experimento realizado en placa a 25 °C con luz continua (**Tabla 105**).

Respecto al crecimiento de la parte aérea, excepto en el caso de la *Benciladenina*, 1 ppm, durante 24 horas, todos los demás tratamientos se encuentran por debajo del peso alcanzado por las plántulas sin tratar (**Figura 105**). De todos modos, al considerar la longitud del brote (**Figura 106**), estos datos no parecen ser tan negativos, e incluso, las plántulas cuyas semillas fueron tratadas con *Ácido Giberélico*, 100 ppm, durante 12 horas, son significativamente mayores que las del control (**Tabla 135**). Por otra parte, también parece que todos los pretratamientos utilizados adelantan el desarrollo de las plántulas, ya que, según se aprecia en las **Fotos 20** y **21**, se percibe en éstas un mayor desarrollo foliar. El crecimiento radicular, expresado en peso seco, y salvo para el pretratamiento con *Inabarplant*, 10 ppm, 24 horas, parece afectar positivamente a los demás tratamientos, lo que se traduce en que las respectivas razones tallo/raíz de todos ellos, son inferiores a la de éste (**Figura 105**). De cualquier manera, los datos de longitud no ratifican los resultados comentados anteriormente, a excepción de las plántulas provenientes de semillas con *Ácido Giberélico*, 100 ppm, durante 12 horas (**Tabla 137**).

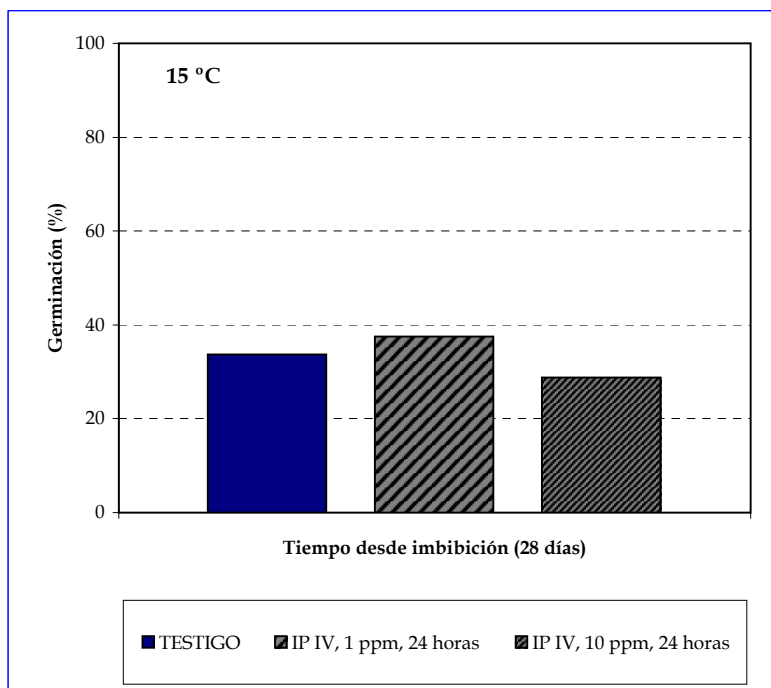


Figura 109. Efecto de la aplicación de los distintos tratamientos relacionados en la leyenda, sobre la germinación de semillas de *Thymus serpylloides* sembradas en vermiculita a 15 °C.

Tabla 138. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Thymus serpylloides* en vermiculita a 15 °C.

Variables: PORCENTAJE/TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig,
Inter-grupos	308,333	2	154,167	,556	,582
Intra-grupos	5825,000	21	277,381		
Total	6133,333	23			

Tabla 139. Grado de germinación de semillas de *Thymus serpylloides* en vermiculita a 15 °C.

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)
TESTIGO	33,8 ± 2,6 a
IP IV, 1 ppm, 24 horas	37,5 ± 8,0 a
IP IV, 10 ppm, 24 horas	28,8 ± 5,8 a

Cada valor es la media de ocho repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

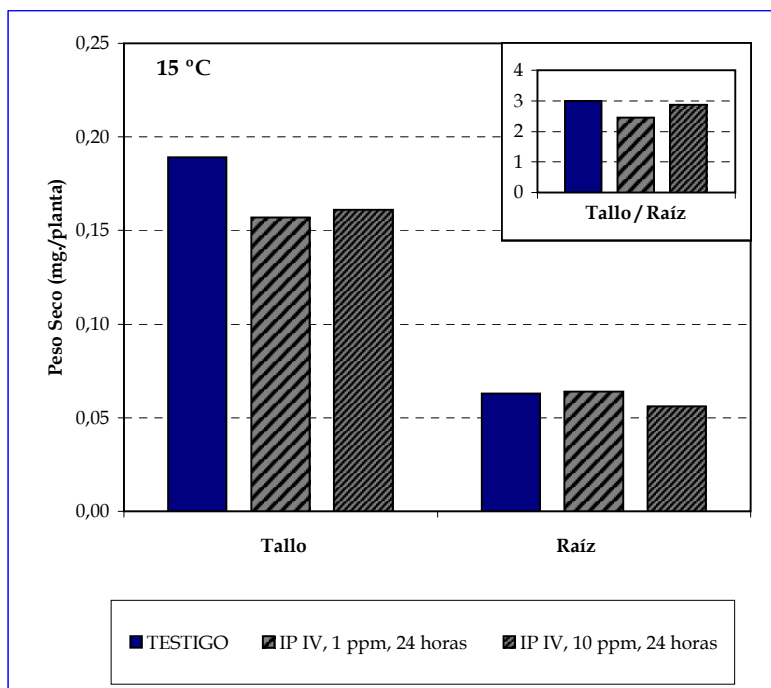


Figura 110. Peso seco y razón tallo/raíz de plántulas de *Thymus serpylloides*, germinadas en vermiculita con tratamientos según muestra la leyenda a 15 °C.

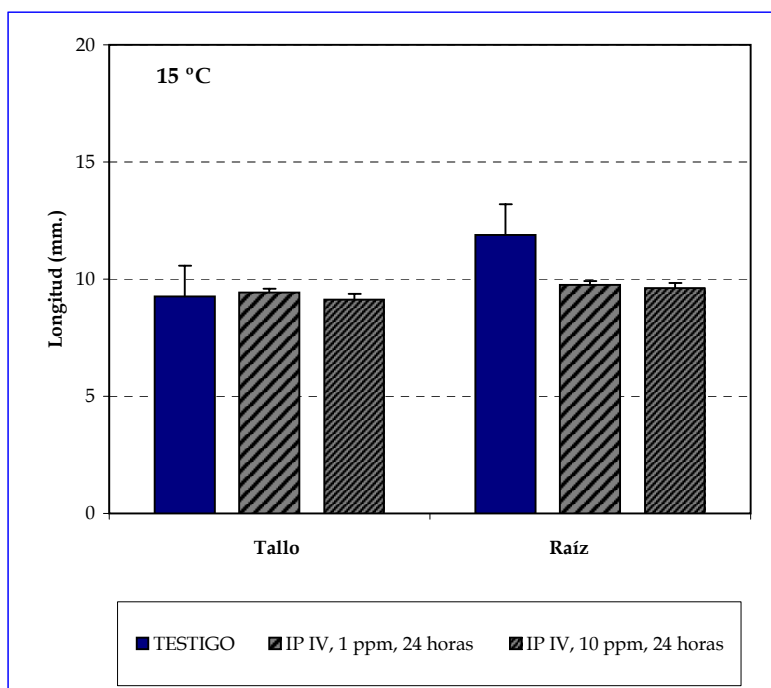


Figura 111. Longitud media de tallo y raíz, de plántulas de *Thymus serpylloides*, germinadas en vermiculita, con tratamientos según muestra la leyenda a 15 °C. Cada valor va acompañado por su error estándar.

Tabla 140. Tabla ANOVA de la longitud de tallo de plántulas de *Thymus serpylloides* en vermiculita a 15 °C.

Variables: LONGITUD TALLO/TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	1,133	2	,567	,086	,918
Intra-grupos	488,581	74	6,602		
Total	489,714	76			

Tabla 141. Longitud media de tallo de plántulas de *Thymus serpylloides* en vermiculita a 15 °C.

TRATAMIENTO	LONGITUD MEDIA TALLO (mm.)
TESTIGO	9,3 ± 0,4 a
IP IV, 1 ppm, 24 horas	9,4 ± 0,5 a
IP IV, 10 ppm, 24 horas	9,1 ± 0,5 a

Cada valor es la media del total de plántulas de cada tratamiento y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

Tabla 142. Tabla ANOVA de la longitud de raíz de plántulas de *Thymus serpylloides* en vermiculita a 15 °C.

Variables: LONGITUD RAÍZ/TRATAMIENTO

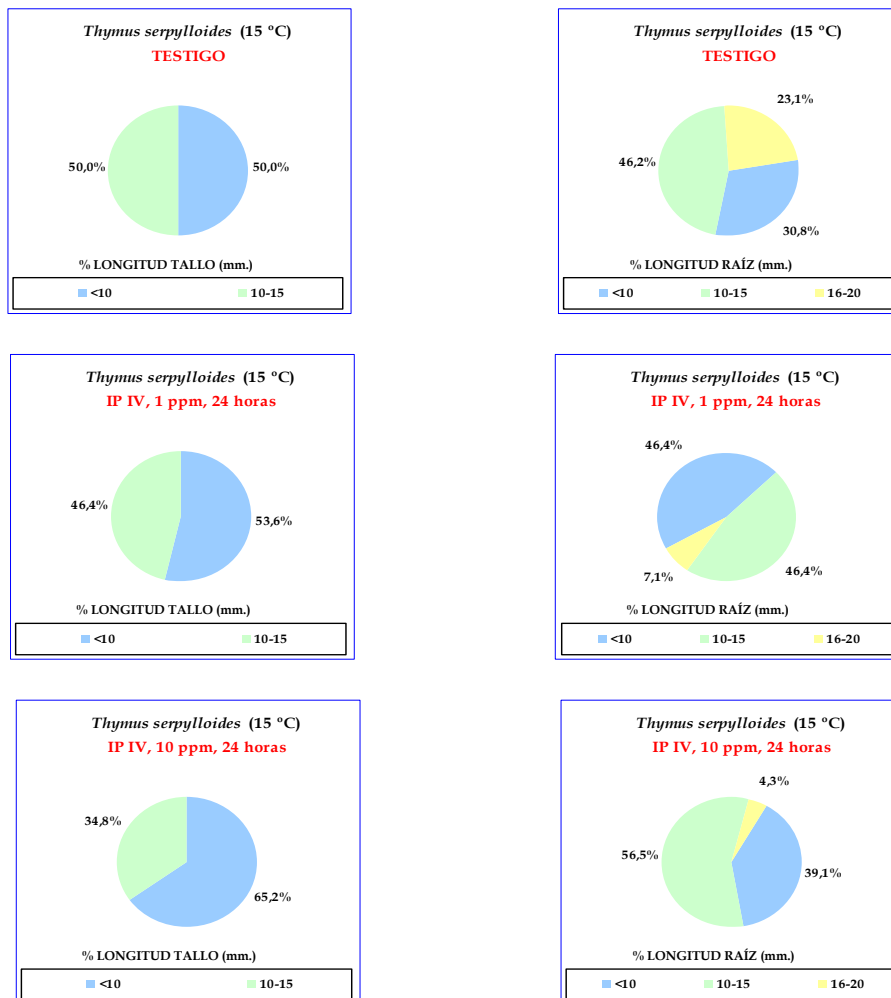
	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	83,475	2	41,738	1,798	,173
Intra-grupos	1717,382	74	23,208		
Total	1800,857	76			

Tabla 143. Longitud media de raíz de plántulas de *Thymus serpylloides* en vermiculita a 15 °C.

TRATAMIENTO	LONGITUD MEDIA RAÍZ (mm.)
TESTIGO	11,9 ± 1,0 a
IP IV, 1 ppm, 24 horas	9,8 ± 0,9 a
IP IV, 10 ppm, 24 horas	9,6 ± 0,9 a

Cada valor es la media del total de plántulas de cada tratamiento y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

Figura 112. Intervalos de longitud del tallo y de la raíz en plántulas de *Thymus serpylloides*.



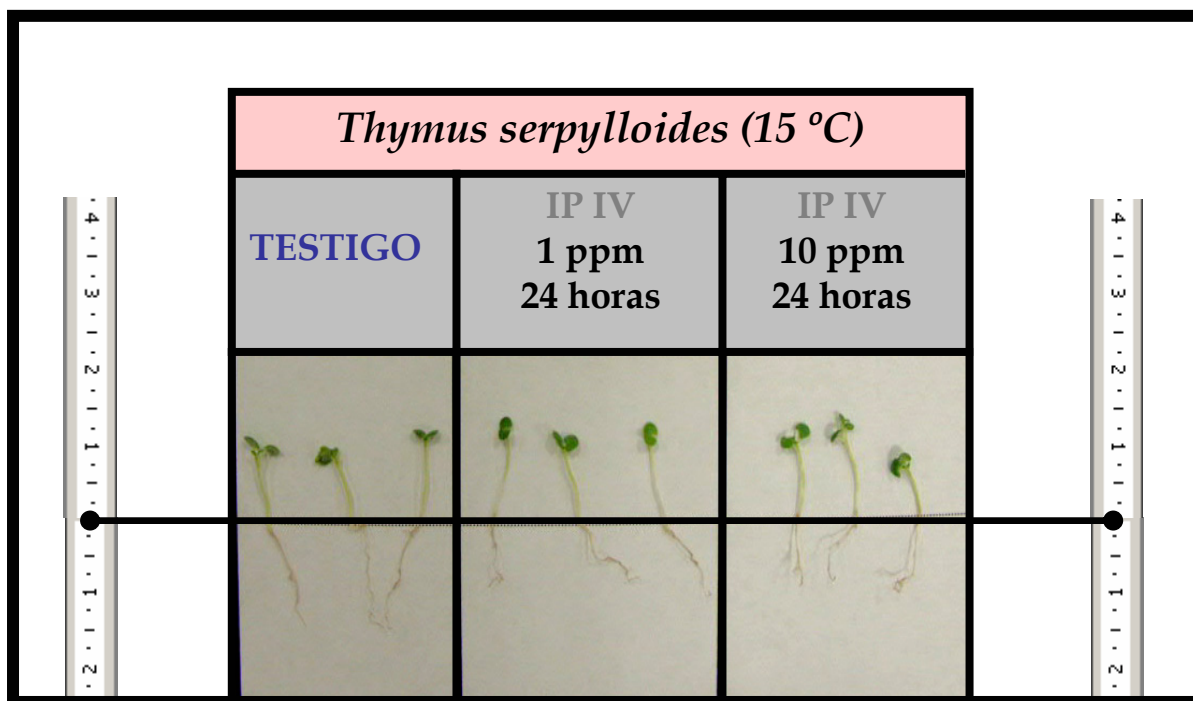


Foto 22. Longitud (cm.) de plántulas de *Thymus serpylloides* según los tratamientos experimentados.

TEMPERATURA: 15 °C

La **Figura 109**, correspondiente a la germinación de semillas de *Thymus* en vermiculita, pone de manifiesto que el *Inabarplant*, único pretratamiento utilizado, no ofrece diferencias desde un punto de vista estadístico con relación al *Testigo* (**Tabla 138**). Por otra parte, los resultados en términos absolutos, son bastante inferiores, prácticamente la mitad de los obtenidos en placa (**Tablas 46, 76, 106**).

Por lo que respecta al crecimiento de las plántulas, tampoco se obtienen datos estadísticos relevantes, a favor de cualquiera de los tratamientos utilizados (**Figuras 110 y 111; Tablas 141 y 143**).

**4.8) ESTUDIO DE LA APLICACIÓN DE
DISTINTOS FITORREGULADORES SOBRE
LA GERMINACIÓN DE SEMILLAS Y
PRIMEROS ESTADÍOS DEL CRECIMIENTO
VEGETATIVO EN DIFERENTES SUELOS DE
SIERRA NEVADA.**

4.8) ESTUDIO DE LA APLICACIÓN DE DISTINTOS FITORREGULADORES SOBRE LA GERMINACIÓN DE SEMILLAS Y PRIMEROS ESTADÍOS DEL CRECIMIENTO VEGETATIVO EN DIFERENTES SUELOS DE SIERRA NEVADA.

4.8.1) OBJETIVOS

Una vez analizados los resultados de la siembra en vermiculita de semillas de las distintas especies vegetales objeto de este trabajo, en este experimento se procedieron a observar los efectos de la aplicación de los reguladores del crecimiento más eficaces en los anteriores ensayos, sobre la germinación y primeros estadios del crecimiento vegetativo de semillas de dichas especies, sembradas, en determinados sustratos, localizados en distintas zonas de la estación de esquí de Sierra Nevada, (**Plano n° 16**), intentando, para ello, simular las mismas condiciones de temperatura y luz que presentan estas especies en el hábitat en el cual se encuentran.

4.8.2) MATERIAL Y MÉTODOS

Para la realización de este experimento, se seleccionaron 3 tipos de suelos de diferentes zonas de la estación de esquí en las que están presentes en mayor o menor medida las especies objeto de estudio de este trabajo. Los factores determinantes para la elección de estos sustratos fueron, entre otros, la pendiente, orientación, altitud, situación en la pista y actividades antrópicas realizadas en ellos. Estos suelos son los denominados en el **experimento n° 3**, como Muestra 4 (**Suelo 10**); Muestra 6 (**Suelo 13**) y Muestra 7 (**Suelo 14**).

Tablas 144, 145 y 146. Características edafológicas de los distintos sustratos utilizados.

SUELO	ANÁLISIS GRANULOMÉTRICO									RETENCIÓN DE AGUA (%)	
	Textura (%)			Grava (%)	Fraccionamiento de Arenas USDA (%)					33 KPa	1500 KPa
	Arena	Limo	Arcilla		Muy Gruesa	Gruesa	Media	Fina	Muy Fina		
10	64,9	26,4	8,7	66,2	18,6	14,7	10,5	12,3	8,8	11,29	5,04
13	74,0	20,6	5,4	58,3	20,0	17,1	12,7	14,8	9,4	8,21	2,88
14	72,9	22,0	5,1	74,4	33,7	15,2	7,5	9,1	7,4	7,16	2,79

SUELO	Cm	PARÁMETROS QUÍMICOS Y FÍSICO-QUÍMICOS										
		Dens. Apar. (g/cm ³)	Agua útil (mm/cm)	C.O.(%)	Nitrógeno (%)	C/N	P(mg/100g)	pH		C.E. (mS/cm)	CaCO ₃ eq. (%)	K ⁺ (mg/100g)
		H ₂ O	KCl									
10	0,48	1,48	0,93	1,16	0,11	10,32	7,7	7,1	6,5	0,09	1,66	11,0
13	0,57	1,41	0,75	1,93	0,10	19,48	11,4	6,1	5,3	0,04	0	2,9
14	0,37	1,58	0,69	0,56	0,09	6,38	8,9	6,2	5,3	0,04	0,77	5,4

SUELO	COMPLEJO Y BASES DE CAMBIO (cmol(+) Kg ⁻¹)												
	Ca ⁺⁺	Mg ⁺⁺	Na ⁺	K ⁺	Suma Bases	C.I.C.	V (%)	Mn	Zn	Cu	Ni	Co	Cr
10	3,4	2,0	0,4	0,3	6,1	8,3	72,8	5,77	1,05	0,52	0,24	0,08	N.D.
13	1,5	0,7	0,5	0,1	2,8	7,5	37,1	1,18	0,31	0,43	0,29	0,04	N.D.
14	2,3	0,9	0,6	0,1	3,9	6,5	60,5	1,16	0,47	0,12	0,12	0,06	N.D.

N. D. = No detectado Cm = Volumen de fragmentos gruesos (tanto por uno de suelo) V (%) = Saturación en Bases

(Fuente: G. I. "Ciencias del Suelo y Geofarmacia". Fac. Farmacia. Univ. Granada, 2004).

Se dispusieron 6 macetas forestales con 150 “pots” cada una, y aproximadamente un volumen medio de 45 cm³/unidad (3 x 3 x 5 cm.). Cada “pot” se rellenó con suelo, previamente tamizado con una malla de 2 mm. y esterilizado. Posteriormente se regó con agua destilada hasta completar la capacidad de campo de los suelos, y se depositaron sobre el mismo 5 semillas de cada una de las especies, que corresponde aproximadamente a una densidad de siembra de 25 pl./m². Finalmente se tapó con una poca cantidad de suelo y se regó ligeramente. Se taparon con plástico negro durante los primeros 5 días de experimentación, para evitar las pérdidas de humedad. Los tratamientos aplicados sobre las semillas de las especies sembradas en los diferentes suelos se muestran a continuación:

ESPECIE	TRATAMIENTOS	CONCENTRACIÓN FITORREGULADOR (ppm)		TIEMPO DE IMBIBICIÓN (horas)	
<i>Genista versicolor</i>	TESTIGO				
	E	10	100	12	
	BA	1		12	
	BA	10		24	
<i>Hornathophylla spinosa</i>	TESTIGO				
	BA	10	100	12	
	GA ₃	10		12	24
<i>Reseda complicata</i>	TESTIGO				
	IP IV	10		12	24
	E	100		12	24
	BA	10		12	24
	GA ₃	100		12	24
<i>Thymus serpylloides</i>	TESTIGO				
	IP IV	1	10	24	

Las temperaturas a las que se realizaron los experimento fueron de 15 °C (día) y 4 °C (noche), siendo el fotoperíodo luz/oscuridad, de 12 / 12 horas. La duración de estas pruebas fue de 60 días, y la humedad se mantuvo constante, regando las macetas con agua destilada cuando fue necesario.

4.8.3) RESULTADOS

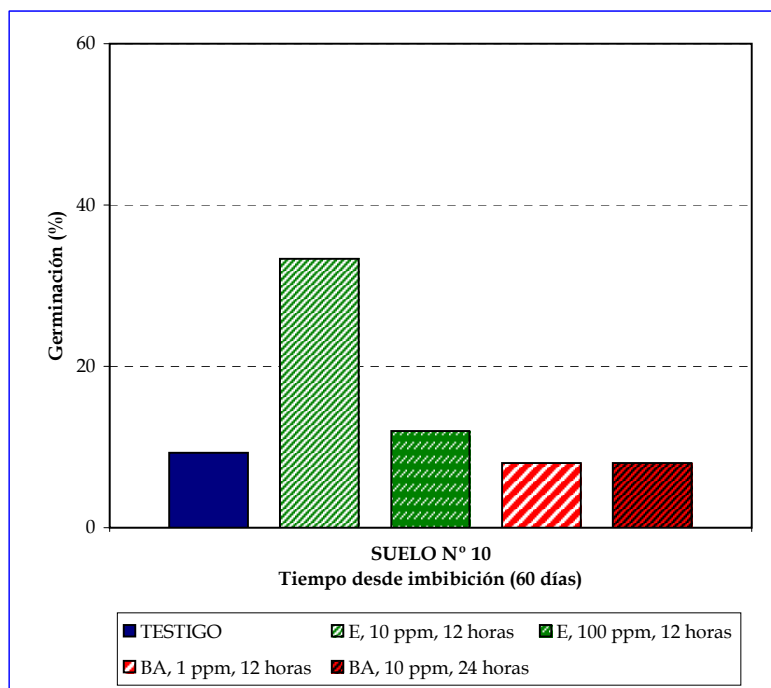


Figura 113. Efecto de la aplicación de los distintos tratamientos relacionados en la leyenda, sobre la germinación de semillas de *Genista versicolor* sembradas a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

Tabla 147. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Genista versicolor* sembradas en el suelo n° 10 a 15 °C (día) y 4 °C (noche)

Variables: PORCENTAJE/TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig,
Inter-grupos	2359,522	4	589,881	4,050	,015
Intra-grupos	2912,992	20	145,650		
Total	5272,514	24			

Tabla 148. Grado de germinación de semillas de *Genista versicolor* sembradas en el suelo n° 10 a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)
TESTIGO	9,3 ± 4,5 b
E, 10 ppm, 12 horas	33,3 ± 9,4 a
E, 100 ppm, 12 horas	12,0 ± 4,4 b
BA, 1 ppm, 12 horas	8,0 ± 3,3 b
BA, 10 ppm, 24 horas	8,0 ± 2,5 b

Cada valor es la media de cinco repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

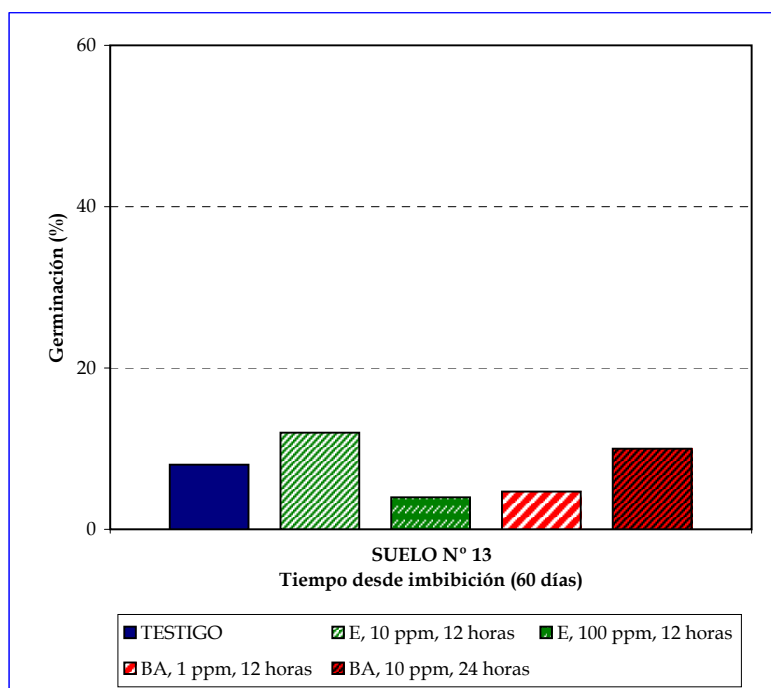


Figura 114. Efecto de la aplicación de los distintos tratamientos relacionados en la leyenda, sobre la germinación de semillas de *Genista versicolor* sembradas a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

Tabla 149. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Genista versicolor* sembradas en el suelo n° 13 a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

Variables: PORCENTAJE/TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	233,982	4	58,496	1,347	,288
Intra-grupos	868,772	20	43,439		
Total	1102,754	24			

Tabla 150. Grado de germinación de semillas de *Genista versicolor* sembradas en el suelo n° 13 a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)
TESTIGO	8,0 ± 2,5 a
E, 10 ppm, 12 horas	12,0 ± 4,4 a
E, 100 ppm, 12 horas	4,0 ± 2,7 a
BA, 1 ppm, 12 horas	4,7 ± 2,9 a
BA, 10 ppm, 24 horas	10,0 ± 1,5 a

Cada valor es la media de cinco repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

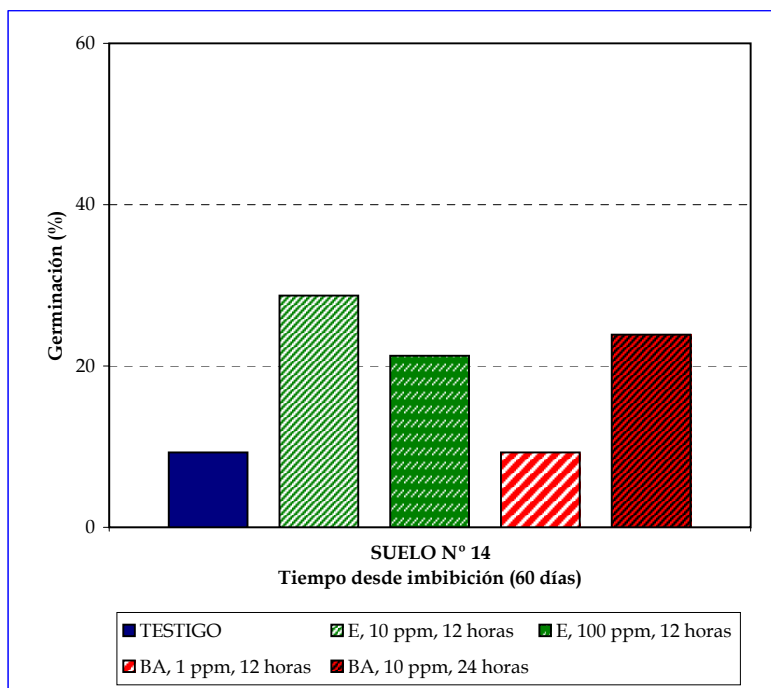


Figura 115. Efecto de la aplicación de los distintos tratamientos relacionados en la leyenda, sobre la germinación de semillas de *Genista versicolor* sembradas a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

Tabla 151. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Genista versicolor* sembradas en el suelo n° 14 a 15 °C (día) y 4 °C (noche)

Variables: PORCENTAJE / TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig,
Inter-grupos	1282,290	4	320,573	3,000	,043
Intra-grupos	2137,068	20	106,853		
Total	3419,358	24			

Tabla 152. Grado de germinación de semillas de *Genista versicolor* sembradas en el suelo n° 14 a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)
TESTIGO	12,7 ± 3,7 b
E, 10 ppm, 12 horas	28,7 ± 3,3 a
E, 100 ppm, 12 horas	21,3 ± 5,3 a,b
BA, 1 ppm, 12 horas	9,3 ± 5,0 b
BA, 10 ppm, 24 horas	23,9 ± 5,4 a,b

Cada valor es la media de cinco repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

1) SUELO N° 10

La **Figura 113** muestra los porcentajes de germinación de semillas de *Genista versicolor* en el Suelo n° 10 a los 60 días desde la puesta en imbibición. Entre los tratamientos utilizados, solamente el *Ethrel*, en sus dos concentraciones, 10 ppm y 100 ppm, durante 12 horas, superan al *Testigo*, y la primera de ellas, lo hace con diferencias estadísticamente significativas respecto a éste, mejorando en más del 250 % el porcentaje de germinación (**Tabla 148**). Los tratamientos con *Benciladenina*, parecen actuar en este suelo de forma inhibidora, no alcanzan con ninguna de las concentraciones el grado de germinación del *Testigo*, y estadísticamente, tienen un comportamiento similar a las semillas sin tratar.

2) SUELO N° 13

Los porcentajes de germinación de semillas de *Genista* en el suelo n° 13 (**Figura 114**) son inferiores a los obtenidos en el suelo n° 10. De hecho, el *Testigo*, tan sólo alcanza el 8 % de germinación, frente a algo más del 9 % en el sustrato anterior. Por otra parte, los tratamientos, a excepción de la *Benciladenina*, 10 ppm, 24 horas, que mejora en un 25 % el porcentaje alcanzado anteriormente, los demás no llegan a los valores obtenidos en ese suelo, e incluso, sólo germinan la mitad del valor alcanzado por el *Testigo*, y tan sólo el tratamiento citado con *Benciladenina* y el *Ethrel*, 10 ppm, 12 horas, superan al mismo, aunque no se presentan diferencias estadísticas entre ninguno de ellos tras los 60 días de ensayo (**Tabla 150**).

3) SUELO N° 14

Al igual que sucedió en el suelo n° 10, en este caso (**Figura 115**), las dos concentraciones de *Ethrel*, superan el grado de germinación del *Testigo*, con un 125 % y un 68 %, respectivamente, siendo el tratamiento con la concentración más baja (10 ppm), significativo al compararlo con el valor obtenido por las semillas sin tratar (**Tabla 152**), que, por otra parte, son las que presentan un mejor comportamiento de los tres suelos empleados (**Figuras 113, 114 y 115**). También el tratamiento con *Benciladenina*, 10 ppm, 24 horas, mejora el *Testigo* (**Figura 115**), superándolo en un 88 %, aunque en este caso, no tiene relevancia desde un punto de vista estadístico. (**Tabla 152**).

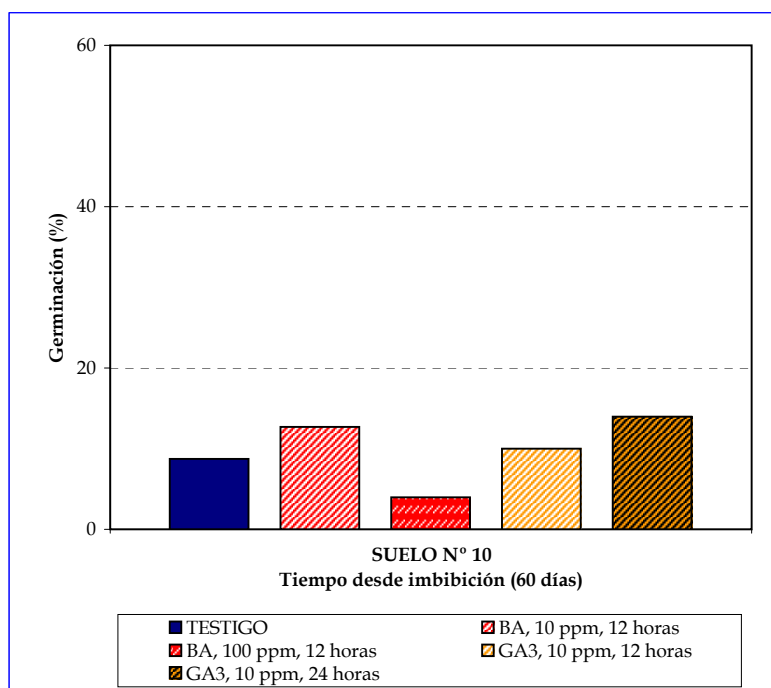


Figura 116. Efecto de la aplicación de los distintos tratamientos relacionados en la leyenda, sobre la germinación de semillas de *Hormathophylla spinosa* sembradas a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

Tabla 153. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Hormathophylla spinosa* sembradas en el suelo n° 10 a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

Variables: PORCENTAJE/TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	303,654	4	75,914	,714	,592
Intra-grupos	2125,920	20	106,296		
Total	2429,574	24			

Tabla 154. Grado de germinación de semillas de *Hormathophylla spinosa* sembradas en el suelo n° 10 a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)
TESTIGO	8,7 ± 1,3 a
BA, 10 ppm, 12 horas	12,7 ± 5,6 a
BA, 100 ppm, 12 horas	4,0 ± 2,7 a
GA ₃ , 10 ppm, 12 horas	10,0 ± 6,3 a
GA ₃ , 10 ppm, 24 horas	14,0 ± 5,1 a

Cada valor es la media de cinco repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

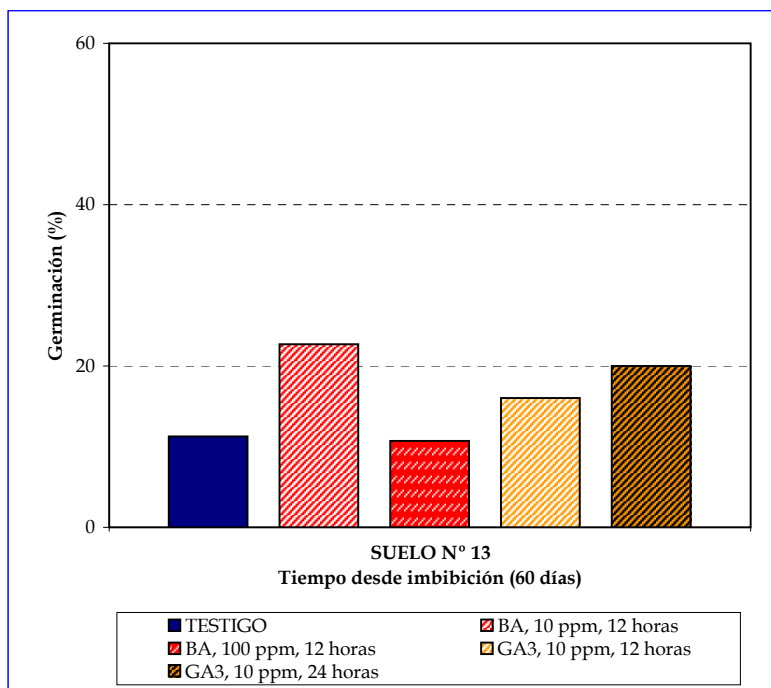


Figura 117. Efecto de la aplicación de los distintos tratamientos relacionados en la leyenda, sobre la germinación de semillas de *Hormathophylla spinosa* sembradas a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

Tabla 155. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Hormathophylla spinosa* sembradas en el suelo n° 13 a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

Variables: PORCENTAJE/TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig,
Inter-grupos	551,406	4	137,851	1,752	,178
Intra-grupos	1574,012	20	78,701		
Total	2125,418	24			

Tabla 156. Grado de germinación de semillas de *Hormathophylla spinosa* sembradas en el suelo n° 13 a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)
TESTIGO	11,3 ± 4,4 a
BA, 10 ppm, 12 horas	22,7 ± 4,5 a
BA, 100 ppm, 12 horas	10,7 ± 2,7 a
GA3, 10 ppm, 12 horas	16,0 ± 3,4 a
GA3, 10 ppm, 24 horas	20,0 ± 4,5 a

Cada valor es la media de cinco repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

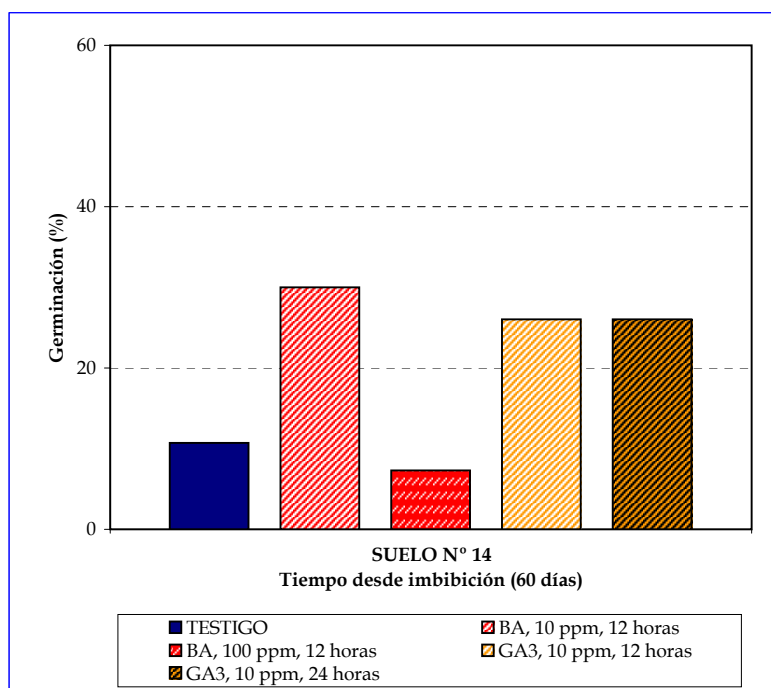


Figura 118. Efecto de la aplicación de los distintos tratamientos relacionados en la leyenda, sobre la germinación de semillas de *Hormathophylla spinosa* sembradas a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

Tabla 157. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Hormathophylla spinosa* sembradas en el suelo n° 14 a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

Variables: PORCENTAJE/TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig,
Inter-grupos	2100,090	4	525,022	3,019	,042
Intra-grupos	3478,140	20	173,907		
Total	5578,230	24			

Tabla 158. Grado de germinación de semillas de *Hormathophylla spinosa* sembradas en el suelo n° 14 a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)
TESTIGO	10,7 ± 3,4 b
BA, 10 ppm, 12 horas	30,0 ± 8,4 a
BA, 100 ppm, 12 horas	7,3 ± 3,0 b
GA ₃ , 10 ppm, 12 horas	26,0 ± 4,0 a,b
GA ₃ , 10 ppm, 24 horas	26,0 ± 8,1 a,b

Cada valor es la media de cinco repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

1) SUELO N° 10

La **Figura 116**, refleja los porcentajes de germinación obtenidos por las semillas de *Hormathophylla* en el suelo n° 10. De los fitorreguladores utilizados, tanto los dos tratamientos con *Giberelinas* como la *Benciladenina*, 10 ppm, 12 horas, superan al *Testigo*, aunque lo hacen sin mostrar diferencias estadísticas significativas (**Tabla 154**). Si bien ninguno de los tratamientos logra alcanzar el 20 % de germinación en este suelo, se puede destacar cómo la aplicación del *Ácido Giberélico*, 10 ppm, 24 horas mejora un 60 %, y la *Benciladenina*, 10 ppm, 12 horas, lo hace en un 45 % frente al *Testigo*, que, por otra parte, no alcanza unos resultados en absoluto satisfactorios, pues no llega siquiera al 9 %. Una inhibición del proceso germinativo presentan las semillas pretratadas con *Benciladenina*, 100 ppm, 12 horas, quedando su porcentaje muy por debajo del resto de tratamientos.

2) SUELO N° 13

El avance que producen en la germinación todos los tratamientos en este suelo respecto al anterior es notable (**Figuras 117 y 116**). De nuevo, tanto las dos *Giberelinas* como la *Benciladenina*, 10 ppm, 12 horas, superan el porcentaje conseguido por el *Testigo*. Este último tratamiento duplica la germinación del control, y el *Ácido Giberélico*, 10 ppm, 24 horas, lo hace en más del 75 %, si bien, tampoco en esta ocasión, aparecen diferencias estadísticas (**Tabla 156**). Aunque no con porcentajes tan bajos como en el anterior sustrato, de nuevo el grado de germinación de semillas pretratadas con *Benciladenina*, 100 ppm, 12 horas, queda por debajo del resto. Estos resultados son más positivos, si cabe, desde el momento en que el *Testigo* alcanza valores de germinación mayores que en el caso precedente, concretamente lo supera en un 23 %. (**Tablas 156 y 154**).

3) SUELO N° 14

En este sustrato, como se puede comprobar en la **Figura 118**, es el pretratamiento de las semillas con *Benciladenina*, 10 ppm, 12 horas el que alcanza un mayor grado de germinación, mejorando al *Testigo*, en un 180 %, y mostrando diferencias estadísticas significativas respecto a él (**Tabla 158**). También el *Ácido Giberélico*, 10 ppm, tanto a 12 como a 24 horas, superan la germinación del tratamiento control, en un 142 %, si bien estadísticamente no hay significación alguna (**Tabla 158**). Finalmente, el pretratamiento con *Benciladenina*, 100 ppm, 12 horas, confirma los resultados obtenidos en los otros dos sustratos, ya que es, nuevamente, el único que logra un grado germinativo inferior al de las semillas *Testigo* (**Tablas 158, 154 y 156**).

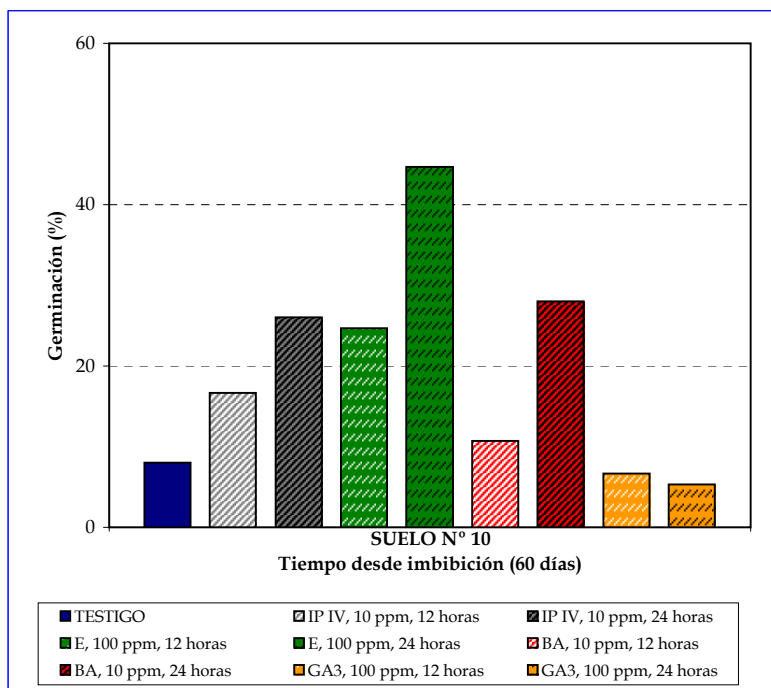


Figura 119. Efecto de la aplicación de los distintos tratamientos relacionados en la leyenda, sobre la germinación de semillas de *Reseda complicata* sembradas a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

Tabla 159. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Reseda complicata* sembradas en el suelo n° 10 a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

Variables: PORCENTAJE/TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig,
Inter-grupos	6774,768	8	846,846	3,857	,002
Intra-grupos	7904,284	36	219,563		
Total	14679,052	44			

Tabla 160. Grado de germinación de semillas de *Reseda complicata* sembradas en el suelo n° 10 a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)
TESTIGO	8,0 ± 3,9 b,c
IP IV, 10 ppm, 12 horas	16,7 ± 5,8 b,c
IP IV, 10 ppm, 24 horas	26,0 ± 7,0 a,b,c
E, 100 ppm, 12 horas	24,7 ± 7,0 a,b,c
E, 100 ppm, 24 horas	44,7 ± 11,8 a
BA, 10 ppm, 12 horas	10,7 ± 7,5 b,c
BA, 10 ppm, 24 horas	28,0 ± 5,8 a,b
GA3, 100 ppm, 12 horas	6,7 ± 3,7 b,c
GA3, 100 ppm, 24 horas	5,3 ± 2,5 c

Cada valor es la media de cinco repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

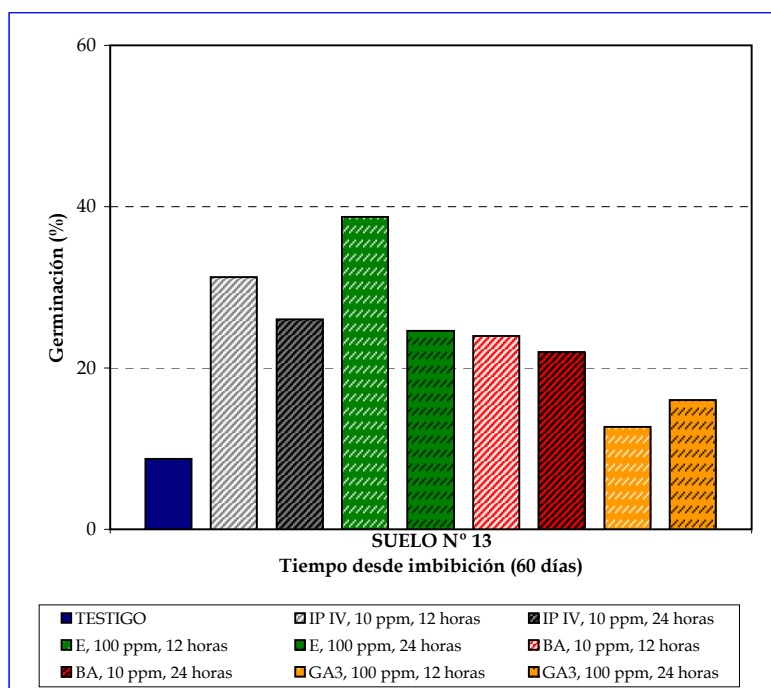


Figura 120. Efecto de la aplicación de los distintos tratamientos relacionados en la leyenda, sobre la germinación de semillas de *Reseda complicata* sembradas a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

Tabla 161. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Reseda complicata* sembradas en el suelo n° 13 a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

Variables: PORCENTAJE / TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	3443,027	8	430,378	3,780	,003
Intra-grupos	4098,856	36	113,857		
Total	7541,883	44			

Tabla 162. Grado de germinación de semillas de *Reseda complicata* sembradas en el suelo n° 13 a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)
TESTIGO	8,7 ± 3,9 d
IP IV, 10 ppm, 12 horas	31,3 ± 3,9 a,b
IP IV, 10 ppm, 24 horas	26,0 ± 5,8 a,b,c
E, 100 ppm, 12 horas	38,7 ± 2,5 a
E, 100 ppm, 24 horas	24,6 ± 5,3 a,b,c
BA, 10 ppm, 12 horas	24,0 ± 4,0 a,b,c
BA, 10 ppm, 24 horas	22,0 ± 5,8 b,c,d
GA3, 100 ppm, 12 horas	12,7 ± 4,8 c,d
GA3, 100 ppm, 24 horas	16,0 ± 5,8 b,c,d

Cada valor es la media de cinco repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

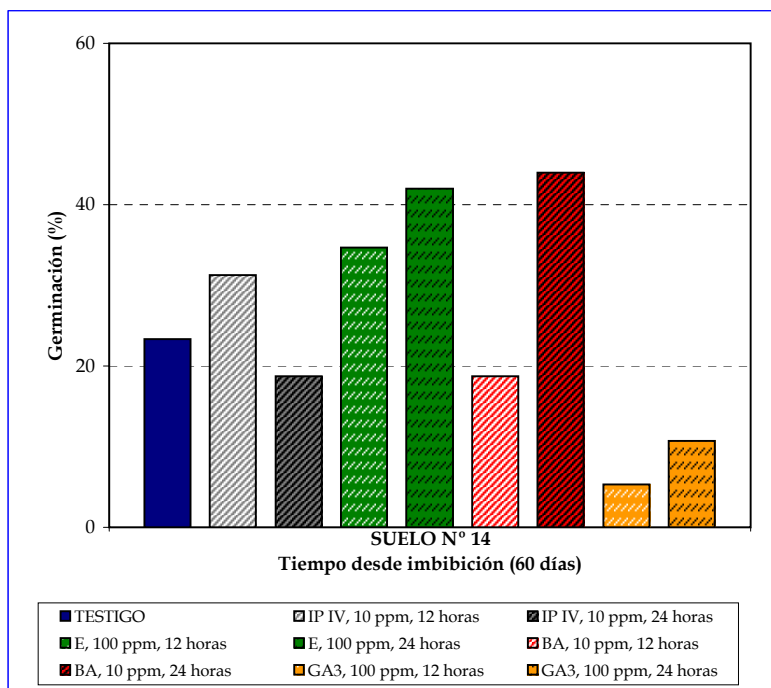


Figura 121. Efecto de la aplicación de los distintos tratamientos relacionados en la leyenda, sobre la germinación de semillas de *Reseda complicata* sembradas a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

Tabla 163. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Reseda complicata* sembradas en el suelo n° 14 a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

Variables: PORCENTAJE/TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	7290,428	8	911,303	4,820	,000
Intra-grupos	6806,464	36	189,068		
Total	14096,892	44			

Tabla 164. Grado de germinación de semillas de *Reseda complicata* sembradas en el suelo n° 14 a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)
TESTIGO	23,3 ± 7,5 b,c,d
IP IV, 10 ppm, 12 horas	31,3 ± 7,3 a,b,c
IP IV, 10 ppm, 24 horas	18,7 ± 3,3 c,d
E, 100 ppm, 12 horas	34,7 ± 3,9 a,b,c
E, 100 ppm, 24 horas	42,0 ± 8,0 a,b
BA, 10 ppm, 12 horas	18,7 ± 2,5 c,d
BA, 10 ppm, 24 horas	44,0 ± 9,8 a
GA3, 100 ppm, 12 horas	5,3 ± 5,3 d
GA3, 100 ppm, 24 horas	10,7 ± 3,4 d

Cada valor es la media de cinco repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

1) SUELO N° 10

Entre todos los tratamientos aplicados a las semillas de *Reseda complicata* sembradas en este sustrato (**Figura 119**), destaca el porcentaje de germinación alcanzado por el *Ethrel*, 100 ppm, 24 horas, que supera en más de un 450 % el grado germinativo obtenido por el *Testigo*, lo que permite establecer diferencias estadísticas significativas entre ambos tratamientos (**Tabla 160**). Además del *Ethrel*, y a excepción de las *Giberelinas*, que en este suelo muestran ligeramente carácter inhibitorio, el resto de los reguladores utilizados, *Inabarplant* y *Benciladenina*, también superan al *Testigo* en los porcentajes de germinación, aunque no lo hacen con significación estadística (**Tabla 160**).

2) SUELO N° 13

Los tratamientos aplicados sobre semillas de *Reseda* en el suelo n° 13, obtienen grados de germinación que, en todos los casos, superan al *Testigo* (**Figura 120**), que apenas difiere del valor obtenido en el suelo n° 10 (**Figura 119**). Asimismo, las semillas pretratadas con *Inabarplant* y *Ethrel*, al igual que las pretratadas con *Benciladenina*, 10 ppm, 12 horas, muestran diferencias estadísticas significativas respecto a aquél (**Tabla 162**). En esta ocasión, es el *Ethrel*, 100 ppm, 12 horas, el tratamiento con el que se obtiene un mayor porcentaje germinativo, mejorando un 344 %, al control. Además, presenta también diferencias significativas con relación a los ensayos con *Ácido Giberélico*, cuyos porcentajes germinativos son los más bajos de entre los distintos reguladores del crecimiento aplicados (**Tabla 162**).

3) SUELO N° 14

Es en este suelo, donde las semillas sin ningún tipo de pretratamiento, ofrecen un mejor comportamiento, alcanzando un grado de germinación superior al 23 % (**Tabla 164**). A diferencia de los dos sustratos anteriores, en el que las semillas pretratadas con *Ethrel* presentan los porcentajes de germinación más altos (**Figuras 119 y 120; Tablas 160 y 162**), en este suelo, es el tratamiento con *Benciladenina*, 10 ppm, 24 horas, el que consigue un grado germinativo mayor (**Figura 121**), siendo, por otra parte, el único con diferencias estadísticas significativas respecto al *Testigo*, al que supera en un 88 % (**Tabla 164**). Los dos tratamientos con *Ethrel*, y el *Inabarplant*, 10 ppm, 12 horas, también lo mejoran, aunque lo hacen sin mostrar diferencias estadísticas. Al igual que para los otros dos suelos, las *Giberelinas* obtienen valores muy inferiores al resto de tratamientos, lo que parece indicar que la acción sobre las semillas de *Reseda complicata* en estas condiciones de experimentación, es claramente inhibidora (**Figuras 119, 120 y 121; Tablas 160, 162 y 164**).

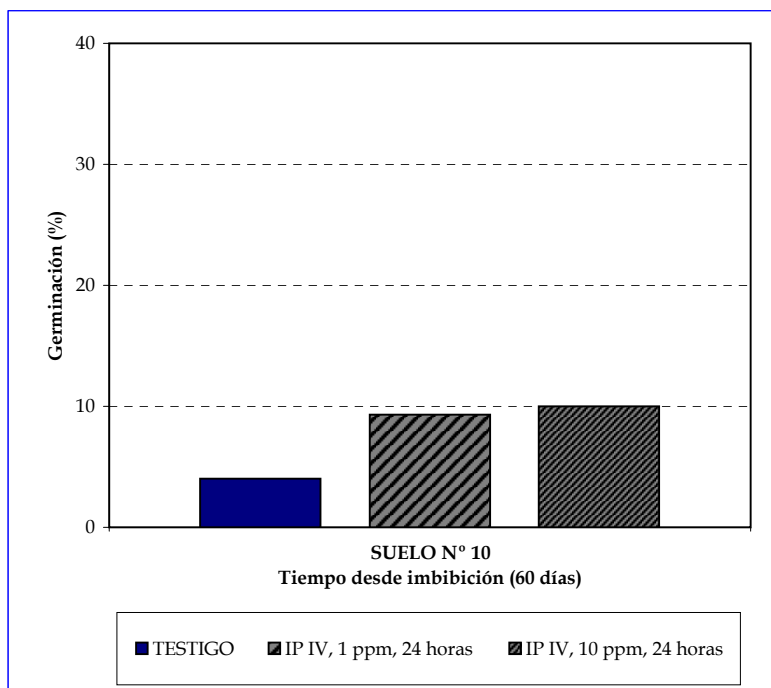


Figura 122. Efecto de la aplicación de los distintos tratamientos relacionados en la leyenda, sobre la germinación de semillas de *Thymus serpylloides* sembradas a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

Tabla 165. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Thymus serpylloides* sembradas en el suelo n° 10 a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

Variables: PORCENTAJE / TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	107,497	2	53,749	1,274	,315
Intra-grupos	506,140	12	42,178		
Total	613,637	14			

Tabla 166. Grado de germinación de semillas de *Thymus serpylloides* sembradas en el suelo n° 10 a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)
TESTIGO	4,0 ± 1,6 a
IP IV, 1 ppm, 24 horas	9,3 ± 4,5 a
IP IV, 10 ppm, 24 horas	10,0 ± 1,5 a

Cada valor es la media de cinco repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

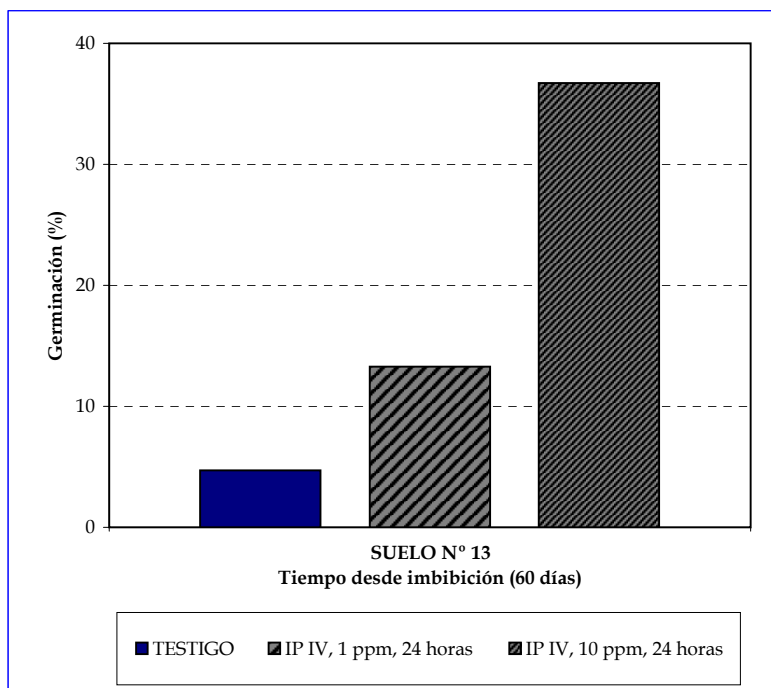


Figura 123. Efecto de la aplicación de los distintos tratamientos relacionados en la leyenda, sobre la germinación de semillas de *Thymus serpylloides* sembradas a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

Tabla 167. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Thymus serpylloides* sembradas en el suelo n° 13 a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

Variables: PORCENTAJE/TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig,
Inter-grupos	2479,409	2	1239,705	20,887	,000
Intra-grupos	712,228	12	59,352		
Total	3191,637	14			

Tabla 168. Grado de germinación de semillas de *Thymus serpylloides* sembradas en el suelo n° 13 a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)
TESTIGO	6,7 ± 3,7 b
IP IV, 1 ppm, 24 horas	13,3 ± 3,7 b
IP IV, 10 ppm, 24 horas	36,7 ± 3,0 a

Cada valor es la media de cinco repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

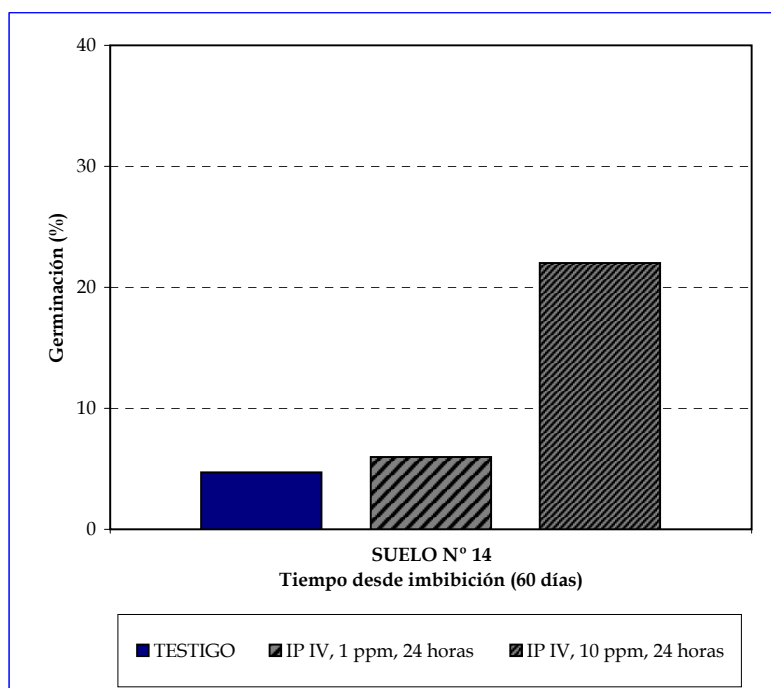


Figura 124. Efecto de la aplicación de los distintos tratamientos relacionados en la leyenda, sobre la germinación de semillas de *Thymus serpylloides* sembradas a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

Tabla 169. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Thymus serpylloides* sembradas en el suelo n° 14 a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

Variables: PORCENTAJE / TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig,
Inter-grupos	928,564	2	464,282	18,356	,000
Intra-grupos	303,516	12	25,293		
Total	1232,080	14			

Tabla 170. Grado de germinación de semillas de *Thymus serpylloides* sembradas en el suelo n° 14 a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)
TESTIGO	4,7 ± 2,0 b
IP IV, 1 ppm, 24 horas	6,0 ± 1,6 b
IP IV, 10 ppm, 24 horas	22,0 ± 2,9 a

Cada valor es la media de cinco repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

1) SUELO N° 10

La **Figura 122**, muestra los efectos de la aplicación de distintos pretratamientos sobre la germinación de semillas de *Thymus serpylloides* sembradas en el sustrato n° 10. Tanto los porcentajes germinativos que obtienen las semillas *Testigo*, como los que consiguen los pretratamientos con *Inabarplant*, son muy bajos, sin tan siquiera superar el 10 % (**Tabla 166**). No obstante, al menos se puede destacar, que la aplicación del fitorregulador mejora los resultados del control, con un 150 % más para el caso de las semillas pretratadas con la concentración, 1 ppm, 24 horas, y un 132 % para el tratamiento con 10 ppm, 24 horas, aunque, en ningún caso, se producen diferencias estadísticas significativas (**Tabla 166**).

2) SUELO N° 13

En este sustrato, todos los tratamientos, incluso el *Testigo*, aumentan sus grados de germinación respecto al suelo anterior (**Figuras 123 y 122**), destacando el porcentaje obtenido por las semillas imbibidas en *Inabarplant*, 10 ppm, 24 horas, cuyo grado germinativo aumenta respecto al suelo n° 10, un 267 % (**Tabla 168**). Asimismo, las diferencias con relación al *Testigo* también son considerables, ya que casi quintuplica el porcentaje alcanzado por éste, lo que permite mostrar significación estadística (**Tabla 168**). Del mismo modo, el tratamiento con *Inabarplant*, 1 ppm, 24 horas, logra mejores resultados en comparación con los alcanzados en el sustrato anterior y con respecto al *Testigo*, si bien entre ellos no hay estadísticamente diferencias (**Tablas 166 y 168**).

3) SUELO N° 14

En este suelo, las semillas sin pretratamiento tienen un comportamiento similar a las del suelo n° 10, y únicamente el *Inabarplant*, a 10 ppm, y 24 horas de imbibición, presenta unos resultados apreciables (**Figura 124**), aunque sin llegar al valor obtenido en el suelo n° 13 (**Figura 123; Tabla 168**). De todos modos, supera en más del 350 % al valor de las semillas *Testigo*, siendo este dato significativo desde un punto de vista estadístico (**Tabla 170**).

**4.9) ESTUDIO DE LA APLICACIÓN DE
DISTINTOS FITORREGULADORES SOBRE LA
GERMINACIÓN DE SEMILLAS Y PRIMEROS
ESTADÍOS DEL CRECIMIENTO VEGETATIVO EN
UNA MEZCLA DE ARENA Y DIFERENTES
SUELOS DE SIERRA NEVADA.**

4.9) ESTUDIO DE LA APLICACIÓN DE DISTINTOS FITORREGULADORES SOBRE LA GERMINACIÓN DE SEMILLAS Y PRIMEROS ESTADÍOS DEL CRECIMIENTO VEGETATIVO EN UNA MEZCLA DE ARENA Y DIFERENTES SUELOS DE SIERRA NEVADA.

4.9.1) OBJETIVOS

A la vista de los resultados obtenidos en el anterior experimento, en los que los valores de germinación de las semillas control fueron significativamente inferiores a los alcanzados por las mismas semillas sembradas en vermiculita, se planteó la posibilidad de que pudiera ser debido a las diferentes condiciones de periodicidad en cuanto a la temperatura, y/o la alternancia luz/oscuridad. No obstante, estas condiciones se consideran que podrían aproximarse a las del hábitat de las especies estudiadas, durante los primeros estadios de crecimiento, y por ello, se mantuvieron en este experimento. Otra posibilidad, pudiera derivarse de la textura de los suelos utilizados, dado que se tamizaron para eliminar la gran cantidad de materiales gruesos que contenían. Por ello, se repitió el experimento, en las mismas condiciones, pero mezclando el suelo tamizado con arena de cuarzo en proporción 4:1, y de este modo, contribuir a una mejor aireación del mismo, añadiendo en superficie una capa de perlita para evitar la evapotranspiración.

Los resultados de este experimento se muestran a continuación, comparándolos con los obtenidos en el ensayo precedente, habiéndose medido también los pesos secos de la parte aérea y radical, y la relación entre el peso de ambos.

4.9.2) MATERIAL Y MÉTODOS

Este segundo ensayo con distintos suelos, se diseñó siguiendo el mismo protocolo que el primer experimento (**Apartado 4.9.2**). Sin embargo, tal y como se ha comentado anteriormente, en este caso, una vez tamizados y esterilizados los sustratos, se depositó sobre cada "pot", una mezcla de 30 ml. de suelo y arena de cuarzo en una proporción de 4:1. Esta cantidad se regó con 5 ml. de agua destilada, enterrando posteriormente las semillas de las diferentes especies, las cuales se taparon con una pequeña cantidad de la mezcla anterior, a la que se añadió otra parte de perlita, hasta completar el volumen del "pot". La perlita es un mineral natural cuyo componente principal es el silicato de aluminio (33-35 %), utilizado para reducir la firmeza y mejorar el drenaje y la retención de humedad del suelo. Se regó nuevamente hasta comprobar que los granos de perlita quedaban empapados. Los tratamientos aplicados fueron los mismos que en el experimento anterior (ver **Apartado 4.8.2**). Periódicamente, se regaron todos los "pots" para reponer las pérdidas de agua.

Tabla 171. Propiedades físicas y químicas de una muestra de perlita expandida (Ext. Burés, 1997).

DENSIDADES	DENSIDAD APARENTE (DA)	0,12
	DENSIDAD RELATIVA (DR)	2,65
POROSIDAD Y RETENCIÓN DE AGUA (% VOL.)	ESPACIO POROSO TOTAL (EPT)	95,47
	CAPACIDAD ABSORCIÓN (CA)	74,40
	AGUA FÁCILMENTE DISPONIBLE (AFD)	5,13
	AGUA RESERVA (AR)	1,39
	AGUA DIFÍCILMENTE DISPONIBLE (ADD)	14,55
	MATERIA ORGÁNICA (% PESO)	0,0
	CE ₂₅ (1: 2,5 vol.)	0,01
CONTENIDO ELEMENTOS EXTRACTABLES (mg/l)	N	2
	P	3
	K	4
	Ca	190
	Mg	7

De la misma manera que en el experimento en vermiculita (**Apartado 4.8.2**), transcurridos los 60 días que duró el experimento, se hizo un recuento de las plántulas emergidas, y se extrajeron cuidadosamente del suelo. Una vez lavadas para eliminar los restos de tierra adheridos a las raíces, se secaron en una estufa a 80 °C durante 24 horas, y se anotó el peso seco como medida del crecimiento, tanto de la parte aérea como de la radical.

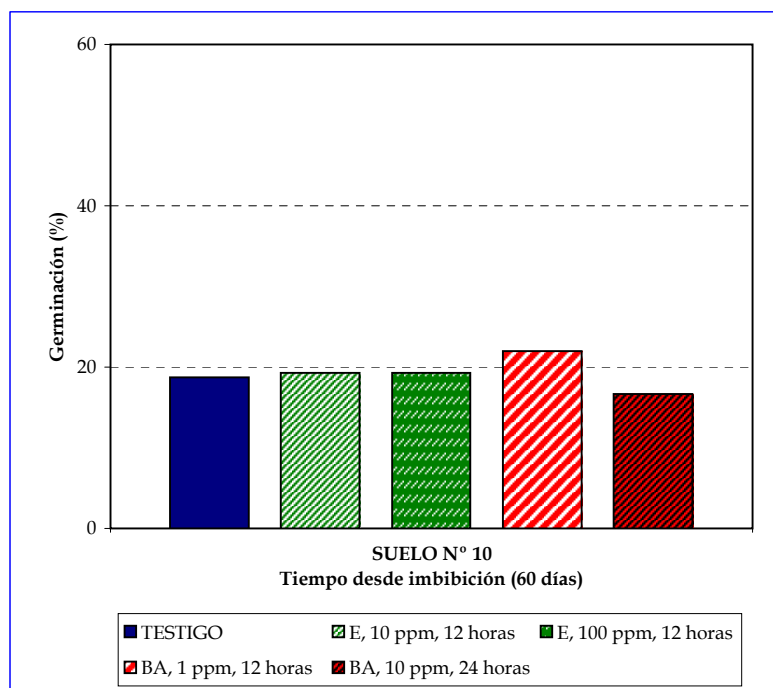
4.9.3) RESULTADOS

Figura 125. Efecto de la aplicación de los distintos tratamientos relacionados en la leyenda, sobre la germinación de semillas de *Genista versicolor* sembradas a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

Tabla 172. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Genista versicolor* sembradas en el suelo n° 10 a 15 °C (día) y 4 °C (noche)

Variables: PORCENTAJE / TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig,
Inter-grupos	73,086	4	18,271	,179	,947
Intra-grupos	2044,104	20	102,205		
Total	2117,190	24			

Tabla 173. Grado de germinación de semillas de *Genista versicolor* sembradas en el suelo n° 10 a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)
TESTIGO	18,7 ± 5,7 a
E, 10 ppm, 12 horas	19,3 ± 4,0 a
E, 100 ppm, 12 horas	19,3 ± 3,4 a
BA, 1 ppm, 12 horas	22,0 ± 5,1 a
BA, 10 ppm, 24 horas	16,7 ± 3,9 a

Cada valor es la media de cinco repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

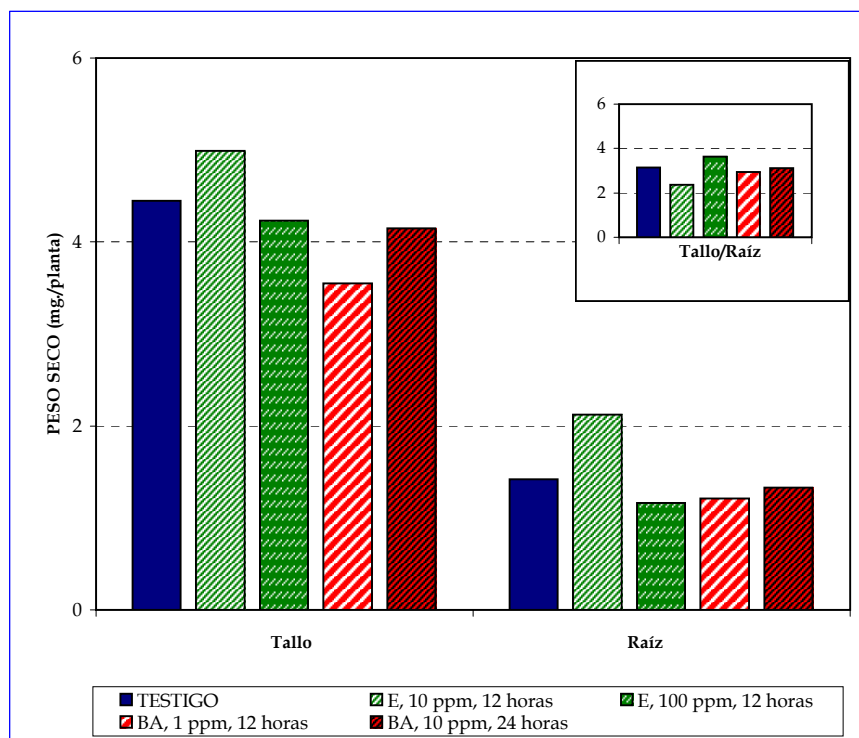


Figura 126. Peso seco y razón tallo/raíz de plántulas de *Genista versicolor*, germinadas en el suelo n° 10 con tratamientos según muestra la leyenda a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

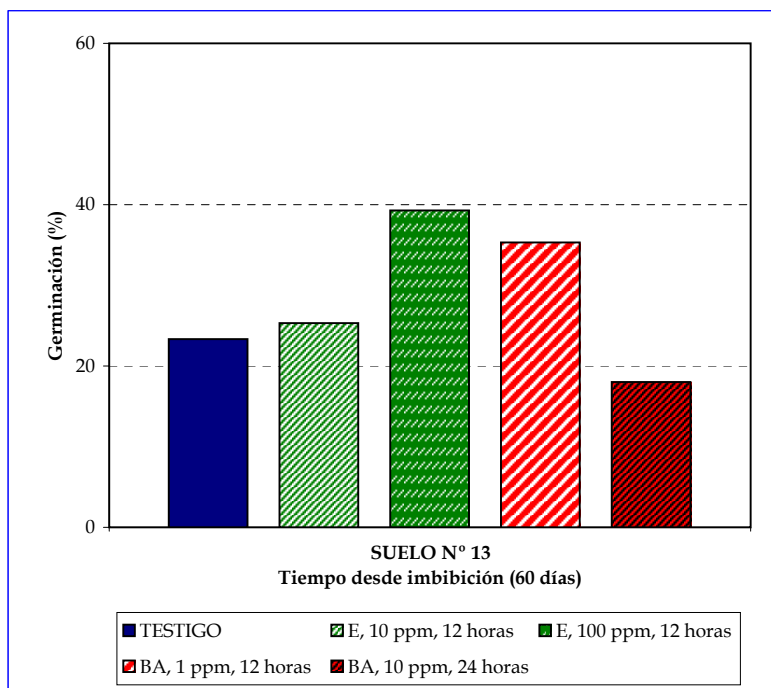


Figura 127. Efecto de la aplicación de los distintos tratamientos relacionados en la leyenda, sobre la germinación de semillas de *Genista versicolor* sembradas a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

Tabla 174. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Genista versicolor* sembradas en el suelo n° 13 a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

Variables: PORCENTAJE / TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig,
Inter-grupos	1556,038	4	389,009	3,679	,021
Intra-grupos	2114,860	20	105,743		
Total	3670,898	24			

Tabla 175. Grado de germinación de semillas de *Genista versicolor* sembradas en el suelo n° 13 a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)
TESTIGO	23,3 ± 4,9 b,c
E, 10 ppm, 12 horas	25,3 ± 3,9 a,b,c
E, 100 ppm, 12 horas	39,3 ± 4,3 a
BA, 1 ppm, 12 horas	35,3 ± 5,7 a,b
BA, 10 ppm, 24 horas	18,0 ± 3,9 c

Cada valor es la media de cinco repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

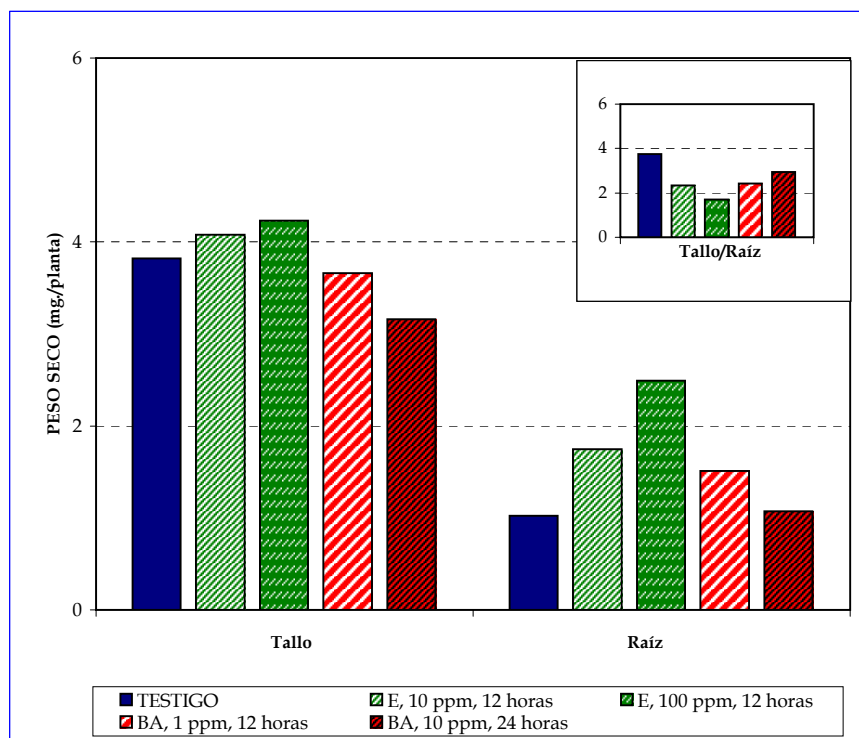


Figura 128. Peso seco y razón tallo/raíz de plántulas de *Genista versicolor*, germinadas en el suelo n° 13 con tratamientos según muestra la leyenda a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

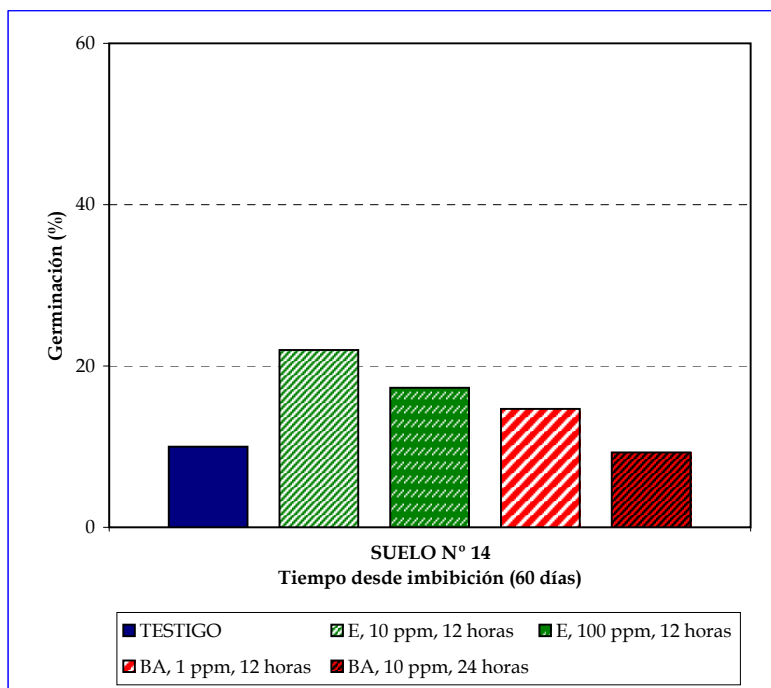


Figura 129. Efecto de la aplicación de los distintos tratamientos relacionados en la leyenda, sobre la germinación de semillas de *Genista versicolor* sembradas a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

Tabla 176. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Genista versicolor* sembradas en el suelo n° 14 a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

Variables: PORCENTAJE / TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig,
Inter-grupos	555,378	4	138,845	,933	,465
Intra-grupos	2977,172	20	148,859		
Total	3532,550	24			

Tabla 177. Grado de germinación de semillas de *Genista versicolor* sembradas en el suelo n° 14 a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)
TESTIGO	10,0 ± 4,9 a
E, 10 ppm, 12 horas	22,0 ± 3,9 a
E, 100 ppm, 12 horas	17,3 ± 4,3 a
BA, 1 ppm, 12 horas	14,7 ± 5,7 a
BA, 10 ppm, 24 horas	9,3 ± 3,9 a

Cada valor es la media de cinco repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

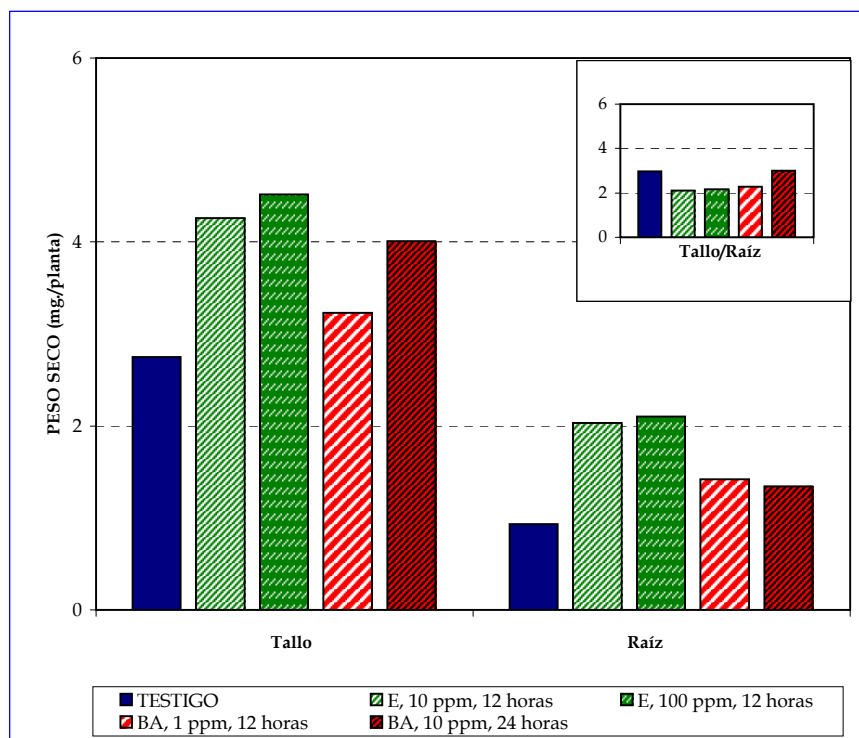


Figura 130. Peso seco y razón tallo/raíz de plántulas de *Genista versicolor*, germinadas en el suelo n° 14 con tratamientos según muestra la leyenda a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

1) SUELO N° 10

Los resultados de la siembra de semillas de *Genista* obtenidos en este sustrato, muestran una gran homogeneidad (**Figura 125**), con porcentajes de germinación en torno al 20 % para todos los tratamientos (**Tabla 173**). Esta igualdad provoca que, estadísticamente, no haya diferencias significativas. Con relación al crecimiento de las plántulas (**Figura 126**), éste sólo se ve favorecido, tanto en su parte aérea como en la radical, por la aplicación del *Ethrel*, 10 ppm, 12 horas, cuyos valores están por encima del resto de tratamientos, mostrando, además, la menor relación tallo/raíz de entre todos ellos, incluso inferior a la del *Testigo*.

2) SUELO N° 13

En este suelo, los distintos tratamientos aplicados a las semillas de *Genista versicolor* al igual que el *Testigo* (**Figura 127**), presentan porcentajes de germinación superiores a los alcanzados en el suelo n° 10 (**Figura 125**). A excepción del pretratamiento con *Benciladenina*, 10 ppm, 24 horas, el resto está por encima del valor obtenido por las semillas *Testigo*, si bien, solamente la aplicación de *Ethrel*, 100 ppm, 12 horas, que mejora al control en un 68 %, presenta diferencias estadísticamente significativas respecto a él (**Tabla 175**). Precisamente, este tratamiento, es el que muestra un mayor crecimiento, tanto de la parte aérea como de la radical, superando, en el caso de la raíz, en más del doble los valores del *Testigo* (**Figura 128**). También el crecimiento de la parte radical del resto de tratamientos es mayor que el del *Testigo*, aunque no así la parte aérea de aquellas pretratadas con *Benciladenina*. No obstante, todos los tratamientos presentan una relación tallo/raíz inferior a la obtenida por las plántulas control, en especial el tratamiento con *Ethrel*, 100 ppm, 12 horas, que presenta un valor mitad del que tienen las plántulas *Testigo*.

3) SUELO N° 14

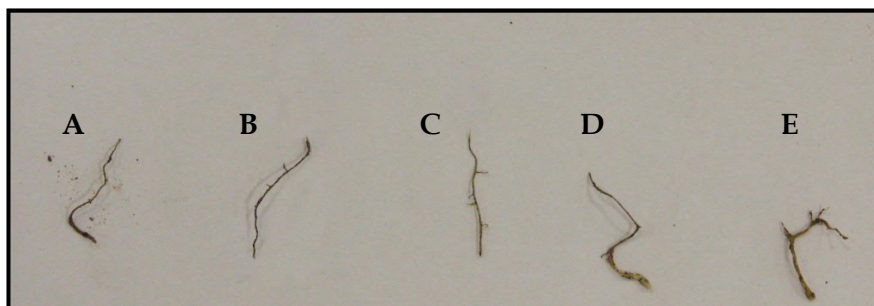
En este suelo (**Figura 129**), las semillas sin pretratar germinan, aproximadamente, la mitad que en los otros dos suelos, y a pesar de que los dos pretratamientos con *Ethrel*, 10 y 100 ppm, 12 horas, superan, en un 120 % y un 73 %, respectivamente, los porcentajes de germinación del *Testigo*, no tienen significación estadística (**Tabla 177**). Al igual que en los otros dos sustratos ensayados, el tratamiento con *Benciladenina*, 10 ppm, 24 horas, obtiene peores resultados que éste (**Figura 130**). En este suelo, hay que destacar que los cuatro tratamientos con fitorreguladores, mejoran el crecimiento alcanzado por el *Testigo*, tanto en la parte aérea como en la radical, especialmente los valores de peso seco (mg./planta), alcanzados por los dos pretratamientos con *Ethrel*, mostrando, igualmente ambos, los menores índices tallo/raíz (**Figura 130**).

Foto 23. Tallos de plántulas de *Genista versicolor* desarrolladas en suelo con distintos pretratamientos.



A: TESTIGO; B: BA, 1 ppm, 12 h; C: BA, 10 ppm, 24 h; D: E, 10 ppm, 12 h; E: E, 100 ppm, 12 h.

Foto 24. Raíces de plántulas de *Genista versicolor* desarrolladas en suelo con distintos pretratamientos.



A: TESTIGO; B: BA, 1 ppm, 12 h; C: BA, 10 ppm, 24 h; D: E, 10 ppm, 12 h; E: E, 100 ppm, 12 h.

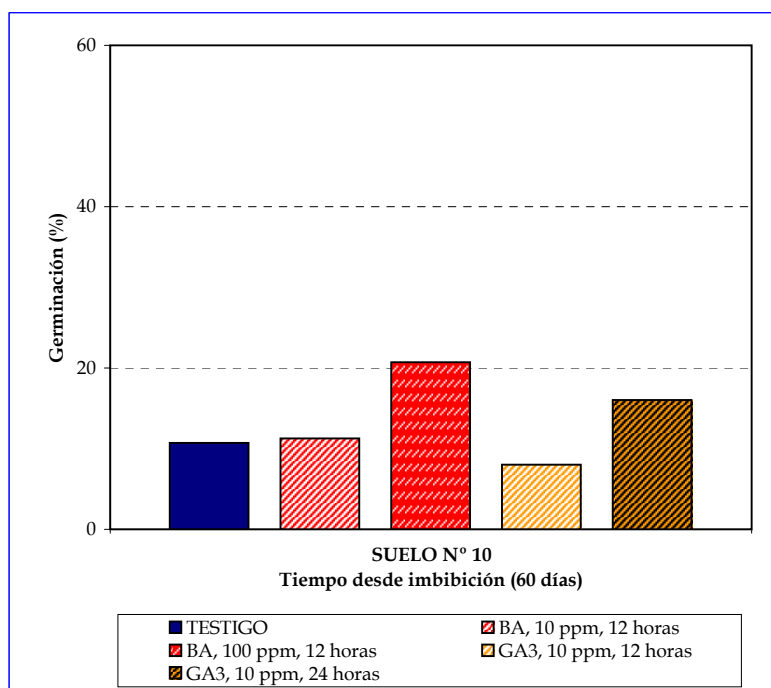


Figura 131. Efecto de la aplicación de los distintos tratamientos relacionados en la leyenda, sobre la germinación de semillas de *Hormathophylla spinosa* sembradas a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

Tabla 178. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Hormathophylla spinosa* sembradas en el suelo n° 10 a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

Variables: PORCENTAJE / TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig,
Inter-grupos	500,714	4	125,178	3,016	,042
Intra-grupos	829,964	20	41,498		
Total	1330,678	24			

Tabla 179. Grado de germinación de semillas de *Hormathophylla spinosa* sembradas en el suelo n° 10 a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)
TESTIGO	10,7 ± 3,4 b
BA, 10 ppm, 12 horas	11,3 ± 2,5 b
BA, 100 ppm, 12 horas	20,7 ± 2,7 a
GA3, 10 ppm, 12 horas	8,0 ± 3,3 b
GA3, 10 ppm, 24 horas	16,0 ± 2,4 a,b

Cada valor es la media de cinco repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

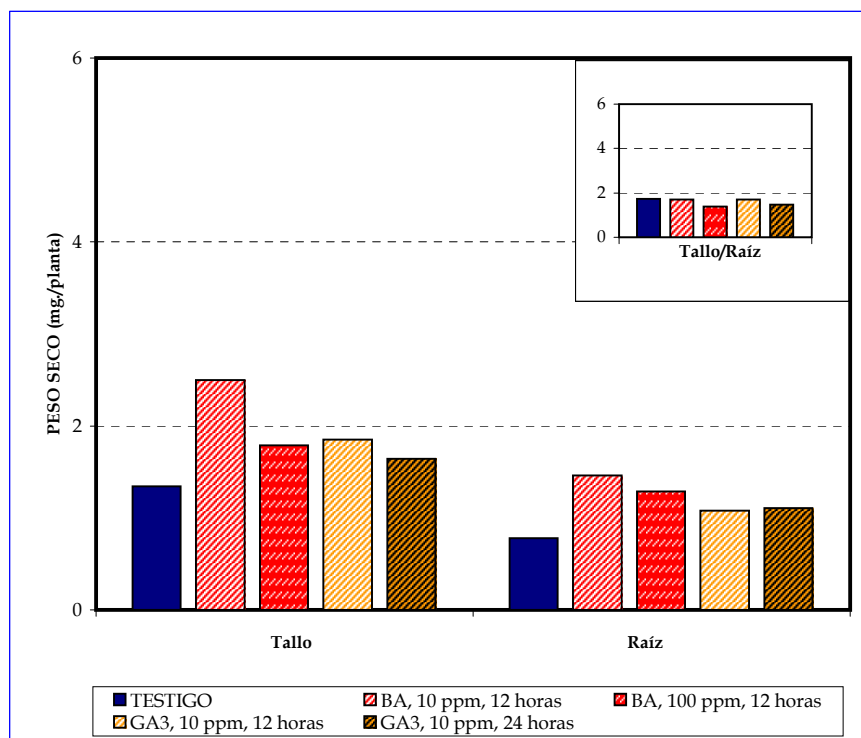


Figura 132. Peso seco y razón tallo/raíz de plántulas de *Hormathophylla spinosa*, germinadas en el suelo n° 10 con tratamientos según muestra la leyenda a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

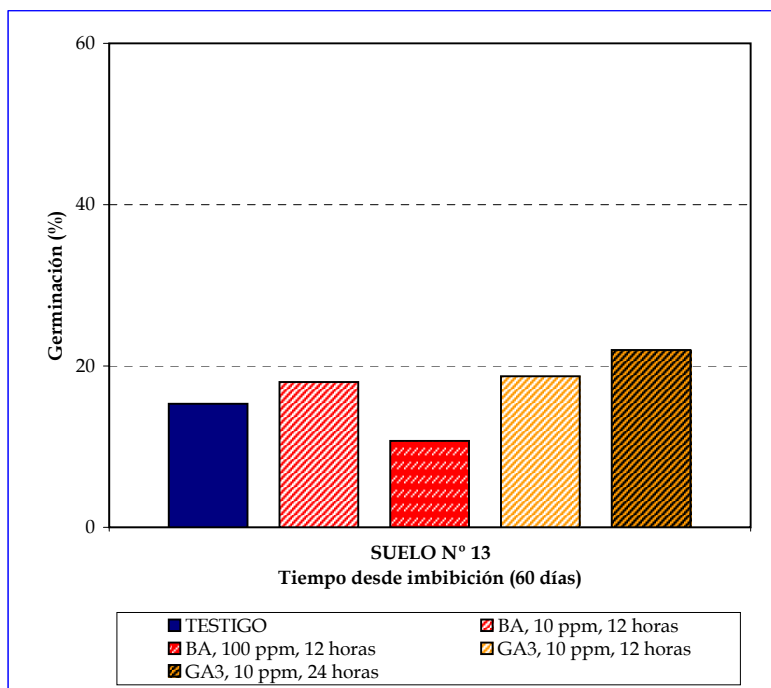


Figura 133. Efecto de la aplicación de los distintos tratamientos relacionados en la leyenda, sobre la germinación de semillas de *Hormathophylla spinosa* sembradas a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

Tabla 180. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Hormathophylla spinosa* sembradas en el suelo n° 13 a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

Variables: PORCENTAJE / TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig,
Inter-grupos	359,086	4	89,772	,679	,614
Intra-grupos	2642,948	20	132,147		
Total	3002,034	24			

Tabla 181. Grado de germinación de semillas de *Hormathophylla spinosa* sembradas en el suelo n° 13 a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)
TESTIGO	15,3 ± 2,9 a
BA, 10 ppm, 12 horas	18,0 ± 4,4 a
BA, 100 ppm, 12 horas	10,7 ± 3,4 a
GA3, 10 ppm, 12 horas	18,7 ± 8,3 a
GA3, 10 ppm, 24 horas	22,0 ± 4,9 a

Cada valor es la media de cinco repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

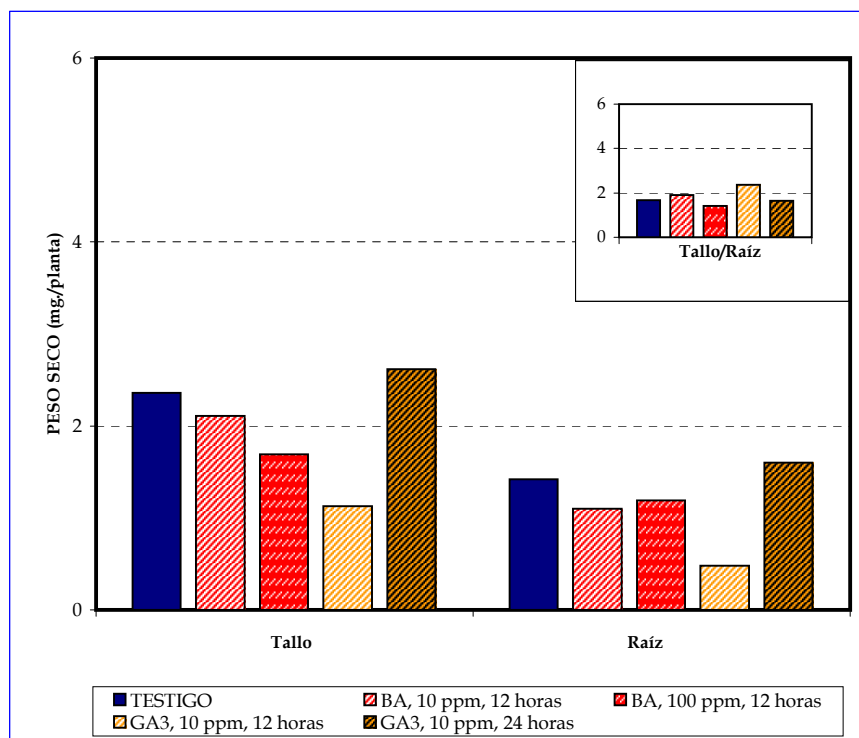


Figura 134. Peso seco y razón tallo/raíz de plántulas de *Hormathophylla spinosa*, germinadas en el suelo n° 13 con tratamientos según muestra la leyenda a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

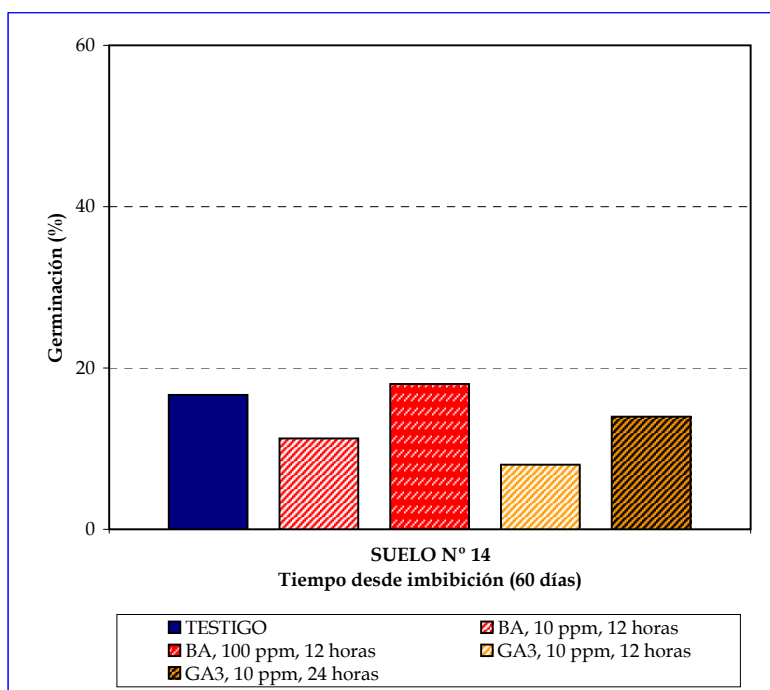


Figura 135. Efecto de la aplicación de los distintos tratamientos relacionados en la leyenda, sobre la germinación de semillas de *Hormathophylla spinosa* sembradas a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

Tabla 182. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Hormathophylla spinosa* sembradas en el suelo n° 14 a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

Variables: PORCENTAJE / TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig,
Inter-grupos	326,756	4	81,689	,806	,536
Intra-grupos	2026,144	20	101,307		
Total	2352,900	24			

Tabla 183. Grado de germinación de semillas de *Hormathophylla spinosa* sembradas en el suelo n° 14 a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)
TESTIGO	16,7 ± 5,4 a
BA, 10 ppm, 12 horas	11,3 ± 3,9 a
BA, 100 ppm, 12 horas	18,0 ± 3,9 a
GA3, 10 ppm, 12 horas	8,0 ± 2,5 a
GA3, 10 ppm, 24 horas	14,0 ± 6,0 a

Cada valor es la media de cinco repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

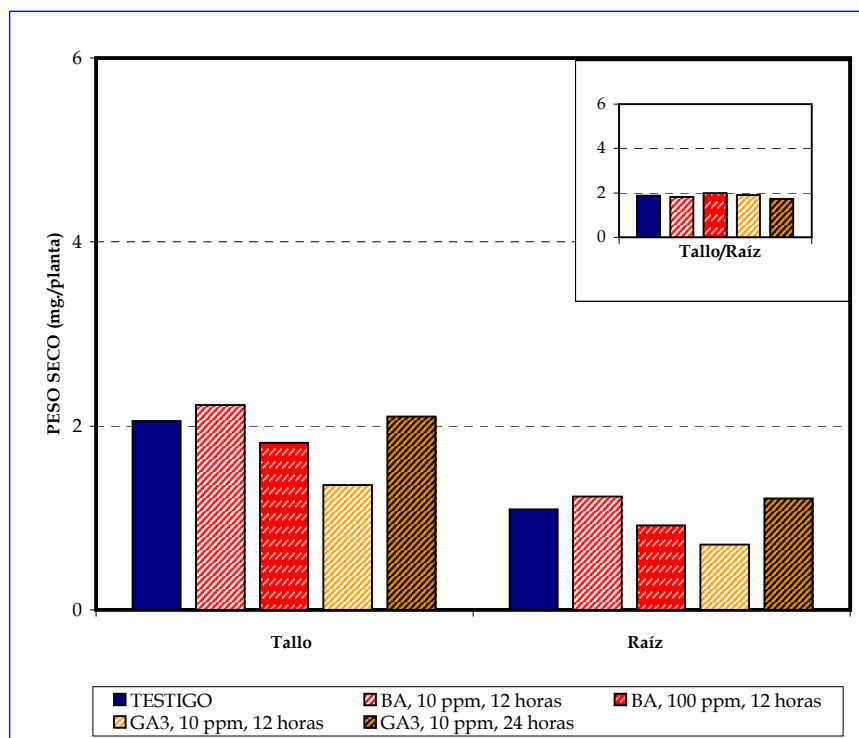


Figura 136. Peso seco y razón tallo/raíz de plántulas de *Hormathophylla spinosa*, germinadas en el suelo n° 14 con tratamientos según muestra la leyenda a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

1) SUELO N° 10

La **Figura 131**, muestra el grado de germinación de semillas de *Hormathophylla* transcurridos 2 meses desde su puesta en imbibición en este sustrato. Los datos obtenidos reflejan, que las semillas *Testigo*, apenas germinan algo más que las del anterior experimento en el mismo suelo (**Figura 116; Tabla 154**), y en este caso, son los pretratamientos con *Benciladenina*, 100 ppm, 12 horas y *Ácido Giberélico*, 10 ppm, 24 horas, los que ofrecen un mejor comportamiento, con unos porcentajes finales de casi el 21 % en el primer caso (95 % superior al control), y 16 % en el segundo (49 % sobre el control), aunque únicamente es estadísticamente significativo el primero de ellos (**Tabla 179**). No obstante, si se observa el gráfico de crecimiento expresado en función del peso seco (**Figura 132**), se puede comprobar cómo los cuatro tratamientos experimentados con reguladores del crecimiento, superan los valores alcanzados por el *Testigo*, datos indicativos del mayor grado de desarrollo vegetativo de las plántulas pretratadas, y destacando, los conseguidos por la *Benciladenina*, 10 ppm, 12 horas, tanto en la parte aérea como en la radical, que, prácticamente, doblan al control. Incluso el tratamiento con *Ácido Giberélico*, 10 ppm, 12 horas, que en los datos de germinación (**Figura 131; Tabla 179**) aparece por debajo del *Testigo*, supera a éste en el crecimiento. Además, aunque ligeramente, la relación tallo/raíz es más baja con *Benciladenina*, 100 ppm, 12 horas (**Figura 132**).

2) SUELO N° 13

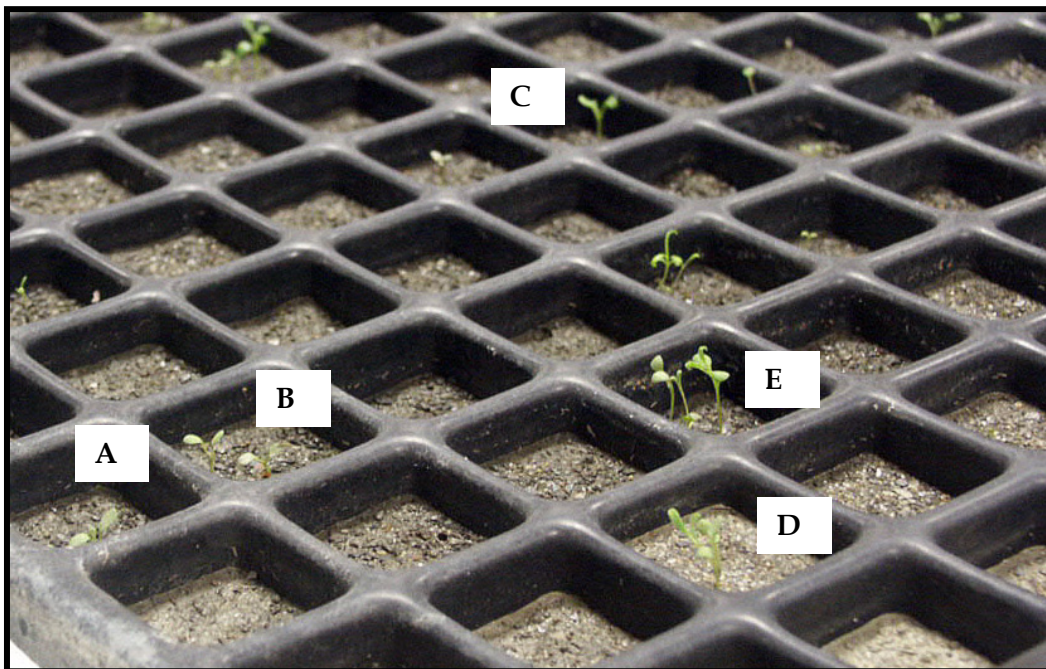
Los resultados de germinación obtenidos en este suelo (**Figura 133**), no ofrecen diferencias estadísticas entre ninguno de los tratamientos (**Tabla 181**). A pesar de ello, se puede destacar, en primer lugar, que el *Testigo* germina un 50 % más que en el suelo n° 10, y por otra parte, desde el punto de vista del grado de germinación, tanto las semillas germinadas con *Giberelinas* como con *Benciladenina*, 10 ppm, 12

horas, superan a las *Testigo*, sobre todo, las pretratadas con *Ácido Giberélico*, 10 ppm, durante 24 horas, que lo hacen en un 43 %. Esta diferencia del *Ácido Giberélico* respecto al *Testigo*, aunque no es tan considerable como la obtenida en el sustrato anterior por la *Benciladenina* (**Figura 131; Tabla 179**), sí se hace más apreciable cuando se observa el gráfico de crecimiento de las plántulas (**Figura 134**), ya que es el único de los pretratamientos que alcanza mayor valor de peso seco que el *Testigo*, tanto en la parte aérea como en la radical. Es también destacable el resultado que muestra el pretratamiento con *Ácido Giberélico*, 10 ppm, 12 horas, que, si bien presenta un mayor grado de germinación que las semillas control (**Tabla 181**), no sucede lo mismo con el crecimiento, el cuál es muy inferior al de éste, y por otra parte, es el que presenta una relación tallo raíz más elevada (**Figura 134**).

3) SUELO N° 14

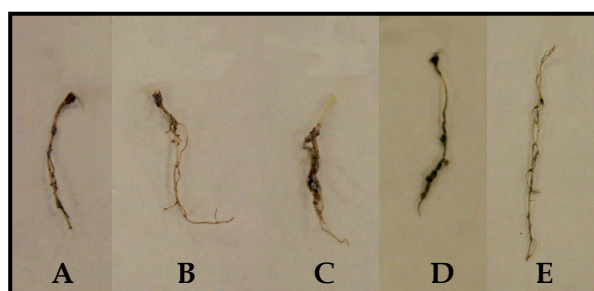
Al igual que ocurrió con el suelo n° 13 (**Figura 133; Tabla 181**), en este sustrato tampoco hay ningún tratamiento que destaque estadísticamente sobre el resto (**Figura 135; Tabla 183**). Las semillas sin ningún tipo de pretratamiento, son las que presentan un mayor grado de germinación en los tres suelos estudiados, y solamente las semillas pretratadas con *Benciladenina*, 100 ppm, 12 horas, superan la germinación del *Testigo*, aunque lo hacen por escasamente un 7 % (**Tabla 183**). Esta homogeneidad de resultados, también es apreciable en el gráfico del peso seco (**Figura 136**), donde sólo se aprecian ciertas diferencias de los distintos tratamientos respecto a las plántulas experimentadas con *Ácido Giberélico*, 10 ppm, 12 horas, cuyos valores de crecimiento, tanto en el tallo como en la raíz, están sensiblemente por debajo de los demás. Esta igualdad también se ve plasmada en el gráfico de la relación tallo/raíz (**Figura 136**), en el cuál los índices de todos los tratamientos prácticamente son idénticos.

Foto 25. Tallos de plántulas de *Hormathophylla spinosa* desarrolladas en suelo con distintos pretratamientos.



A: TESTIGO; B: BA, 10 ppm, 12 h; C: BA, 100 ppm, 12 h; D: GA₃, 10 ppm, 12 h; E: GA₃, 10 ppm, 24 h.

Foto 26. Raíces de plántulas de *Hormathophylla spinosa* desarrolladas en suelo con distintos pretratamientos.



A: TESTIGO; B: BA, 10 ppm, 12 h; C: BA, 100 ppm, 12 h; D: GA₃, 10 ppm, 12 h; E: GA₃, 10 ppm, 24 h.

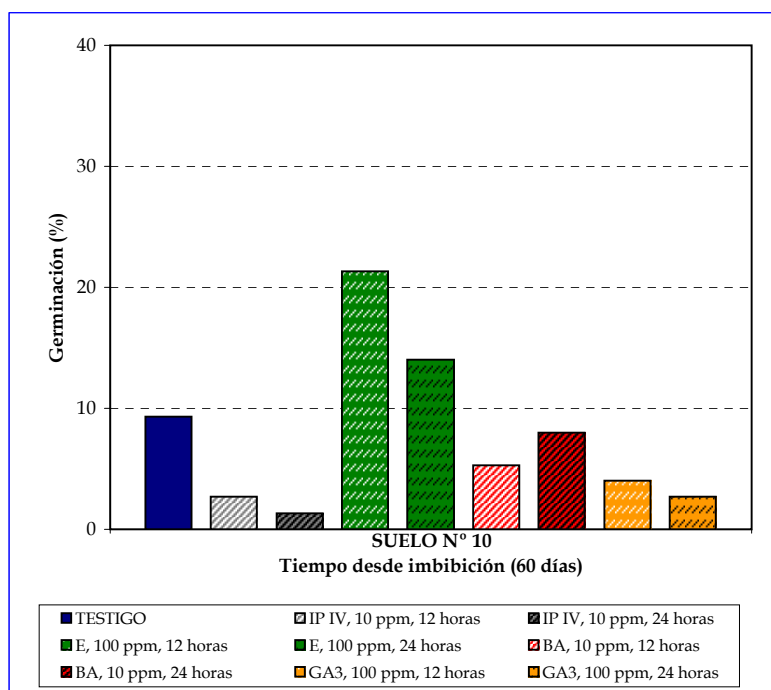


Figura 137. Efecto de la aplicación de los distintos tratamientos relacionados en la leyenda, sobre la germinación de semillas de *Reseda complicata* sembradas a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

Tabla 184. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Reseda complicata* sembradas en el suelo n° 10 a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

Variables: PORCENTAJE / TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	1696,220	8	212,028	3,142	,008
Intra-grupos	2429,300	36	67,481		
Total	4125,520	44			

Tabla 185. Grado de germinación de semillas de *Reseda complicata* sembradas en el suelo n° 10 a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)
TESTIGO	9,3 ± 6,2 b,c
IP IV, 10 ppm, 12 horas	2,7 ± 2,7 b,c
IP IV, 10 ppm, 24 horas	1,3 ± 1,3 c
E, 100 ppm, 12 horas	21,3 ± 1,3 a
E, 100 ppm, 24 horas	14,0 ± 5,4 a,b
BA, 10 ppm, 12 horas	5,3 ± 6,1 b,c
BA, 10 ppm, 24 horas	8,0 ± 4,4 b,c
GA3, 100 ppm, 12 horas	4,0 ± 2,7 b,c
GA3, 100 ppm, 24 horas	2,7 ± 2,7 b,c

Cada valor es la media de cinco repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

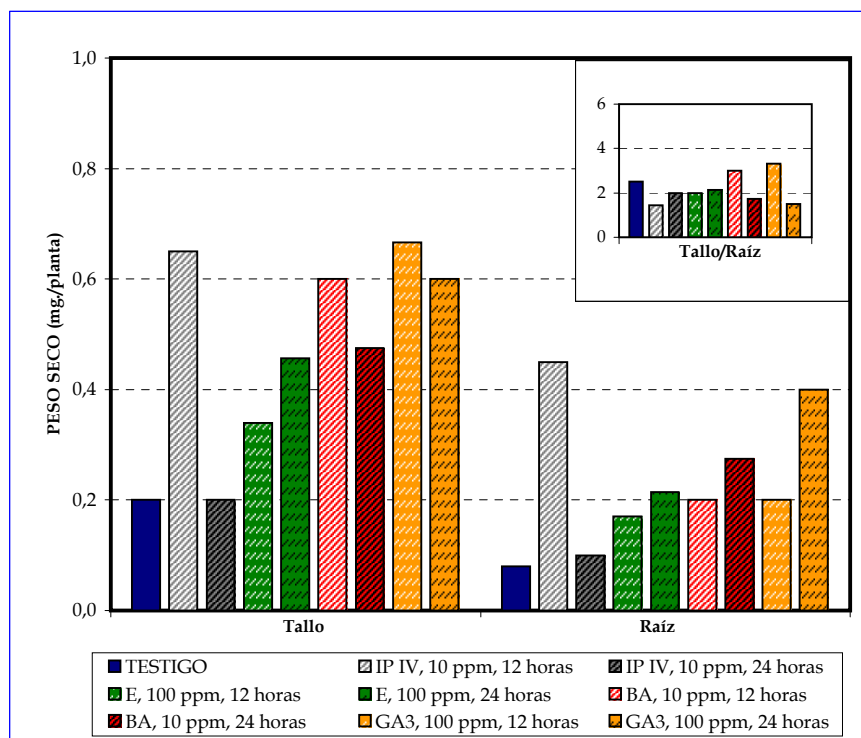


Figura 138. Peso seco y razón tallo/raíz de plántulas de *Reseda complicata*, germinadas en el suelo n° 10 con tratamientos según muestra la leyenda a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

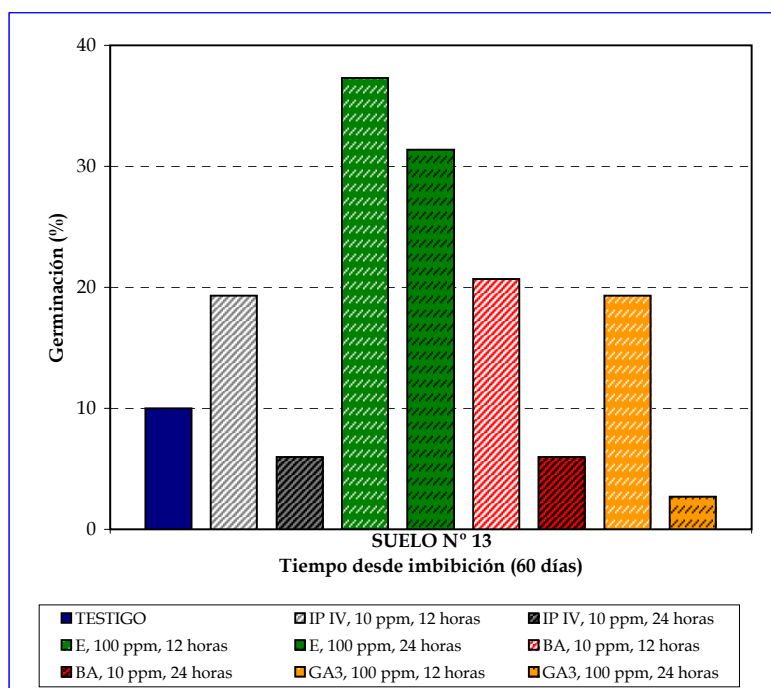


Figura 139. Efecto de la aplicación de los distintos tratamientos relacionados en la leyenda, sobre la germinación de semillas de *Reseda complicata* sembradas a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

Tabla 186. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Reseda complicata* sembradas en el suelo n° 13 a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

Variables: PORCENTAJE / TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	5696,164	8	712,021	5,428	,000
Intra-grupos	4722,412	36	131,178		
Total	10418,576	44			

Tabla 187. Grado de germinación de semillas de *Reseda complicata* sembradas en el suelo n° 13 a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)
TESTIGO	10,0 ± 6,2 c,d
IP IV, 10 ppm, 12 horas	19,3 ± 3,4 b,c
IP IV, 10 ppm, 24 horas	6,0 ± 2,7 c,d
E, 100 ppm, 12 horas	37,3 ± 7,5 a
E, 100 ppm, 24 horas	31,4 ± 7,9 a,b
BA, 10 ppm, 12 horas	20,7 ± 5,2 b,c
BA, 10 ppm, 24 horas	6,0 ± 4,0 c,d
GA3, 100 ppm, 12 horas	19,3 ± 6,9 b,c
GA3, 100 ppm, 24 horas	2,7 ± 1,6 d

Cada valor es la media de cinco repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

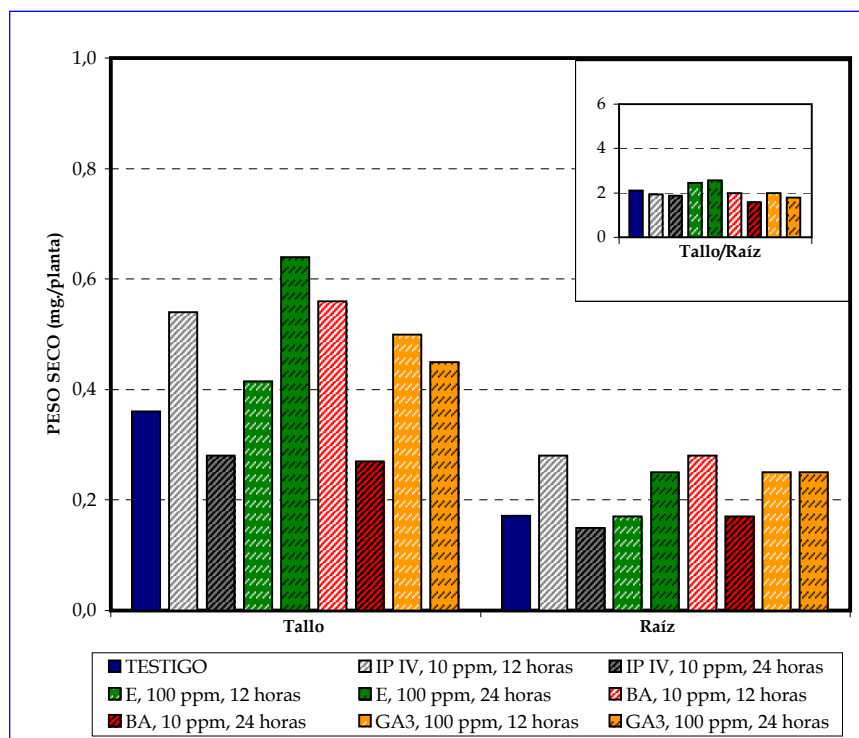


Figura 140. Peso seco y razón tallo/raíz de plántulas de *Reseda complicata*, germinadas en el suelo n° 13 con tratamientos según muestra la leyenda a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

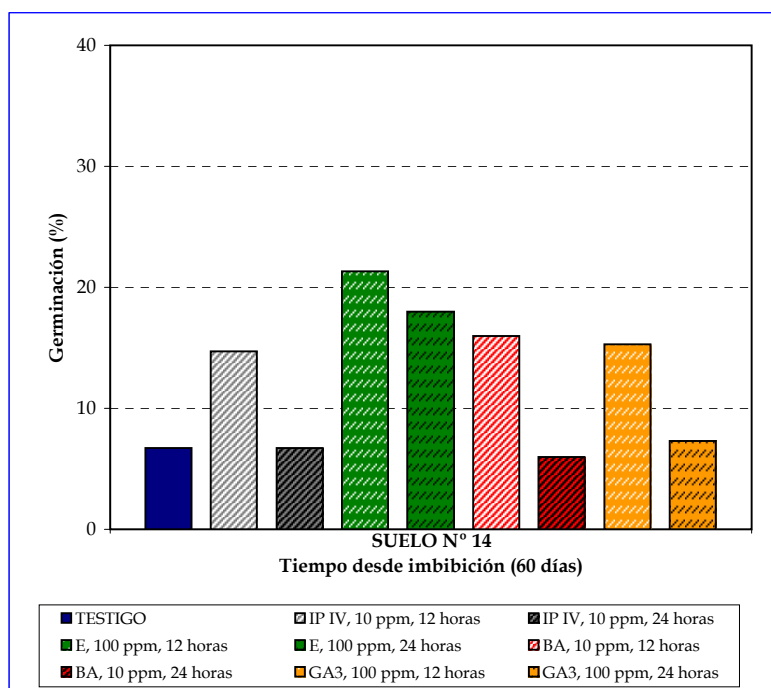


Figura 141. Efecto de la aplicación de los distintos tratamientos relacionados en la leyenda, sobre la germinación de semillas de *Reseda complicata* sembradas a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

Tabla 188. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Reseda complicata* sembradas en el suelo n° 14 a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

Variables: PORCENTAJE / TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	1348,628	8	168,579	2,914	,013
Intra-grupos	2082,684	36	57,852		
Total	3431,312	44			

Tabla 189. Grado de germinación de semillas de *Reseda complicata* sembradas en el suelo n° 14 a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)
TESTIGO	6,7 ± 3,7 c
IP IV, 10 ppm, 12 horas	14,7 ± 4,9 a,b,c
IP IV, 10 ppm, 24 horas	6,7 ± 3,7 c
E, 100 ppm, 12 horas	21,3 ± 2,5 a
E, 100 ppm, 24 horas	18,0 ± 3,3 a,b
BA, 10 ppm, 12 horas	16,0 ± 2,7 a,b,c
BA, 10 ppm, 24 horas	6,0 ± 4,0 c
GA3, 100 ppm, 12 horas	15,3 ± 2,9 a,b,c
GA3, 100 ppm, 24 horas	7,3 ± 2,2 b,c

Cada valor es la media de cinco repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

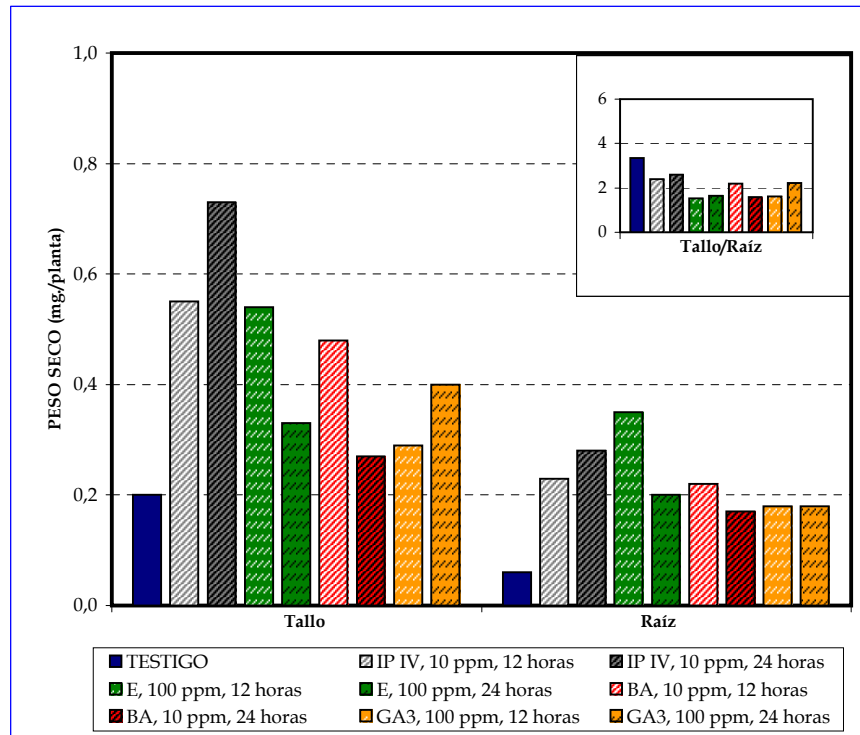


Figura 142. Peso seco y razón tallo/raíz de plántulas de *Reseda complicata*, germinadas en el suelo n° 14 con tratamientos según muestra la leyenda a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

1) SUELO N° 10

En este experimento, se puede observar cómo la tendencia que siguen el conjunto de tratamientos aplicados es a disminuir el grado de germinación si se comparan con el experimento n° 9 (**Figuras 137 y 119**) si bien, en el caso del *Testigo*, éste porcentaje aumenta ligeramente (un 6 % más) (**Tablas 185 y 160**). Entre los reguladores del crecimiento, sólo son representativos los porcentajes alcanzados por los dos tratamientos con *Ethrel*, sobre todo, el experimentado a una concentración de 100 ppm, durante 12 horas, ya que, además de superar en un 129 % a las semillas *Testigo*, presenta diferencias estadísticas significativas respecto al resto de fitorreguladores (**Tabla 175**). No obstante, es también un dato apreciable el que ninguno de los demás tratamientos, alcance los valores del *Testigo*, presentando las semillas imbibidas en *Inabarplant* y en *Giberelinas* una fuerte inhibición. Sin embargo, estos datos contrastan con los obtenidos para el crecimiento de las plántulas en función del peso seco (**Figura 138**), en los que se observa cómo todos los tratamientos igualan o superan, tanto en la parte aérea como en la radical, los valores logrados por el *Testigo*. Respecto al crecimiento del tallo, algunos de éstos, como *Inabarplant*, 10 ppm, 12 horas, *Benciladenina*, 10 ppm, 12 horas, o las dos *Giberelinas*, triplican el peso del tallo de las plántulas control, diferencias que son aún más notables en el caso de la raíz (**Figura 138**). Sin embargo, aunque las semillas pretratadas con *Ethrel* obtenían los porcentajes de germinación más altos en este suelo (**Tabla 185**), el crecimiento de las plántulas no es tan relevante como el de otros tratamientos (**Figura 138**).

2) SUELO N° 13

Los resultados obtenidos por las semillas de *Reseda* germinadas en el sustrato n° 13, ponen de manifiesto una mejora respecto al suelo n° 10 (**Figura 139**), de forma, que a

excepción de los tratamientos con *Benciladenina*, 10 ppm, 24 horas y *Ácido Giberélico*, 100 ppm, 24 horas, el resto aumenta notablemente los porcentajes de germinación (**Tabla 187**). De nuevo, al igual que en el sustrato anterior, es el *Ethrel*, 100 ppm, tanto a 12 como a 24 horas el fitorregulador que presenta mayores grados germinativos, con diferencias respecto al *Testigo*, del 273 % y del 214 %, respectivamente, lo que supone, además, significación estadística (**Tabla 187**). También destacan los tratamientos con *Inabarplant*, 10 ppm, 12 horas, *Benciladenina*, 10 ppm, 12 horas y *Ácido Giberélico*, 100 ppm, 12 horas, que, si bien sus porcentajes de germinación en el sustrato n° 10 eran inferiores a los del *Testigo* (**Figura 137; Tabla 185**), en este suelo los tres lo superan ampliamente, aunque no con diferencias estadísticas (**Tabla 187**). Atendiendo al gráfico de crecimiento (**Figura 140**), se puede comprobar cómo, tanto en lo que respecta al tallo como a la raíz, salvo en algunos casos en que los valores del *Testigo* superan los de los tratamientos con reguladores del crecimiento, las plántulas se ven favorecidas por la aplicación de estos fitorreguladores. No se aprecian grandes diferencias en el gráfico de la relación tallo/raíz, presentando valores similares el conjunto de tratamientos, aunque es de resaltar que tan sólo en este suelo, y para el caso de los dos tratamientos con *Ethrel*, esta relación supera al valor del *Testigo* (**Figura 140**).

3) SUELO N° 14

Los datos de germinación de las semillas de *Reseda complicata* resultantes de la siembra en el sustrato n° 14 (**Figura 141**), muestran nuevamente la tendencia ya observada en los otros dos suelos, en la que los tratamientos con *Ethrel* son los de mayor porcentaje de germinación, y los únicos que ofrecen diferencias estadísticas significativas respecto al *Testigo* que, en este caso, es el que germina menos de los tres suelos utilizados (**Tabla 189**). También destacan sobre éste, otros tratamientos, como *Inabarplant*, 10 ppm, 12 horas, *Benciladenina*, 10 ppm, 12 horas o *Ácido Giberélico*,

100 ppm, 12 horas, aunque sin diferencias tan acusadas como las que manifiesta el *Ethrel*. Sin embargo, casi en todos los casos, los porcentajes de germinación de las semillas sembradas en este sustrato, son inferiores a los obtenidos en el suelo n° 13 (**Figura 139; Tabla 187**). Los datos de crecimiento en función del peso seco (**Figura 142**), muestran cómo las plántulas que alcanzan un mayor desarrollo en su parte aérea, son las pretratadas con *Inabarplant*, 10 ppm, 24 horas, mientras que en la raíz lo son las imbibidas en *Ethrel*, 100 ppm, 12 horas. No obstante, en este sustrato se puede destacar el hecho de que todos los tratamientos con fitorreguladores superan, tanto en el tallo como en la raíz, los valores alcanzados por el *Testigo*, y especialmente en esta última, donde las diferencias que obtiene los distintos tratamientos respecto al mismo son notables. Asimismo, todos los reguladores del crecimiento experimentados muestran una relación tallo/raíz menor a la del *Testigo* (**Figura 142**).

Foto 27. Plántulas de *Reseda complicata* desarrolladas en suelo con distintos pretratamientos, según muestra la leyenda.



A: TESTIGO; B: IP IV, 10 ppm, 12 h; C: IP IV, 10 ppm, 24 h; D: E, 100 ppm, 12 h; E: E, 100 ppm, 24 h

F: BA, 10 ppm, 12 h; G: BA, 10 ppm, 24 h; H: GAs, 100 ppm, 12 h.; I: GAs, 100 ppm, 24 h.

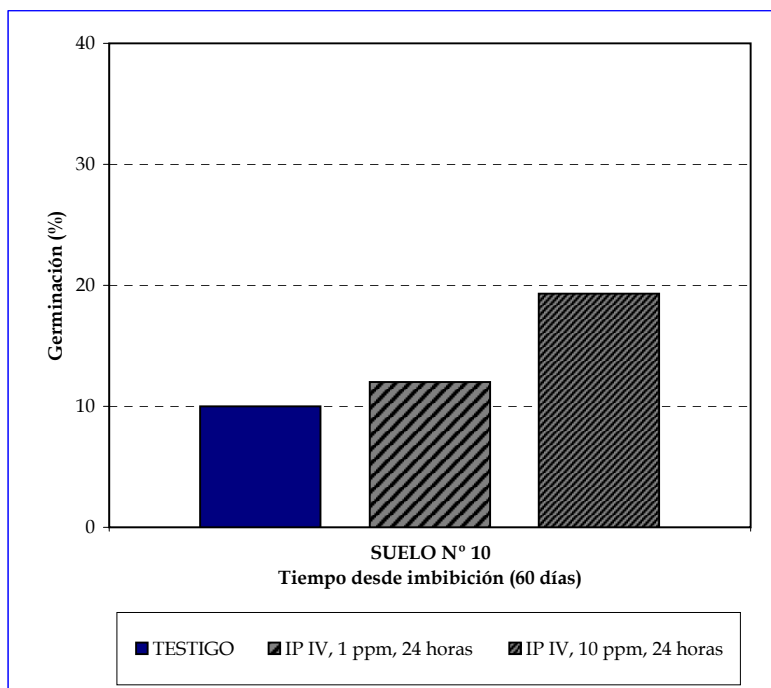


Figura 143. Efecto de la aplicación de los distintos tratamientos relacionados en la leyenda, sobre la germinación de semillas de *Thymus serpylloides* sembradas a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

Tabla 190. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Thymus serpylloides* sembradas en el suelo n° 10 a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

Variables: PORCENTAJE/TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig,
Inter-grupos	241,852	2	120,926	1,724	,220
Intra-grupos	841,832	12	70,153		
Total	1083,684	14			

Tabla 191. Grado de germinación de semillas de *Thymus serpylloides* sembradas en el suelo n° 10 a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)
TESTIGO	10,0 ± 1,5 a
IP IV, 1 ppm, 24 horas	12,0 ± 3,9 a
IP IV, 10 ppm, 24 horas	19,3 ± 5,0 a

Cada valor es la media de cinco repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

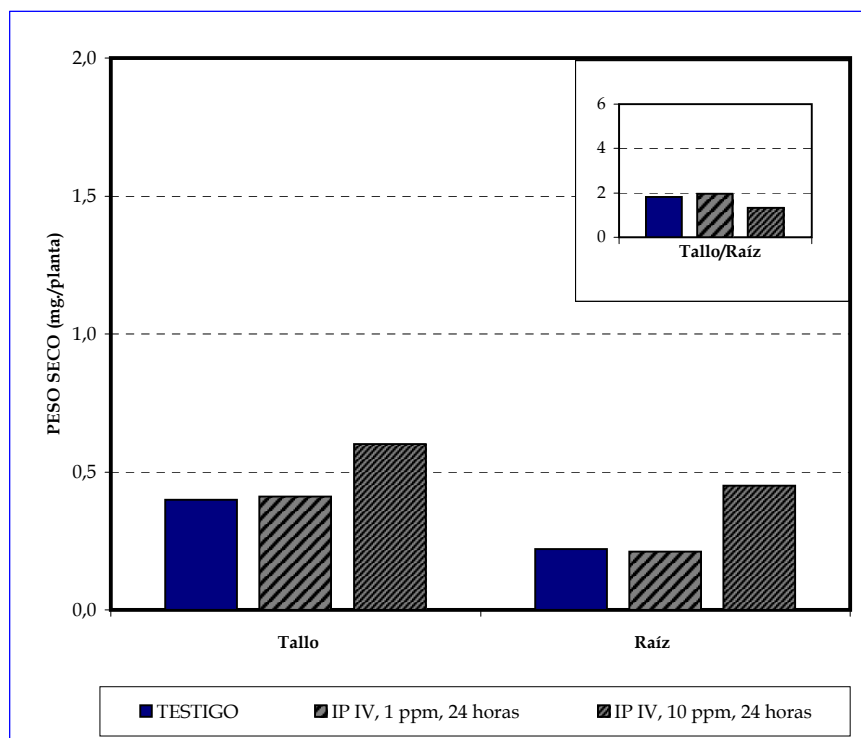


Figura 144. Peso seco y razón tallo/raíz de plántulas de *Thymus serpylloides*, germinadas en el suelo n° 10 con tratamientos según muestra la leyenda a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

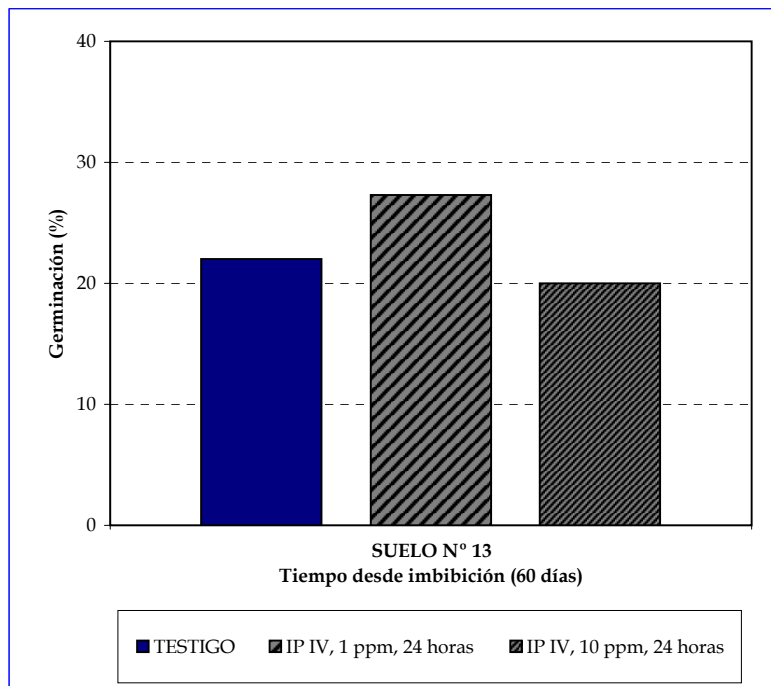


Figura 145. Efecto de la aplicación de los distintos tratamientos relacionados en la leyenda, sobre la germinación de semillas de *Thymus serpylloides* sembradas a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

Tabla 192. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Thymus serpylloides* sembradas en el suelo n° 13 a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

Variables: PORCENTAJE/TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig,
Inter-grupos	142,521	2	71,261	,385	,689
Intra-grupos	2222,316	12	185,193		
Total	2364,837	14			

Tabla 193. Grado de germinación de semillas de *Thymus serpylloides* sembradas en el suelo n° 13 a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)
TESTIGO	22,0 ± 3,9 a
IP IV, 1 ppm, 24 horas	27,3 ± 5,4 a
IP IV, 10 ppm, 24 horas	20,0 ± 8,2 a

Cada valor es la media de cinco repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

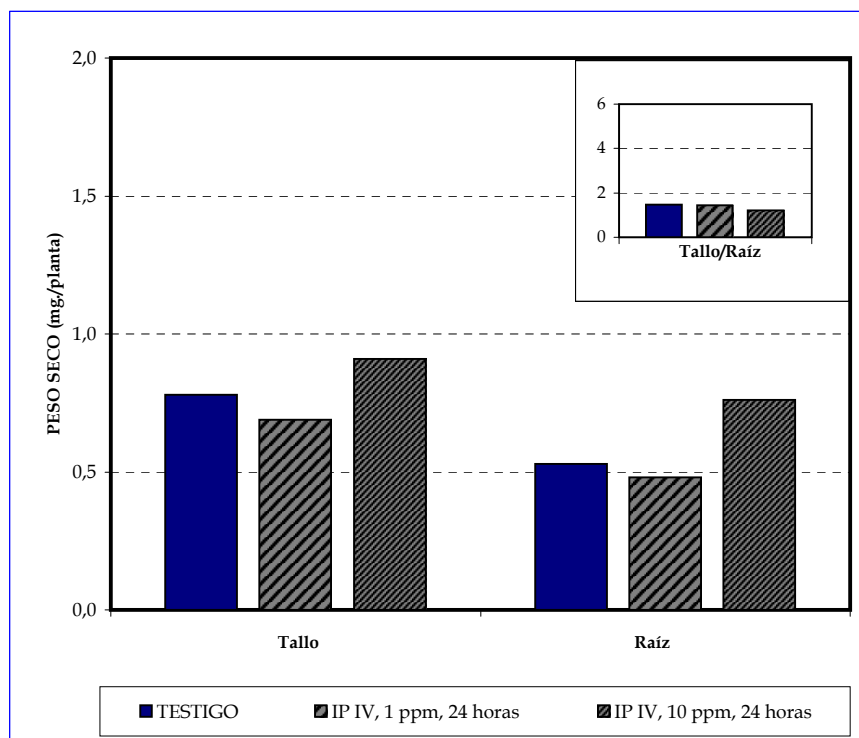


Figura 146. Peso seco y razón tallo/raíz de plántulas de *Thymus serpylloides*, germinadas en el suelo n° 13 con tratamientos según muestra la leyenda a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

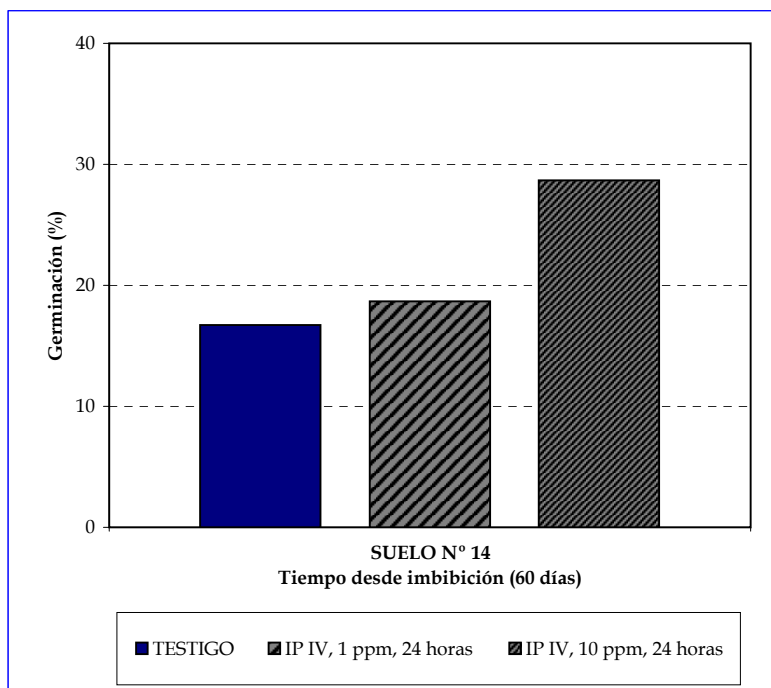


Figura 147. Efecto de la aplicación de los distintos tratamientos relacionados en la leyenda, sobre la germinación de semillas de *Thymus serpylloides* sembradas a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

Tabla 194. Tabla ANOVA del grado de germinación de semillas de *Thymus serpylloides* sembradas en el suelo n° 14 a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

Variables: PORCENTAJE/TRATAMIENTO

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig,
Inter-grupos	414,801	2	207,401	3,597	,060
Intra-grupos	691,872	12	57,656		
Total	1106,673	14			

Tabla 195. Grado de germinación de semillas de *Thymus serpylloides* sembradas en el suelo n° 14 a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

TRATAMIENTO	GRADO DE GERMINACIÓN (%)
TESTIGO	16,7 ± 2,1 b
IP IV, 1 ppm, 24 horas	18,7 ± 4,4 a,b
IP IV, 10 ppm, 24 horas	28,7 ± 3,3 a

Cada valor es la media de cinco repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas, no muestran diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

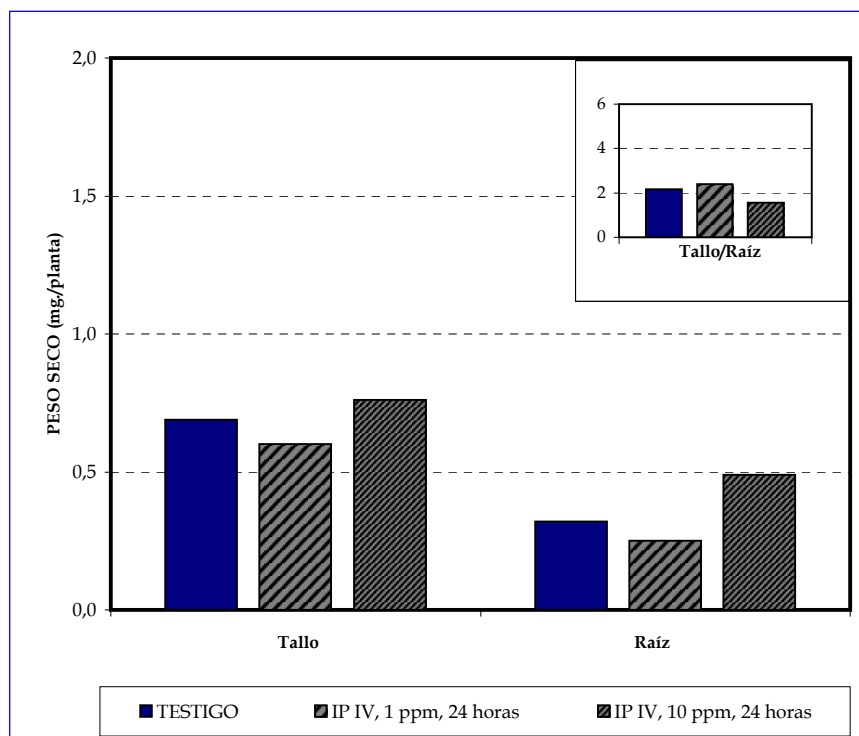


Figura 148. Peso seco y razón tallo/raíz de plántulas de *Thymus serpylloides*, germinadas en el suelo n° 14 con tratamientos según muestra la leyenda a 15 °C (día) y 4 °C (noche).

1) SUELO N° 10

El comportamiento germinativo de las semillas de *Thymus* en este experimento (**Figura 143**), mejora considerablemente los resultados obtenidos por este suelo en el ensayo anterior (**Figura 122; Tabla 166**). También se obtienen mejores resultados que el *Testigo* con la aplicación de *Inabarplant*, (**Figura 143**) aunque no hay diferencias significativas entre ninguno de los tratamientos, siendo la concentración de 10 ppm, durante 24 horas., con un 93 % más de germinación que el control, la que mayor grado alcanza (**Tabla 191**). Estos mismos resultados también se pueden extraer del gráfico de crecimiento de las plántulas en función del peso seco (**Figura 144**), donde el desarrollo de las plántulas imbibidas con dicho tratamiento, es mayor que en los otros dos casos, tanto en la parte aérea como en la radical, además de presentar una menor relación tallo/raíz (**Figura 144**).

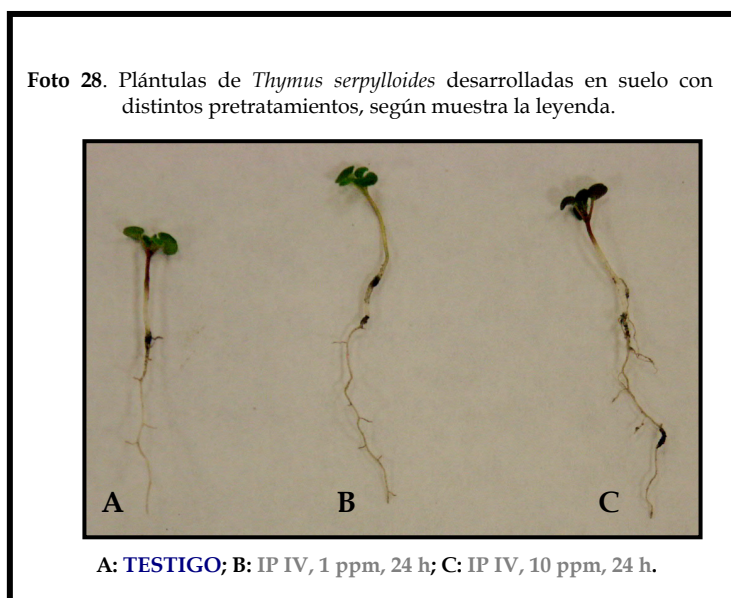
2) SUELO N° 13

Con este sustrato, los resultados de germinación obtenidos (**Tabla 193**), superan ampliamente a los del suelo n° 10 (**Figura 143; Tabla 191**), pues el *Testigo* presenta un grado de germinación que dobla al de este último, y también triplica al del experimento con este suelo sin arena. (**Figura 123; Tabla 168**). A diferencia del sustrato anterior, en este caso, es el pretratamiento de semillas de *Thymus* con *Inabarplant*, 1 ppm, 24 horas, el que presenta un porcentaje de germinación más alto (**Figura 143**), aunque no muestra diferencias estadísticas con relación a los demás tratamientos (**Tabla 193**). No obstante, en ningún caso se alcanza el valor logrado por este fitorregulador en el primer experimento con el mismo tipo de suelo. (**Figura 123; Tabla 168**). Sin embargo, el crecimiento de las plántulas pretratadas en esas condiciones, es inferior, tanto en tallo como en raíz, al conseguido por el *Testigo* y por *Inabarplant*, 10 ppm, 24 h., como se observa en los datos de la **Figura 146**, que

muestra a este último tratamiento, con los valores más elevados de peso seco (mg./planta) y una relación tallo/raíz algo menor que la del *Testigo*.

3) SUELO N° 14

La **Figura 147**, muestra el grado de germinación alcanzado por las semillas de *Thymus* sembradas en el sustrato n° 14. Se puede comprobar que los valores de germinación de las semillas control presentan un valor intermedio a los otros dos suelos considerados (**Figuras 143 y 145; Tablas 191 y 193**) y al igual que sucedió en el experimento realizado en el suelo n° 10, es el pretratamiento de *Inabarplant*, 10 ppm, 24 h., el que alcanza un porcentaje más elevado, con una diferencia superior al 70 % con relación al *Testigo*, dato estadísticamente significativo (**Tabla 195**). También dicho tratamiento, obtiene valores de crecimiento superiores a los otros dos, tanto en la parte aérea como en la radical, y una relación tallo/raíz inferior, como se puede observar en la **Figura 148**.



**4.10) ESTUDIO DEL ÍNDICE MITÓTICO Y
EFECTO DE LA APLICACIÓN DE
DISTINTOS REGULADORES DEL
CRECIMIENTO DURANTE LOS
PRIMEROS DÍAS DE GERMINACIÓN DE
SEMILLAS**

4.10) ESTUDIO DEL ÍNDICE MITÓTICO Y EFECTO DE LA APLICACIÓN DE DISTINTOS REGULADORES DEL CRECIMIENTO DURANTE LOS PRIMEROS DÍAS DE GERMINACIÓN DE SEMILLAS.

4.10.1) OBJETIVOS

Una cuestión importante en fisiología vegetal es saber cómo las plantas regulan sus tasas de crecimiento. Los índices de crecimiento de los diferentes órganos de una planta pueden cambiar en función de las respuestas de ésta ante determinados estímulos. Así, este índice está regulado por la actividad combinada de dos procesos interrelacionados, la expansión y la producción celular (Beemster & Baskin, 1998). La primera de estas actividades influye directamente en el crecimiento, y la segunda lo hace a través de la determinación del número de células que se desarrollan en un tiempo determinado. El índice de producción celular en un meristemo tiene dos componentes distintas:

- 1) El número de células en división, determinado por el tamaño de dichas células y del meristemo.
- 2) El porcentaje de división celular, determinado por la regulación del ciclo celular.

Ambas componentes pueden explicar los distintos mecanismos existentes que hacen que se produzcan cambios en la producción celular, y para cuantificar estos índices se utilizan comúnmente medidas como el *índice mitótico* y el *índice de fases*.

En este experimento, se procedieron a calcular dichos índices, sobre semillas de las especies vegetales seleccionadas, aplicando sobre ellas, tratamientos con distintos reguladores del crecimiento.

4.10.2) MATERIAL Y MÉTODOS

La preparación de las semillas en las placas se realizó conforme al protocolo seguido para el resto de experimentos (ver **apartado 3.2**). Teniendo en cuenta los resultados obtenidos en los experimentos anteriores, se escogió, de entre todos los tratamientos con fitorreguladores ensayados, la concentración de 10 ppm, por ser ésta la que presentó unos resultados más homogéneos, imbibiendo en dicha concentración, de forma continua, en condiciones de oscuridad y a temperatura de 15 °C, 100 semillas.

ESPECIE	TRATAMIENTO	CONCENTRACIÓN FITORREGULADOR (ppm)	TEMPERATURA (°C)
<i>Arenaria amabilis</i>	TESTIGO	10	15
<i>Genista versicolor</i>	IP IV		
<i>Hormathophylla spinosa</i>	E		
<i>Reseda complicata</i>	BA		
<i>Thymus serpylloides</i>	GA ₃		

Una vez comenzado el proceso de germinación de las semillas de las distintas especies, se seleccionaron diversos ejes en función de su tamaño, secándolos en superficie con papel de filtro y cortándoles los respectivos ápices (1-2 mm.). Éstos, se pasaron a viales con un fijador a partir de alcohol etílico: ácido acético, en proporción 3:1, dejándolos en frigorífico como mínimo 1 hora.

Posteriormente, los ápices se transfirieron para su tinción, a vidrios de reloj con orceína acética al 2 %, dejándolos calentar en estufa unos 20 minutos a 60 °C.

Una vez teñido el material, se montó la preparación sobre portaobjetos, previamente limpios, depositando encima de éste una gota de orceína acética al 2 %, y colocando encima una muestra de ápice. Finalmente se tapó con un cubreobjetos y se selló la muestra con laca de uñas.

Se realizaron 3 repeticiones cada 2 días, contados a partir del de la germinación y durante 10 días, para tener una medida fiable de cada uno de los tratamientos.

El *Índice Mitótico* (IM) se calculó como:

$$\text{IM} = \frac{\text{n}^\circ \text{ células en división}}{\text{total de células observadas}} \times 100$$

Se contaron unas 500 células por repetición, de cada tratamiento y día de germinación, identificando, asimismo, el porcentaje de las distintas fases de la mitosis observadas: *Metafases*, *Anafases* y *Telofases*, mediante el *Índice de Fases* (IF):

$$\text{IF} = \frac{\text{n}^\circ \text{ células fase}}{\text{total células en división}} \times 100$$

En el cálculo de estos índices, una vez realizadas varias pruebas preliminares, no fue tenido en cuenta el número de células en *Profase*, ya que, en numerosas ocasiones, se hizo bastante complicado diferenciar éstas de las células que estaban en *Interfase*, por lo que, para evitar posibles errores, tanto en los resultados, como en la interpretación de los mismos, se optó por no identificar las mismas.

4.10.3) RESULTADOS

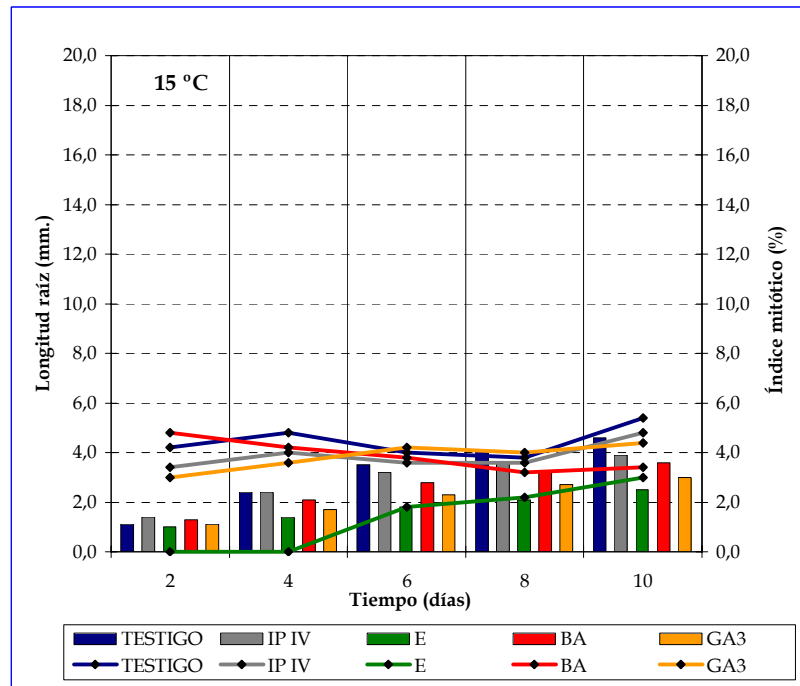


Figura 152. Longitud de la raíz (columnas) e Índice Mitótico (líneas) de semillas de *Reseda complicata* germinadas en oscuridad a 15 °C.

Tabla 196. Correlación existente entre el ÍNDICE MITÓTICO y la LONGITUD DE LA RAÍZ, de semillas de *Arenaria tetraquetra* subsp. *amabilis* germinadas en oscuridad a 15 °C, en cada uno de los tratamientos experimentados.

TRATAMIENTO	COEFICIENTE DE CORRELACIÓN RHO DE SPEARMAN
TESTIGO	-,306
IP IV	-,506
ETHREL	,555 (*)
BA	-,482
GA ₃	-,132

* La correlación es significativa al nivel 0,05.

Tabla 197. Valores de longitud de la raíz, índice mitótico y frecuencia de fases mitóticas, obtenidos tras la germinación de semillas de *Arenaria tetraquetra* subsp. *amabilis* en distintos tratamientos y para diferentes tiempos de experimentación.

TIEMPO (DÍAS)	TRATAM.	LONG. RAÍZ (mm.)	ÍNDICE MITÓTICO (%)	METAFASES (%)	ANAFASES (%)	TELOFASES (%)
2	TESTIGO	2,1 ± 0,1 a	10,4 ± 1,2 a	42,3 ± 0,1 b	17,3 ± 0,2 b	40,4 ± 0,0 a
	IP IV	2,1 ± 0,1 a	13,0 ± 1,4 a	38,5 ± 0,1 b	21,5 ± 0,1 a,b	40,0 ± 0,0 a
	ETHREL	1,5 ± 0,1 b	1,8 ± 0,8 b	60,2 ± 7,6 a	8,5 ± 4,3 c	31,3 ± 3,2 b
	BA	2,2 ± 0,1 a	9,6 ± 1,4 a	37,5 ± 0,2 b	20,8 ± 0,1 a,b	41,7 ± 0,1 a
	GA ₃	1,9 ± 0,1 a	10,8 ± 1,6 a	40,7 ± 0,0 b	24,1 ± 0,2 a	35,2 ± 0,3 b
4	TESTIGO	3,1 ± 0,1 a	9,8 ± 1,0 b	42,9 ± 0,2 b	16,3 ± 0,2 e	40,8 ± 0,0 b
	IP IV	2,9 ± 0,1 a,b	13,6 ± 0,8 a	41,2 ± 0,1 c	20,6 ± 0,0 b	38,2 ± 0,1 c
	ETHREL	2,0 ± 0,1 c	4,0 ± 0,6 c	45,2 ± 0,8 a	20,0 ± 0,0 c	34,8 ± 0,8 d
	BA	2,6 ± 0,1 b	9,4 ± 1,2 b	36,2 ± 0,2 d	19,1 ± 0,1 d	44,7 ± 0,3 a
	GA ₃	2,8 ± 0,1 a,b	12,8 ± 0,8 a	42,2 ± 0,1 b,c	21,9 ± 0,1 a	35,9 ± 0,2 d
6	TESTIGO	3,5 ± 0,1 a	10,2 ± 0,5 b	45,1 ± 0,3 a	15,7 ± 0,3 c	39,2 ± 0,0 b
	IP IV	3,2 ± 0,1 a,b	13,8 ± 1,0 a	42,0 ± 0,1 c	15,9 ± 0,2 c	42,1 ± 0,1 a
	ETHREL	2,3 ± 0,1 c	4,6 ± 0,9 c	39,1 ± 0,1 d	26,3 ± 0,8 a	34,6 ± 0,7 c
	BA	3,0 ± 0,1 b	8,6 ± 1,4 b	44,2 ± 0,3 b	13,9 ± 0,4 d	41,9 ± 0,1 a
	GA ₃	3,3 ± 0,1 a,b	13,6 ± 0,5 a	38,2 ± 0,1 e	20,6 ± 0,0 b	41,2 ± 0,1 a
8	TESTIGO	3,9 ± 0,1 a	9,6 ± 0,8 a,b	39,6 ± 0,0 c	20,8 ± 0,1 b	39,6 ± 0,0 a
	IP IV	3,8 ± 0,1 a	11,8 ± 1,0 a	42,4 ± 0,1 a	18,6 ± 0,1 c	39,0 ± 0,1 a
	ETHREL	2,7 ± 0,1 c	4,2 ± 0,9 c	43,0 ± 0,4 a	24,0 ± 0,6 a	33,0 ± 1,0 c
	BA	3,4 ± 0,1 b	8,4 ± 0,9 b	42,9 ± 0,2 a	21,4 ± 0,1 b	35,7 ± 0,3 b
	GA ₃	3,8 ± 0,1 a	12,4 ± 0,6 a	40,3 ± 0,0 b	19,4 ± 0,1 c	40,3 ± 0,0 a
10	TESTIGO	4,2 ± 0,1 a	8,4 ± 1,2 a	40,5 ± 0,0 c	14,2 ± 0,4 b	45,3 ± 0,4 a
	IP IV	4,1 ± 0,1 a	9,2 ± 0,9 a	47,9 ± 0,5 a	15,2 ± 0,3 b	36,9 ± 0,2 b
	ETHREL	3,0 ± 0,1 c	3,6 ± 0,3 b	44,7 ± 0,8 b	22,3 ± 0,4 a	33,0 ± 1,2 c
	BA	3,7 ± 0,1 b	7,4 ± 0,8 a	40,6 ± 0,0 c	21,6 ± 0,1 a	37,8 ± 0,2 b
	GA ₃	4,2 ± 0,1 a	9,6 ± 0,5 a	41,7 ± 0,1 c	14,6 ± 0,3 b	43,7 ± 0,2 a

Cada valor es la media de tres repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas ($\alpha=0,05$), no muestran diferencias significativas entre valores de la misma columna y día de experimentación.

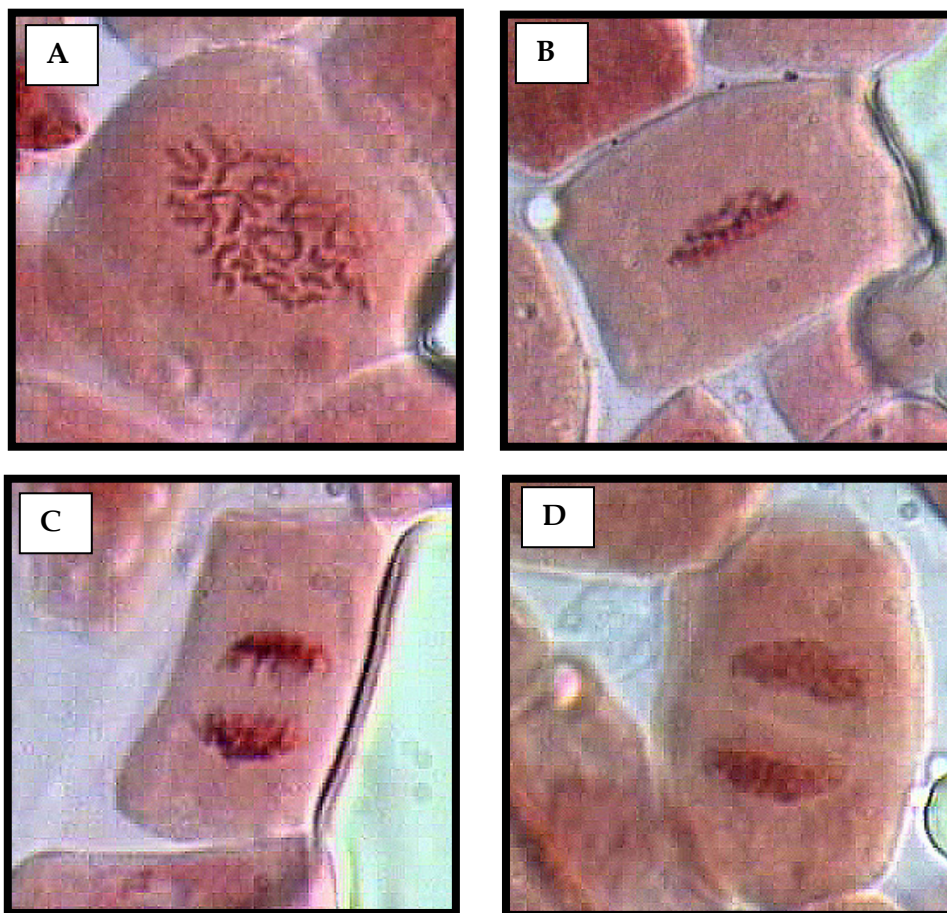
✚ *Arenaria tetraquetra* subsp. *amabilis*

Los resultados obtenidos por la germinación de semillas de *Arenaria* (**Figura 149**), muestran cómo son los ápices de los tratamientos con *Inabarplant* y *Ácido Giberélico* los que alcanzan mayor porcentaje de células en proceso de división mitótica, destacándose ambos sobre los de semillas tratadas con *Benciladenina* y el *Testigo*, especialmente a partir del cuarto día de germinación (**Tabla 197**). También hay que reseñar los bajos porcentajes alcanzados en el conjunto del experimento por las semillas imbibidas en *Ethrel* que, estadísticamente, permite al resto de tratamientos establecer en cada uno de los tiempos de ensayo diferencias significativas respecto a él, ya que el valor del índice mitótico más elevado lo alcanza al sexto día, con sólo un 4,6 %, el cuál representa aproximadamente un 200 % menos que el logrado en ese mismo día por *Inabarplant* y *Ácido Giberélico*, tiempo en el que estos dos fitorreguladores, con un 13,8 % y un 13,6 %, respectivamente, obtienen también su máximo índice de división celular, datos que expresan diferencias estadísticas significativas respecto a las semillas *Testigo* y a las tratadas con *Benciladenina* (**Tabla 197**). Tanto este último tratamiento, como el *Ethrel*, son los dos únicos fitorreguladores, en los cuales las células alcanzan un valor de índice mitótico inferior al logrado por el *Testigo*. Tal y como se observa en el **Figura 149**, puede apreciarse que a partir del sexto día de germinación, las semillas de todos los tratamientos aplicados, sufren un descenso en su actividad mitótica, siendo relevante la disminución producida en los índices de las semillas ensayadas con *Inabarplant* y *Ácido Giberélico*, y prácticamente equiparan sus resultados a los obtenidos tanto por la *Benciladenina* como por el *Testigo*, circunstancia que queda reflejada estadísticamente (**Tabla 197**).

La frecuencia de aparición de las distintas fases mitóticas (**Tabla 197**) varía en función del tratamiento y día de experimentación, predominando en todos ellos un menor número de *Anafases*, en comparación con las *Metafases* y *Telofases*

encontradas, aunque parece que, en general, la presencia de células en *Metafase* prevalece en el conjunto del experimento. El mayor desequilibrio entre el número de fases mitóticas aparece en las semillas tratadas con *Ethrel* en el día 2, donde el número de *Metafases*, alcanza el 60,2 %, mientras que el de *Anafases* se queda en sólo el 8,5 %, valores que muestran diferencias estadísticas respecto a los logrados por el resto de tratamientos para dichas fases en el mismo día. Asimismo, son representativos los porcentajes de *Metafases* que alcanzan los tratamientos en el sexto día de ensayo, ya que hay diferencias estadísticas entre todos ellos (**Tabla 197**), si bien el intervalo en el que se engloban dichos porcentajes es de tan sólo ± 7 %.

Los tratamientos cuya longitud de la raíz es mayor a la conclusión del experimento, son el *Ácido Giberélico*, *Inabarplant*, y el *Testigo*, los cuales, asimismo, son los que presentan un índice mitótico más elevado (**Tabla 196**), estableciendo diferencias estadísticas significativas tanto con el *Ethrel* como la *Benciladenina* en algunos de los tiempos de experimentación. Sin embargo, esta posible correlación entre dicho índice y el crecimiento radicular de los tres primeros tratamientos comentados, no se muestra estadísticamente, e incluso, de los datos mostrados en la **Tabla 196**, puede deducirse que, en el global del experimento, y salvo para las semillas tratadas con *Ethrel*, cuya correlación es positiva y estadísticamente significativa ($p=0,05$), el crecimiento radicular es inversamente proporcional al número de células en división.



1 μ m

Fotos 29 a 32. Fases mitóticas en células de *Arenaria tetraquetra* subsp. *amabilis*.

A: *Profase*; B: *Anafase*; C: *Anafase*; D: *Telofase*.

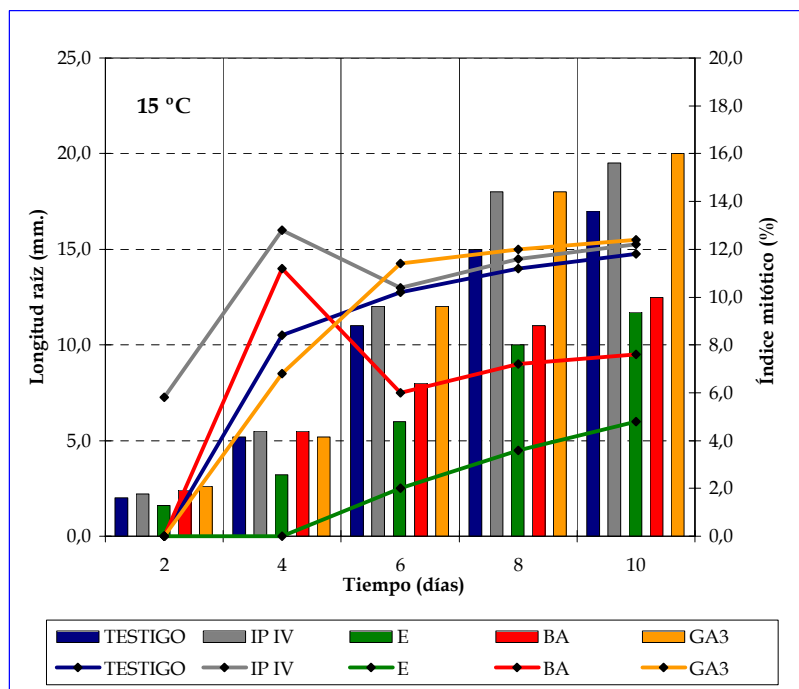


Figura 150. Longitud de la raíz (columnas) e Índice Mitótico (líneas) de semillas de *Genista versicolor* germinadas en oscuridad a 15 °C.

Tabla 198. Correlación existente entre el ÍNDICE MITÓTICO y la LONGITUD DE LA RAÍZ, de semillas de *Genista versicolor* germinadas en oscuridad a 15 °C, en cada uno de los tratamientos experimentados.

TRATAMIENTO	COEFICIENTE DE CORRELACIÓN RHO DE SPEARMAN
TESTIGO	,952 (**)
IP IV	,525 (*)
ETHREL	,961 (**)
BA	,380
GA ₃	,930 (**)

* La correlación es significativa al nivel 0,05.

** La correlación es significativa al nivel 0,01.

Tabla 199. Valores de longitud de la raíz, índice mitótico y frecuencia de fases mitóticas, obtenidos tras la germinación de semillas de *Genista versicolor* en distintos tratamientos y para diferentes tiempos de experimentación.

TIEMPO (DÍAS)	TRATAM.	LONG. RAÍZ (mm.)	ÍNDICE MITÓTICO (%)	METAFASES (%)	ANAFASES (%)	TELOFASES (%)
2	TESTIGO	2,0 ± 0,1 c	0,0 ± 0,0 b	0,0 ± 0,0 b	0,0 ± 0,0 b	0,0 ± 0,0 b
	IP IV	2,2 ± 0,1 b,c	5,8 ± 1,2 a	44,8 ± 0,5 a	27,6 ± 0,8 a	27,6 ± 1,3 a
	ETHREL	1,6 ± 0,1 d	0,0 ± 0,0 b	0,0 ± 0,0 b	0,0 ± 0,0 b	0,0 ± 0,0 b
	BA	2,4 ± 0,1 a,b	0,0 ± 0,0 b	0,0 ± 0,0 b	0,0 ± 0,0 b	0,0 ± 0,0 b
	GA ₃	2,6 ± 0,1 a	0,0 ± 0,0 b	0,0 ± 0,0 b	0,0 ± 0,0 b	0,0 ± 0,0 b
4	TESTIGO	5,2 ± 0,1 a	8,4 ± 0,6 b	45,3 ± 0,4 b	28,6 ± 0,6 b	26,1 ± 1,0 b
	IP IV	5,5 ± 0,1 a	12,8 ± 0,7 a	43,8 ± 0,2 c	25,0 ± 0,2 c	31,2 ± 0,4 a
	ETHREL	3,2 ± 0,1 b	0,0 ± 0,0 c	0,0 ± 0,0 e	0,0 ± 0,0 d	0,0 ± 0,0 d
	BA	5,5 ± 0,1 a	11,2 ± 0,8 a	39,3 ± 0,0 d	34,0 ± 0,7 a	26,7 ± 0,7 b
	GA ₃	5,2 ± 0,1 a	6,8 ± 0,4 b	47,1 ± 0,6 a	29,6 ± 0,8 b	23,3 ± 1,4 c
6	TESTIGO	11,0 ± 0,1 b	10,2 ± 0,8 a	41,1 ± 0,1 a,b	23,6 ± 0,2 b	35,3 ± 0,3 b,c
	IP IV	12,0 ± 0,1 a	10,4 ± 0,9 a	36,5 ± 0,2 b	23,1 ± 0,2 b	40,4 ± 0,0 b
	ETHREL	6,0 ± 0,1 d	2,0 ± 0,9 c	27,8 ± 4,0 c	20,0 ± 0,0 c	52,2 ± 4,0 a
	BA	8,0 ± 0,1 c	6,0 ± 1,3 b	36,6 ± 0,3 b	30,2 ± 1,0 a	33,2 ± 0,7 c
	GA ₃	12,0 ± 0,1 a	11,4 ± 0,7 a	45,6 ± 0,3 a	22,9 ± 0,1 b	31,5 ± 0,4 c
8	TESTIGO	15,0 ± 0,1 b	10,9 ± 1,1 a	37,5 ± 0,1 b,c	19,6 ± 0,0 c	42,9 ± 0,1 b
	IP IV	18,0 ± 0,1 a	11,6 ± 1,2 a	37,9 ± 0,1 b	17,2 ± 0,1 d	44,9 ± 0,2 a
	ETHREL	10,0 ± 0,1 d	3,7 ± 0,8 c	33,0 ± 1,2 d	22,3 ± 0,4 b	44,7 ± 0,8 a
	BA	11,0 ± 0,1 c	7,2 ± 1,0 b	36,0 ± 0,3 c	30,7 ± 0,9 a	33,3 ± 0,5 d
	GA ₃	18,0 ± 0,1 a	12,4 ± 0,8 a	40,0 ± 0,0 a	20,0 ± 0,0 c	40,0 ± 0,0 c
10	TESTIGO	17,0 ± 0,1 c	11,8 ± 0,7 a	40,7 ± 0,0 a	15,4 ± 0,1 c	43,9 ± 0,1 d
	IP IV	19,5 ± 0,1 b	12,2 ± 1,0 a	32,8 ± 0,3 b	18,0 ± 0,1 b	49,2 ± 0,4 a
	ETHREL	11,7 ± 0,1 e	4,8 ± 0,8 c	41,7 ± 0,2 a	20,9 ± 0,1 a	37,4 ± 0,3 e
	BA	12,5 ± 0,1 d	7,6 ± 1,0 b	31,5 ± 0,7 c	21,1 ± 0,1 a	47,4 ± 0,6 b
	GA ₃	20,0 ± 0,1 a	12,4 ± 0,9 a	33,8 ± 0,3 b	21,0 ± 0,0 a	45,2 ± 0,2 c

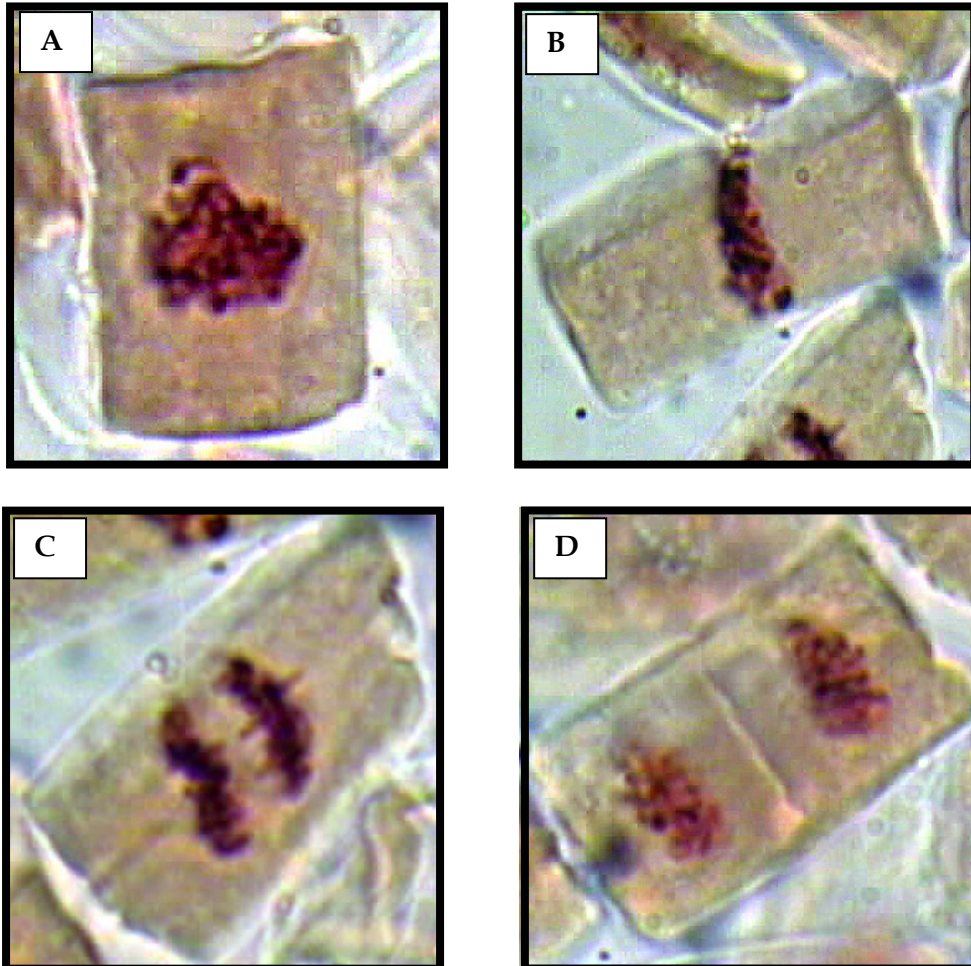
Cada valor es la media de tres repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas ($\alpha=0,05$), no muestran diferencias significativas entre valores de la misma columna y día de experimentación.

🌱 *Genista versicolor*

La **Figura 150**, muestra el índice mitótico obtenido por semillas de *Genista* tras su germinación en distintos tratamientos con fitorreguladores. De todos éstos, sólo el *Inabarplant*, supera a lo largo de todo el experimento el porcentaje de división celular logrado por el *Testigo*, siendo además, el único en que aparecen células en división mitótica en el segundo día desde el comienzo de la actividad germinativa, alcanzando un índice del 5,8 % (**Tabla 199**). El resto de tratamientos, a excepción de los ápices de semillas tratadas con *Ethrel*, cuya primera división celular no se observa hasta el día 6, comienzan su actividad mitótica en el cuarto día de ensayo, siendo éste tiempo en el cuál, tanto la *Benciladenina* como el *Inabarplant*, alcanzan sus máximos porcentajes de todo el experimento, con un 11,2 % y un 12,8 %, respectivamente, valores que superan en un 33 % y un 52 % cada uno al *Testigo*, y muestran diferencias estadísticas significativas respecto al él (**Tabla 199**). El número de células en división observado en las semillas imbibidas en *Ácido Giberélico* presenta un elevado incremento durante los días 4 y 6 de ensayo, superando en este último día, los valores del *Testigo*, aunque sin mostrar diferencias significativas con el mismo (**Tabla 199**). Son precisamente el *Testigo* y las *Giberelinas*, junto con el *Ethrel*, los únicos tratamientos cuyo índice de división aumenta en cada uno de los tiempos de experimentación, mientras que tanto las células de ápices imbibidos en *Inabarplant* como los de *Benciladenina*, sufren un acusado descenso, especialmente el de este último, cuyo índice mitótico en el sexto día es un 86 % menor que en el cuarto día (**Tabla 199**). En el caso del *Ethrel*, su índice mitótico es el más bajo para todos los tiempos de experimentación, sin superar en ningún caso el 5 % de células en división mitótica, por lo que el resto de tratamientos presentan diferencias estadísticas significativas respecto a él en todos y cada uno de los días de medida (**Tabla 199**).

En la **Tabla 199**, que muestra el porcentaje de fases mitóticas identificado en las células de ápices de *Genista*, se puede observar cómo, en líneas generales, durante los primeros días de ensayo, el número de *Metafases* encontradas predomina sobre el de *Anafases* y el de *Telofases*, especialmente en las células de semillas germinadas en *Ácido Giberélico*, tratamiento que muestra valores estadísticos significativos. Sin embargo, en los últimos días, son las células en *Telofase* las que aparecen en mayor porcentaje, presentándose éstas con abundancia, en los ápices tratados en *Inabarplant*. El número de *Anafases* es más elevado durante los primeros días de germinación, sufriendo un descenso continuado en casi todos los tratamientos a partir del día cuarto de experimentación. Los valores más elevados de células en esta fase mitótica, aparecen en los ápices de semillas imbibidas en *Benciladenina*, tratamiento que establece diferencias significativas respecto al resto (**Tabla 199**).

La correlación existente entre el crecimiento radicular y el índice mitótico (**Tabla 198**), se muestra con coeficientes positivos para todos los tratamientos, aunque destacan especialmente los valores logrados por *Ethrel*, *Ácido Giberélico*, y *Testigo* ($p=0,01$), que parecen indicar que la longitud de la raíz es mayor conforme más numerosa es la cantidad de células en división mitótica (**Tabla 199**). Esta fuerte correlación estadística, puede ser debida al aumento constante del valor de dicho índice en estos tres tratamientos a lo largo del tiempo de experimentación. No obstante, también esta correlación es estadísticamente significativa, aunque no de forma tan acusada, para las semillas germinadas con *Inabarplant* ($p=0,05$). En conjunto, esta especie presenta la circunstancia de que los tratamientos cuyas semillas germinadas presentan una mayor longitud de la raíz al final del experimento, muestran también en el último día de ensayo los porcentajes más elevados del índice mitótico (**Figura 150**).



1 μm

Fotos 33 a 36. Fases mitóticas en células de *Genista versicolor*.
A: Profase; B: Metafase; C: Anafase; D: Telofase.

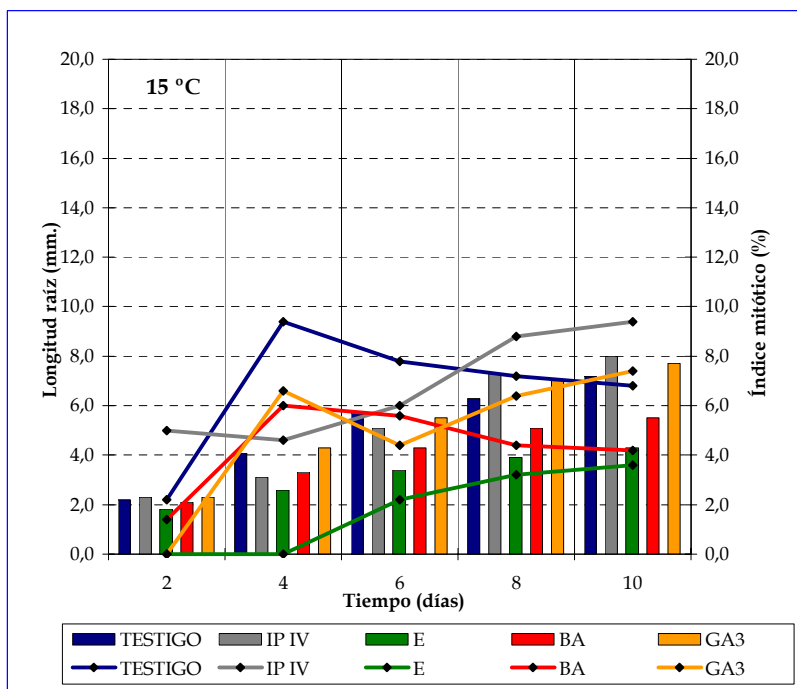


Figura 151. Longitud de la raíz (columnas) e Índice Mitótico (líneas) de semillas de *Hormathophylla spinosa* germinadas en oscuridad a 15 °C.

Tabla 200. Correlación existente entre el ÍNDICE MITÓTICO y la LONGITUD DE LA RAÍZ, de semillas de *Hormathophylla spinosa* germinadas en oscuridad a 15 °C, en cada uno de los tratamientos experimentados.

TRATAMIENTO	COEFICIENTE DE CORRELACIÓN RHO DE SPEARMAN
TESTIGO	,200
IP IV	,898 (**)
ETHREL	,934 (**)
BA	,256
GA ₃	,692 (**)

** La correlación es significativa al nivel 0,01.

Tabla 201. Valores de longitud de la raíz, índice mitótico y frecuencia de fases mitóticas, obtenidos tras la germinación de semillas de *Hormathophylla spinosa* en distintos tratamientos y para diferentes tiempos de experimentación.

TIEMPO (DÍAS)	TRATAM.	LONG. RAÍZ (mm.)	ÍNDICE MITÓTICO (%)	METAFASES (%)	ANAFASES (%)	TELOFASES (%)
2	TESTIGO	2,2±0,1 a	2,2±0,6 b	46,4± 1,9 a	28,5±2,5 a	25,1± 4,4 a
	IP IV	2,3±0,1 a	5,0±0,4 a	52,4± 1,5 a	28,2±1,0 a	19,4± 2,4 a
	ETHREL	1,8±0,1 b	0,0±0,0 c	0,0± 0,0 b	0,0±0,0 c	0,0± 0,0 b
	BA	2,1±0,1 a,b	1,4±0,7 b	69,1±15,6 a	10,3±5,2 b	20,6±10,4 a
	GA ₃	2,3±0,1 a	0,0±0,0 c	0,0± 0,0 b	0,0±0,0 c	0,0± 0,0 b
4	TESTIGO	4,1±0,1 a	9,4±0,7 a	42,6± 0,2 c	32,0±0,7 a	25,4± 0,9 b,c
	IP IV	3,1±0,1 b	4,6±0,6 c	48,1± 0,1 a	21,8±0,2 c	30,1± 1,3 a
	ETHREL	2,6±0,1 c	0,0±0,0 d	0,0± 0,0 d	0,0±0,0 d	0,0± 0,0 d
	BA	3,3±0,1 b	6,0±0,7 b,c	43,4± 0,3 c	33,6±1,3 a	23,0± 1,7 c
	GA ₃	4,3±0,1 a	6,6±0,6 b	45,5± 0,5 b	27,4±0,7 b	27,1± 1,1 a,b
6	TESTIGO	5,7±0,1 a	7,8±0,6 a	35,8± 0,3 b	30,9±0,8 a	33,3± 0,5 b
	IP IV	5,1±0,1 b	6,0±0,5 a,b	33,2± 0,7 c	23,4±0,3 b	43,4± 0,3 a
	ETHREL	3,4±0,1 d	2,2±0,8 c	35,7± 1,2 b	17,9±0,6 c	46,4± 1,9 a
	BA	4,3±0,1 c	5,6±0,4 b	39,2± 0,1 a	28,8±0,9 a	32,0± 0,8 b
	GA ₃	5,5±0,1 a	4,4±0,9 b	40,9± 0,1 a	13,4±0,9 d	45,7± 0,7 a
8	TESTIGO	6,3±0,1 b	7,2±0,7 a,b	30,4± 0,8 c	25,1±0,4 a	44,5± 0,4 b
	IP IV	7,3±0,1 a	8,8±0,8 a	29,5± 0,7 c	22,8±0,2 b	47,7± 0,5 a
	ETHREL	3,9±0,1 d	3,2±0,5 c	37,3± 0,5 a	18,7±0,3 c	44,0± 0,7 b
	BA	5,1±0,1 c	4,4±0,6 c	36,2± 0,5 a	18,1±0,3 c	45,7± 0,7 b
	GA ₃	7,0±0,1 a	6,4±0,6 b	34,3± 0,5 b	21,9±0,2 b	43,8± 0,4 b
10	TESTIGO	7,2±0,1 b	6,8±0,6 b	38,2± 0,2 b	23,6±0,3 a	38,2± 0,2 b
	IP IV	8,0±0,1 a	9,4±0,7 a	42,6± 0,2 a	19,1±0,1 c	38,3± 0,1 b
	ETHREL	4,3±0,1 d	3,6±0,7 c	38,8± 0,2 b	22,4±0,4 b	38,8± 0,2 b
	BA	5,5±0,1 c	4,2±0,6 c	38,0± 0,3 b	19,0±0,1 c	43,0± 0,4 a
	GA ₃	7,7±0,1 a	7,4±0,6 b	35,1± 0,4 c	21,6±0,1 b	43,3± 0,2 a

Cada valor es la media de tres repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas ($\alpha=0,05$), no muestran diferencias significativas entre valores de la misma columna y día de experimentación.

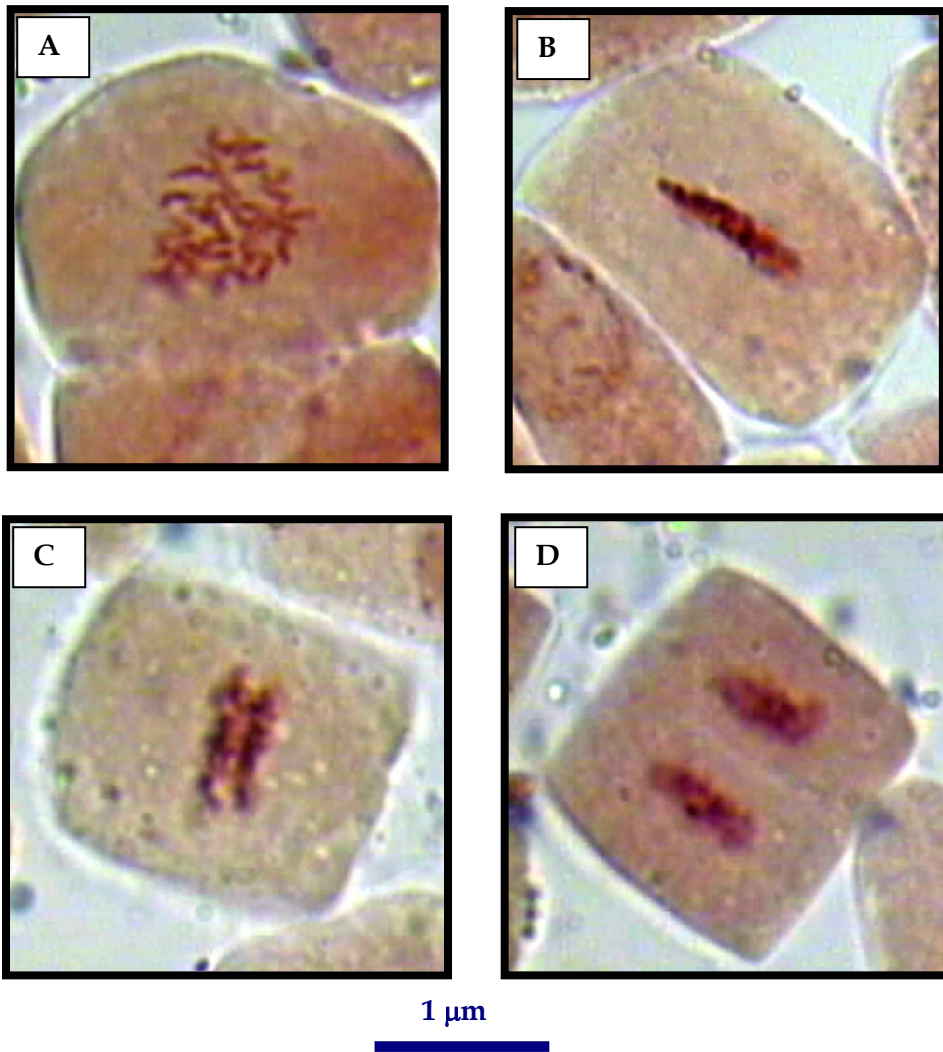
🌱 *Hormathophylla spinosa*

En la **Figura 151**, se pueden observar los valores del índice mitótico obtenidos en ápices de semillas de *Hormathophylla*, germinadas con distintos reguladores del crecimiento. De todos ellos, ninguno consigue superar el porcentaje máximo de división celular mitótica alcanzado por el *Testigo*, un 9,4 %, en el cuarto día de ensayo, si bien las semillas tratadas con *Inabarplant* igualan dicho porcentaje, aunque éstas lo hacen en el décimo día de germinación, estableciendo, en ambos casos diferencias estadísticas significativas respecto al resto de tratamientos en esos tiempos (**Tabla 201**). En esta especie, destaca el hecho de que no se observaron células en división mitótica durante el día 2 de experimentación en ápices de semillas germinadas en *Ácido Giberélico*, siendo, sin embargo, junto con el *Inabarplant*, los tratamientos que presentan una mayor longitud de la raíz en este tiempo. Al igual que sucede para las semillas de *Genista versicolor* (**Figura 150; Tabla 199**), las células de ápices imbibidos en *Ethrel*, tampoco manifiestan actividad mitótica hasta el sexto día de ensayo, y los porcentajes alcanzados permanecen durante todo el experimento, por debajo de los del *Testigo*, mostrando éstos, en todos los tiempos de experimentación, diferencias estadísticas significativas respecto a aquél. Esta circunstancia queda también expresada en el índice mitótico de las semillas tratadas con *Benciladenina*, el cual no supera en ninguno de los días de medida al del *Testigo* (**Tabla 201**).

El análisis de las frecuencias de fases mitóticas encontradas en las células de los diferentes tratamientos (**Tabla 201**), expresa cómo durante los dos primeros días de medida (días 2 y 4), el porcentaje de células en *Metafase* supera ampliamente al de *Anafases* y *Telofases*, especialmente en las semillas germinadas en *Benciladenina* (69,1 % en el día 2), e *Inabarplant* (52,4 % en el día 2 y 48,1 % en el día 4), porcentajes que representan los valores más altos de células en esta fase de todo el experimento. Sin embargo, a partir del sexto día, estos resultados comienzan a disminuir, mientras

que el número de *Telofases* observadas aumenta, si bien este incremento es muy parecido en todos los tratamientos ya que apenas aparecen diferencias estadísticas significativas entre ellos (**Tabla 201**). El número de *Anafases*, a excepción de los días 2 y 4 de medida, están siempre por debajo del de las otras dos fases, destacando, por tratamientos, los porcentajes encontrados en células del *Testigo*, cuyos resultados, en el conjunto del experimento, son los más representativos y los que más diferencias estadísticas presenta respecto al resto.

Las correlaciones positivas y estadísticamente significativas que se dan entre la longitud de la raíz y el índice mitótico ($p=0,01$) (**Tabla 200**), aparecen para las semillas germinadas en *Ethrel*, *Inabarplant* y *Ácido Giberélico*, siendo precisamente estos dos últimos fitorreguladores, los que mayor crecimiento radicular y número de células en división mitótica alcanzan en el último día de ensayo (**Figura 151**). Esta correlación comienza a ser representativa a partir del sexto día de experimentación, donde, observando la **Figura 151**, se comprueba que el aumento, tanto de la longitud de la raíz como del índice mitótico, es muy significativo, especialmente para las semillas tratadas con *Inabarplant* y *Giberelinas*, de manera que puede asociarse este mayor crecimiento radicular al aumento en el número de células en división mitótica. El caso contrario ocurre con las semillas germinadas en *Benciladenina* y el *Testigo*, cuyos máximos índices mitóticos aparecen en el cuarto día de ensayo, para posteriormente disminuir progresivamente (**Figura 151**).



Fotos 37a 40. Fases mitóticas en células de *Hormathophylla spinosa*
A: Profase; B: Metafase; C: Anafase; D: Telofase.

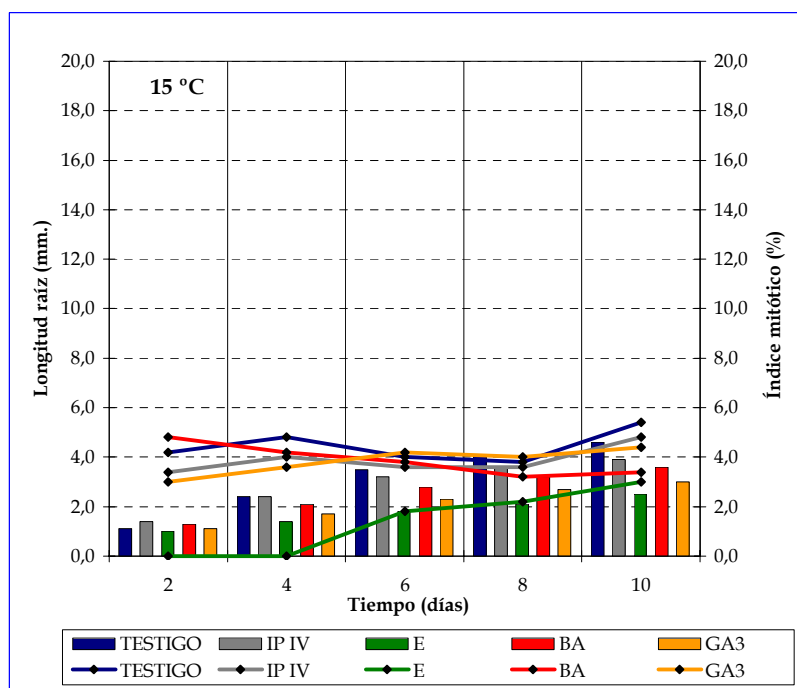


Figura 152. Longitud de la raíz (columnas) e Índice Mitótico (líneas) de semillas de *Reseda complicata* germinadas en oscuridad a 15 °C.

Tabla 202. Correlación existente entre el ÍNDICE MITÓTICO y la LONGITUD DE LA RAÍZ, de semillas de *Reseda complicata* germinadas en oscuridad a 15 °C, en cada uno de los tratamientos experimentados.

TRATAMIENTO	COEFICIENTE DE CORRELACIÓN RHO DE SPEARMAN
TESTIGO	,315
IP IV	,547 (*)
ETHREL	,935 (**)
BA	-,293
GA ₃	,656 (**)

* La correlación es significativa al nivel 0,05.

** La correlación es significativa al nivel 0,01.

Tabla 203. Valores de longitud de la raíz, índice mitótico y frecuencia de fases mitóticas, obtenidos tras la germinación de semillas de *Reseda complicata* en distintos tratamientos y para diferentes tiempos de experimentación.

TIEMPO (DÍAS)	TRATAM.	LONG. RAÍZ (mm.)	ÍNDICE MITÓTICO (%)	METAFASES (%)	ANAFASES (%)	TELOFASES (%)
2	TESTIGO	1,1 ± 0,1 a,b	4,2 ± 0,5 a,b	43,0 ± 0,4 b	28,9 ± 1,3 a	28,1 ± 1,7 a
	IP IV	1,4 ± 0,1 a	3,4 ± 0,6 a,b	47,5 ± 1,3 a	23,8 ± 0,7 c	28,7 ± 2,0 a
	ETHREL	1,0 ± 0,1 b	0,0 ± 0,0 c	0,0 ± 0,0 c	0,0 ± 0,0 d	0,0 ± 0,0 b
	BA	1,3 ± 0,1 a,b	4,8 ± 0,5 a	46,0 ± 0,7 a	25,2 ± 0,6 b,c	28,8 ± 1,4 a
	GA ₃	1,1 ± 0,1 a,b	3,0 ± 0,5 b	47,2 ± 1,5 a	27,2 ± 1,5 a,b	25,6 ± 2,9 a
4	TESTIGO	2,4 ± 0,1 a	4,8 ± 0,7 a	46,0 ± 0,7 b	33,7 ± 1,7 a	20,3 ± 2,4 c
	IP IV	2,4 ± 0,1 a	4,0 ± 0,9 a	40,0 ± 0,0 c	25,2 ± 0,8 b	34,8 ± 0,8 a
	ETHREL	1,4 ± 0,1 b	0,0 ± 0,0 b	0,0 ± 0,0 d	0,0 ± 0,0 d	0,0 ± 0,0 d
	BA	2,1 ± 0,1 a	4,2 ± 0,6 a	52,9 ± 1,8 a	19,0 ± 0,1 c	28,1 ± 1,7 b
	GA ₃	1,7 ± 0,1 b	3,6 ± 0,8 a	44,7 ± 0,8 b	34,1 ± 2,3 a	21,2 ± 3,1 c
6	TESTIGO	3,5 ± 0,1 a	4,0 ± 0,6 a	34,8 ± 0,8 a,b	25,2 ± 0,8 a	40,0 ± 0,0 b
	IP IV	3,2 ± 0,1 a	3,6 ± 0,8 a,b	33,0 ± 1,2 a,b	22,3 ± 0,4 b	44,7 ± 0,8 a,b
	ETHREL	1,8 ± 0,1 d	1,8 ± 0,5 b	31,3 ± 3,2 b	22,9 ± 1,1 b	45,8 ± 2,2 a
	BA	2,8 ± 0,1 b	3,8 ± 0,3 a	36,7 ± 0,5 a,b	21,1 ± 0,2 b	42,2 ± 0,3 b,c
	GA ₃	2,3 ± 0,1 c	4,2 ± 0,7 a	38,0 ± 0,3 a	19,0 ± 0,1 c	43,0 ± 0,4 a,b,c
8	TESTIGO	4,1 ± 0,1 a	3,8 ± 0,8 a	42,2 ± 0,3 b	15,6 ± 0,7 d	42,2 ± 0,3 a
	IP IV	3,6 ± 0,1 b	3,6 ± 0,6 a	50,5 ± 1,8 a	16,5 ± 0,6 c,d	33,0 ± 1,2 b
	ETHREL	2,1 ± 0,1 e	2,2 ± 0,7 a	57,0 ± 5,0 a	17,9 ± 0,6 b,c	25,1 ± 4,4 c
	BA	3,2 ± 0,1 c	3,2 ± 0,9 a	37,3 ± 0,5 b	18,7 ± 0,3 b	44,0 ± 0,7 a
	GA ₃	2,7 ± 0,1 d	4,0 ± 0,6 a	40,0 ± 0,0 b	25,2 ± 0,8 a	34,8 ± 0,8 b
10	TESTIGO	4,6 ± 0,1 a	5,4 ± 0,6 a	40,8 ± 0,1 b	18,4 ± 0,2 c	40,8 ± 0,1 b
	IP IV	3,9 ± 0,1 b	4,8 ± 0,6 a,b	50,3 ± 1,3 a	16,6 ± 0,4 c	33,1 ± 0,8 c,d
	ETHREL	2,5 ± 0,1 d	3,0 ± 0,6 b	40,0 ± 0,0 b	27,2 ± 1,5 a	32,8 ± 1,5 d
	BA	3,6 ± 0,1 b	3,4 ± 0,5 b	28,7 ± 2,0 c	23,8 ± 0,7 b	47,5 ± 1,3 a
	GA ₃	3,0 ± 0,1 c	4,4 ± 0,5 a,b	50,4 ± 1,4 a	13,4 ± 0,9 d	36,2 ± 0,5 c

Cada valor es la media de tres repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas ($\alpha=0,05$), no muestran diferencias significativas entre valores de la misma columna y día de experimentación.

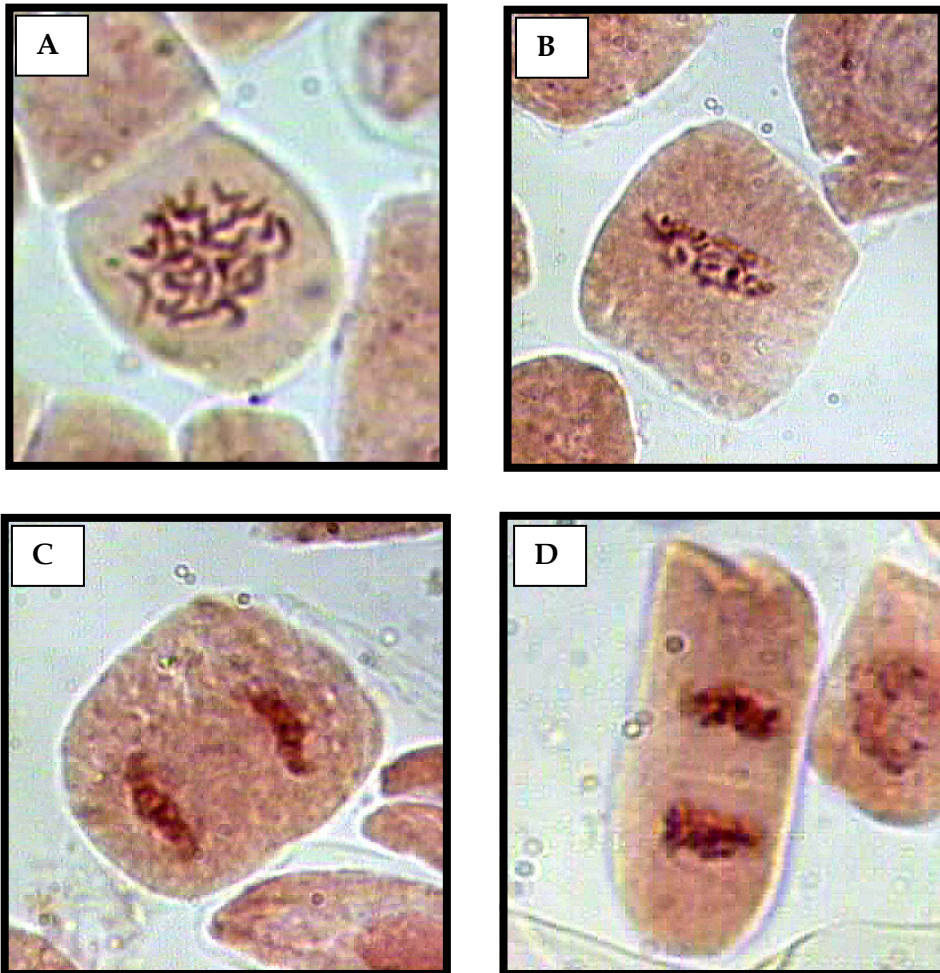
🌱 *Reseda complicata*

En la **Figura 152**, que muestra el índice mitótico obtenido en células apicales de *Reseda complicata*, se puede observar cómo a lo largo de la duración del tiempo de experimentación, no hay un tratamiento cuyos valores destaquen sobre el resto. No obstante, sí es resaltable el hecho de que, es en esta especie, en la que se obtiene porcentajes de división celular mitótica más bajos. Así, es el *Testigo*, con un 5,4 %, en el día 10 de ensayo, donde se detecta un máximo número de células en alguna de las fases de la mitosis (**Tabla 203**). Ninguno de los demás tratamientos logra alcanzar un índice mitótico superior al 5 %, aunque la gran homogeneidad en los valores de éstos, observada en las curvas del **Figura 152**, hace que apenas haya diferencias estadísticas significativas entre ellos, a excepción de las que consiguen respecto a las semillas germinadas en *Ethrel*, cuya actividad mitótica no comienza hasta el sexto día de ensayo (**Tabla 203**), manteniendo en todo momento el número de células en división mitótica, por debajo del de los demás reguladores del crecimiento. Con excepción de los ápices de semillas germinadas en *Benciladenina*, cuyo índice mitótico es máximo en el día 2 del experimento, el resto de los tratamientos alcanzan éste en el último día de ensayo, si bien solamente el *Testigo*, va a presentar en este día diferencias estadísticas representativas respecto a alguno de los tratamientos con reguladores del crecimiento (**Tabla 203**).

La frecuencia de aparición de las distintas fases mitóticas en las células contadas, determina cómo, a excepción del sexto día de ensayo, en el que los porcentajes de *Telofases* en todos los tratamientos superan notablemente al de *Metafases* y *Anafases*, en el resto de días y con la excepción de los obtenidos por las células de semillas germinadas en *Benciladenina* los días 8 y 10, en el resto, es el número de *Metafases* el que destaca sobre las demás, superando algunos de los tratamientos el 50 % de células en esta fase (**Tabla 203**), y estableciendo éstos diferencias estadísticas significativas respecto al resto. El número de *Anafases* identificadas, solamente es

destacable en los días 2 y 4, apareciendo porcentajes en algunos tratamientos que superan al de *Telofases*, pero posteriormente sufren un progresivo descenso, siendo pocos los tratamientos que superan el 25 % de células en esta fase de la división mitótica (**Tabla 203**).

También hay que destacar en esta especie, la fuerte correlación existente ($p=0,01$) entre el crecimiento de la raíz y el número de células en división mitótica de las semillas germinadas en *Ethrel*, si bien este tratamiento es el que presenta una menor longitud de la raíz (**Tabla 202**). También esta correlación es estadísticamente significativa en las semillas imbibidas con *Ácido Giberélico* ($p=0,01$) e *Inabarplant* ($p=0,05$), que, junto al *Testigo*, obtienen los valores más elevados en el índice mitótico (**Figura 152; Tabla 203**). Sin embargo, esta correlación es negativa, aunque no estadísticamente significativa, para las semillas germinadas en *Benciladenina* (**Tabla 202**).



1 μ m

Fotos 41 a 44. Fases mitóticas en células de *Reseda complicata*.
A: Profase; B: Metafase; C: Anafase; D: Telofase.

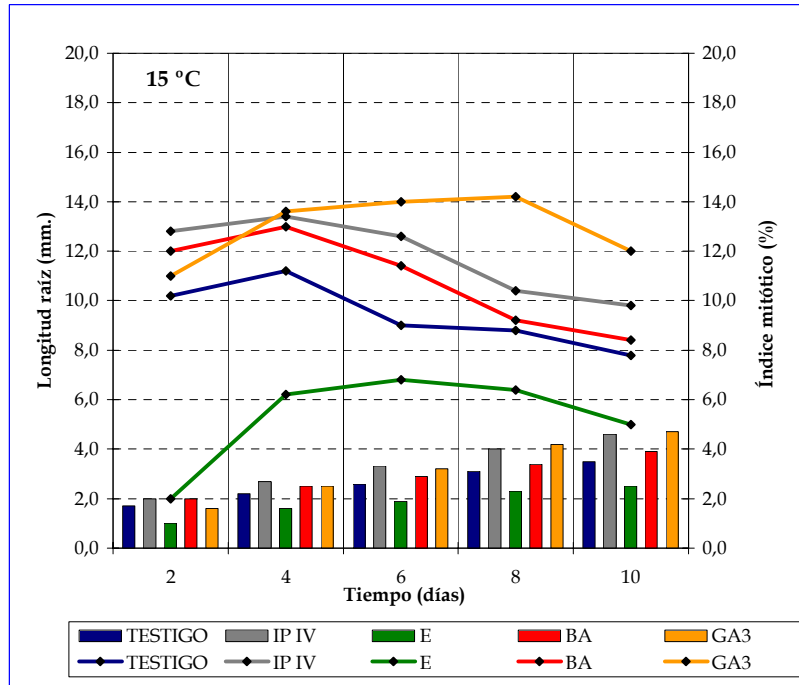


Figura 153. Longitud de la raíz (columnas) e Índice Mitótico (líneas) de semillas de *Thymus serpylloides* germinadas en oscuridad a 15 °C.

Tabla 204. Correlación existente entre el ÍNDICE MITÓTICO y la LONGITUD DE LA RAÍZ, de semillas de *Thymus serpylloides* germinadas en oscuridad a 15 °C, en cada uno de los tratamientos experimentados.

TRATAMIENTO	COEFICIENTE DE CORRELACIÓN RHO DE SPEARMAN
TESTIGO	-,637 (*)
IP IV	-,679 (**)
ETHREL	,487
BA	-,688 (**)
GA ₃	,315

* La correlación es significativa al nivel 0,05.

** La correlación es significativa al nivel 0,01.

Tabla 205. Valores de longitud de la raíz, índice mitótico y frecuencia de fases mitóticas, obtenidos tras la germinación de semillas de *Thymus serpylloides* en distintos tratamientos y para diferentes tiempos de experimentación.

TIEMPO (DÍAS)	TRATAM.	LONG. RAÍZ (mm.)	ÍNDICE MITÓTICO (%)	METAFASES (%)	ANAFASES (%)	TELOFASES (%)
2	TESTIGO	1,7 ± 0,1 a,b	10,2 ± 0,9 b	35,3 ± 0,3 d	19,6 ± 0,0 c	45,1 ± 0,3 a
	IP IV	2,0 ± 0,1 a	12,8 ± 0,7 a	35,9 ± 0,2 c	23,5 ± 0,2 a	40,6 ± 0,0 d
	ETHREL	1,0 ± 0,1 c	2,0 ± 0,8 c	40,0 ± 6,7 a	20,0 ± 0,0 b	40,0 ± 0,0 e
	BA	2,0 ± 0,1 a	12,0 ± 0,3 a,b	38,3 ± 0,1 b	20,0 ± 0,0 b	41,7 ± 0,1 c
	GA ₃	1,6 ± 0,1 b	11,0 ± 0,8 a,b	38,2 ± 0,1 b	18,2 ± 0,1 d	43,6 ± 0,2 b
4	TESTIGO	2,2 ± 0,1 b	11,2 ± 0,8 b	37,5 ± 0,1 c	17,8 ± 0,1 e	44,7 ± 0,2 a
	IP IV	2,7 ± 0,1 a	13,4 ± 0,6 a	38,8 ± 0,1 b	19,4 ± 0,0 d	41,8 ± 0,1 b
	ETHREL	1,6 ± 0,1 c	6,2 ± 0,3 c	42,0 ± 0,2 a	22,6 ± 0,2 a	35,4 ± 0,4 d
	BA	2,5 ± 0,1 a,b	13,0 ± 0,6 a,b	38,5 ± 0,1 b	21,5 ± 0,1 c	40,0 ± 0,0 c
	GA ₃	2,5 ± 0,1 a,b	13,6 ± 0,8 a	36,8 ± 0,1 d	22,1 ± 0,1 b	41,1 ± 0,1 b
6	TESTIGO	2,6 ± 0,1 c	9,0 ± 0,3 c	44,4 ± 0,3 b	17,8 ± 0,1 d	37,8 ± 0,1 c
	IP IV	3,3 ± 0,1 a	12,6 ± 0,6 a,b	41,3 ± 0,1 c	17,4 ± 0,1 d	41,3 ± 0,1 b
	ETHREL	1,9 ± 0,1 d	6,8 ± 0,8 d	47,1 ± 0,6 a	23,6 ± 0,3 a	29,3 ± 0,9 d
	BA	2,9 ± 0,1 b,c	11,4 ± 0,7 b	40,4 ± 0,0 c	19,2 ± 0,0 c	40,4 ± 0,0 b
	GA ₃	3,2 ± 0,1 a,b	14,0 ± 0,5 a	37,1 ± 0,1 d	20,0 ± 0,0 b	42,9 ± 0,1 a
8	TESTIGO	3,1 ± 0,1 b	8,8 ± 0,6 b	45,5 ± 0,4 a	22,8 ± 0,2 b	31,7 ± 0,5 c
	IP IV	4,0 ± 0,1 a	10,4 ± 0,8 b	44,2 ± 0,2 b	15,4 ± 0,3 e	40,4 ± 0,0 a
	ETHREL	2,3 ± 0,1 c	6,4 ± 0,8 c	40,6 ± 0,1 d	21,9 ± 0,2 c	37,5 ± 0,2 b
	BA	3,4 ± 0,1 b	9,2 ± 0,5 b	43,5 ± 0,2 c	19,6 ± 0,0 d	36,9 ± 0,2 b
	GA ₃	4,2 ± 0,1 a	14,2 ± 0,8 a	39,4 ± 0,0 e	24,0 ± 0,2 a	36,6 ± 0,1 b
10	TESTIGO	3,5 ± 0,1 c	7,8 ± 0,6 c	46,2 ± 0,1 a	17,9 ± 0,2 d	35,9 ± 0,3 b
	IP IV	4,6 ± 0,1 a	9,8 ± 0,3 b	42,8 ± 1,3 c	18,4 ± 0,1 d	38,8 ± 0,1 a
	ETHREL	2,5 ± 0,1 d	5,0 ± 0,3 d	44,1 ± 0,0 b	20,0 ± 0,0 c	35,9 ± 0,5 b
	BA	3,9 ± 0,1 b	8,4 ± 0,7 b,c	42,9 ± 2,0 c	23,8 ± 0,3 a	33,3 ± 0,5 c
	GA ₃	4,7 ± 0,1 a	12,0 ± 0,8 a	40,0 ± 1,4 d	21,7 ± 0,1 b	38,3 ± 0,1 a

Cada valor es la media de tres repeticiones y van acompañadas por su error estándar. Los resultados seguidos por las mismas letras en minúsculas ($\alpha=0,05$), no muestran diferencias significativas entre valores de la misma columna y día de experimentación.

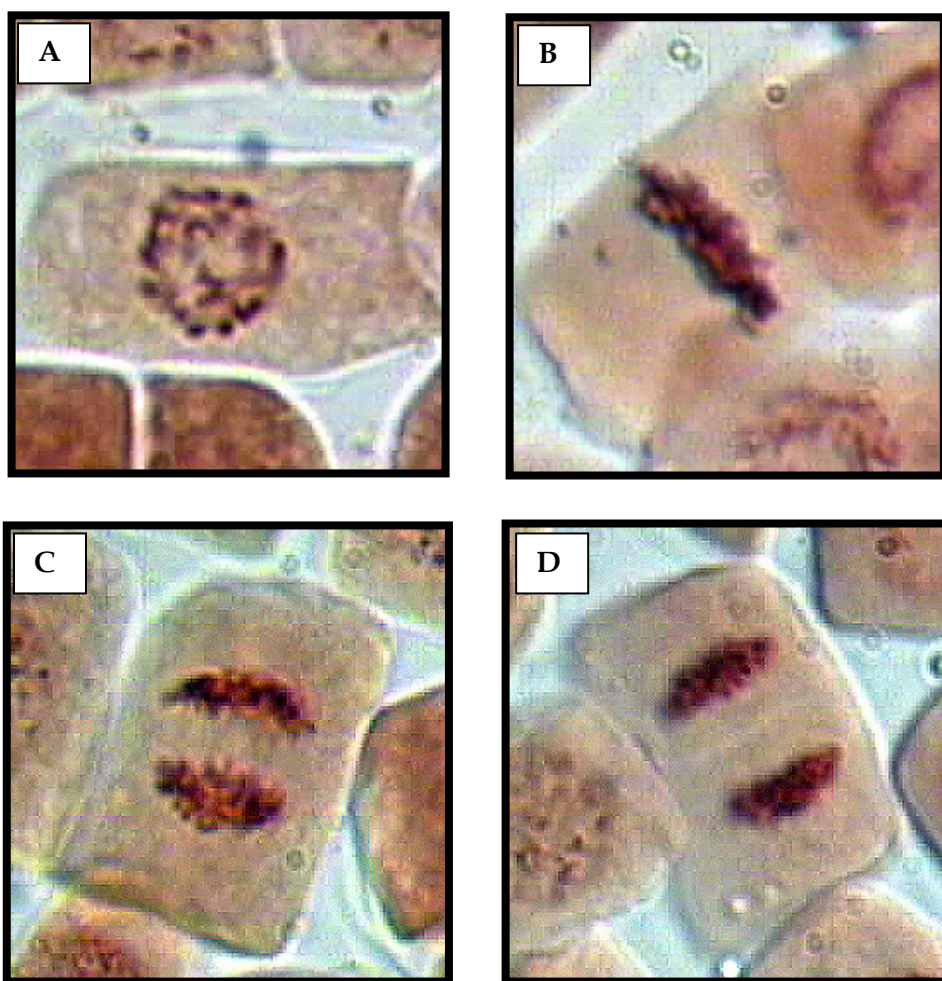
🌱 *Thymus serpylloides*

Los resultados del índice mitótico obtenidos en células de semillas germinadas de *Thymus*, muestran cómo hay presente una elevada actividad de división celular mitótica en todos los tratamientos, exceptuando la existente en semillas imbibidas en *Ethrel* (**Figura 153**), que al igual que sucede con el resto de especies, demuestra un carácter inhibitor de la mitosis, y con el cuál, todos los tratamientos y en los cinco tiempos de medida, presentan diferencias estadísticas significativas (**Tabla 205**). No obstante, los porcentajes que alcanzan el resto de fitorreguladores, están a lo largo de todos los tiempos de ensayo, por encima de los logrados por el *Testigo*, siendo destacables el *Ácido Giberélico* y el *Inabarplant*, los dos tratamientos que en mayor número de ocasiones establecen diferencias estadísticas significativas respecto a aquél. Si bien, como se ha comentado anteriormente, la actividad mitótica es muy elevada en los primeros días de ensayo, dos de los tratamientos con reguladores del crecimiento, *Inabarplant*, *Benciladenina*, más el *Testigo*, alcanzan sus máximos índices mitóticos en el día 4, con porcentajes del 13,4 %, 13,0 % y 11,2 % (**Tabla 205**), para ir disminuyendo progresivamente hasta la finalización del experimento, quedando los valores de todos ellos por debajo del 10 %. Por contra, el *Ácido Giberélico* sigue incrementando el número de células en mitosis, hasta alcanzar un máximo del 14,2 % en el octavo día de germinación, superando al *Testigo* en más del 60 %, siendo un resultado significativo desde el punto de vista estadístico en comparación con todos los demás tratamientos (**Tabla 205**).

La frecuencia de aparición de las distintas fases mitóticas en esta especie, muestra cómo en los días 2 y 4 de medida, el porcentaje de *Telofases* identificadas, es superior al de *Metafases* y *Anafases*, con porcentajes estadísticamente significativos del *Testigo* respecto a los obtenidos por los distintos reguladores del crecimiento (**Tabla 205**). Sin embargo, a partir del sexto día de germinación, el número de células en *Metafase* va aumentando progresivamente, siendo, de nuevo el *Ethrel* (día 6), y el *Testigo* (días

8 y 10), los que mayores porcentajes alcanzan, estableciendo, asimismo, valores significativos desde el punto de vista estadístico (**Tabla 205**). El número de *Anafases* encontradas está entre el 15-25 %, si bien no aparece ningún tratamiento cuyos valores destaquen sobre los del resto durante los diferentes tiempos de experimentación medidos (**Tabla 205**).

El hecho de que el índice mitótico obtenido por las semillas tratadas con *Inabarplant*, *Benciladenina* y el *Testigo*, comience a disminuir a partir del cuarto día de experimentación (**Figura 153; Tabla 205**), hace que la correlación existente entre este índice y la longitud de la raíz sea negativa, además de que las tres presenten significación estadística (los dos fitorreguladores al nivel 0,01 y el *Testigo* al nivel 0,05) (**Tabla 204**). Las correlaciones entre el crecimiento radicular y la división mitótica celular para las semillas germinadas en *Ethrel* y *Benciladenina* sí son positivas, aunque se establecen sin un valor estadístico significativo. En esta ocasión, y de igual forma que ha sucedido para las semillas de *Arenaria*, *Genista* y *Hormathophylla*, los tratamientos que mayor índice mitótico han presentado en el último día de experimentación, también han logrado un crecimiento radicular más alto (**Figura 153; Tabla 205**).



Fotos 45 a 48. Fases mitóticas en células de *Thymus serpylloides*.
A: Profase; B: Metafase; C: Anafase; D: Telofase.

5) DISCUSIÓN

5) DISCUSIÓN

5.1) INTRODUCCIÓN

Una de las formas más eficaces de mantener la biodiversidad de especies vegetales, es la conservación de los hábitats y ecosistemas naturales donde éstas se encuentran. Sin embargo, en muchas ocasiones, estos hábitats se ven alterados o degradados por la acción antrópica, de manera que las medidas de conservación son insuficientes para preservar dicha biodiversidad. Por esta razón, a menudo se recurre a procesos de restauración de la cubierta vegetal e integración paisajística, disciplina en auge en los últimos años, tanto por la necesidad de remediar el deterioro creciente de las actividades humanas, como por el estímulo científico que supone para los expertos el disponer de “bancos de pruebas” (los ecosistemas restaurados), para verificar sus hipótesis (MacMahon, 1999).

La recuperación de los espacios afectados, obliga a una correcta planificación de la reinstauración de la vegetación. Las buenas prácticas llevan implícito el uso de especies nativas, cuya implantación induce la regeneración de otras especies, igualmente autóctonas (Pérez & Gómez, 2003). De esta manera, propuestas como las de Lugo, 1988 ó Bell *et al.*, 1990, orientadas a la creación de ecosistemas forestales en los que se estimule la regeneración de comunidades semi-naturales, son claros ejemplos de cómo esta regeneración se completa de un modo mucho más rápido que si se produjera de forma natural en tierras abandonadas.

Esta correcta planificación, no obstante, depende de múltiples factores. Así, la compatibilidad de las especies elegidas con las características ecológicas del área a restaurar, el que las condiciones climáticas del año de plantación no sean especialmente anormales (Villar Salvador, 2003), el método de preparación del suelo (Harvey *et al.*, 1996; Örlander *et al.*, 1996; Roldán *et al.*, 1996), la falta de cuidados de la plantación (Navarro-Cerrillo & Martínez-Suárez, 1997) y la calidad de la planta,

se presentan como los factores que en mayor medida determinan la buena marcha de la restauración (South, 2000). Asimismo, los caracteres fisiológicos que más se emplean o se han empleado en la caracterización de la calidad de las plantas son la concentración de nutrientes minerales y de carbohidratos de reserva en los tejidos y el letargo de las yemas terminales (Villar Salvador, 2003). Este último carácter, ha sido principalmente analizado y aplicado en especies de latitudes altas o de alta montaña, en las que los fenómenos de letargo son muy intensos y asociados con la resistencia al estrés de las plantas (Burr, 1990).

Sin embargo, incluso teniendo en cuenta todos estos factores, el éxito de la restauración de la cubierta vegetal con especies autóctonas, no queda siempre garantizado, ya que son numerosos los aspectos que se desconocen de su biología y ecología, y que juegan un papel crucial en el establecimiento de la vegetación (Pérez & Gómez, 2003). De entre estos aspectos, probablemente uno de los más importantes esté relacionado con la germinación y dormición de las semillas. Si bien son muy abundantes las referencias bibliográficas sobre fenología de la germinación de numerosas especies, también existen carencias en cuanto a información referente a qué factores intrínsecos (fisiológicos) y extrínsecos (ambientales) controlan el proceso de germinación de éstas, especialmente cuando se produce en el campo (Pérez & Gómez, 2003). También es de sobra conocida la implicación de las fitohormonas en el control de la gran mayoría de las fases del desarrollo de las plantas superiores, y particularmente en los procesos de germinación y dormición (Black, 1983; Quatrano, 1987; Baskin & Baskin, 1998; Srivastava, 2001).

Esta Memoria ha pretendido resolver algunas de estas cuestiones, tal y como se comentó en el apartado de "Justificación y Objetivos", realizando para ello una serie de experimentos en laboratorio, con cinco especies propias de Sierra Nevada y su entorno biogeográfico, a fin de comprobar los efectos que sobre la germinación de estas especies, tiene la interacción de determinados parámetros ambientales

(temperatura, luz, pH, sustrato, etc.) con la aplicación exógena de diversos reguladores del crecimiento, de manera que se puedan conocer algunos de los requerimientos específicos que dichos taxones tienen, y sean la base, con las técnicas adecuadas, de la restauración de la cubierta vegetal e integración paisajística en zonas específicas de las pistas de esquí y su entorno.

5.2) *EXPERIMENTO N° 1: ESTUDIO DE LOS EFECTOS DE LA ESCARIFICACIÓN CON ÁCIDO SULFÚRICO SOBRE LA GERMINACIÓN DE SEMILLAS DE GENISTA VERSICOLOR Y RESEDA COMPLICATA EN OSCURIDAD.*

Las plantas, y los tejidos que las conforman, responden a los condicionantes medioambientales que les rodean, mediante distintos ajustes metabólicos, implicando en este proceso especialmente a tres factores: Temperatura, luz y potencial hídrico. Las semillas, por otro lado, poseen un mecanismo de adaptación previo, conocido como dormición, gracias al cual pueden resistir condiciones adversas, y posteriormente germinar cuando los procesos germinativos son óptimos (Baskin & Baskin, 1989). Si bien en el presente trabajo no se han estudiado las particularidades propias de la dormición de cada una de las especies, sí se han tenido en cuenta datos sobre los ciclos de vida y ecología de cada una de ellas, recolectando las mismas en los periodos en que la maduración de la semilla se da por completada y se inicia la época de dispersión natural, y conservado las mismas a 4 °C en oscuridad y sin humedad, con el objetivo de mantenerlas en las mejores condiciones posibles para proporcionarles, posteriormente, los requerimientos ambientales más idóneos para su germinación en el laboratorio.

Una prueba preliminar realizada, con el objetivo de obtener una primera aproximación a la capacidad germinativa de las semillas de los cinco taxones estudiados tras permanecer estratificadas en frío, como mínimo, durante 3 meses,

ofreció resultados desiguales (datos no mostrados). En ella, dos de las especies, *Genista versicolor* y *Reseda complicata*, mostraron unos porcentajes de germinación excesivamente bajos, debido, seguramente, a la imposibilidad de imbibirse cuando son puestas a germinar en agua, existiendo, pues, una dormición física, originada por la impermeabilidad de la cubierta seminal a este líquido.

La mayoría de las especies de leguminosas, entre las que se encuentra *Genista versicolor*, poseen cubiertas que presentan una gran resistencia a la abrasión y son impermeables al agua. La razón principal de este hecho parece estar, en que la epidermis de las semillas de leguminosas está formada por una capa de una sola fila de células en empalizada, con paredes gruesas y lumen interior, que están muy apretadas entre sí e impregnadas de diversas sustancias químicas de naturaleza hidrófoba, que impiden la toma de agua (Egley *et al.*, 1986; Besnier, 1989). Un completo estudio de la cubierta seminal de ésta y otras especies de leguminosas realizado por Angosto-Trillo, 1990, confirmó la existencia de una clara inhibición en la germinación de semillas de *Genista versicolor* debido a la estructura de la cubierta, necesitando de la escarificación química para destruir esta "protección", y permitir que el agua pudiera penetrar, activándose el metabolismo de la germinación. Asimismo, esta autora afirma, que existe un menor desarrollo del tegumento interno cuando la altitud de la localidad de recolección de la semilla es mayor, lo cual parece favorecer la entrada de agua y el aumento en la velocidad de germinación, necesario en los ecosistemas de mayor altura, ya que en éstos, las condiciones favorables se limitan a cortos espacios de tiempo (Angosto-Trillo, 1990).

En el caso de las semillas de *Reseda complicata*, si bien hasta el momento no se han descrito estudios específicos sobre la naturaleza de su cubierta seminal, sí parece constatar, tanto para esta especie, como para el conjunto de la Familia *Resedaceae* que las semillas poseen una cubierta semipermeable, delgada, reticulosa o fibrosa, cuya estructura dificulta la entrada de agua y el intercambio de gases, pero que, en

general, puede ser fácilmente rota con la aplicación de algún tratamiento de escarificación (Ellis *et al.*, 1985).

Por tanto, estas dos especies, fueron sometidas a una escarificación química, mediante la inmersión en ácido sulfúrico a diversas concentraciones y distintos tiempos, con la intención de conseguir romper la cubierta seminal, pero sin dañar el embrión. Los resultados de este experimento, expuestos en las **Figuras 31 y 32; Tablas 17 a 20**, muestran el incremento que, tras el escarificado químico, se produce en los porcentajes de germinación de ambas especies, especialmente en las semillas de *Genista versicolor* (**Figura 31; Tabla 18**). Sin embargo, este incremento no es tan significativo en semillas de *Reseda complicata*, (**Figura 32; Tabla 20**), que en ninguno de los tratamientos aplicados supera el 40 % de germinación, e incluso en alguno de ellos (100 %, 15'), no se produce germinación alguna, hecho que podría ser consecuencia de posibles daños producidos en la semilla a nivel embrional o celular como resultado de la aplicación de H₂SO₄ (Baskin & Baskin, 1998).

El resto de especies poseen cubiertas seminales que permiten la toma de agua sin necesidad de pasar previamente por una escarificación química. Las semillas de *Arenaria tetraquetra* subsp. *amabilis*, presentan una fina testa en la cual hay presentes diferentes barreras, que pueden dificultar la entrada de agua y oxígeno e inhibir la germinación (Ellis *et al.*, 1985). Sin embargo, la estratificación en frío, resultó muy eficaz para romper esta dormición y favorecer la germinación. La cubierta seminal de *Hormathophylla spinosa*, como otras crucíferas, posee una epidermis de naturaleza mucilaginosa cuando se humedece, que puede limitar la disponibilidad de oxígeno y otros gases tras la imbibición de agua. Si bien en la hipodermis hay presente una capa de células en empalizada, relativamente cortas y de paredes gruesas (Besnier, 1989), ésta no impidió la entrada de agua. Por último, las semillas de *Thymus serpylloides*, como el resto de Labiadas, puede tener una cubierta de naturaleza mucilaginosa parecida al de las crucíferas, o de tipo leñoso, y con múltiples capas

membranosas que bloquean el comienzo de la actividad germinativa. Si bien estas capas admiten la imbibición de agua, pueden contener fuertes inhibidores que dificulten el paso de la misma. Algunos de éstos, pueden localizarse en el endospermo que rodea al embrión o en los cotiledones. Sin embargo, al igual que para las semillas de *Arenaria*, la estratificación fría resultó un pretratamiento adecuado, con lo que tampoco necesitó escarificación química, por lo que puede afirmarse que estas tres especies no presentan, en principio, una dormición física impuesta por la cubierta seminal.

En este experimento preliminar, se detectó un aumento de la presencia de hongos en semillas de las distintas especies, provocando, de esta forma, la inhibición del proceso germinativo y posterior destrucción de las mismas, bien por la producción de enzimas (celulasas, pectinasas, amilasas, etc.), que destruyen compuestos específicos de éstas, o bien por la aparición de toxinas como las fitotoxinas o micotoxinas, que provocan la ruptura de membranas e incrementan la pérdida de sustancias disueltas (Halloin, 1986). Por tanto, y a excepción de las semillas de *Genista versicolor*, que por los resultados obtenidos, se imbibieron previamente en H_2SO_4 al 100 % durante 20 minutos, como pretratamiento de escarificación y esterilización, el resto se sometieron antes de cada experimento a una desinfección superficial en $HClO$ al 1 % durante 5 minutos. El hipoclorito es una sustancia muy efectiva en la destrucción de microorganismos en semillas y plantas, incluso a concentraciones micromolares (Nakagawara *et al.*, 1998).

5.3) ***EXPERIMENTO N° 2: ESTUDIO DEL EFECTO DE LA TEMPERATURA Y APLICACIÓN DE DIFERENTES REGULADORES DEL CRECIMIENTO SOBRE LA GERMINACIÓN DE SEMILLAS EN OSCURIDAD***

5.3.1) *TEMPERATURA*

Tal y como se abordó en el **apartado 1. 6.2** de este trabajo, la temperatura es quizás, la señal exógena más importante con relación al proceso de germinación de semillas, si bien el intervalo óptimo de temperatura de germinación para cada especie va a depender de la adaptación de ésta a los cambios diarios y estacionales que sufra aquella. De esta forma, la influencia de la temperatura en la actividad germinativa de las semillas puede darse de tres formas: 1) determinando la capacidad y tasa de germinación en el hábitat natural de la especie, 2) eliminando la dormición primaria y/o secundaria, 3) o bien induciendo ésta (Bewley & Black, 1994). También la temperatura puede tener efectos inmediatos sobre diferentes parámetros relacionados con la germinación, tales como la modificación del comportamiento de las membranas celulares (Taylorson & Di Nola, 1990), el crecimiento (Radford & Key, 1993) la síntesis de proteínas, ADN y ARN (Bewley & Black, 1994), o el contenido de minerales (Russo & Biles, 1996).

En el segundo experimento realizado en este trabajo (pp. 159-202), se han estudiado los efectos sobre la germinación a diferentes temperaturas de las cinco especies seleccionadas y la aplicación exógena de distintos reguladores del crecimiento sobre éstas. Sin tener en cuenta la influencia de los fitorreguladores, es decir, haciendo referencia exclusivamente a los tratamientos *Testigo* (imbibición en agua), las temperaturas de germinación óptimas han variado en función de la especie. Así, *Arenaria amabilis* y *Genista versicolor*, esta última previo escarificado, han obtenido los porcentajes más altos de germinación a 15 °C, con un 100 % y un 37,5 %, respectivamente (**Tablas 22 y 28**), descendiendo los grados de germinación de ambas conforme se aumenta la temperatura. Por encima de esta temperatura,

probablemente se esté induciendo una termodormición, causada por algún mecanismo de inhibición del embrión que previene la emergencia de la radícula como respuesta a dichos cambios en la temperatura (Egley, 1995). No obstante, la mayoría de especies en las que se observan estos ciclos graduales de latencia-no latencia, presentan una dormición fisiológica poco profunda (Baskin & Baskin, 1998), habiéndose comprobado este mismo hecho en especies perennes que presentan una latencia física (Pérez-Fernández & Gómez-Gutiérrez, 2000), tal y como sucede con *Genista versicolor*, que supera este tipo de latencia con la escarificación, o de *Arenaria amabilis*, que lo hace con la estratificación fría. En esta última especie, también el factor altitud puede jugar un papel fundamental en la menor temperatura óptima de germinación, ya que está presente a partir de los 2.400 m., por lo que su adaptación a condiciones climatológicas más severas es mayor que la del resto.

Las especies *Hormathophylla spinosa* y *Reseda complicata* muestran el efecto inverso, ya que sus porcentajes de germinación (exclusivamente las semillas *Testigo*), son mayores al aumentar la temperatura (**Tablas 33 a 38**). El periodo de estratificación fría al que se expusieron estas especies no parece ser suficiente para romper totalmente la dormición fisiológica, que sin embargo, es poco profunda, y viene impuesta por las características de algunas de las estructuras que cubren el embrión. Posiblemente, tal y como se comentó anteriormente, sea la baja permeabilidad de las cubiertas embriónicas al oxígeno, una de las principales causas de los bajos porcentajes germinativos alcanzados por estas dos especies a 15 °C, por lo que el aumento de temperatura provoca cambios en la estructura de las diferentes cubiertas de la semilla y el embrión, disminuyendo la resistencia del endospermo a la emergencia radicular, incrementándose, de esta forma, tanto el grado como la velocidad de germinación (Pérez-García & Pita, 1989). En el caso de *Hormathophylla spinosa*, puede influir asimismo el amplio nicho ecológico en el que se encuentra, ya que, si bien en Sierra Nevada se encuentra a partir de los 1.600 m., es una especie

también presente en las cadenas montañosas del noroeste de África, y adaptada, por tanto, a condiciones climáticas menos severas. Esta circunstancia no es aplicable a las semillas de *Reseda complicata*, ya que su presencia en el macizo nevadense es mayor conforme aumenta la altitud, especialmente desde los 2.400 m., por lo que no parece lógico el bajo grado germinativo obtenido a 15 °C, sólo un 20 % (**Tabla 40**). Esto significa que habrá que tener en cuenta la posibilidad de que exista otro tipo de dormición para esta especie que impide su germinación, en este caso de tipo morfológico. Las semillas de *Reseda complicata* presentan un embrión lineal, es decir, que la mayor parte del interior de la semilla está ocupada por los cotiledones, y el embrión puede ser aproximadamente el 1 % del tamaño (volumen) de la semilla, o incluso menos (Nikolaeva, 1969). Estos embriones no están desarrollados, en el sentido de que, al ser tan pequeños, deben crecer antes de que las semillas puedan germinar. El crecimiento de éstos se suele dar después de que las semillas se hayan dispersado de la planta madre, por lo que habrá que tener en cuenta distintos factores ambientales (fluctuaciones diarias en las temperaturas de Sierra Nevada, niveles de radiación solar, espesor medio de la capa de nieve,...) a fin de comprobar si actúan como parámetros limitantes de la germinación. Se ha comprobado que numerosas especies con este tipo de dormición presentan temperaturas óptimas para el crecimiento del embrión y la germinación entre 15-30 °C (Baskin & Baskin, 1986; Lohotska & Moravcova, 1989). Por último, podría ocurrir que la dormición fuera de tipo morfofisiológico, como resultado del escaso desarrollo del embrión (dormición morfológica) y la acción de algún mecanismo fisiológico inhibitor en el embrión que previene la emergencia de la radícula (dormición fisiológica), que se puede superar mediante la estratificación fría (Baskin & Baskin, 1998).

Las semillas *Testigo* de *Thymus serpylloides* presentan un porcentaje máximo de germinación a temperatura de 20 °C, con un 72,3 % (**Tabla 48**), alcanzando el grado más bajo a los 25 °C, con sólo el 50 % (**Tabla 50**), mientras que a 15 °C obtiene un 60 % (**Tabla 46**). Estos valores indican que una temperatura elevada perjudica la

actividad germinativa al igual que sucedía con las semillas de *Arenaria amabilis* y *Genista versicolor*, y al igual que otras Labiadas, alcanzan una temperatura óptima de germinación entre 15-20 °C (Baskin & Baskin, 1998). Si bien esta familia suele tener algún tipo de dormición innata, la alta velocidad germinativa que ha mostrado en este experimento, especialmente a 20 °C (**Tabla 48**), indica que no existe dormición física a consecuencia de la naturaleza de la cubierta seminal, o si existe, ésta se ve disminuida por la aplicación del estratificado en frío, por lo que la termoinhibición debe venir determinada por cambios desfavorables, por ejemplo, en la naturaleza de diversas proteínas, en las membranas celulares, o por el incremento de los niveles de ABA (Besnier, 1989; Walker-Simmons, 1988, 1990). Se ha comprobado, asimismo, cómo en semillas de numerosas especies que germinan en un determinado margen de temperaturas, el incremento de ésta por encima de dicho margen, puede inducir una termodormición (Baskin & Baskin, 1998; Kepczynski & Bihum, 2002).

Los lípidos y la composición de sus ácidos grasos pueden variar con la temperatura a la cuál germinan las semillas, favoreciendo la germinación a bajas temperaturas, en ciertos casos, un aumento de la presencia de ácidos grasos insaturados. En particular, los lípidos de membrana y almacenamiento, en semillas que germinan a bajas temperaturas están enriquecidos en ácidos grasos polinsaturados (Slack & Roughan, 1978), y esta insaturación está inversamente relacionada con la temperatura. La alta solubilidad del O₂ en agua a bajas temperaturas, un ajuste en la fluidez de la membrana o la estimulación de síntesis enzimática, parecen ser algunas de las razones que explican este fenómeno (Miquel & Browse, 1995), que podría darse en *Arenaria amabilis*, *Genista versicolor* y *Thymus serpylloides*.

Este análisis realizado sobre los efectos de la temperatura en la germinación de las semillas objeto del presente trabajo, se modifica sustancialmente con la aplicación exógena de diferentes reguladores del crecimiento. En semillas de *Arenaria amabilis*, que representa la única de las cinco especies estudiadas cuyo porcentaje de

germinación alcanza el 100 %, concretamente el *Testigo* a 15 °C de temperatura y en oscuridad (**Figura 33; Tabla 22**), la aplicación de los fitorreguladores mediante imbibición continua, sólo puede igualar la eficacia de la actividad germinativa a esta temperatura, circunstancia que se da con la aplicación de *Inabarplant*, 10 ppm y *Ethrel*, 1 ppm (**Figura 33; Tabla 22**). Aunque con el aumento de la temperatura de experimentación, los porcentajes de germinación de las semillas no tratadas disminuyen, siendo superados por numerosos tratamientos con fitorreguladores, no parece necesario aplicar éstos a esta especie, cuya capacidad germinativa es muy elevada, por lo cual se optó por no proseguir con ella en los sucesivos experimentos, a excepción del **Experimento n° 10**, de cálculo del índice mitótico.

La eficacia de esta imbibición constante, a diversas concentraciones y temperaturas, de distintos reguladores del crecimiento en condiciones de oscuridad (**Experimento n° 2**), sobre la germinación de semillas del resto de especies sí ha sido notable. La aplicación de *Ethrel* (E) (derivado fosfórico fácilmente hidrolizable a partir de pH 4-5 y de cuya descomposición se forma etileno), ha respondido positivamente en semillas de las especies *Genista versicolor* (**Figuras 36 a 38; Tablas 27 a 32**) y *Reseda complicata* (**Figuras 42 a 44; Tablas 39 a 44**). Así, se ha demostrado que el etileno está implicado en la ruptura de la dormición en semillas distintas especies (Kepczynski & Kepczynska, 1997). Ya en 1972, Ketring & Morgan, encontraron un paralelismo entre la producción de etileno y la inhibición de la germinación inducida por ABA, responsable en muchos casos, de la dormición fisiológica.

En el caso de las semillas de *Genista versicolor*, las concentraciones de E más estimuladoras de la germinación fueron 10 y 100 ppm, a 15 °C (**Figura 36**), con un 42,5 % y un 52,5 %, respectivamente (**Tabla 28**), mientras que las concentraciones de 10 ppm y 100 ppm, a 25 °C (**Figura 44**), con un 80 % y un 87,5 % (**Tabla 44**), cada una, lo fueron para *Reseda complicata*, aunque todas las temperaturas y concentraciones de E aplicadas a esta especie, superan el grado germinativo obtenido por el *Testigo*.

Southwick *et al.*, 1986, demostraron que concentraciones más elevadas producían efectos nocivos, debidos probablemente a los otros productos de descomposición del E (Cl^- y H_2PO_3). Si se aplican concentraciones bajas, la acción del E es positiva, ya que produce suficiente etileno sin que se acumulen niveles inhibitorios de estos productos de descomposición (Southwick *et al.*, 1986). De hecho, concentraciones de tan sólo 1 ppm de E, son capaces de revertir la inhibición de la germinación y del crecimiento del eje embrionario, impuesta por la aplicación de ABA en semillas de garbanzo (Díaz-Miguel, 1995).

Los mecanismos genéticos de la acción del etileno en la ruptura de la dormición / inicio de la germinación de semillas no han sido todavía esclarecidos, y de acuerdo a Brady & McCourt, 2003, sería interesante determinar si esta hormona estimula la germinación mediante la alteración de la biosíntesis o sensibilidad del *Ácido Giberélico*, o si actúa a través de su propia producción u otros compuestos-sígnal (Calvo *et al.*, 2004). Recientemente, Achard *et al.*, 2003, han sugerido que al menos parte de la acción de regulación del crecimiento del etileno es mediada gracias a sus efectos sobre las DELLA-proteínas, una familia de reguladores de la transcripción que inhiben la proliferación celular y la expansión que conduce al crecimiento de los órganos de las plantas (Alvey & Nicholas, 2005), y que actúan, en este caso, como un represor del crecimiento en respuesta a la acción del etileno, auxinas y ácido giberélico.

Calvo *et al.*, 2004, comprobaron que la adición de E, daba lugar a un incremento drástico en el contenido de ACC, actividad ACC-oxidasa y producción de etileno, lo cual apoyaría el papel que tiene en la ruptura de la dormición, considerando el rápido incremento en los porcentajes de germinación de semillas de haya bajo este tratamiento. Otros autores han observado esta regulación positiva en semillas de guisante (Petruzelli *et al.*, 2000), así como en frutos y otros tejidos vegetativos (Fluhr & Mattoo, 1996; Jonson & Ecker, 1998).

El etileno puede romper la dormición inducida por la oscuridad y/o por las altas temperaturas (Corbineau *et al.*, 1988). Este hecho se puede constatar en el caso de las semillas de *Reseda complicata* germinadas a 25 °C (**Figura 44**), aunque no en las de *Genista versicolor* (**Figura 38**), en las cuales la aplicación del E no fue capaz de revertir el efecto inhibitorio de temperaturas de 25 °C, especialmente en las concentraciones de 1 ppm y 10 ppm, quizá como consecuencia de la presencia de unos mayores niveles endógenos de ABA en estas semillas (Angosto-Trillo, 1990), unas bajas concentraciones de E aportadas, que impiden una mayor producción de etileno, o por un descenso en los niveles de conversión de ACC (Corbineau *et al.*, 1988; Kepczynski & Kepczynska, 1997).

Los porcentajes de germinación obtenidos por las semillas de *Hormathophylla spinosa* y de *Thymus serpylloides* imbibidas en E han sido poco favorables, aunque bien es cierto que a 15 °C, las semillas de *Hormathophylla spinosa*, 1 y 10 ppm, (**Figura 39**) han superado ligeramente los porcentajes de germinación del Testigo. No obstante, se puede afirmar que este regulador del crecimiento no afecta positivamente a ninguna de estas dos especies, sino que, incluso, en ocasiones, presenta un carácter inhibitorio, como en el caso de las semillas de *Thymus serpylloides*, germinadas a 20 °C.

El Ácido Giberélico (GA_3), ha permitido una mejora notable en los porcentajes de germinación a diferentes temperaturas y en oscuridad, respecto a las semillas sin tratar, en tres de los táxones estudiados, *Hormathophylla spinosa*, *Reseda complicata* y *Thymus serpylloides*. También en semillas de *Arenaria amabilis* alcanzó óptimos resultados a 25 °C, superando todas sus concentraciones al Testigo (**Figura 35**) el cuál, evidentemente, mostró unos resultados muy inferiores al 100 % obtenido a 15 °C (**Figura 33; Tabla 22**), lo que permitió que este fitorregulador superara su grado germinativo. En el análisis de las GAs, destacan las concentraciones de 10 ppm y 100 ppm, que han sido las más exitosas para estas especies, aunque destacan los resultados obtenidos por semillas de *Hormathophylla spinosa* a 15 °C y 20 °C de

temperatura (**Tablas 34 y 35**); *Thymus serpylloides* a 15 °C (**Tabla 46**), y *Reseda complicata* a 25 °C (**Tabla 44**).

Las GAs son conocidas por obviar los requerimientos de las semillas de diversos factores ambientales, promover la germinación, y contrarrestar los efectos inhibitorios del ABA, frecuentemente, en combinación con CKs (Bewley & Black, 1982; 1994). En semillas de muy pocas especies, se produce un incremento en el contenido de GAs en respuesta a estímulos ambientales externos, pero no hay evidencias de que este incremento sea importante para romper la dormición (Bewley, 1997). Por otro lado, la sensibilidad a la acción del GAs puede ser un factor clave para la germinación (Karssen *et al.*, 1989). En este sentido, se comprobó en experimentos con semillas de varias especies con deficiencia en los niveles endógenos de GAs (Koornneef & Van der Veen, 1980; Groot & Karssen, 1987), que para poder completar su germinación, requerían un suministro exógeno de GAs así como extraer las estructuras que rodean al embrión, por lo que probablemente, el papel del GAs sea de inducción de enzimas de debilitamiento del endospermo (Bewley, 1997).

Todas las especies de este trabajo han sido estratificadas en frío antes de la puesta en germinación. Numerosos autores han constatado que la aplicación exógena de GAs tras la estratificación, promueven la germinación de semillas (Fernández *et al.*, 1997; Ogasawara *et al.*, 2001; Paroussi *et al.*, 2002), por lo que puede ser ésta una de las causas de los destacados porcentajes de germinación obtenidos por las especies antes mencionadas. Rehman & Park, 2000, sugieren que la acción conjunta estratificación-GAs, no sólo ayuda a romper la dormición y aumentar la germinación, sino que además, incrementa la velocidad de ésta. No obstante, esta circunstancia no se da en semillas de *Genista versicolor* (**Figuras 36 a 38**), especie en la cuál se ha comprobado que los efectos de la estratificación no son suficientes para romper la dormición, debido a la naturaleza de la cubierta seminal. Las semillas que

tienen la capacidad de germinar en oscuridad a varias temperaturas, pueden ser inducidas a una dormición secundaria si se mantienen en dicha oscuridad durante periodos prolongados de tiempo y con una inapropiada temperatura de germinación (Baskin & Baskin, 1998). A este tipo de dormición se le conoce con el nombre de *escotodormición* debida a una pérdida del potencial de crecimiento del embrión (Bewley, 1980) y provoca, entre otros efectos, la incapacidad de la semilla para responder a la aplicación de GA₃ (Bewley, 1980; Powell *et al.*, 1983), efectos que se pueden revertir con el debilitamiento de las estructuras que rodean el embrión (Hsiao *et al.*, 1984). Sin embargo, ni tan siquiera tras el escarificado con H₂SO₄, la acción del GA₃ mejoró los porcentajes de germinación alcanzados por el *Testigo* en semillas de *Genista versicolor*, a excepción de la concentración de 1 ppm, a 25 °C, que lo hizo en un 22 % (**Tabla 32**), lo cual podría sugerir que, aunque se han detectado altas concentraciones de ABA libre en semillas de poblaciones de esta especie recogidas en cotas similares a las del presente trabajo (Angosto-Trillo, 1990), la aplicación exógena de bajas concentraciones de GA₃ son suficientes para contrarrestar el efecto inhibitor del ABA, o, al menos, para aumentar considerablemente la velocidad de germinación de semillas de *Genista versicolor* a 25 °C (**Figura 38; Tabla 32**).

Nicholls, 1982, demostró que la temperatura durante el proceso de desarrollo de granos de cebada influía en la cantidad de α -amilasa producida en el endospermo en ausencia o presencia de GAs (Baskin & Baskin, 1998). Así, el endospermo de semillas de cebada germinadas a 25/20 °C, no requerían GAs exógeno para producir α -amilasa, mientras que si las semillas germinaban a 19/14 °C, sí requerían el aporte de GAs para la producción de esta enzima, que facilita el mecanismo de acción de las GAs (Jacobsen & Beach, 1985). Esto induce a pensar que en semillas de *Hormathophylla spinosa* y *Thymus serpylloides* a 15 °C, se produce una acumulación de α -amilasa en los cotiledones como consecuencia de la aplicación exógena de GA₃, mientras que en semillas de *Reseda complicata*, a 25 °C, se pueden ver aumentados

dichos niveles enzimáticos en los cotiledones, circunstancia que puede provocar cambios sustanciales en la respuesta de estas especies a la germinación en presencia de GA₃ (Baskin & Baskin, 1998).

Los efectos producidos sobre la germinación por la aplicación continua de *Benciladenina* (BA), a diferentes temperaturas y en oscuridad han sido positivos en todas las especies. Las concentraciones aplicadas han mostrado su eficacia en alguno o varios de los táxones estudiados. Así, en *Genista versicolor* y *Hormathophylla spinosa*, han destacado sobre el resto, los porcentajes de germinación obtenidos a 15 °C, mediante la imbibición de las semillas en concentraciones de 1, 10 y 100 ppm, mejorando ostensiblemente los valores establecidos por las semillas *Testigo* (**Figuras 36 a 41; Tablas 28 a 38**). *Reseda complicata* ha incrementado notablemente con este fitorregulador sus porcentajes de germinación respecto al tratamiento *Control*, a 20 °C y 25 °C de temperatura, gracias a las concentraciones de 1 y 10 ppm (**Figuras 43 y 44; Tablas 42 y 44**) e incluso, a 15 °C, se han notado los efectos de este fitorregulador sobre la germinación tras la imbibición de las semillas con 10 ppm del mismo (**Tabla 40**). Finalmente, *Thymus serpylloides* es la especie en la que BA actúa con menor eficacia, ya que solamente la concentración de 10 ppm a 25 °C, ha sido capaz de mejorar el grado germinativo del *Testigo* (**Figura 47; Tabla 50**).

A tenor de los resultados que la aplicación de BA ha provocado sobre las diferentes semillas, pudiera parecer que todas las especies estudiadas, en mayor o menor medida, superan gracias a este regulador, una posible dormición impuesta por la temperatura. Sin embargo, el papel que juegan las CKs con relación a la termoinhibición no está completamente descrito. De hecho, se ha comprobado que semillas de lechuga no germinan tras ser imbibidas en BA, pero sí lo hacen cuando BA se combina con GA₃ (Strydom *et al.*, 1996). De igual forma, otras veces se requiere la presencia de etileno para que BA estimule la germinación (Bialecka & Kepczynski, 2003; Tsantili & Pontikis, 2004). No obstante, los resultados de

germinación dependen del tipo y concentración de la citoquinina ensayada, habiéndose demostrado que niveles de 0,005-0,05 mM de BA son eficaces para revertir la dormición provocada por la temperatura en semillas de lechuga (Fu & Yang, 1983), lo que sugiere que las concentraciones utilizadas en este experimento han generado el mismo efecto, sobre todo la concentración de 10 ppm aplicada a las semillas de *Genista versicolor* y *Reseda complicata* a las tres temperaturas de experimentación (**Figuras 36 a 38 y 42 a 44**) y *Thymus serpylloides* a 25 °C (**Figura 47**).

Estos incrementos en los porcentajes de germinación han podido darse como consecuencia de la acción del BA sobre el ABA, debido a la capacidad de las CKs de estimular la producción de etileno por las semillas (Brault & Maldiney, 1999), contrarrestando así el efecto inhibitor del ABA y facilitando la presencia del ácido giberélico, por lo que se cree que la actividad de las CKs se puede dar en una etapa diferente de la germinación que la de las giberelinas (Hartmann & Kester, 1989).

En algunas especies, la aplicación exógena de CKs, eleva los niveles de AIA libre (Binns *et al.*, 1987; Bertell & Eliasson, 1992). La acción sinérgica de ambas hormonas incrementa la producción de etileno, gracias al control de los niveles de ACS (ACC Sintasa) a través de distintos mecanismos: la auxina eleva los niveles de transcripción de ACS y la citoquinina estabiliza la proteína generada a partir de dichas transcripciones (Rashotte *et al.*, 2005).

Otra de las razones por las cuales se cree que las CKs estimulan la germinación parece asociarse con una extrusión de iones H⁺ a través de la membrana plasmática (Marre *et al.*, 1974a), y por un correspondiente incremento en el potencial negativo transmembrana (Marre *et al.*, 1974b). Sin embargo, un estudio reciente afirma que no están del todo claros, qué tejidos y órganos pueden servir de objetivo para la acción de las CKs (Ron'zhina, 2004).

El uso del *Inabarplant IV* (IP IV) sobre la germinación de semillas en condiciones de oscuridad y a distintas temperaturas ha presentado resultados muy dispares en las diferentes especies. Si bien en semillas *Arenaria amabilis*, este regulador fue, junto al *Ethrel*, el único capaz de igualar el 100 % de germinación mostrado por el *Testigo* a 15 °C (**Figura 33; Tabla 22**), o incluso de mejorar a algunas de las concentraciones aplicadas los porcentajes de éste tanto a 20 °C como a 25 °C (**Figuras 34 y 35; Tablas 24 y 26**), en el resto de taxones, los grados germinativos alcanzados por este regulador fueron muy inferiores. De todos ellos, sólo son relevantes, los valores logrados en semillas de *Reseda complicata*, por la concentración de 100 ppm, a 25 °C (**Figura 44; Tabla 44**), y los obtenidos en semillas de *Thymus serpylloides*, 1 ppm, a 15 °C y 20 °C (**Figuras 45 y 46; Tablas 46 y 48**). La aplicación de IP IV en semillas de *Genista versicolor* y *Hormathophylla spinosa*, no ha resultado ser eficaz para mejorar los porcentajes germinativos del *Testigo*, a ninguna de las temperaturas experimentadas, mostrando valores muy por debajo de los alcanzados por otros reguladores del crecimiento aplicados (**Figuras 36 a 41; Tablas 28 a 38**).

Existe un cierto desconocimiento sobre el papel que juegan las auxinas en la fase inicial de la germinación (Besnier, 1989). En maíz y otros cereales, el AIA libre se ha podido extraer desde el endospermo. También en semillas de dicotiledóneas, como el guisante, la auxina se encuentra primeramente en el endospermo, y sólo a posteriori, es detectable por el propio embrión, después de que el endospermo haya sido reabsorbido (Bewley & Black, 1994). La cantidad de AIA libre presente en guisantes es la habitual detectada en semillas en desarrollo, aumentando hasta unos picos determinados, para posteriormente disminuir conforme estas semillas alcanzan la madurez.

Independientemente de la naturaleza de la auxina exógena utilizada, la oscuridad puede influir en las diferentes fases del metabolismo de la auxina en relación con la germinación y posterior formación de la raíz (Monteuuis & Bon, 2000),

especialmente por la modificación de las peroxidasa y la actividad de los compuestos fenólicos endógenos (Druart *et al.*, 1982). La aplicación de AIB exógeno puede provocar una conversión natural de las plantas en AIA, lo que sugiere que el AIB parece ser más resistente al catabolismo, incluyendo la oxidación peroxidasa, que el AIA (Epstein & Ludwig-Müller, 1993), lo que implicaría que aquél podría modular la actividad oxidasa de éste (George, 1993).

Un estudio reciente realizado por Wu *et al.*, 2004, con la intención de optimizar la formación de embriones en callos derivados de raíces de orquídeas, ha revelado que la imbibición de dichos callos con 5 mg/l de AIB y ANA, impide el proceso de embriogénesis. Fu *et al.*, 1997, comprobaron el papel de determinadas auxinas en el desarrollo y germinación de embriones a partir de cotiledones inmaduros de soja. Los resultados, mostraron que la aplicación exógena de ANA impedía el desarrollo del embrión. La extracción de este ANA tras 6 días de tratamiento, producía, por el contrario, un efecto beneficioso en el proceso de maduración del embrión. Incluso este efecto aumentaba ligeramente cuando se aplicaba nitrógeno, sólo si el medio estaba privado de ANA. Una vez madurados los embriones, el aporte exógeno de AIB promueve la germinación. Este hecho indica, que la mezcla conjunta de AIB+ANA (composición básica del *Inabarplant*), puede ser eficaz en el enraizamiento de plantas, aunque no tanto en el proceso de germinación de semillas, como es el caso de los resultados que han mostrado en este trabajo las distintas especies.

Tampoco puede descartarse que exista una acción sinérgica entre las auxinas y el ABA para inhibir la germinación, especialmente a altas temperaturas. Así, Brady *et al.*, 2003, estudiaron la posibilidad de que las auxinas pudieran influir en la sensibilidad al ABA en semillas de *Arabidopsis*. Éstas fueron expuestas a un incremento en las concentraciones de ABA en presencia de pequeñas concentraciones de AIA exógeno. Como se esperaba, el aumento progresivo de los

niveles de ABA inhibía la germinación, pero ante la aplicación de la auxina, se necesitaron menos cantidades de ABA para inhibir aquella. Esto sugiere, que, si bien las auxinas por sí mismas no parecen anular la germinación, sí que interacciona con los niveles de ABA que puedan estar presentes en las distintas especies de este estudio, anulando, por tanto, el posible efecto estimulador de dicho fitorregulador.

En esta Memoria, se ha mencionado en numerosas ocasiones los efectos del ABA sobre las semillas y la posible interacción de éste con distintos reguladores del crecimiento. Sin embargo, no está tan claro el comportamiento que ha podido tener en los cinco taxones estudiados. Numerosos autores han constatado la importancia de esta hormona en la regulación de la dormición y la germinación (Bewley, 1997; Xiong & Zhu, 2003; Gonai *et al.*, 2004). Las semillas en desarrollo raramente germinan, y cuando ocurre una germinación precoz, frecuentemente es asociada con deficiencias en la síntesis o sensibilidad del ABA (Hilhorst, 1995). El impedimento de la germinación durante el desarrollo puede estar debido al contenido endógeno de la semilla, el entorno osmótico alrededor de ésta, o a ambas (Berry & Bewley, 1992). La desecación al final del periodo de maduración y el desprendimiento de la planta madre son suficientes para que, en semillas no durmientes, el contenido de ABA descienda, y se vea muy reducida la sensibilidad del embrión a éste (Xu & Bewley, 1991).

El papel del ABA en las respuestas adaptativas a distintos estreses ambientales también es conocido. Los niveles de ABA se incrementan en caso de sequía, salinidad o frío. Asimismo, limita la pérdida/absorción de agua a través de la transpiración mediante la reducción de la apertura de los estomas. Este cierre estomático es inducido a nivel de membranas mediante la extrusión de iones K^+ y Cl^- (Liotenberg *et al.*, 1999). También en semillas, el ABA regula la expresión de numerosos genes implicados en el desarrollo o tolerancia al estrés (Leung & Giraudat, 1998).

Por otro lado, los efectos del ABA sobre la germinación pueden estar influidos también por las temperaturas de incubación (Walker-Simmons, 1988; Gonai *et al.*, 2004) y/o por la variación en la sensibilidad de embriones a esta hormona en diferentes etapas del crecimiento (Welbaum *et al.*, 1990).

La estratificación fría realizada en todas las especies, ayuda a romper la dormición y a disminuir los niveles endógenos de ABA en las semillas. Este dato quizá se ha podido constatar con mayor claridad, en semillas de *Arenaria amabilis* y *Thymus serpylloides*, las cuales, en general, han presentado mayor velocidad de germinación que el resto. Sin embargo, si numerosos estudios han constatado que el aumento de la temperatura de germinación incrementa los valores de ABA presentes (Walker-Simmons, 1988; Baskin & Baskin, 1998; Gonai *et al.*, 2004), será necesario analizar en mayor profundidad esta relación respecto a algunas de las especies de este trabajo, así como la reversión que puede provocar la aplicación exógena de distintos fitorreguladores, sobre todo las giberelinas.

5.4) EXPERIMENTO N° 3 Y N° 4: ESTUDIO DE LA INFLUENCIA DEL pH SOBRE LA GERMINACIÓN DE SEMILLAS EN OSCURIDAD Y ESTUDIO DE LOS EFECTOS DE LA APLICACIÓN DE DIVERSOS PRETRATAMIENTOS CON REGULADORES DEL CRECIMIENTO SOBRE LA GERMINACIÓN DE SEMILLAS EN OSCURIDAD.

Ya se describió en el **apartado 4.4.2** de esta investigación, que todas las especies estudiadas se encuentran en la orla Nevado-Filábride de Sierra Nevada, dominada por materiales silíceos con suelos de naturaleza ácida. Los resultados obtenidos del análisis de las distintas muestras de suelos presentes en el entorno de la estación de esquí, confirman que algunos de ellos, han podido sufrir un ligero aumento del pH por encima de 7, a consecuencia de los constantes movimientos de tierras y

acondicionamiento de las pistas, que depositan áridos de naturaleza calizodolomítica, responsables de este incremento. Por todo ello, se realizó una prueba de germinación solamente con semillas-*Testigo* (**Experimento n° 3**), a distintas temperaturas y en oscuridad, que confirmó cómo el medio ácido ($\text{pH} \cong 6,2$), parece favorecer un incremento en los porcentajes de germinación de las semillas sin tratar de las cuatro especies.

Asimismo, la aplicación de los reguladores del crecimiento tamponados a $\text{pH} \cong 6,2$, sobre las semillas de las plantas estudiadas, pero esta vez, imbibidas en ellos durante 12 ó 24 horas, para ser posteriormente incubadas en agua (**Experimento n° 4**), a distintas temperaturas y en oscuridad, condiciones que podrían ser trasladadas al hábitat natural de estas especies, han demostrado un comportamiento francamente positivo.

En el primer experimento efectuado con *Ethrel* (E), éste se disolvió en agua estéril sin ajustar el pH, por lo que los resultados podrían haber estado distorsionados, ya que cuanto menor es la concentración de E, mayor es el pH. En las nuevas condiciones de ajuste a $\text{pH} \cong 6,2$, el E es estable, y debe penetrar en las semillas para que se produzca la hidrólisis. De los resultados mostrados en el **Experimento n° 4**, se deduce que, tanto las semillas de *Genista versicolor* como de *Reseda complicata*, responden mejor a la germinación cuanto mayor es la cantidad de E aportada, y, en el caso de ambas especies, menor el tiempo de imbibición en éste cuando la temperatura de germinación es de 15 °C (**Figuras 54 y 59; Tablas 66 y 72**). Este mayor requerimiento en la cantidad de E exógeno necesario para la germinación, puede ser debido a los niveles de ABA presentes en las semillas (Kepczynski & Kepczynska, 1997), que se ven rápidamente contrarrestados por la mayor producción de etileno. También la escarificación previa con H_2SO_4 , en el caso de *Genista versicolor*, facilita considerablemente la entrada de E. Probablemente, la necesidad de un menor tiempo de imbibición por parte de las semillas a 15 °C,

pueda ser debida a que esta temperatura no provoca una inhibición en la producción de etileno, tal y como sucede si éstas son elevadas, las cuales afectan a la integridad de las membranas, provocan cambios en la conformación de enzimas ligados a membranas o en la composición lípido-proteica de éstas (Gilverberg *et al.*, 1984). Las altas temperaturas también pueden afectar a la conversión de ACC en etileno (Kepczynski & Kepczynska, 1997). Todo esto hace que, posiblemente, las semillas de *Reseda complicata*, necesiten un mayor periodo de imbibición en E para promover la germinación a 25 °C, lo que se manifiesta en el hecho de que con 24 horas de imbibición, los porcentajes germinativos logrados fueron menores que cuando esta imbibición fue continua (**Figura 62; Tabla 74**). En todo caso, estas dos especies demuestran que el etileno exógeno puede ser un factor limitante en la germinación. La respuesta que han mostrado, sugiere incluso, que la causa por la que algunas semillas no han germinado, sea un nivel insuficiente de etileno endógeno o por la falta de un mecanismo de respuesta a él. (Kepczynski & Kepczynska, 1997).

La respuesta por parte de las semillas a la imbibición en GA₃ durante 12 ó 24 horas, en oscuridad y a distintas temperaturas con pH≅6,2, no ha sido plenamente satisfactoria para las diferentes especies, si se comparan con los resultados que se dieron en el **Experimento n° 2**. Las semillas de *Thymus serpylloides* a 15 °C, han mostrado un marcado carácter inhibitorio al GA₃, respecto al tratamiento *Testigo*, que aparece a partir del tercer día de experimentación (**Figura 66; Tabla 76**). Esto significa que, posiblemente, la aplicación de GA₃ tras la estratificación fría, ayuda a romper la dormición, y sea rápidamente absorbido por la semilla, la cuál necesite unas mayores concentraciones de este fitorregulador para estimular la germinación, e incluso, un mayor tiempo de imbibición en él (Ellis *et al.*, 1985). Si bien parece que la acción del GA₃ también anula el posible efecto inhibitorio del ABA, la causa de estos bajos porcentajes de germinación podría estar en la posible expresión de

proteínas represoras del proceso germinativo tras la imbibición en GA₃ (Peng & Harberd, 2002).

La aplicación de GA₃ exógeno puede contribuir a un incremento en la cantidad de este compuesto en el eje embrionario en semillas no-durmientes, aunque es difícil diferenciarlo del que se biosintetiza, aunque Fernández *et al.*, 1997, han comprobado que esta cantidad es menor que la que hay en ejes embrionarios pretratados con Etefón o estratificados en frío, lo cuál reafirma la hipótesis de que en semillas de *Thymus serpylloides*, sea necesario una mayor concentración de GA₃ exógeno para estimular la germinación.

Todas las concentraciones de GA₃, a excepción de 100 ppm, 24 horas, han superado al Testigo, tanto a 15 °C como a 25 °C en semillas de *Hormathophylla spinosa* (Figuras 57 y 58, Tablas 68 y 70), aunque, los tratamientos disminuyen sus porcentajes de germinación respecto a los logrados con la imbibición continua en GA₃ (Figuras 39 a 41; Tablas 34 a 38). *Reseda complicata*, a 25 °C, responde positivamente a altas concentraciones, manteniendo grados germinativos similares a los anteriores (Figura 64; Tabla 74). En ambas especies, la aplicación de GA₃ exógeno inhibe la acción del ABA, sobre todo a altas temperaturas, donde es efectivo incluso a concentraciones de 10 ppm, lo que puede indicar que los niveles de este inhibidor presentes en semillas de *Hormathophylla spinosa* son inferiores a los de *Reseda complicata*.

Las características de las cubiertas seminales de ambas especies pueden jugar un papel fundamental en los requerimientos de GA₃ exógeno. En este sentido, la expresión de los genes que codifican las enzimas que hidrolizan las sustancias de reserva de los cotiledones, puede resultar clave para conocer estos requerimientos, confiriéndole parte de la resistencia mecánica a la protrusión de la radícula (Debeaujon & Koornneef, 2000). También es necesario conocer la influencia del GA₃

sobre el potencial de crecimiento del embrión (Karssen & Laçka, 1986), ya que en éste es donde se produce el ABA (Karssen *et al.*, 1983), y, por tanto, el lugar donde el GA₃ probablemente ejerza su acción reversora a la dormición y estimuladora de la germinación (Debeaujon & Koornneef, 2000).

Finalmente, está comprobado que el GA₃, e incluso el ABA son más efectivos en la estimulación de la germinación de semillas de lechuga a pH entre 3,2-4,2, que a pH 7.0 (Zagorski & Lewak, 1984), lo cuál puede sugerir que en especies indiferentes edáficas, un pH por debajo de la neutralidad favorece la germinación.

El comportamiento de las diferentes semillas tras las 12 ó 24 horas de pretratamiento en BA, y posterior incubación en agua y oscuridad, ha sido muy destacable, a excepción de *Thymus serpylloides* (**Figura 67; Tabla 78**), que, definitivamente, parece no tolerar la acción de ninguno de los fitorreguladores utilizados a elevadas temperaturas de experimentación. Sin embargo, las otras especies sí han mostrado unas pautas de germinación superiores al *Testigo*, mejorando los porcentajes e incluso la velocidad de germinación que en el **Experimento n° 2**, *Genista versicolor* (**Figura 36; Tabla 28**) y *Reseda complicata* (**Figuras 42 y 44; Tablas 40 y 44**). Las semillas de *Hormathophylla spinosa*, no superan los valores obtenidos anteriormente, pero, en todo caso, los cuatro tratamientos mejoran al *Testigo* (**Figura 56; Tabla 68**).

Este experimento ha demostrado que, en la mayoría de las especies, la acción de las CKs es eficaz en la estimulación de la germinación, sobre todo cuando se aplica en concentraciones a partir de 10 ppm, tanto si el tiempo de imbibición es de 12 ó 24 horas, como si es continuo, y a cualquier temperatura. Tal y como expresan McGaw, 1988 ó Mok & Martin, 1994, las CKs sintéticas son más eficaces que las naturales, ya que se absorben más rápidamente.

Las altas temperaturas reducen los niveles endógenos de CKs, mientras que aumentan los de ABA y etileno. (Chou *et al.*, 2000). Esto puede confirmar los resultados obtenidos en semillas de *Reseda complicata* a 25 °C, en las que es necesaria la aplicación exógena de mayores concentraciones de BA para estimular la germinación y contrarrestar los posibles efectos inhibidores, aunque no sucede lo mismo con semillas de *Thymus serpylloides*.

En el primer informe que describía el efecto de la aplicación de CKs exógenas sobre la dormición en tubérculos de patata, Hemberg, 1970, percibió que la sensibilidad de éstos hacia aquellas hormonas, aumentaba con el periodo de post-maduración, hasta que espontáneamente abandonaban el estado de letargo, por lo que la acción de las CKs puede ser dependiente de un número de procesos interrelacionados (Suttle, 2001), entre los que se encuentran la penetración, absorción, metabolismo, o reconocimiento y transducción de señales (Davies, 1995). Estos procesos, o la combinación de algunos de ellos, puede ser la causa de la mayor o menor velocidad de respuesta al BA en cada una de las especies (Tsantili, 2002).

La eficacia del uso de IP IV en oscuridad, con distintas temperaturas e imbibición previa a la incubación en agua durante 12 ó 24 horas, ha mostrado, tanto en semillas de *Reseda complicata* como de *Thymus serpylloides*, unos resultados muy parecidos a los de anteriores experimentos (**Figuras 61 y 65; Tablas 74 y 76**), confirmando, nuevamente, que sus efectos sobre la estimulación de la germinación, en general, son inferiores al del resto de reguladores del crecimiento. Sin embargo, puede destacarse cómo las semillas de *Reseda complicata*, a 25 °C, necesitan sólo 12 horas de imbibición a concentraciones 10 y 100 ppm, para mejorar ligeramente la velocidad y porcentaje germinativo del Testigo (**Figura 61; Tabla 74**), mientras que las de *Thymus serpylloides*, a 15 °C, sólo hace efectiva esta mejora, con sólo 1 ppm, pero durante 24 horas (**Figura 65; Tabla 76**).

Tal y como ya se ha comentado, la acción de las auxinas sobre la germinación de las especies de este trabajo no parece muy positiva. Probablemente, esto sea debido a los propios mecanismos de acción del IP IV y a la implicación de éstos en el crecimiento. Es sabido desde hace tiempo, que las auxinas promueven el crecimiento principalmente por aumento de la expansión celular (Thimman, 1977). Según la teoría de "crecimiento por acidificación" (Rayle & Cleland, 1977; Cleland & Rayle, 1978), las auxinas estimularían la actividad H⁺-ATPasa del plasmalema y provocarían el bombeo de protones hacia la pared celular. Ello causaría una disminución del pH, que provocaría la activación de expansinas, rompiendo enlaces de hidrógeno y debilitando la pared, permitiendo, por tanto, la elongación del tallo y tejidos del coleóptilo tan rápido como la auxina sea capaz de inducirlo (Rayle & Cleland, 1970; Cleland *et al.*, 1991). No obstante, también en ausencia de auxinas, determinadas soluciones ácidas pueden provocar un debilitamiento de la pared celular que favorece la elongación. Por ello, Cleland, 1992, realizó un experimento para determinar el pH óptimo necesario para la elongación, durante las etapas temprana (0-2 horas) y tardía (2-12 horas) de inducción del crecimiento por auxinas en coleóptilos de avena, así como conocer si las auxinas pueden promover la elongación cuando el pH de la pared celular es fijado por potentes tampones de pH.

Los resultados obtenidos, mostraron que las fases temprana y tardía de crecimiento tras la aplicación de auxinas en dichos coleóptilos, tenían diferentes pH óptimos. Así, la expansión inicial dependió de la acidez del apoplasto, con un pH óptimo por debajo de 5, mientras que la extensión durante la fase tardía tuvo un pH óptimo de 5,5-6,0, inhibiéndose entre pH 4,5-5,5 el crecimiento por auxinas, e incluso se observaron efectos tóxicos a pH ≤ 4. Este planteamiento podría indicar que, la acción del IP IV en semillas de *Reseda complicata* y de *Thymus serpylloides*, a pH=6,2, no estimula suficientemente la extrusión de iones H⁺, como para debilitar la pared celular y favorecer un mayor desarrollo del embrión que, en su caso, pueda permitir la germinación.

El estado de maduración de las semillas, también podría ser una de las claves de la escasa eficacia de la aplicación exógena de auxinas en el proceso de germinación con las concentraciones aplicadas. Así, Suzuki *et al.*, 2001, en granos de maíz, han comprobado que los niveles de auxinas se mantienen altos durante la mitad y última parte del desarrollo de la semilla, presumiblemente para promover la endorreducción y expansión de células del endospermo (Jensen & Bandurski, 1994), aunque también lo hacen los de ABA (Hole *et al.*, 1989), lo que sugiere que se produce una interacción ABA/auxina que retrasa la maduración de la semilla, y, consecuentemente, la germinación. En el caso de las dos especies de este trabajo comentadas, las concentraciones de auxinas aportadas pueden ser insuficientes, de forma que los niveles de ABA presentes en las semillas, inhiban la acción de aquellas.

5.5) EXPERIMENTO N° 5: ESTUDIO DE LOS EFECTOS DE LA LUZ SOBRE LA GERMINACIÓN DE SEMILLAS.

En el apartado 1.6.4.2, se destacó el importante papel de la luz en la germinación, y el hecho de que muchas especies, definen el entorno con mejores condiciones óptimas de crecimiento y desarrollo en función de la radiación que reciben (Maloof *et al.*, 2000). Según los resultados obtenidos en el Experimento n° 5, se comprueba, que, a excepción de las semillas de *Genista versicolor*, a 15 °C (Figura 68), el resto de especies mejoran los porcentajes de germinación, bajo la exposición, temporal (12 ó 24 horas) o permanente, a la luz, y a cualquiera de las temperaturas utilizadas, unas con mayores diferencias que otras, que en oscuridad (Figuras 69 a 75).

Las interacciones entre la luz y la temperatura pueden determinar la capacidad y el tiempo de germinación de semillas de muchas especies. Así, hay semillas que pueden requerir luz a una temperatura determinada y no necesitarla a otra (Pons,

1992). Otros autores han relacionado esta capacidad con factores como el estratificado, los nitratos o el potencial osmótico del medio (Egley, 1989; Bradford, 1995; Noronha *et al.*, 1997). Obviamente, en este primer análisis sobre los efectos de la luz en la germinación de semillas, uno de los factores más importantes a tener en cuenta, el factor suelo, no está incluido, ya que el experimento se realizó en placas Petri, a temperatura constante, por lo que, probablemente, considerando dicho factor, la acción de la luz provoque otras consecuencias.

Las características de la luz que afectan a la germinación incluyen la longitud, calidad e irradiancia fotónica que llega a la semilla (Casal *et al.*, 1998). Para numerosas especies de distintos hábitats, las respuestas a la luz están mediadas por la percepción fitocromática que reciben (Vazquez-Yanes *et al.*, 1996; Casal & Sánchez, 1998).

Sierra Nevada es una zona en la que la radiación solar es especialmente intensa en los meses estivales. Este hecho, tal y como se comentó en el epígrafe de “*descripción de la zona de estudio*” (**apartado 1.3.2.5.2**) crea un gran contraste térmico durante el día entre una atmósfera siempre fría y un suelo muy sobrecalentado, especialmente porque tanto los suelos como las rocas presentan colores oscuros con un albedo muy alto que reflejan muy poco la radiación incidente (Ortega, 1989). La época de fructificación de las especies de este estudio abarca desde finales de julio (*Hormathophylla spinosa*), hasta finales de septiembre (*Reseda complicata*). Esto implica, que la sensibilidad de cada especie a la luz, puede ser el factor principal de la inducción de una posible dormición secundaria (Baskin & Baskin, 1998). En función del control lumínico llevado a cabo en este experimento, se podría afirmar, que, teniendo en cuenta los máximos porcentajes germinativos alcanzados, las semillas de *Hormathophylla spinosa*, *Reseda complicata* y *Thymus serpylloides* tendrían, a priori una dependencia mayor de la luz, al menos a temperatura de 15 °C (**Figuras**

70, 72 y 74; Tablas 84, 88 y 92). Otro dato destacable que se puede extraer, es que, salvo en algún caso concreto, la luz ralentiza el proceso germinativo de las semillas.

El hecho de que las semillas de *Genista versicolor* necesiten la luz a 25 °C (Figura 69), y no a 15 °C (Figura 68), para activar la germinación, puede relacionarse con un aumento a esta última temperatura de los niveles de ABA, que pueden inhibir el crecimiento que precede a la germinación (Karssen, 1976b).

La naturaleza caméfito de todas las especies (las yemas de sustitución están cerca de la superficie del terreno durante la estación desfavorable), y factores como el peso y tamaño de sus semillas, puede provocar que cualquier cantidad de luz, sea suficiente para promover la germinación en un tiempo de respuesta muy corto (Casal *et al.*, 1997), tal y como sucede en semillas de *Reseda complicata* y *Thymus serpylloides*, a 15 °C (Figuras 72 y 74; Tablas 88 y 92), o que, incluso, apenas se encuentren diferencias destacables entre la exposición a ésta durante 12 ó 24 horas, si se exceptúa, prácticamente, el caso de *Genista versicolor* a 15 °C, en la que únicamente el porcentaje de germinación alcanzado tras estar expuestas las semillas a la luz durante 24 horas (idéntico al obtenido con *Oscuridad constante*) (Figura 68; Tabla 80), parece no seguir la tónica general del resto de especies.

La estratificación fría en oscuridad, ayuda a incrementar la sensibilidad a la luz, especialmente en semillas con cubiertas seminales permeables o semipermeables (Hartmann *et al.*, 1997), lo cuál puede explicar la mayor facilidad de semillas de *Hormathophylla*, *Reseda* y *Thymus* para germinar en presencia de luz. Pudiera ser que las semillas de *Genista* hayan pasado demasiado tiempo estratificada en oscuridad, lo cuál le provoca una dormición secundaria (escotodormición), que conlleva una menor sensibilidad a la luz, que puede ser revertida por un aumento en la temperatura de germinación (Steadman, 2004).

En el caso específico de semillas que requieren luz para germinar, se ha enunciado una hipótesis que describe que tanto el alivio en la dormición como la dependencia de los cambios en la temperatura, vienen controlados por la acción de un fitocromo reductor desconocido (X), que está asociado a una membrana desconocida (Hillhorst, 1998). Según esta hipótesis, la temperatura y la dependencia del tiempo de síntesis de " X ", se relacionarían con la liberación de la dormición, y, subsiguientemente, los cambios dependientes de la temperatura en " X " entre formas activas/disponibles (X_a) e inactivas/no disponibles (X_i) serían responsables del rango de temperaturas en el cuál la germinación es posible (Steadman, 2004). Los receptores activos (X_a), probablemente irían asociados al fitocromo Pfr, que, como ya es sabido, presente en cantidades suficientes, puede iniciar la germinación (Hillhorst, 1998; Vleeshouwers & Bouwmeester, 2001).

5.6) EXPERIMENTO N° 6: ESTUDIO DE LOS EFECTOS DE LA LUZ Y APLICACIÓN DE DIVERSOS PRETRATAMIENTOS CON REGULADORES DEL CRECIMIENTO SOBRE LA GERMINACIÓN DE SEMILLAS.

En los **Experimentos n° 2, n° 3 y n° 4**, se discutieron las posibles interacciones existentes entre la temperatura, el pH, los reguladores del crecimiento, y el tiempo de imbibición en éstos en condiciones de oscuridad. Posteriormente, en el **Experimento n° 5**, se analizó y comparó la capacidad de las semillas *Testigo* de germinar con luz a distintas temperaturas y con distintos tiempos de exposición a la misma. Por tanto, en este capítulo, se van a tener en cuenta todos estos factores, para discutir los efectos de la luz sobre la germinación de semillas, previamente pretratadas con los fitorreguladores ya conocidos.

La acción sobre la germinación de este fitorregulador en presencia de la luz, ha sido más eficaz en semillas de *Genista versicolor* como de *Reseda complicata*, a 15 °C, que lo fue en condiciones de oscuridad. En el caso de la primera especie, sólo se necesitó una concentración de 10 ppm durante 12 horas para mejorar considerablemente los porcentajes y velocidad de germinación del Testigo, aunque también lo hace a las 24 horas (Figura 76; Tabla 96), y con relación al mismo tratamiento en oscuridad (Figura 54; Tabla 66). Respecto a las semillas de *Reseda complicata*, también los dos tratamientos superan al Testigo, si bien la estimulación germinativa es mayor con la concentración de 100 ppm, 24 horas (Figura 81; Tabla 102). Sin embargo, la aplicación exógena de E en esta especie, a 25 °C, aunque eleva los porcentajes y velocidad germinativa obtenidos con las mismas condiciones experimentales en oscuridad (Figura 62; Tabla 74), apenas supone una mejora respecto a las semillas sin tratar (Figura 84; Tabla 104), que confirman en este experimento, los datos del experimento anterior, es decir, la mayor predisposición a la germinación en presencia de luz.

Tanto las semillas durmientes como las no durmientes producen etileno, pero la producción es mayor en estas últimas (Kepczynski & Kepczynska, 1997). Un experimento realizado por Baskin *et al.*, 2003, demostró que semillas de junco incubadas en agua en presencia de manzana (que libera etileno), aumentaban su porcentaje germinativo conforme se incrementaba el número de días con luz, y no lo hacían, ni con luz ni en oscuridad, en ausencia de la manzana. Por otro lado, también comprobaron que el etileno no sustituye a la luz como requerimiento para la germinación, aunque sí que semillas expuestas a luz durante 2 días en un medio con etileno, germinan posteriormente en oscuridad. Finalmente, constataron cómo un aumento de la temperatura y la presencia de luz, aceleran el proceso de germinación. Todos estos datos pueden sugerir, que la luz y la escarificación ácida previa, realizada en semillas de *Genista versicolor*, ayudan a romper la dormición impuesta por la cubierta seminal y le permite asimilar más rápidamente el etileno

que en las de *Reseda complicata*, lo que explicaría el hecho de que menores concentraciones de éste fitorregulador y tiempo de imbibición, son suficientes para estimular la germinación en presencia de luz de aquella especie. El hecho de que la velocidad de germinación de semillas de *Reseda complicata* sea mayor en presencia de etileno y de luz, a 25 °C que a 15 °C, iría probablemente relacionado, con el ciclo condicional de dormición/no dormición de sus semillas.

Al contrario de lo sucedido con E, la aplicación de GA₃ sobre las semillas de *Hormathophylla spinosa* y *Reseda complicata*, en presencia de luz (**Figuras 79, 80 y 86; Tablas 98, 100 y 104**), no ha mejorado los porcentajes germinativos del *Testigo*, ni los obtenidos anteriormente en oscuridad (**Figuras 57, 58 y 64; Tablas 68, 70 y 74**), a ninguna de las dos temperaturas.

Esta reacción por parte de ambas especies, no suele ser la más habitual tras la aplicación de GAs exógenas en plantas, ya que, normalmente, favorece la germinación en condiciones de luz, respecto a la oscuridad (Derks & Karssen, 1993). Existen evidencias de que la luz, puede modular la sensibilidad de las semillas a esta aplicación de GAs exógenas, controlando la biosíntesis, o modificando la acción de éstas durante la germinación (Yamaguchi & Kamiya, 2002). Así, el fitocromo afectaría a la germinación a través de la acción de las GAs de tres maneras: (1) estimulando la síntesis de GAs; (2) incrementando la respuesta de las semillas a GAs endógenas; (3) disminuyendo los niveles de inhibidores de la germinación (García-Martínez & Gil, 2002). De hecho, muchas semillas requieren luz (luz blanca (WL) o irradiación roja (R)) y GAs para germinar (Karssen, 1995).

Los efectos de la luz pueden ser suprimidos tratando las semillas con inhibidores de la síntesis de GAs (p. e. paclobutrazol) (García-Martínez & Gil, 2002), y los requerimientos de luz se sustituyen por la aplicación de GAs exógenas (Hillhorst & Karssen, 1988; Plummer *et al.*, 1997). Sin embargo, Hillhorst & Karssen, 1988, han

especulado que esta mediación del GA en la respuesta de semillas a la luz, viene dada porque la aplicación de GAs exógenas lo que hacen es “imitar” el efecto de la luz roja en la promoción de la germinación.

Este último razonamiento, hace suponer pues, que el efecto de la imbibición en GA₃ sobre la germinación de semillas de *Hormathophylla spinosa* y *Reseda complicata*, es similar al que produce la luz, y que, por tanto, las diferencias entre los porcentajes germinativos podrían venir determinadas por un posible exceso de absorción de luz roja lejana que convierte el fitocromo de la forma Pfr (promueve la germinación) en Pr (inhibe la germinación) (Kendrick, 1976), provocando una respuesta a alta radiación, que hace ineficaz la aplicación de GA₃ exógeno (Simonovic *et al.*, 2000) y afecta al crecimiento del embrión y/o a enzimas involucradas en la degradación del endospermo (de Miguel *et al.*, 2000), inhibiendo la germinación. La temperatura, o la posibilidad de una dormición fisiológica profunda incapaz de ser rota por las concentraciones exógenas de GA₃ empleadas (Baskin & Baskin, 1998), podrían ser otra de las causas del poco éxito de este fitorregulador.

La acción de las CKs y la luz sobre la germinación de semillas sólo ha sido positiva en una de las tres especies aplicadas, en concreto en *Genista versicolor*, cuyas dos concentraciones y tiempos de imbibición han superado el porcentaje de germinación del Testigo (**Figura 77; Tabla 96**), si bien sólo el tratamiento de 10 ppm, 24 horas, ha mejorado el grado germinativo obtenido en oscuridad (**Figura 55; Tabla 66**). *Hormathophylla spinosa* y *Reseda complicata* muestran valores similares o inferiores a las semillas sin tratar (**Figuras 78, 82 y 85; Tablas 98, 102 y 104**), y por debajo también de los mismos tratamientos, aplicados en oscuridad (**Figuras 56, 60 y 63; Tablas 68, 72 y 74**).

Ya se comentó que la luz roja es la única dentro del espectro de absorción lumínico, capaz de romper la dormición de semillas tratadas con CKs (Thomas *et al.*, 1997), y que el efecto sinérgico de éstas con la luz o GAs pueden permitir la germinación bajo condiciones tales como las altas temperaturas (Thomas, 1992), si bien hay autores que afirman que éstas reducen los niveles endógenos de CKs (Chou *et al.*, 2000).

No obstante, al menos en el caso de las semillas de *Genista versicolor*, la liberación de la dormición inducida por la luz, aparecería asociada a un componente basado en las CKs, lo cuál se constataría determinando los niveles endógenos de CKs durante la ruptura de la dormición (Thomas *et al.*, 1997). Así, los niveles extraíbles de CKs se incrementaron en semillas de lechuga 24 horas después de su exposición a la luz (Barzilai & Mayer, 1964) y en semillas de *Rumex* tras 10 minutos de tratamiento con luz roja (Van Staden & Wareing, 1972). En contraposición a esto, Steadman *et al.*, 2003, comprobaron que, tras la aplicación de CKs, la liberación de la dormición en semillas de *Lolium* era más rápida cuando los tests de germinación se llevaban a cabo en oscuridad que cuando lo hacían en condiciones de luz/oscuridad.

Numerosas investigaciones han indicado que los incrementos transitorios de CKs en semillas tras la ruptura de la dormición por tratamientos con luz, son debidos a la interconversión de CKs desde formas de almacenamiento o solubles en agua a formas biológicamente activas, en lugar de ser sintetizadas *de novo* (Van Staden & Wareing; Van Staden, 1973), lo cuál podría darse en el caso de las semillas de *Genista versicolor*.

Por todo ello, no parece estar muy claro el papel específico de las CKs en la ruptura de la dormición de semillas sensibles a la luz, como *Hormathophylla spinosa* y *Reseda complicata* (Thomas *et al.*, 1997). De esta forma, Qamaruddin & Tillberg, 1989, comprobaron que, en semillas de pino, el incremento en el contenido de CKs tras un

tratamiento con luz, conllevó asimismo un aumento temporal en la N⁶-(Δ^2 -isopentenil) adenina, lo que les sugirió que esta CKs podría ser una señal-sensor de un fitocromo activo y que, por tanto, dicho aumento es el primer cambio hormonal en el proceso de ruptura de la dormición. Compuestos derivados de la zeatina-ribosida, se incrementan un paso después, en el proceso de desarrollo, aproximadamente en el momento de protrusión de la radícula a través de la cubierta seminal. Estos datos prueban que diferentes CKs pueden estar involucradas en distintas etapas entre la dormición y la germinación *per se* (Thomas *et al.*, 1997), y que por tanto, se podría afirmar que las CKs, en estas tres especies, inducen efectos morfológicos y transcripcionales que imitan a los efectos de la luz pero que pueden ser causados por la aplicación exógena de las CKs o la sobreproducción endógena de ellas, incluyendo los relacionados con la fotomorfogénesis (Rashotte *et al.*, 2005).

La interacción entre la luz e IP IV en el proceso germinativo de semillas de *Reseda complicata* y *Thymus serpylloides* fue desfavorable para la primera y positivo para la segunda. Los resultados mostrados para *Reseda complicata* (**Figura 83; Tabla 104**), confirman, al igual que para el resto de fitorreguladores, que la aplicación de éstos en presencia de luz, no estimulan la germinación por encima de lo que lo hace la luz por sí sola. Sin embargo, en el caso de semillas de *Thymus serpylloides*, sí se mejora ligeramente el grado y velocidad germinativos obtenido por las semillas *Testigo*, tras el pretratamiento durante 24 horas con concentraciones de 1 ó 10 ppm de IP IV (**Figura 87; Tabla 106**). Asimismo, la aplicación de luz aumenta también la velocidad de germinación de estas semillas respecto a la oscuridad (**Tabla 76**), si bien sólo el tratamiento con 10 ppm, 24 horas mejora el porcentaje de germinación con relación al mismo tratamiento pero sin luz (**Figura 65; Tabla 76**).

Varios estudios han mostrado las correlaciones entre las respuestas a la luz y cambios en los niveles o transporte de auxinas, aunque muy pocos se han relacionado con el proceso de germinación. En éste, parece que la acción de la luz es la de regular el transporte de auxinas dentro o fuera de las células en expansión que promueven la elongación (Tian & Reed, 2001).

Cuando Tam, 1996, examinó el efecto de la luz sobre el metabolismo del AIA, encontró que las cantidades de AIA-libres eran las mismas con luz continua, oscuridad o ciclo alternativo de luz/oscuridad. Las medidas realizadas de la tasa de renovación (o "turnover") de estas cantidades le llevaron a afirmar que la síntesis y el propio "turnover" son muy lentos en presencia de luz y que incluso, cambios en la temperatura no afectan significativamente a los niveles de AIA, por lo que parece que ésta tampoco influye en el "turnover".

Se ha demostrado que la luz roja inhibe la elongación en donde las auxinas la promueven, lo cual puede significar que la luz disminuye las cantidades de auxinas o inhibe la acción de las auxinas en esta elongación, generalmente actuando a nivel de las células epidérmicas (Tian & Reed, 2001).

Estos resultados sugieren que la luz puede modular la cantidad de producción o transporte de auxinas, y por tanto, que dichas concentraciones estén cuantitativamente relacionadas con las tasas de desarrollo o crecimiento de los diferentes tejidos que forman parte de la semilla (Tian & Reed, 2001). Si a esto le añadimos el desconocimiento que se tiene de la influencia que la aplicación exógena de IP IV provoca en las dos especies de este experimento, posiblemente sus efectos vengan dados a nivel genético (se ha detectado que tras la adición de ANA se identifican varios ARNm que son expresados diferentemente (Ludwig-Müller, 2000) y/o enzimáticos (se cree que tras la aplicación exógena de AIB, las expansinas son responsables del debilitamiento de la pared celular debido a una inducción-ácida,

que permite un rápido crecimiento de los tejidos) (Cosgrove & Li, 1993; McQueen-Mason, 1995).

5.7) EXPERIMENTO N° 7: ESTUDIO DE LA APLICACIÓN DE DISTINTOS FITORREGULADORES SOBRE LA GERMINACIÓN DE SEMILLAS Y PRIMEROS ESTADÍOS DEL CRECIMIENTO VEGETATIVO EN SUSTRATO SÓLIDO.

En todos los experimentos anteriores, se han estudiado y comentado los efectos que los reguladores del crecimiento y diversos parámetros ambientales tienen sobre la germinación de semillas. Sin embargo, estos efectos no se dan sólo sobre dicha germinación, sino también sobre el enraizamiento y crecimiento vegetativo de las plántulas, fundamentales para el éxito o fracaso de la restauración de la cubierta vegetal. En este experimento, solamente se comentarán estos aspectos.

Uno de los parámetros de crecimiento de las plantas más relevante de los estudiados en este trabajo, es la proporción entre el tamaño de la parte aérea y la radical (PA/PR ó Razón Tallo/Raíz). De hecho, entre los profesionales de la restauración de la cubierta vegetal, hay una tendencia a valorar positivamente el que las plantas destinadas a la restauración, especialmente en zonas secas, tengan más desarrollado el sistema radical que la parte aérea (Villar Salvador, 2003). Existen evidencias de que las plantas con menor PA/PR, pueden mantener un mejor estado hídrico con un consumo moderado de agua en situaciones de deficiencia hídrica (Stewart & Bernier, 1995; Leiva & Fernández-Alés, 1998). Las diferencias de PA/PR pueden incluso explicar la distinta capacidad de supervivencia entre algunas especies (Lloret *et al.*, 1999). De todas formas, no existe un PA/PR idóneo universal asociado con un óptimo desarrollo de las plantaciones, sino que cada especie tendrá un rango de valores óptimos (Villar Salvador, 2003). Este autor

afirma, que de la misma manera que una Razón Tallo/Raíz muy elevada puede mermar el desarrollo en campo de una planta debido al deterioro de su balance hídrico, la menor capacidad de crecimiento y supervivencia de las plantas con PA/PR muy bajos, probablemente esté relacionado con el deterioro en su balance de carbono, sobre todo bajo condiciones de estrés. Así, un excesivo desarrollo de tejidos no fotosintéticos (raíces), implica que los sumideros de carbono sean mayores y, por tanto, menor la disponibilidad de carbohidratos para la elongación de tallos y raíces. La importancia de estos sumideros se incrementa en situaciones de estrés, obligando a las plantas a emplear en exceso sus azúcares de reserva (Domínguez Lerena *et al.*, 2001), que pueden ser fundamentales para que la planta pueda mantenerse y sobrellevar las posibles situaciones críticas después de la plantación (Villar Salvador, 2003).

Muchas vermiculitas contienen entre un 5-8 % de K, y entre un 9-12 % de Mg asimilables. Este tipo sustrato, no adsorbe los aniones Cl^- , NO_3^- y SO_4^{2-} , sin embargo adsorbe parte de PO_4^{3-} , que puede formar compuestos insolubles. También puede fijar grandes cantidades de amonio de forma no asimilable, ayudando a regular la cantidad de nitrógeno disponible para las plantas, y posee una elevada capacidad de intercambio catiónico (CIC), que hace que sea posible utilizar la vermiculita sola, como sustituto de los materiales orgánicos. Además, su pH es neutro (7-7,2), pero debido a la presencia de impurezas procedentes de rocas carbonatadas, la reacción es normalmente alcalina (Burés, 1997).

Esta disponibilidad de nutrientes, junto con el aporte suplementario mediante la solución nutritiva (ver **apartado. 4.7.2**), soluciona, a priori, las posibles carencias en la disponibilidad de nutrientes minerales de las semillas. Como es sabido, la reserva de nutrientes, es uno de los factores que puede condicionar la distribución de la vegetación en el medio natural. Abordar un exhaustivo estudio sobre el análisis nutricional y las consecuencias de éste en las especies objeto de este trabajo,

requeriría la elaboración de toda una serie de experimentos específicos. En este ensayo, por tanto, sólo se comentan algunas de las posibles interacciones en el desarrollo y crecimiento de plántulas en vermiculita y la presencia en el medio de algunos reguladores del crecimiento.

Las semillas de las especies puestas en imbibición con E y posteriormente enterradas en vermiculita, han presentado en este experimento resultados dispares. En el caso de *Genista versicolor*, ha sido muy positivo el efecto sobre la germinación con la concentración de 10 ppm, 12 horas a 15 °C (**Figura 88; Tabla 109**), mientras que a esta misma temperatura, no se ha conseguido el mismo éxito con las semillas de *Reseda complicata* imbibidas en 100 ppm a 12 y 24 horas (**Figura 100; Tabla 127**). Sin embargo, el aumento de temperatura, de la misma manera que en los experimentos con placa, sí favorece la germinación de esta especie (**Figura 104; Tabla 133**).

El crecimiento de plántulas tras la aplicación de E tiene determinados rasgos característicos que se han puesto de manifiesto en ambas especies. Por un lado, se ha comprobado que la elongación de la raíz es menor que la los demás tratamientos, e incluso la del tallo, a excepción de las semillas de *Reseda complicata* tratadas con 100 ppm, durante 24 horas, que superan la del Testigo (**Figuras 102 y 106; Tablas 129 y 135**). También parece confirmarse que, en general, concentraciones más bajas, mejoran la germinación, pero no el peso ni la longitud de tallos y raíces, sobre todo a bajas temperaturas (**Figuras 101 y 102**). Finalmente, puede que en semillas de *Genista versicolor*, tratadas con la concentración de 100 ppm, 12 horas, se produzca el característico “hinchamiento” del tallo provocado por el etileno, ya que el peso seco que presenta éste (**Figura 89**), es muy superior al del Testigo, mientras que la longitud de la parte aérea de dicho tratamiento, es claramente inferior a la de las plántulas sin tratar (**Figura 90; Tabla 111**).

Es conocido el hecho de que compuestos que liberan etileno, pueden promover (Zheng *et al.*, 1993), inhibir (Jusatis, 1986) o no tener influencia sobre las raíces adventicias (Mudge & Swanson, 1978). En el caso de *Genista versicolor* y *Reseda complicata*, las mayores concentraciones de E aplicadas, promueven la diferenciación de raíces primarias, pero inhiben la elongación de raíces adventicias, por lo que se puede afirmar que la elongación radicular dependerá de la concentración de etileno aplicada (Pan *et al.*, 2002).

La producción de etileno en las semillas comienza inmediatamente después de la puesta en marcha de la imbibición, y se incrementa con el tiempo, pero su desarrollo difiere fuertemente entre especies. Sin embargo, la protrusión de la radícula a través de la cubierta seminal, está siempre asociada con un pico de etileno liberado (Corbineau & Côme, 1995). Esto significa que debe haber una estrecha relación entre la habilidad para producir etileno y el vigor de la semillas de *Genista versicolor* y *Reseda complicata*, la cuál parece ser mayor en la primera de las especies.

Posiblemente, también exista una interacción entre el CO₂ y el etileno en la germinación y crecimiento sobre este sustrato (Saini *et al.*, 1986), que se da mediante la biosíntesis de etileno y el crecimiento axial de la radícula, especialmente en semillas de *Reseda complicata* a 25 °C, y provocando además, la ruptura de la termodormición y el posterior aumento en el porcentaje de germinación de éstas respecto a las tratadas a 15 °C (Corbineau & Côme, 1995). Este intercambio gaseoso, no obstante, y su acción sobre las semillas, dependerá entre otros factores, de la profundidad a la que esté encerrada la semilla y del grosor de la cubierta de vermiculita (Edelmann *et al.*, 2002).

En este sentido, la luz, el etileno y la vermiculita, provocan una importante acción sobre el gravitropismo de la plántula. De hecho, Edelmann *et al.*, 2002, comprobaron que la aplicación de etileno exógeno y luz sobre plántulas de centeno germinadas en

semilleros no cubiertos con vermiculita, mostraban un ángulo gravitrópico (GSA), máximo de aproximadamente 146°, aunque en algunos casos éste era inferior, mientras que aquellas plántulas que se desarrollaron bajo una capa de vermiculita, presentaron mayores valores de GSA, lo que les permitía crecer en una posición más o menos vertical. Las imágenes de *Genista versicolor* y *Reseda complicata* (**Fotos 23, 24 y 27**), muestran cómo una mayor concentración de E supone un mayor GSA, hecho éste que parece demostrar también, el que la luz influye en una mayor producción y liberación de etileno respecto a la oscuridad (Edelman *et al.*, 2002).

El etileno y el nitrato pueden actuar sinérgicamente en la estimulación de la germinación en oscuridad, en semillas con deficiencia en este nutriente (Carmona & Murdoch, 1995), así como en la ruptura de la dormición (Mekki & Leroux, 1991). Sin embargo, la emergencia radicular no siempre se da en combinación de estos dos elementos (Adkins & Adkins, 1994), debido a un exceso en los niveles de alguno o ambos parámetros, como ha podido suceder en semillas de *Genista versicolor* imbibidas en 100 ppm de E. En otras ocasiones, esta interacción necesita, además, la presencia de luz y elevadas temperaturas para estimular no sólo la germinación, sino también el crecimiento (Baskin & Baskin, 1998), lo cual ha podido ser una de las causas de las diferencias encontradas en el desigual desarrollo de plántulas de *Reseda complicata* a 15 °C y a 25 °C.

Los tratamientos con GAs, tanto en semillas de *Hormathophylla spinosa* (15 °C y 25 °C) (**Figuras 92 y 96; Tablas 115 y 121**) como de *Reseda complicata* (25 °C) (**Figura 104; Tabla 133**), mostraron unos resultados superiores a sus respectivos *Testigos*, si bien los porcentajes obtenidos por todos ellos fueron inferiores a los obtenidos en placas. En cuanto al crecimiento de las plántulas, la acción de las GAs ha sido eficaz, especialmente en el correspondiente a la parte aérea, donde este fitorregulador ha jugado un papel esencial en el desarrollo foliar y la regulación de la elongación de entrenudos (Yang *et al.*, 1996). Esto ha quedado demostrado en los valores de

longitud del tallo obtenidos por las dos especies, que han superado considerablemente el de las plántulas sin tratar, si bien, en el caso de las de *Hormathophylla spinosa*, la acción de GA₃, en las mismas condiciones de concentración, tiempo de imbibición y fotoperíodo, ha sido más relevante a 25 °C que a 15 °C, lo que sugiere que la temperatura es el factor ambiental que determina el mayor crecimiento del tallo (Ogasawara *et al.*, 2001).

Es sabido que las semillas de muchas plantas, almacenan grandes cantidades de materiales de reserva (almidón, proteínas, lípidos), que son hidrolizados posteriormente a la germinación para suministrar energía que permita el crecimiento de plántulas. Las GAs inducen la síntesis *de novo* y/o la activación de varias enzimas diferentes que hidrolizan los productos almacenados. En estas dos especies, la acción conjunta de la estratificación fría seguida de la aportación de GA₃, parece ser la inductora del crecimiento en extensión del tallo y la floración (Srivastava, 2001), si bien esta acción es más efectiva con menores tiempos de imbibición en la hormona, hecho que se corrobora observando los datos del peso seco de la PA (**Figuras 93, 97 y 105**), en los cuales queda puesto de manifiesto, que, en los tres tratamientos estudiados, con una imbibición en GA₃ de sólo 12 horas, se alcanzan menores porcentajes de germinación, y sin embargo en todos ellos, el valor del peso seco del tallo es superior al obtenido con 24 horas de aplicación de esta fitohormona.

El desarrollo radical de las plántulas tratadas con GA₃ también ha sido muy positivo, aunque hay que resaltar, nuevamente, que tanto *Hormathophylla spinosa* como *Reseda complicata*, responden mejor a este desarrollo con menores tiempos de imbibición en esta fitohormona (**Figuras 94, 98 y 106**), tal y como sucedía para el tallo.

La germinación de numerosas especies es inducida o estimulada por los nitratos, en combinación con otros factores ambientales, como la temperatura o el fotoperíodo (Carmona & Murdoch, 1995; Egley, 1995). Se ha sugerido que las GAs juegan un papel fundamental en este mecanismo de inducción (Whitehead & Sutcliffe, 1995), a través de uno de los siguientes procesos: (1) Estimulación de la síntesis de GAs; (2) transformación de una forma inactiva a otra activa; (3) Incremento de la sensibilidad de las semillas a la GAs. De esta forma, se ha comprobado que en presencia de GA₃, el KNO₃ incrementa la germinación en semillas de pino, constatando que este nutriente puede aumentar la sensibilidad de las semillas al GA₃, independientemente de la temperatura de experimentación (Henig-Sever *et al.*, 2000). La acción conjunta del NO₃⁻ y el GA₃, puede activar diferentes enzimas que hidrolizan los productos almacenados en la semilla, como por ejemplo, las lipasas, observadas en semillas de pino, que degradan los lípidos a ácidos grasos, y puede constituir un eficiente mecanismo regulador de la germinación y el crecimiento (Henig-Sever *et al.*, 2000; Srivastava, 2001), bien a través de la transferencia a la membrana de cuerpos lipídicos al comienzo de la germinación gracias al GA₃ (Imeson *et al.*, 1993; Ranjan & Lewak, 1995), o bien por la síntesis *de novo* de dicha enzima en esa etapa (Henig-Sever *et al.*, 2000). Esta hipótesis, incluso podría aplicarse a las semillas de *Hormathophylla spinosa* y *Reseda complicata*, especialmente para aquellos tratamientos en los que se aplicaron las mayores concentraciones y tiempos de imbibición en GA₃, aunque para confirmarla sería necesario comprobar los niveles de dicha enzima presentes en las semillas.

La aplicación de BA sobre semillas germinadas en vermiculita, ha sido positiva para *Genista versicolor* (**Figura 88; Tabla 109**), y *Reseda complicata* (**Figura 104; Tabla 133**), y negativa en *Hormathophylla spinosa* (**Figura 92; Tabla 115**), reproduciéndose, en este último caso, los mismos resultados que los obtenidos en el experimento de germinación en placas con presencia de luz (**Figura 79; Tabla 98**).

El primer aspecto claramente diferenciador de la aplicación de CKs se da en el crecimiento radicular, el cuál es considerablemente inferior al del *Testigo* en todas las especies. Es conocido el hecho de que las CKs inhiben el crecimiento de raíces (Brault & Maldiney, 1999). También está demostrado que las CKs pueden reemplazar a la luz en algunos procesos del desarrollo de la plantas (Golan *et al.*, 1996). Así, en oscuridad pueden inducir la expresión de genes que normalmente lo harían en presencia de luz (Chory *et al.*, 1991). Las CKs pueden inhibir la elongación del hipocótilo y actúan independiente y aditivamente con la luz, en el sentido de que ninguno de los dos factores puede causar una mayor inhibición bajo condiciones en las cuales el otro factor esté saturado (Su & Howell, 1995). Estos últimos autores también han mostrado que las CKs inhiben la elongación en hipocótilos de *Arabidopsis* debido a un incremento en los niveles de etileno, mientras que la luz actúa como un mecanismo que no depende directamente del etileno (Laskowski *et al.*, 1992). Esta hipótesis puede permitir afirmar que los niveles de etileno presentes en semillas de *Genista versicolor* y *Reseda complicata*, posiblemente sean más bajos que los de *Hormathophylla spinosa*.

Un dato relevante que parece manifestarse también en las tres especies y reafirma la hipótesis anterior, es el control ejercido por la aplicación de BA sobre el gravitropismo, especialmente en las plántulas imbibidas a mayor concentración, control que parece ir asociado al etileno (Golan *et al.*, 1996), y que es mayor en plántulas de *Genista versicolor* y *Reseda complicata*, con 10 y 100 ppm de imbibición en BA, respectivamente, lo cual confirmaría, que el etileno podría ser, al menos en algunos casos, mediador de la acción de las CKs (Brault & Maldiney, 1999).

Bevington & Castle, 1986, afirmaron que la temperatura tenía una fuerte influencia en la tasa del crecimiento en extensión de la raíz en cítricos, con muy poco crecimiento por debajo de 22 °C, debido probablemente, a un determinado tipo de dormición. Ésta, puede ser rota por la aplicación exógena de CKs, una vez que los

niveles de dicho regulador superen un valor crítico (O'Hare & Turnbull, 2004). Sin embargo, incluso con la aportación de BA, las plántulas de *Hormathophylla spinosa* presentan unos valores de longitud y PS, muy inferiores a los del *Testigo*, lo que puede indicar que se necesita un mayor tiempo de imbibición en ella para elevar el grado de desarrollo de las plántulas (O'Hare & Turnbull, 2004), y, posiblemente, un aumento de las temperaturas, ya que, como se ha comprobado, el desarrollo de las plántulas de esta especie es mayor a 25 °C que a 15 °C.

Las diferencias observadas en las tres especies, pueden venir provocadas como resultado de alteraciones en uno o más procesos celulares derivados de la sensibilidad en la respuesta de los tejidos a la aplicación exógena de BA, tales como la toma de agua, el metabolismo, el estado del órgano receptor (accesibilidad y funcionalidad) y/o la respuesta a las numerosas señales de transducción (Davies, 1995). Así, las CKs se metabolizan rápidamente en las plantas (Kaminek *et al.*, 1997), pero diversos estudios han demostrado la complejidad para comprender el patrón de dicho metabolismo (Letham & Palni, 1983; Jameson, 1994), lo que hace posible comprobar la distinta eficacia de BA en cada una de las tres especies (Suttle, 2001).

Las sales minerales añadidas al sustrato utilizado pueden influir en la síntesis de CKs (Battal & Tileklioglu, 2001). Así, Samuelson & Larsson, 1993, vieron que elevados niveles de CKs en raíces de cebada eran debidos a un incremento en las concentraciones de N en el medio, mientras que Wagner & Beck, 1993, constataron que estos niveles disminuían bajo escasas concentraciones de N, las cuales también pueden reducir las cantidades disponibles de CKs en hojas, yemas y raíces (Salama & Wareing, 1979). Sin embargo, por otro lado, un medio con excesivo contenido de minerales o incluso con una solución óptima, puede disminuir la actividad de las CKs en raíces, sin provocar cambios en otros tejidos (Kuiper *et al.*, 1989, Gallego *et al.*, 1991), cuestión esta última que ha podido presentarse en las tres especies germinadas con BA, si bien este extremo no se ha confirmado.

El efecto de las auxinas sobre el crecimiento de plántulas de *Reseda complicata* y *Thymus serpylloides*, no parece ser muy efectivo, si bien, al menos en la primera especie, el valor de crecimiento del tallo mostrado por las semillas imbibidas en 10 ppm, 12 horas destaca sobre el del Testigo (**Figura 106; Tabla 135**). En el otro taxón, no hay resultados que este fitorregulador acentúe, e incluso, parece que sobre la vermiculita, se produce una excesiva inhibición, tanto del proceso germinativo como de crecimiento (**Figura 109; Tabla 139**).

De igual forma que ocurría con las CKs, el crecimiento radicular con la aplicación de auxinas (en este caso AIB+ANA), parece estar condicionado por la presencia de etileno, que provoca una inhibición de la emergencia radicular y de la elongación (Ludwig-Müller, 2000), por lo es posible, nuevamente, que la estimulación con este regulador, esté asociada con la inducción de la biosíntesis de etileno (Riov & Yang, 1989), ya que no parece que esto sea consecuencia de posibles diferencias entre distintos tiempos de imbibición en IP IV (Ludwig-Müller & Epstein, 1993). No obstante, autores como Smalle *et al.*, 1997, afirman que es cierto que la respuesta de las auxinas a la elongación del hipocótilo viene mediada a través del incremento endógeno de etileno, pero que ésta sólo se produce en presencia de luz y bajo limitación de nutrientes.

Al igual que sucedió en el experimento en placa (**nº 6**), también la luz parece jugar un papel determinante en el desarrollo de estas plántulas. Aunque la luz en combinación con las auxinas, provoca un mayor tiempo de respuesta y sensibilidad de las plantas a éstas, en el cuál se puede producir crecimiento (Keller *et al.*, 2004), sin embargo, en esta ocasión, la iluminación induce probablemente, una inhibición del transporte polar de auxinas (Mattsson *et al.*, 1999), que causa una disminución en los niveles de éstas en células epidérmicas de los mesocótilos, lo que puede provocar, a su vez, una inhibición del crecimiento de ambas especies, tanto de la parte aérea como de la radical (Jones *et al.*, 1991).

También en esta ocasión, parece que el IP IV puede tener un importante papel en la respuesta al gravitropismo de, por lo menos, las semillas de *Thymus serpylloides*, en las que se demuestra que concentraciones más bajas de este fitorregulador, ayudan a restablecer la respuesta a la gravedad de las raíces (Chhun *et al.*, 2003).

El conocimiento de los diferentes episodios fisiológicos derivados de la aplicación exógena de IP IV, probablemente habrá que buscarlo desde aproximaciones moleculares, identificando aquellos genes implicados en la acción de este fitorregulador (Ludwig-Müller, 2000).

Un experimento realizado por Kudoyarova *et al.*, 1997, determinó que la concentración de auxinas en raíces de trigo, desarrolladas en presencia de nitratos, disminuía cuando éstas crecían a bajas temperaturas, mientras que una elevación de la temperatura mostraba un pico en auxinas mucho mayor y en menos tiempo, lo cual sugiere que los niveles de éstas en raíces de *Reseda complicata*, es más alto y se consiguen más rápido que los existentes en las de *Thymus serpylloides*.

5.8) EXPERIMENTO N° 8: ESTUDIO DE LA APLICACIÓN DE DISTINTOS FITORREGULADORES SOBRE LA GERMINACIÓN DE SEMILLAS Y PRIMEROS ESTADÍOS DEL CRECIMIENTO VEGETATIVO EN DIFERENTES SUELOS DE SIERRA NEVADA

Con este experimento, de los dos realizados sobre suelos, se ha pretendido comprobar cómo afecta la aplicación de los reguladores del crecimiento a la germinación y el crecimiento de semillas en tres suelos del entorno de las pistas de esquí, intentando simular las condiciones ambientales más parecidas a las que poseen las distintas especies en su medio natural. En este primer ensayo, solamente se midieron los porcentajes germinativos de las distintas especies de este trabajo. La

heterogeneidad de resultados obtenidos en cada uno de los sustratos, pero sobre todo (**Figuras 113 a 124; Tablas 147 a 170**), los bajos grados de germinación alcanzados por algunas especies en comparación con los obtenidos en diversos experimentos realizados en placa y vermiculita, induce a pensar que esta inhibición es debida, en mayor medida, a características propias de los suelos que a factores ambientales como la temperatura, la luz, el fotoperíodo, o la propia acción de los fitorreguladores, si bien estos también habría que tenerlos en cuenta.

El análisis de las tres muestras de suelo realizado (**Tablas 144, 145 y 146**), pone de manifiesto que los tres sustratos presentan una textura franco-arenosa (gruesa-muy gruesa), con un escaso grado de compactación. Este hecho conlleva que el porcentaje de retención de agua sea bajo (ninguno de los suelos supera el 6 %), y por tanto, sean mayores las necesidades hídricas en el campo.

Por otro lado, los tres valores de pH calculados (**Tabla 145**), indican una ligera acidez en los suelos nº 13 y nº 14, lo que desde el punto de vista del crecimiento, se traduce en una máxima disponibilidad de nutrientes para las plantas. El suelo nº 10 tiene un pH neutro (7,1), debido a la presencia de aproximadamente un 1,7 % de CaCO_3 (**Tabla 145**), consecuencia, seguramente, de la frecuencia diaria de paso de las máquinas, que provocan con el movimiento de tierras, un incremento de áridos en la zona. En contraposición a esta teórica disponibilidad de nutrientes, la escasa capacidad retentora de humedad de estos sustratos, unido a la capa de nieve que cubre durante gran parte del año el área de estudio, puede provocar una mayor probabilidad de pérdidas de N y K por lixiviación, y disminuir tanto la salinidad (que prácticamente es inapreciable, **Tabla 145**), como la Capacidad de Intercambio Catiónico (CIC), un índice de la fertilidad del suelo, que ya de por sí presenta valores muy bajos en los tres sustratos (**Tabla 146**). También son escasos los porcentajes de materia orgánica, sobre todo en el sustrato nº 14 (**Tabla 145**), lo cual le impide interactuar de forma activa en la formación del suelo y condicionar su

comportamiento con relación al crecimiento de las plántulas, en aspectos como el movimiento y almacenamiento de agua, intercambio catiónico o como fuente de nutrientes (Ceccanti *et al.*, 1986).

Este análisis genérico de las características de los tres sustratos varía considerablemente en el laboratorio. El hecho de haber tamizado los mismos con una malla de tamaño de poro < 2 mm., ha eliminado toda la fracción gruesa. Esto se traduce en una mayor presencia de materiales finos, y, por tanto, un aumento en el grado de compactación, uno de los parámetros más determinantes en la relación planta-suelo.

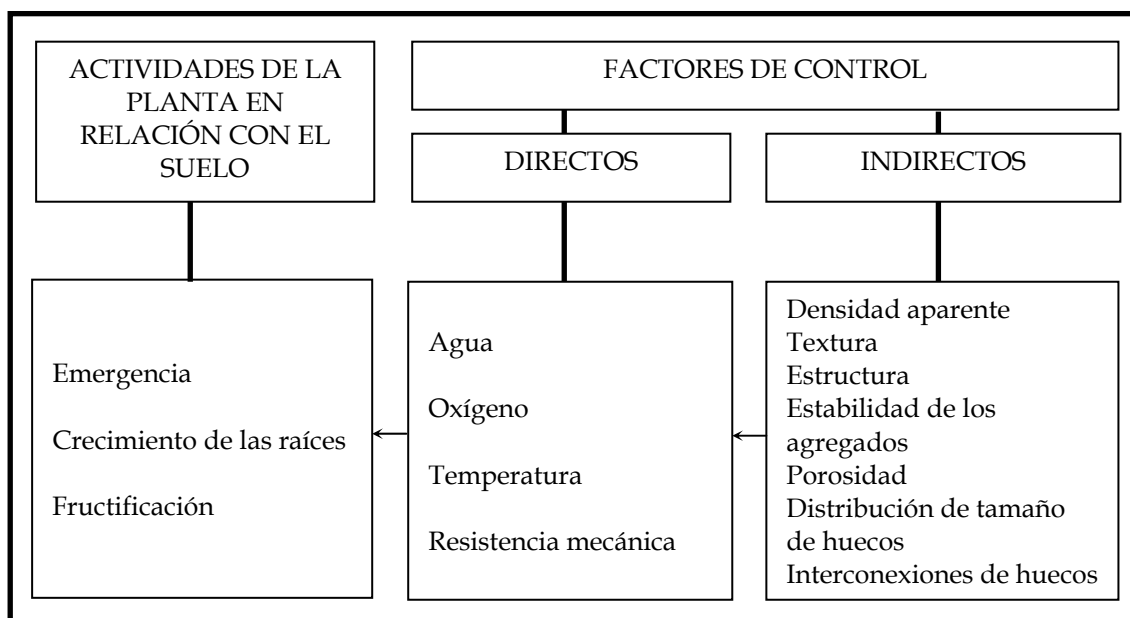
Según las **Tablas 144, 145 y 146**, una vez tamizados los sustratos, a priori, el mayor grado de compactación se encontraría en el suelo n° 10, ya que es el que posee un porcentaje más elevado de arcillas y una menor fracción arenosa (**Tabla 144**), mientras que el menos compactado sería el suelo n° 14, con un porcentaje más bajo de arcilla (**Tabla 144**). También el suelo n° 10 presenta mayor cantidad de agua útil, CIC, y bases de cambio que el resto, lo cuál puede ser indicativo de una mayor fertilidad, aunque va de las necesidades en nutrientes de la especie sembrada.

Con respecto a lo anterior, los efectos de la compactación del suelo sobre el crecimiento de las plantas son muy complejos, y pueden variar notablemente, desde ser beneficios hasta muy dañinos. Una ligera compactación del suelo después de haber plantado las semillas, puede beneficiar el posterior crecimiento, ya que mejora los movimientos capilares del agua hacia dichas semillas. No obstante, en general, la compactación del suelo ejerce una acción predominantemente perjudicial, ya que incrementa las tasas de inhibición de la germinación y el crecimiento (Kozlowski, 1999).

El grado de compactación del suelo, depende de muchos factores, tales como la textura, el pH, la CIC, el espesor de partículas arcillosas y el contenido de agua, así como de la presencia de materia orgánica, óxidos de hierro o hidróxido de aluminio libre, los cuales determinan la naturaleza de las fuerzas cohesivas resultantes entre los diferentes constituyentes del suelo (Assouline *et al.*, 1997). La disminución de las cantidades disponibles de O₂ y el aumento de las de CO₂ (Ball & Smith, 1991), el descenso en las tasas de infiltración, permeabilidad e irrigación (Kramer & Boyer, 1995), la formación de costras superficiales (Malmer & Grip, 1990), o el incremento de la escorrentía y la erosión, con la consecuente pérdida de nutrientes (Kang & Lal, 1981), son algunos de los efectos físicos más importantes de este evento.

No obstante, el mayor o menor grado de compactación derivado de estos sustratos, puede generar, con diferentes medidas, una degradación de la fertilidad del suelo, provocando un deterioro de las propiedades físicas que afectan directamente al crecimiento de las plantas: H₂O disponible, suministro de O₂, temperatura, o resistencia mecánica. Estos factores, de control directo, se ven afectados por otros cuya acción es indirecta sobre el crecimiento: densidad aparente, textura, estructura y estabilidad de los agregados, porosidad, distribución de tamaño de huecos e interconexiones entre ellos, tal y como se indica en el siguiente esquema (Porta *et al.*, 1994):

Figura 154. Factores edáficos relacionados con la compactación que controlan la relación planta-suelo (Porta *et al.*, 1994).



Desde el punto de vista de las respuestas fisiológicas de las plantas, la compactación del suelo provoca algunas disfunciones que es necesario comentar brevemente, ya que pueden estar implicadas en la acusada heterogeneidad de los porcentajes de germinación obtenidos por cada una de las especies.

- NUTRICIÓN MINERAL

La compactación severa del suelo disminuye la absorción por parte las raíces de los principales nutrientes minerales, especialmente N, P y K (Kozlowski, 1999). En el caso del N, el aumento de la compactación provoca una progresiva reducción de los macroporos, que promueven “micrositios” anaeróbicos, los cuales se asocian con una reducción de la actividad aeróbica microbiana, que incrementa la desnitrificación (Torbert & Wood, 1992). La toma de minerales implica el transporte activo de iones, el cuál depende del gasto energético. Esto significa que la absorción de nutrientes estará influida tanto por la aireación como por la temperatura, afectando al metabolismo de la planta (Kozlowski & Pallardy, 1997). Así, por

ejemplo, Shoulders & Ralston, 1975, demostraron que un descenso en los niveles de O₂ en suelos desde el 90 % al 50 % de equilibrio de saturación con el aire, disminuía la absorción de P, K y Ca en raíces de pino. Si las raíces no pueden disponer de un gran volumen de suelo, los nutrientes minerales pueden llegar a estar posicionalmente indisponibles (Wolkowski, 1990).

- FOTOSÍNTESIS

Asociado con la disponibilidad de agua, la compactación del suelo reduce la tasa de actividad fotosintética, ya que el cierre de los estomas puede estar asociado con déficits de agua en las hojas. Así, un incremento en la resistencia mecánica del suelo, a menudo va seguida de este cierre (Masle & Passioura, 1987), el cuál disminuye la fotosíntesis mediante la inhibición de la difusión de CO₂ hacia el mesófilo (Kozlowski, 1999). Sin embargo, también puede producirse una inhibición no-estomática de la fotosíntesis durante un periodo de déficit hídrico, en el cual se pueden involucrar disminuciones en enzimas de carboxilación, capacidad para transferir electrones y contenido en clorofila (Kozlowski & Pallardy, 1997).

- REGULADORES HORMONALES DEL CRECIMIENTO

La compactación del suelo, a menudo va acompañada por cambios en las cantidades y balances de los reguladores hormonales del crecimiento, principalmente por un sustancial incremento en los niveles de ABA y etileno. En el caso del ABA, la compactación induce a un rápido aumento de éste en el xilema (Tardieu *et al.*, 1992), mientras que el etileno aumenta su producción a nivel basal de la raíz, como respuesta del crecimiento de las raíces a barreras mecánicas impuestas por el suelo y que impiden dicho crecimiento (Osborne, 1976).

El etileno ha tenido una buena respuesta en semillas de *Reseda complicata* en los tres suelos (superando incluso en algunos el 40 % de germinación, (**Figuras 119 a 121; Tablas 159 a 164**) mientras que *Genista versicolor* sólo ha destacado en los tratamientos con 10 ppm, 12 horas, de los suelos n° 10 y n° 14 (**Figuras 114 y 115; Tablas 149 a 152**), y con unos valores muy por debajo de los obtenidos por las semillas de *Reseda*. La posible indisponibilidad de agua, que se hace mayor por su tamaño, para semillas de *Genista versicolor*, es contrarrestada por un aumento en la síntesis de etileno desde las primeras horas de imbibición, lo cual puede ser la causa de que sea suficiente el aporte de 10 ppm de E exógeno para favorecer la germinación en los suelos menos compactados o con mayor disponibilidad de nutrientes (Kozlowski, 1999). Además de esto, el etileno que queda “atrapado” en el suelo, como consecuencia de un posible encharcamiento de agua, se difunde aproximadamente unas 10.000 veces más lento que en el aire, con lo cual, el tiempo del que disponen las semillas para utilizarlo es considerablemente mayor (Arshad & Frankenberger, 2002). Sin embargo, las semillas de *Reseda*, al ser tan pequeñas, oponen menos resistencia al suelo y al encharcamiento, con lo que la producción de etileno endógena sea probablemente menor, necesitando una mayor cantidad de E exógeno para estimular el proceso germinativo y el posterior crecimiento por elongación (Lynch & Brown, 1997).

La acción del GA₃ sólo ha sido positiva para las semillas de *Hormathophylla spinosa*, especialmente en los suelos n° 13 y n° 14 (**Figuras 117 y 118, Tablas 155 a 158**), mientras que para *Reseda complicata*, este fitorregulador ha actuado de forma inhibitoria, a excepción, quizás, del suelo n° 13 (**Figura 120; Tabla 162**), pero en todo caso, los porcentajes germinativos han sido bajos. Además de los propios impedimentos que las características del suelo pueden imponer, los niveles de GAs presentes en las semillas tienden a disminuir en situaciones de crecimiento desfavorables (Itai, 1999). Este descenso hormonal endógeno, no parece ser sustituido por las concentraciones de GA₃ y tiempos de imbibición aplicados, con lo

que no puede contrarrestar los, posiblemente, elevados niveles de ABA. Incluso, en este caso, en el que las semillas están enterradas a una determinada profundidad y por tanto, en oscuridad, el grado de compactación del suelo y la reducción en los niveles endógenos de GA puede hacer que éstas, una vez germinadas, se desarrollen, bajo dicho suelo, con características propias del desarrollo de plantas con luz, incluyendo la pérdida del gancho apical, la inhibición del crecimiento del hipocótilo, la apertura de cotiledones, o incluso, la regulación de genes controlados por la luz (Alabadí *et al.*, 2004), retardando o eliminando, por tanto, la evolución sobre el suelo.

Las CKs han presentado los resultados más heterogéneos de entre todos los utilizados, aunque parece que la acción más positiva en las semillas de las tres especies, se ha producido cuando éstas se han sembrado en el suelo nº 14, y con concentraciones de BA de 10 ppm, durante 12 horas (*Hormathophylla spinosa*, **Figura 118; Tabla 158**), y 24 horas (*Genista versicolor* y *Reseda complicata*, **Figuras 115 y 121; Tablas 152 y 164**).

De la misma manera que sucede para las GAs, cualquier situación desfavorable causada en las plantas y que provoque un aumento de los niveles de ABA, hace disminuir los de CKs. Las condiciones en las que se ha dado este experimento pueden indicar que las concentraciones de BA aportadas son insuficientes para revertir los efectos inhibitorios producidos por el ABA. También el grado de anaerobiosis en el suelo influye en la acción del BA, que es mucho más efectiva en suelos aireados (Miyoshi & Sato, 1997), como probablemente sea el suelo nº 14, respecto a los otros dos. El secado de raíces provoca una disminución en los niveles endógenos de CKs y se incrementan después de la rehidratación (Bano *et al.*, 1993), cuando se aplica BA exógeno, en concentraciones no muy elevadas (Rulcová & Pospisilová, 2001), lo cual puede ser indicativo de que la acción de este

fitorregulador sobre las semillas sería más positiva con una aportación posterior a la siembra en los sustratos.

La aplicación de IP IV sobre semillas de *Reseda complicata* y *Thymus serpylloides* ha mostrado resultados relevantes prácticamente en los tres sustratos, aunque destacan los porcentajes de germinación logrados en el suelo nº 13, en el cual, la concentración de 10 ppm, 12 horas en el caso de la primera especie (**Figura 120; Tabla 162**), y 24 horas en la segunda (**Figura 128; Tabla 168**) han sido las más efectivas. A lo largo de la presente Memoria, se ha comentado que los principales efectos de las auxinas se dan más sobre el crecimiento de las plantas que sobre la germinación. Esto significa, que probablemente, en este experimento, los porcentajes germinativos obtenidos por IP IV estén relacionados con el aumento en la producción y síntesis de etileno, a consecuencia de las condiciones encontradas en los sustratos. Se sabe desde hace unos 70 años, que plántulas tratadas con AIB estimulan el enraizamiento de forma más efectiva que el AIA (Zimmerman & Wilcoxon, 1935), y que tienen mayor capacidad para promover raíces adventicias. El hecho de que sus efectos puedan ser superiores a los del AIA, parecen ser debidos a la mayor estabilidad que tiene, tanto en soluciones como en tejidos (Nordström *et al.*, 1991). El AIB parece colaborar en el aumento de la producción de etileno y sus precursores durante la mayor parte del periodo de enraizamiento, con lo cual puede ser que el efecto estimulador esté claramente asociado con la inducción de la biosíntesis del etileno (Ludwig-Müller, 2000). También se ha demostrado que en unión con el ANA (como es el caso del IP IV), se incrementa la velocidad de transporte hacia tejidos implicados en los procesos de germinación y crecimiento. (Ludwig-Müller *et al.*, 1995).

5.9) *EXPERIMENTO N° 9: ESTUDIO DE LA APLICACIÓN DE DISTINTOS FITORREGULADORES SOBRE LA GERMINACIÓN DE SEMILLAS Y PRIMEROS ESTADÍOS DEL CRECIMIENTO VEGETATIVO EN UNA MEZCLA DE ARENA Y DIFERENTES SUELOS DE SIERRA NEVADA*

Para evitar los efectos derivados de la compactación, y los, en general, bajos porcentajes de germinación obtenidos, se diseñó un segundo experimento en suelos (**Experimento n° 9**), mezclando cada uno de los sustratos con arena de cuarzo, en proporción 4:1, y a la cual se le añadió posteriormente perlita expandida, cuya estructura celular es cerrada (posee un elevado número de poros no percolantes al exterior muy elevado), tiene una gran área superficial, y permite retener agua, además de ser filtrante. Este material, al ser casi inerte, posee un pH entre 6,5-7,2, tener una conductividad eléctrica muy baja (0,01-0,12 dS/m) y apenas CIC (Burés 1997), por lo que prácticamente no interacciona con las semillas.

Una vez diseñado este experimento, en el cual, teóricamente, se eliminó el problema de la posible excesiva compactación de los sustratos, los resultados mostraron, en general, un aumento del grado germinativo sólo en algunas especies y suelos respecto a los porcentajes obtenidos en el ensayo anterior. Así, de forma resumida, comparativamente hablando, las especies se comportaron de la siguiente manera:

Tabla 206. Comparativa entre tratamientos que han alcanzado un mayor porcentaje de germinación (color) en los diferentes suelos, Sin Mezcla (SM) o Con Mezcla (CM).

ESPECIE	TRATAMIENTO	SUELO N° 10		SUELO N° 13		SUELO N° 14	
		SM	CM	SM	CM	SM	CM
<i>Genista versicolor</i>	TESTIGO		■		■	■	
	E, 10 ppm, 12 h.	■			■	■	
	E, 100 ppm, 12 h.		■		■	■	
	BA, 1 ppm, 12 h.		■		■		■
	BA, 10 ppm, 12 h.		■		■	■	
<i>Hormathophylla spinosa</i>	TESTIGO		■		■		■
	BA, 10 ppm, 12 h.	■		■		■	
	BA, 100 ppm, 12 h.		■	=	=		■
	GA ₃ , 10 ppm, 12 h.	■			■	■	
	GA ₃ , 10 ppm, 24 h.		■		■	■	
<i>Reseda complicata</i>	TESTIGO		■		■	■	
	IP IV, 10 ppm, 12 h.	■		■		■	
	IP IV, 10 ppm, 24 h.	■		■		■	
	E, 100 ppm, 12 h.	■		■		■	
	E, 100 ppm, 24 h.	■			■	■	
	BA, 10 ppm, 12 h.	■		■		■	
	BA, 10 ppm, 24 h.	■		■		■	
	GA ₃ , 100 ppm, 12 h.	■			■		■
GA ₃ , 100 ppm, 24 h.	■		■		■		
<i>Thymus serpylloides</i>	TESTIGO		■		■		■
	IP IV, 1 ppm, 24 h.		■		■		■
	IP IV, 10 ppm, 24 h.		■	■			■

Como se observa en la **Tabla 206**, puede afirmarse que las semillas de *Reseda complicata* han alcanzado con la aplicación de fitorreguladores, los mayores porcentajes germinativos en el suelo sin mezclar, mientras que las semillas de *Thymus serpylloides*, han mejorado en suelos más aireados. *Genista versicolor*, también incrementa sus valores de germinación en los suelos mezclados, a excepción de los obtenidos en el suelo n° 14, aunque hay que recordar, que por sus características edáficas, este sustrato es el que presenta, sin mezclar, un menor grado de compactación. Finalmente, las semillas de *Hormathophylla spinosa* son las que

presentan una mayor heterogeneidad, probablemente porque es la especie que mejor se adapta en el hábitat natural a distintas condiciones. No hay que olvidar que es el único taxón no endémico de Sierra Nevada, presente en un rango de altitudes y latitudes más elevado, y que puede encontrarse en sustratos tanto ácidos como básicos, así como soportar con una mayor eficacia, variaciones en parámetros ambientales como la luz, la temperatura o las concentraciones de O₂.

El E, de nuevo ha vuelto a actuar positivamente en todos los suelos y en las dos especies en las que se ha aplicado, *Genista versicolor* y *Reseda complicata*, superando, tanto los porcentajes de germinación del *Testigo*, como el peso seco de éste, como de la PA y PR, prácticamente en todos los tratamientos (**Figuras 125 a 130 y 137 a 142; Tablas 173 a 177 y 184 a 189**). No obstante, todos los datos obtenidos confirman que la presencia de etileno es estimuladora de la germinación para ambas especies, provocando efectos, ya comentados, como la elongación de la raíz principal, la inhibición del crecimiento del tallo, o el cierre de los estomas (Srivastava, 2001, Pan, 2002; Dodd, 2003). Posiblemente, el hecho de que las plántulas tratadas con E, especialmente a bajas concentraciones (en el caso de *Genista versicolor*) y tiempos de imbibición (en semillas de *Reseda complicata*), no desarrollen un sistema radicular lateral en el suelo, puede ser debido a la presencia de algún inhibidor de la síntesis del etileno (AVG), o de su acción (NBD), que actúan, en algunos casos, impidiendo la germinación, y en otros reduciendo el número de raíces (Srivastava, 2001).

Autores como Rajala *et al.*, 2002, afirman que una producción de etileno más rápida por parte de las plántulas, podría provocar una elongación de la raíz más lenta. Asimismo, la presencia de elevados niveles de etileno en los tejidos, puede inhibir la extensión longitudinal de las células, y por ende, la elongación de raíces, tallos, y hojas (Woodward & Marshall, 1987; Jackson, 1991; Huang *et al.*, 1997), lo cual parece darse en las plántulas de *Genista versicolor* (**Fotos 23 y 24**) y *Reseda complicata* (**Foto 27**), y que respondería al hecho de que con la aplicación de E, en numerosas

ocasiones el peso seco de PA y PR es superior al del resto de tratamientos, siendo, sin embargo, menor su tamaño.

Los resultados de germinación obtenidos en los suelos con mezcla, corroboran los datos del experimento anterior, en los cuales, la acción del GA₃ sobre plántulas de *Hormathophylla spinosa* es más positiva con un mayor tiempo de imbibición (**Figuras 131 a 136; Tablas 178 a 183**), mientras que las de *Reseda complicata* sufren de nuevo una fuerte inhibición en el suelo n° 10, y, en general, cuando se aplica durante 24 horas (**Figuras 137 a 142; Tablas 184 a 189**). Sin embargo, el crecimiento de las plántulas, bajo la acción de GA₃ ha sido nuevamente muy eficaz, superando casi siempre ambas especies los valores de PA y PR del *Testigo*. Este dato, ratifica el papel esencial en el desarrollo foliar y la regulación de la elongación de entrenudos que tienen las giberelinas (Yang *et al.*, 1996).

El desarrollo radical de las plántulas tratadas con GA₃ también ha sido muy positivo, aunque en esta ocasión, y a diferencia de lo que sucedió en el experimento con vermiculita, *Hormathophylla spinosa* presenta un sistema radical y aéreo más desarrollado que el del *Testigo* cuando se imbebe en GA₃ durante 24 horas. *Reseda complicata*, también supera ampliamente al *Testigo*, pero, paradójicamente, sus mayores diferencias respecto a éste se dan en el suelo n° 10, en el cual los porcentajes de germinación de ambos tratamientos con GA₃, están por debajo de los del *Control*. Esto puede confirmar la hipótesis de que un rápido incremento en el peso de plántulas, tanto de la PA como de la PR es comúnmente inducido por las GAs, provocando una alteración de la morfogénesis de hojas y raíces, mediante respuestas como una mayor velocidad en el crecimiento de la raíz, en la apertura, expansión y coloración de cotiledones (Rascio *et al.*, 1998) o una mayor transpiración, gracias al incremento en la apertura de los estomas (Dodd, 2003), que permite un mayor desarrollo foliar e interacción con la luz (Srivastava, 2001).

La acción de BA sobre la germinación de semillas en este experimento ha sido desigual. Así, en semillas de *Genista versicolor*, los tres suelos han respondido positivamente (por encima del *Testigo*), a la concentración de 1 ppm, 12 horas (**Figuras 125 a 130; Tablas 173 a 177**), mientras que en *Hormathophylla spinosa*, el éxito o fracaso de la aplicación de BA, ha dependido de los sustratos (**Figuras 131 a 136; Tablas 178 a 183**). Las semillas de *Reseda complicata* fueron claramente inhibidas por el tratamiento de 10 ppm, 24 horas, mientras que en los suelos n° 13 y n° 14, la concentración de 10 ppm, 12 horas, sí fue efectiva (**Figuras 139 a 142; Tablas 186 a 189**).

El crecimiento de las plántulas tratadas con BA parece haber sido, en general, más efectivo que en el **Experimento n° 8** consecuencia de una mayor aireación del suelo (Miyoshi & Sato, 1997). Esto también ha podido provocar un incremento en la síntesis de BA, que ha favorecido el crecimiento radical y la dominancia apical de todas las especies, incluso al nivel de desarrollo axilar, en donde se sabe que la acción de las CKs, incluso a bajas concentraciones es importante (Srivastava, 2001). Este hecho se ha manifestado de forma notable en las plántulas de *Genista versicolor* y de *Hormathophylla spinosa*, lo cual sugiere que la acción del BA les facilita la absorción de agua y minerales (Srivastava, 2001), con sólo 12 horas de imbibición, gracias a la rapidez con que se metaboliza (Jameson, 1994; Kaminek *et al.*, 1997). Si la acción de las CKs ha sido muy positiva sobre la formación y el desarrollo de la raíz, es posible que la elongación del tallo sea mayor o menor en función de la influencia de parámetros externos como la temperatura o la luz (O'Hare & Turnbull, 2004). Así, parece que la luz aumenta la presencia de CKs en el tallo y en los cotiledones, y autores como Hammerton *et al.*, 1998, opinan que existe una asociación entre el contenido de CKs de las plantas, su biomasa, y presumiblemente, su potencial fotosintético cuando la luz está presente, indicando que la inhibición del crecimiento radical y la estimulación de la expansión de tallos, cotiledones y hojas (Chory *et al.*, 1994), es consecuencia del incremento de los niveles de CKs en algunos casos

(Kraepiel & Miginiac, 1997), lo cual explicaría varios de los valores de peso seco obtenidos por las distintas especies en ciertos sustratos.

Finalmente, como ya se comentó previamente, hay que tener en cuenta que las CKs, se suelen desplazar hacia las hojas *vía* xilema, incrementando las tasas de transpiración y apertura estomática y atrasando la senescencia (Badenoch-Jones et al., 1996), con lo cual, las cantidades exógenas de BA, aportadas serán decisivas para incrementar o reducir los niveles de estos parámetros, imprescindibles en el desarrollo de la plántula (Rulcová & Pospisilová, 2001).

La acción de IP IV sobre semillas de *Reseda complicata* y *Thymus serpylloides*, ha respondido muy bien al uso específico para el que está diseñado, mostrando resultados totalmente contrapuestos a los que se obtuvieron en el experimento con vermiculita (**Experimento n° 7**). El enraizamiento con la aplicación de este fitorregulador ha sido muy superior al de los demás reguladores, tanto en la estimulación de la raíz principal como las axilares (Srivastava, 2001). Sin embargo, en el caso de semillas *Reseda complicata* sembradas en el suelo n° 10, la germinación ha sido prácticamente inhibida (**Figura 137; Tabla 185**), aunque las diferencias que el *Testigo* ha mostrado respecto a éstas, no ha impedido que el desarrollo de las plántulas tratadas con IP IV haya sido mayor (**Figura 138**). Para las semillas de *Thymus serpylloides*, ha sido satisfactoria la aplicación del tratamiento de 10 ppm, 24 horas, mientras que parece que la concentración de 1 ppm, en general, no es suficiente para promover un desarrollo de las plántulas superior al del *Control* (**Figuras 143 a 148; Tablas 190 a 195**).

Las diferencias en la habilidad de ambas especies para formar raíces tras la germinación con IP IV, parece ser debida a diferencias en el metabolismo de las auxinas, los cuales se manifiestan progresivamente a mayores (aunque no muy altas) concentraciones exógenas aplicadas (Epstein & Ludwig-Müller, 1993;

Blazkova *et al.*, 1997), que explicaría los malos resultados obtenidos por las plántulas de *Thymus serpylloides*, imbibidas en 1 ppm.

Los fenómenos fisiológicos que conducen a la iniciación de la actividad radicular debida al IP IV, parecen deberse a la acción de enzimas hidrolíticas (Shoseyov *et al.*, 1989), las cuales permitirían la expresión de genes en el área de formación de la raíz y en el córtex, donde se produciría un debilitamiento progresivo de las paredes celulares que activarían la emergencia radicular a través del hipocótilo (Ludwig-Müller, 2000). Una vez activada, la formación de una larga raíz apical dominante y numerosas raíces axilares, facilitan considerablemente la tarea de absorción y toma de agua y nutrientes, ayudando a incrementar el crecimiento de las plántulas (Srivastava, 2001), como ha sucedido con *Reseda complicata* y *Thymus serpylloides*.

Las imágenes han mostrado, no obstante, que las diferencias en el desarrollo de la PA en plántulas de *Reseda complicata* con relación al tratamiento *Control*, son mucho mayores en los tres sustratos, que en el caso de plántulas de *Thymus serpylloides* respecto a su *Testigo*. Diversos experimentos realizados por Blythe *et al.*, 2004, han demostrado que la mezcla de AIB+ANA, puede ser más efectiva, si ésta se añade como spray a la planta una vez que la semilla ya ha germinado.

Aunque parece que el ANA puede inhibir la apertura de los estomas a altas concentraciones (Snaith & Mansfield, 1984), no parece que las utilizadas en estas especies sean suficientes como para impedir el intercambio de gases. Además, tal y como se comentó previamente, el AIB parece colaborar en el aumento de la producción de etileno y sus precursores durante la mayor parte del periodo de enraizamiento (Ludwig-Müller, 2000), y se sabe que éste actúa conjuntamente con las auxinas para favorecer la transpiración, lo cuál podría ayudar a explicar el notable desarrollo que han experimentado las dos especies tratadas con IP IV.

5.10) *EXPERIMENTO N° 10: ESTUDIO DEL ÍNDICE MITÓTICO Y EFECTO DE LA APLICACIÓN DE DISTINTOS REGULADORES DEL CRECIMIENTO DURANTE LOS PRIMEROS DÍAS DE GERMINACIÓN DE SEMILLAS EN OSCURIDAD.*

Tal y como se comentó en el apartado 4.10.1., es importante conocer cómo las plantas regulan sus tasas de crecimiento, y las variaciones de éste ante determinados estímulos. La aplicación exógena de reguladores del crecimiento es uno de esos estímulos. Los resultados obtenidos en este último experimento, gracias al cálculo del índice mitótico, han servido para confirmar algunos de los aspectos más relevantes de las acciones que los fitorreguladores han llevado a cabo sobre las semillas de especies de Sierra Nevada a lo largo de todos los experimentos realizados anteriormente. Sin embargo, es necesario hacer constar que en la mayoría de casos, la posible relación entre un regulador del crecimiento y la división y elongación celular viene dada por la expresión génica. En este sentido, la bibliografía resume el ciclo celular en 4 fases denominadas de la siguiente forma (Francis & Sorrell, 2001):

ABREVIATURA	NOMBRE FASE
G1	INTERFASE POST-MITÓTICA: Crecimiento celular con síntesis de proteínas y de ARN (6-12 horas).
S (S-FASE)	REPLICACIÓN O SÍNTESIS DEL ADN: 6-8 horas
G2	INTERFASE POST-SÍNTESIS: Cambios en la estructura celular, y que indican el principio de la división celular (3-4 horas).
M	MITOSIS. División celular (1 hora).

La influencia que el etileno tiene sobre el crecimiento en plantas terrestres, puede ser resumida por la llamada "triple respuesta" que describió para semillas de guisante Neljubow (1901): Reducida elongación del tallo, incremento de su grosor y tendencia al crecimiento horizontal. A nivel celular, el etileno induce la inhibición

de la elongación y estimula la expansión radial (Abeles *et al.*, 1992), así como inhibe la división celular (Edward & Miller, 1972; Sauerbrey *et al.*, 1987).

Dicha inhibición parece que podría ser debida a un impedimento para producir la síntesis de ADN (Kang & Burg, 1973), aunque esta hipótesis no está del todo clara. De hecho, recientemente, se ha demostrado que el etileno promueve el alargamiento de hipocótilos de *Arabidopsis* (Smalle *et al.*, 1997) y estimula la duplicación cromosómica sin intervención de la mitosis (endorreduplicación) (Gendreau *et al.*, 1999). La endorreduplicación se cree que ayuda al alargamiento celular mediante un incremento del potencial de transcripción (Kondorosi *et al.*, 2000), pero un estudio demostró que ésta puede preceder a la división amitótica (Valente *et al.*, 1998). En otro trabajo, realizado por Dan *et al.*, 2003, se comprobó que la síntesis de ADN fue promovida durante la exposición al etileno en una serie de células epidérmicas de pepino, y que la frecuencia de células sintetizando ADN se incrementó mientras duró el tratamiento con este regulador.

Los resultados obtenidos en este experimento, confirman que la aplicación exógena de E inhibe (retarda) el comienzo de la división mitótica hasta el sexto día de tratamiento en semillas de *Genista versicolor* (**Figura 150**), *Hormathophylla spinosa* (**Figura 151**) y *Reseda complicata* (**Figura 152**), así como reduce la elongación. Esta inhibición parece estar relacionada con la eliminación de E del medio. Este planteamiento coincide con posturas de autores como Abeles *et al.*, 1992 y Dan *et al.*, 2003, que aseguran que la división celular en meristemas apicales se suprime cuando el etileno está presente en el aire, pero que las células retienen el potencial para, una vez eliminado éste del medio, dividirse, diferenciarse y elongarse, precisamente lo que se da a partir de este día. Sin embargo, tanto en semillas de *Arenaria amabilis* (**Figura 149**), como en las de *Thymus serpylloides* (**Figura 153**), sí se ha producido una división mitótica en las células apicales de semillas imbibidas con E, desde el primer día de medida (día 2), si bien en ningún caso superaron el 2 % de

mitosis. El mecanismo por el cual estas dos especies comenzarían la división mitótica es desconocido, aunque podría ir asociado con la presencia de una cierta cantidad de auxinas endógenas, a través de las cuáles actúa el etileno, induciendo la división mitótica (Lorbiecke & Sauter, 1999) hasta que éstas se eliminan, donde el índice mitótico comienza ligeramente a descender (**Figuras 149 y 153; Tablas 197 y 205**). También podría suceder que determinadas células apicales no sintetizaran ADN durante la exposición al etileno, y en lugar de eso fueran estimuladas a entrar en mitosis (Dan *et al.*, 2003). No obstante, si no hay mitosis, aunque la elongación del eje haya sido mínima, pero suficiente como para atravesar la cubierta seminal, o sea, se ha producido germinación, se podría concluir que ésta puede darse a través de elongación celular, como consecuencia de la toma de agua, siendo posterior la división celular.

La acción de las giberelinas sobre la división celular es aún una cuestión que no está resuelta. Jacobs, 1997, afirmó que el GA₃ es un compuesto regulador del crecimiento con características mitogénicas, y que promueve la división mitótica tras la elongación celular. Sin embargo, una dificultad para esta interpretación reside en que el GA₃ tiene efectos pleiotrópicos (controla más de un carácter por un solo gen), sobre la pared celular a una concentración y sobre el citoplasma a otra (Francis & Sorrell, 2001), lo cual indica que el crecimiento inducido por GAs, puede depender de las tasas de elongación y producción celular en el meristemo (Sauter & Kende, 1992). Así, la respuesta inicial sería un incremento en el tamaño de la célula, seguido de una activación de células G2 hacia la mitosis y posteriormente un aumento de la tasa de síntesis de ADN, lo cual indica que debe existir una interacción entre el GA₃ y el punto de control G2-M (Francis & Sorrell, 2001).

Otro parámetro importante de la acción del GA₃ sobre la división celular es el tiempo que tarda en producirse ésta. De hecho, un experimento realizado por Daykin *et al.*, 1997, ha probado que en meristemos apicales de guisante, la aplicación exógena de GA₃ ralentiza el ciclo celular respecto a los meristemos sin tratar, circunstancia esta que se ha dado durante los primeros días de germinación de semillas de *Genista versicolor* (**Figura 150**), *Hormathophylla spinosa* (**Figura 151**) y *Reseda complicata* (**Figura 152**). Sin embargo en estas especies, aunque han mostrado un índice mitótico de GA₃ inferior al del *Testigo* en los primeros días de ensayo, la elongación ha sido igual o superior a la del mismo, lo que corrobora el hecho de que el GA₃ actúa primeramente elongando las células y posteriormente promueve la división (Francis & Sorrell, 2001).

El GA₃ también activa la expresión de factores específicos controladores de la división celular, concretamente la de proteínas conocidas como quinasas dependientes de ciclinas (CDKs). La presencia de estos factores, prueban que el GA₃ juega un papel crucial en la regulación de la progresión del ciclo celular (Fabian *et al.*, 2000; Kazmierczak, 2003). De esta manera, parece que un descenso en los niveles endógenos de GA₃, puede conllevar una disminución del número de células en división y de la elongación, si bien este descenso podría depender de la concentración exógena de GA₃ aplicada y de la capacidad de cada especie para sintetizar ésta (Srivastava, 2001), lo cuál sería indicativo de las diferencias encontradas entre los cinco taxones de este trabajo, y reflejaría la necesidad de realizar un estudio más exhaustivo sobre este hecho.

Está ampliamente aceptado desde hace años, que las CKs, son, junto a las auxinas, los principales reguladores del crecimiento de las plantas que controlan la división celular (Das *et al.*, 1956). En el caso de las primeras, sustancias como la quinetina y la benciladenina (BA), pueden estimular la división celular y acortar los ciclos celulares si se añade exógenamente (Francis & Sorrell, 2001). Sin embargo, estas

afirmaciones no parecen haber tenido coherencia con los resultados que han presentado todas las especies, que, salvo en el caso de *Thymus serpylloides* (**Figura 153**), en el resto de especies, los porcentajes de mitosis han presentado numerosos altibajos, con picos e incrementos muy elevados (como en el caso de *Genista versicolor* (**Figura 150; Tabla 199**) y *Hormathophylla spinosa* (**Figura 151; Tabla 201**) a los 4 días) y con descensos muy acusados (en semillas de *Thymus serpylloides* a partir del 4º día ó entre el 4º y 6º día en semillas de *Genista versicolor*). Esta heterogeneidad de resultados, impide poder sacar conclusiones muy claras de los efectos de este fitorregulador sobre la división y elongación celular de estas especies. No obstante, parece demostrado que las CKs participan de la progresión del ciclo celular implicándose en la regulación de las transiciones G1/S y G2/M (del Pozo *et al.*, 2005). La base en la que se apoya la implicación de las CKs en la regulación G1/S, es que las CKs incrementan la expresión de la ciclina (proteína que alterna períodos de síntesis con períodos de degradación) *CYCD3*, uno de los reguladores clave en esta transición (Soni *et al.*, 1995). Acorde con su papel en el control de la división celular, *CYCD3* se expresa en tejidos proliferantes, entre los que se encuentra el meristemo, y la aplicación de CKs exógena incrementa sus niveles de transcripción sin cambiar los patrones de expresión, lo cual significa que, posiblemente, cada una de las especies responda de forma específica al tratamiento con BA (Riou-Khamlichi *et al.*, 1999), explicando así la heterogeneidad de respuestas obtenidas tanto en porcentaje mitótico como en elongación radicular.

También se ha comprobado que las CKs son importantes en la regulación de la transición G2/M. De hecho, Redig *et al.*, 1996, han comprobado en cultivos de células de tabaco, aparecen picos endógenos de CKs entre las fases S y M. En este sentido, la aplicación de lovastatina, un inhibidor de la síntesis del ácido mevalónico, que a su vez inhibe la biosíntesis de CKs, bloquea la mitosis. La adición de zeatina, revierte el bloqueo de la mitosis por lovastatina, lo que sostiene que al igual que para la zeatina, una cantidad determinada de BA, puede ser suficiente

para promover la transición G2/M, aunque ésta dependerá probablemente de cada especie (Laureys *et al.*, 1998). Se cree que uno de los principales puntos de control de las CK en el ciclo celular, sea la estimulación de la tirosina defosforilación y la posterior activación de proteínas CDK, a las cuales se unirían posteriormente ciclinas mitóticas A y B durante la fase G2, necesarias para la entrada en mitosis (Zhang *et al.*, 1996).

Es de sobra conocido que las auxinas son muy importantes para la elongación y división celular, desarrollo de tejidos vasculares, dominancia apical, formación de raíces laterales y formación del embrión, entre otros aspectos (del Pozo *et al.*, 2005), algunos de los cuales han sido discutidos en esta Memoria. Los efectos sobre la elongación y la división mitótica, han quedado claramente manifestados en este experimento, ya que ha sido el único fitorregulador en el que se han detectado células en división desde el primer día de medida (**Figuras 149 a 153; Tablas 196 a 205**), y uno de los que mayor crecimiento radical ha provocado.

La identificación de un receptor de la acción de las auxinas ha sido difícil de encontrar, aunque parece que el mejor situado es una proteína denominada ABP1 (del Pozo *et al.*, 2005), que favorece la velocidad de división y alargamiento celular en presencia de auxinas, especialmente con la aplicación de IP IV, el cual se metaboliza más rápidamente que el AIA (Ludwig-Müller, 2000). De hecho, recientes estudios han mostrado que células de tabaco con niveles indetectables de ABP1, se dividen más lentamente y forman células más pequeñas (Chen *et al.*, 2001), lo cual no parece suceder en las especies de este trabajo. Sin embargo, en dicho experimento, la síntesis de ADN es muy parecida, estando o no presente dicha proteína, lo que sugiere que quizás es la concentración exógena de auxina la que promueve la mayor o menor velocidad en la división y elongación celular (Chen *et al.*, 2001).

Una hipótesis que puede explicar el comportamiento de IP IV en estas especies, viene dado porque posiblemente, esta hormona suministre información “posicional”, interpretada por el embrión en desarrollo, para controlar qué células se van a dividir y cuáles van a elongarse, con la intención de conformar la estructura final de la planta (Vroemen *et al.*, 1998), y por lo tanto, la distribución de la cantidad de IP IV, el tiempo en el que se suministre, (Fisher & Neuhaus, 1996; Hadfi *et al.*, 1998), e incluso la interacción con otros reguladores del crecimiento, como el etileno o las citoquininas (Pasternak *et al.*, 2000; Ponce *et al.*, 2005), puedan ser decisivos en los resultados obtenidos.

6) CONCLUSIONES

6) CONCLUSIONES

En esta Memoria, se han realizado determinados experimentos de germinación, con el objetivo principal, ya reseñado, de conocer los requerimientos ambientales que cinco táxones presentes en el entorno de la estación de esquí de Sierra Nevada necesitan para optimizar sus procesos de germinación y crecimiento, y la posibilidad de mejorar éstos mediante la aplicación de diferentes reguladores del crecimiento vegetal. Posteriormente, se pretende la traslación y aplicación de estos resultados, a las técnicas de restauración de la cubierta vegetal del entorno la estación de esquí, con el fin de recuperar zonas degradadas y mejorar la metodología de integración paisajística. A la vista del análisis de los distintos resultados obtenidos, se han propuesto las siguientes **Conclusiones**:

- 1) La posibilidad de encontrar una dormición física, impuesta por las cubiertas seminales de las cinco especies, como consecuencia de la propia estructura de las semillas, puede ser superada por la aplicación de diversas técnicas. En el caso de *Genista versicolor*, ha sido exitosa la escarificación química con ácido sulfúrico, mientras que en las otras especies parece ser suficiente con un periodo de estratificación fría de, al menos, 3 meses.
- 2) El rango de temperaturas óptimas de germinación varía en función de cada especie, si bien queda puesto de manifiesto que *Arenaria amabilis*, *Genista versicolor* y *Thymus serpylloides*, germinan con menor eficacia a temperaturas elevadas. *Hormathophylla spinosa* y *Reseda complicata* sí toleran éstas, lo cual puede ser signo de una mayor capacidad adaptativa a fluctuaciones termométricas o de la existencia de otro tipo de dormición, quizás morfológicas, impuesta por las bajas temperaturas.

- 3) La imbibición continua de las semillas en oscuridad con distintos reguladores del crecimiento, a diferentes concentraciones y temperaturas, mejora en numerosas ocasiones los porcentajes germinativos de los taxones, a excepción de *Arenaria amabilis*, cuyo Testigo alcanza el 100 % a 15 °C, por lo que se considera que su aplicación puede ser muy importante para acelerar los procesos de restauración de la cubierta vegetal en la estación de esquí. Sin embargo, este tipo de tratamiento continuo con fitorreguladores supondría un elevado coste económico, por lo que se debe buscar una alternativa a esta técnica, lo que se ha conseguido suministrando las mismas concentraciones hormonales, pero limitando los tiempos.

- 4) Todas las especies objeto de estudio, pertenecen al macizo Nevado-Filábride de Sierra Nevada, dominado por materiales silíceos y sustratos ácidos. El análisis de diferentes muestras de suelo en el que están presentes dichas especies y las pruebas germinativas realizadas, han demostrado que es necesario mantener un pH<7,0 para estimular la germinación. El paso de máquinas para la remodelación y adecuación de las pistas de esquí, además de los daños directos sobre el medio biótico, también provoca una basificación del suelo, que puede ser muy negativa para la posterior implantación de vegetación autóctona en la zona.

- 5) La sensibilidad a la luz es un factor importante en los procesos de germinación. Con temperaturas germinativas óptimas, todas las especies, a excepción de *Genista versicolor*, han mostrado mayor estimulación a la germinación en presencia de luz, bien con una exposición de tan sólo 12 ó 24 horas, o con luz constante, lo que, de alguna forma, viene a reflejar el grado de adaptación de estas especies a la elevada radiación existente en Sierra Nevada, en la que, probablemente tendrá relación la naturaleza caméfito de todos los taxones. Sin embargo, la aplicación posterior de fitorreguladores,

disminuye en algunos casos esta germinación y los aumentan en otros, lo cual es indicativo también de la interacción positiva o negativa que puede haber entre estas sustancias y la luz.

- 6) La utilización de vermiculita es muy positiva para observar la capacidad de germinación y enraizamiento y primeros estadios del crecimiento vegetativo de las diferentes semillas, así como para comprobar la acción de los fitorreguladores sobre éstos. Los resultados obtenidos, aunque han mostrado una marcada heterogeneidad, han justificado la aplicación de dichos reguladores del crecimiento, que en numerosos casos han mejorado el crecimiento de la parte aérea, radical o de ambas, lo que confirma la idoneidad de su uso para la restauración de la cubierta vegetal.
- 7) Los experimentos realizados sobre los suelos, no han resultado del todo satisfactorios. En el laboratorio, es imposible reproducir las condiciones naturales de germinación y todos los parámetros que pueden interrelacionar en la estimulación de la germinación. Sin embargo, se ha podido comprobar la eficacia de la administración de reguladores del crecimiento, en aspectos tan importantes para el desarrollo de la planta como la formación del sistema radical, la elongación del tallo, la expansión de los cotiledones o la aparición de hojas, lo que induce a esperar que, una vez llevados al campo estos tratamientos, evolucionen con éxito.
- 8) El cálculo del índice mitótico, ha permitido comprobar la evolución a escala celular que siguen las distintas especies cuando germinan en presencia de fitorreguladores. Éstos pueden actuar inhibiendo la mitosis (caso del *Ethrel*), o estimulándola en mayor o menor medida. Sin duda, el análisis del ciclo mitótico ayuda a comprender algunos de los efectos fisiológicos que han provocado los reguladores del crecimiento, tanto en los experimentos en

placas, como en los realizados sobre sustratos. No obstante, será necesario profundizar en el conocimiento molecular de estas cinco especies, para poder llegar a entender más claramente los mecanismos de acción de los que depende.

- 9) Este trabajo, ha requerido establecer una metodología genérica de experimentación en germinación de semillas, y no ha pretendido profundizar en los numerosos aspectos fisiológicos y bioquímicos que complementarían, sin duda, un nuevo campo de investigación, hasta ahora no muy experimentado en especies de Sierra Nevada, como es el del diseño de técnicas de germinación (o pre-germinación) de especies autóctonas con reguladores hormonales del crecimiento. Asimismo, deja como líneas de futuro, la mejora del conocimiento sobre el comportamiento biológico, ecológico y molecular, tanto de estas especies como de otras del entorno de la estación de esquí de Sierra Nevada, así como la puesta a punto de nuevas técnicas de análisis en laboratorio, o el uso de los fitorreguladores como herramienta para utilizar en los Planes de recuperación de flora amenazada. No obstante, se podría considerar que esta aportación experimental, puede contribuir a mejorar los procesos de restauración de la cubierta vegetal en la alta montaña mediterránea y su capacidad de integración paisajística, favoreciendo de esta manera un Desarrollo Sostenible en la zona de estudio.

7) BIBLIOGRAFÍA

7) BIBLIOGRAFÍA

- ABELES, F. B. (1986). "Role of ethylene in *Lactuca sativa* cv. "Grand Rapids" seed germination". *Plant Physiol.*, **81**: 780-787.
- ABELES, F. B., MORGAN, P. W. & SALVEIT. M. E. Jr. (1992). "Ethylene in plant biology". 2ª Ed. Acad. Press, NY.
- ACHARD, P.; VRIEZEN, W. H.; STRAETEN, D. van der & HARBERD, N. P. (2003). "Ethylene regulates *Arabidopsis* development via the modulation of DELLA protein growth repressor factor". *Plant Cell*, **15**: 2816-2825.
- ACOT, P. (1988). "Histoire de l'écologie". PUF, París.
- ADAMS, C. A. & RIME, R. W. (1980). "Moisture content as a controlling factor in seed development and germination". *Int. Rev. Cytol.*, **68**: 1-8.
- ADARVE, A.; CASTILLO, A. & FEDELI, B. (1998). "Análisis de curvas de agotamiento en dos ríos de Sierra Nevada (Granada; España)". *Geogaceta*, **23**: 3-6.
- ADDICOTT, F. T.; CARNS, H. R.; CORNFORTH, J. W.; LYON, J. L.; MILBORROW, B. V.; OHKUMA, K.; RYBACK, G.; SMITH, G.; THIESSEN, W. E. & WAREING, P. F. (1968). "Abscisic acid: a proposal for the redesignation of abscisin II (dormin)". In: Wightman, F. & Seterfield, G. (ed.), *Biochemistry and physiology of plant growth substances*, pp. 1527-1529, Runge Press. Ottawa.
- ADKINS, S. W. & ADKINS, A. L. (1994). "Effect of potassium nitrate and etephon on fate of wild oat (*Avena fatua*) seed in soil". *Weed Sci.*, **42**: 353-357.
- ADKINS, S. W.; BELLAIRS, S. M. & LOCH, D. S. (2002). "Seed dormancy mechanisms in warm season grass species". *Euphytica*, **126**: 13-20.
- AGGARWAL, K. K. & SACHAR, R. C. (1995). "Gibberellin stimulates synthesis of a protein kinase in dwarf pea epicotyls". *Phytochem.*, **40**: 383-387.
- AGUILAR, J.; FERNÁNDEZ, J.; DE HARO, S.; MARAÑÉS, A. & MARTÍNEZ, A. (1996). "Mapa de suelos de la Alpujarra. Escala 1:200.000". In: Chacón, J. &

- Rosúa, J. L. (Eds.), 1ª Conferencia Internacional Sierra Nevada: Conservación y Desarrollo Sostenible. Vol. II, pp. 11-27. Granada.
- AGUILAR, J.; SIMÓN, M.; FERNÁNDEZ, J.; GIL DE CARRASCO, C. & MARAÑES, A. (1987). "Mapa de suelos de Aldeire. Escala 1:100.000". Cuadernos del LUCDEME. ICONA.
- AGUILAR, J.; SIMÓN, M.; MEDINA, J.; GIL DE CARRASCO, C. & MARAÑES, A. (1986). "Mapa de suelos a escala 1: 10.000 y memoria explicativa de la hoja de Aldeire". Proy. LUCDEME-Univ. Granada.
- AHLAWAT, A. S. & DAGAR, J. C. (1980). "Effect of different pH, light qualities and some growth regulators on seed germination of *Bidens biternata* (Lour.) Merr and Sherff". *Indian For.*, **106**: 617-620.
- ALABADÍ, D.; GIL, J.; BLÁZQUEZ, M. A. & GARCÍA-MARTÍNEZ, J. L. (2004). "Gibberellins repress photomorphogenesis in darkness". *Plant Physiol.*, **134**: 1050-1057.
- ALIAS, M. & PUJALTE, A. (1967). "Mapa de suelos de la provincia de Granada. Escala 1:200.000". CSIC. Granada.
- ALTÉS, C. (1993). "Marketing y turismo". Ed. Síntesis. Madrid.
- ALVEY, L. & HARBERD, N. P. (2005). "DELLA proteins: integrators of multiple plant growth regulatory inputs?". *Physiol. Plant.*, **123**: 153-160.
- AMRITPHALE, D.; IYENGAR, S. & SHARMA, R. K. (1989). "Effect of light and storage temperature on seed germination in *Hygrophila auriculata* (Schumach.) Haines". *J. Seed Technol.*, **13**: 39-43.
- ANDERSSON, M. (1988). "Toxicity and tolerance of aluminum in vascular plants". *Water Air Soil Poll.*, **39**: 439-462.
- ANGOSTO-TRILLO, T. (1990). "Estudio sobre la germinación y cubierta seminal de semillas silvestres de diferentes hábitats: Niveles de ABA, Poliaminas y Proteínas". Tesis Doctoral, 245 pp. Univ. Granada.
- ARSHAD, M. & FRANKENBERGER Jr., W. T. (2002). "Ethylene: agricultural sources and applications". Kluwer Acad./Plenum, NY.

- ARTS, G. H. P. & VAND DER HEIJDEN, R. A. J. M. (1990).** "Germination ecology of *Littorella uniflora* (L.) Aschers". *Aqua. Bot.*, **37**: 139-151.
- ASHBY, A. M. (2000).** "Biotrophy and the cytokinin conundrum". *Physiol. Mol. Plant Pathol.*, **57**: 147-158.
- ASSOULINE, S.; TAVARES-FILHO, J. & TESSIER, D. (1997).** "Effect of soil compaction on soil physical and hydraulic properties: experimental results and modeling". *Soil Sci. Soc. Am. J.*, **61**: 390-398.
- ATTUCCI, S.; CARDE, J. P.; RAYMOND, P.; SAINT GÈS, V.; SPITERI, A. & PRADET, A. (1991).** "Oxidative phosphorylation by mitochondria extracted from dry sunflower seeds". *Plant Physiol.*, **95**: 390-398.
- ATWATER, B. R. (1980).** "Germination, dormancy and morphology of the seeds of herbaceous ornamental plants". *Seed Sci. Technol.*, **8**: 523-573.
- BAI, S. & CHANEY, W. (2001).** "Gibberellin synthesis inhibitors affect electron transport in plant mitochondria". *Plant Growth Regul.*, **35**: 257-262.
- BALL, B. C. & SMITH, K. A. (1991).** "Gas movement". In: Smith, K. A. & Mullins, C. E. (Eds.), *Soil Analysis: Physical Methods*, pp. 511-549. Marcell Dekker, NY.
- BALLS, A. K. & HALE, W. S. (1940).** "The effect of ethylene on freshly harvested wheat". *Cereal Chem.*, **17**: 490-494.
- BANDURSKI, R. S.; COHEN, J. D.; SLOVIN, J. P. & REINECKE, D. M. (1995).** "Auxin biosynthesis and metabolism". In: Davies, P. J. (ed.), *Plant Hormones: Physiology, biochemistry and molecular biology*, pp. 39-65. Kluwer Acad. Publ., Dordrecht, The Netherlands.
- BANO, A.; DÖRFLING, K.; BETTIN, D. & HAHN, H. (1993).** "Abscisic acid and cytokinins as possible root-to-shoot signals in xylem sap of rice plants in drying soil". *Aust. J. Plant Physiol.*, **20**: 109-115.
- BARCELÓ, J.; POSCHENRIEDER, CH.; VÁZQUEZ, M. D. & GUNSE, B. (1996).** "Aluminium phytotoxicity. A challenge for plant scientists". *Fertil. Res.*, **43**: 217-223.

- BARCISZEWSKI, J.; RATTAN, S. I. S.; SIBOSKA, G. & CLARK, B. F. C. (1999). "Kinetin-45 years on". *Plant Sci.*, **148**: 37-45.
- BARMAN, T. S. & SARMA, C. M. (1985). "Effect of ethrel (2-chloroethyl phosphonic acid) on germination and seedling growth of tea *Camelia sinensis* L. O. Kuntz." *J. Plant Physiol.*, **28**: 413-417.
- BARNAUD, G. & LEFEUVRE, J. C. (1992). "L'écologie avec ou sans l'homme?" In Collectif Entre nature et société. "Les passeurs de frontières", pp. 69-112. CNRS, Paris.
- BARNES, M. F.; TIEN, C. L. & GRAY, J. S. (1980). "Biosynthesis of cytokinins in potato cultures". *Phytochem.*, **19**: 409-412.
- BARTEL, B. (1997). "Auxin biosynthesis," *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, **48**: 51-56.
- BARZILAI, E. & MAYER, A. M. (1964). "Kinins in germinating lettuce seed". *Aust. J. Biol. Sci.*, **17**: 797-800.
- BASKIN, C. C. & BASKIN, J. M. (1988). "Germination ecophysiology of herbaceous plant species in a temperature region". *Am. J. Bot.*, **75**: 286-305.
- BASKIN, C. C. & BASKIN, J. M. (1998). "Seeds: Ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination". *Acad. Press, San Diego, CA*.
- BASKIN, C. C. & BASKIN, J. M.; CHESTER, E. W. & SMITH, M. (2003). "Ethylene as a possible cue for seed germination of *Schoenoplectus hallii* (Cyperaceae), a rare summer annual of occasionally flooded sites". *Am. J. Bot.*, **90**: 620-627.
- BASKIN, J. M. & BASKIN, C. C. (1972a). "Germination characteristics of *Diamorpha cymosa* seeds and an ecological interpretation". *Oecologia*, **10**: 17-28.
- BASKIN, J. M. & BASKIN, C. C. (1972b). "The light factor in the germination ecology of *Draba verna*". *Am. J. Bot.*, **59**: 756-759.
- BASKIN, J. M. & BASKIN, C. C. (1985). "The light requirement for germination of *Aster pilosus* seeds: Temporal aspects and ecological consequences". *J. Ecol.*, **73**: 765-773.
- BASKIN, J. M. & BASKIN, C. C. (1986). "Germination ecophysiology of the mesic deciduous forest herb *Isopyrum biternatum*". *Bot. Gaz.*, **147**: 152-155.

- BASKIN, J. M. & BASKIN, C. C. (1989).** "Physiology of dormancy and germination in relation to seed bank ecology". In: Leck, M. A.; Parker, V. T. & Simpson, R. L. (eds.), Ecology of soil seed banks, pp. 53-66. Acad. Press Inc.
- BATTAL, P. & TILEKLIOGLU, B. (2001).** "The effects of different mineral nutrients on the level of cytokinins in Maize (*Zea mays* L.)". Turk. J. Bot., **25**: 123-130.
- BAZIRAMAKENGA, R.; LEROUX, G. D. & SIMARD, R. R. (1995).** "Effects of benzoic and cinnamic acids on membrane permeability of soybean roots". J. Chem. Ecol., **21**: 1271-1285.
- BEEEMSTER, G. T. S. & BASKIN, T. I. (1998).** "Analysis of cell division and elongation underlying the developmental acceleration of root growth in *Arabidopsis thaliana*". Plant Physiol., **116**: 1515-1526.
- BELKNAP, R. K.; FURTADO, J.G.; FORSTER, R. R. & BLOSSOM, H. D. (1967).** "Three approaches to environmental resource analysis". Washington, D.C.: The Conservation Foundation.
- BELL, D. T.; VLAHOS, S. & BELLAIRS, S. M. (1990).** "Seed ecology in relation to reclamation: lessons from mined lands in Western Australia". Proceed. of the Ecology Society of Australia, **16**: 531-535.
- BELTRÁN-PEÑA, E.; ORTIZ-LÓPEZ, A. & SÁNCHEZ DE JIMÉNEZ, E. (1995).** "Synthesis of ribosomal proteins from stored mRNAs early in seed germination". Plant Mol. Biol., **28**: 328-336.
- BERGH, J. C. J. M. & NIJKAMP, P. (1991).** "Operationalizing sustainable development: dynamic ecological economic models". Ecol. Econ., **4**: 11-34.
- BERRY, T. A. & BEWLEY, J. D. (1992).** "A role for the surrounding fruit tissues in preventing germination of tomato (*Lycopersicon esculentum*) seeds. A consideration of the osmotic environment and abscisic acid". Plant Physiol., **100**: 951-957.
- BERMEJO, R. (1994).** "Manual para una Economía Ecológica". Ed. Bakeaz. Centro de Documentación y Estudios para la Paz. Los libros de Catarata. Madrid.
- BERTELL, G. & ELIASSON, L. (1992).** "Cytokinin effects on root growth and possible interactions with ethylene and indole-3-acetic acid". Physiol. Plant., **84**: 255-261.

- BERTRAND, G. (1978).** "Le paysage entre la nature et la société". *RGPSO*, **49**: 239-258.
- BESNIER, F. (1989).** "Semillas: Biología y Tecnología". Ed. Mundiprensa. Madrid.
- BEVINGTON, K. B. & CASTLE, W. S. (1986).** "Root growth studies in citrus". *Acta Hort.*, **175**: 63-66.
- BEWLEY, J. D. (1980).** "Secondary dormancy (skotodormancy) in seeds of lettuce (*Lactuca sativa* cv. *Grand Rapids*) and its release by light, gibberellic acid and benzyladenine". *Physiol. Plant.*, **49**: 277-280.
- BEWLEY, J. D. (1982).** "Protein and nucleic acid synthesis during germination and early seedling growth". In: Boulter, D. & Parthier, B. (eds.), *Encyclopaedia of Plant Physiology*, Vol. 14A, pp. 61-81. Springer-Verlag, NY.
- BEWLEY, J. D. (1997).** "Seed germination and dormancy". *Plant Cell*, **9**: 1055-1066.
- BEWLEY, J. D. & BLACK, M. (1982).** "Physiology and biochemistry of seeds in relation to germination". Vol. 2. Viability dormancy and environmental control. Springer, Berlín.
- BEWLEY, J. D. & BLACK, M. (1994).** "Seeds: Physiology of development and germination". 2nd ed. Plenum Press, NY.
- BIALECKA, B. & KEPCZYNSKI, J. (2003).** "Endogenous ethylene and reversing methyl jasmonate inhibition of *Amaranthus caudatus* seed germination by benzyladenine or gibberellin". *Plant Growth Regul.*, **41**: 7-12.
- BIALEK, K.; MICHALCZUK, L. & COHEN, J. D. (1992).** "Auxin biosynthesis during seed germination in *Phaseolus vulgaris*". *Plant Physiol.*, **100**: 509-517.
- BIDDINGTON, N. L. & THOMAS, T. H. (1976).** "Influence of different cytokinins on the germination of lettuce (*Lactuca sativa*) and celery (*Apium graveolens*) seeds". *Physiol. Plant.*, **37**: 12-16.
- BINNS, A. N. (1994).** "Cytokinin accumulation and action: biochemical, genetic and molecular approaches". *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, **45**: 173-196.
- BINNS, A. N.; LABRIOLA, J. & BLACK, R. C. (1987).** "Initiation of auxin autonomy in *Nicotiana glutinosa* cells by the cytokinin-biosynthesis gene from *Agrobacterium tumefaciens*". *Planta*, **171**: 539-548.

- BLACK, M. (1981).** *"The role of endogenous hormones in germination and dormancy"*. *Isr. J. Bot.*, **29**: 181-192.
- BLACK, M. (1983).** *"Abscisic acid in seed germination and dormancy"*. In: Addicott, F. T. (Ed.), *Abscisic acid*, pp. 331-363. Praeger Publ. NY.
- BLACK, M.; BEWLEY, D. J. & FOUNTAIN, D. (1974).** *"Lettuce seed germination and cytokinin: their entry and formation"*. *Planta*, **117**: 145-152.
- BLANCA, G. (1991).** *"Joyas botánicas de Sierra Nevada"*. Ed. La Madraza. Granada.
- BLANCA, G. (2002).** *"Flora amenazada y endémica de Sierra Nevada"*. Junta de Andalucía. Ed. Univ. Granada. Granada.
- BLANCA, G.; CABEZUDO, B.; HERNÁNDEZ-BERMEJO, J. E.; HERRERA, C.M.; MOLERO MESA, J.; MUÑOZ, J. & VALDÉS, B. (1999).** *"Libro Rojo de la Flora Silvestre Amenazada de Andalucía. Tomo I: Especies en Peligro de Extinción"*. Junta de Andalucía. Sevilla.
- BLANCA, G.; CABEZUDO, B.; HERNÁNDEZ-BERMEJO, J. E.; HERRERA, C.M.; MUÑOZ, J. & VALDÉS, B. (2000).** *"Libro Rojo de la Flora Silvestre Amenazada de Andalucía. Tomo II: Especies vulnerables"*. Junta de Andalucía. Sevilla.
- BLAZKOVA, A.; SOTTA, B.; TRANVAN, H.; MALDINEY, R.; BONNET, M.; EINHORN, J. H.; KERHOAS, L. & MIGINIAC, E. (1997).** *"Auxin metabolism and rooting in young and mature clones of Sequoia sempervirens"*. *Physiol. Plant.*, **99**: 73-80.
- BLEECKER, A. B. & KENDE, H. (2000).** *"Ethylene: a gaseous signal molecule in plants"*. *Annu. Rev. Cell Dev. Biol.*, **16**: 1-18.
- BLYTHE, E. K.; SIBLEY, J. L.; RUTER, J. M. & TILT, K. M. (2004).** *"Cutting propagation of foliage crops using a foliar application of auxin"*. *Sci. Hort.*, **103**: 31-37.
- BOERJAN, W.; CERVERA, M.-T.; DELAURE, M.; BEECKMAN, T.; DEWITTE, W.; BELLINI, C.; CABOCHE, M.; VAN ONCKELEN, H. & VAN MONTAGU, M. (1995).** *"Superroot, a recessive mutation in Arabidopsis, confers auxin overproduction"*. *Plant Cell*, **7**: 1405-1419.

- BOISSIER, E. (1839-1845).** *"Voyage botanique dans le midi de l'Espagne pendant l'année 1837"*. Paris.
- BORTHWICK, H. A.; HENDRICKS, S. B.; PARKER, M. W.; TOOLE, E. H. & TOOLE V. K. (1952).** *"A reversible photoreaction controlling seed germination"*. Proc. Natl. Acad. Sci., **38**: 662-666.
- BOTHA, F. C.; POTGIETER, G. P. & BOTHA, A.-M. (1992).** *"Respiratory metabolism and gene expression during seed germination"*. J. Plant Growth Regul., **11**: 211-224.
- BOWMAN, W. D.; THEODOSE, T. A.; SCHARDT, J. C. & CONANT, R. T. (1993).** *"Constraints of nutrient availability on primary production in two alpine tundra communities"*. Ecology, **74**: 2085-2097.
- BOX, T. W. (1978).** *"The significance and responsibility of rehabilitating drastically disturbed land"*. In: Schaller, F. W. & Sutton, P. (eds.), Reclamation of drastically disturbed lands, pp. 1-10. Am. Soc. Agr., Madison.
- BOZCUK, S. (1990).** *"Interaction between salt and kinetin on seed germination of some crops plants"*. Doga, Turk-Botanik-Dergisi, **14**: 139-149.
- BRADBURY, T. (1995).** *"Vuelo libre, condiciones de vuelo, ascendencias y térmicas"*. Ed. Perfiles.
- BRADFORD, K. J. (1995).** *"Water relations in seed germination"*. In: Kigel, J. & Galili, G. (eds.), Seed development and germination, pp. 352-396. Marcell Dekker, Inc., NY.
- BRADSHAW, A. D. (1987).** *"The reclamation of derelict land and the ecology of ecosystems"*. In: Jordan, W. R.; Gilpin, M. E. & Aber, J. D. (Eds.), Restoration Ecology, pp. 53-74. Cambridge Univ. Press.
- BRADSHAW, A. D. (1997).** *"What do we mean by restoration?"*. In: Urbanska, K. M.; Webb, N. R. & Edwards, P. J. (eds.), Restoration Ecology and Sustainable Development, pp. 8-13. Cambridge Univ. Press.
- BRADY, S. M. & McCOURT, P. (2003).** *"Hormone cross-talk in seed dormancy"*. J. Plant Growth Regul., **22**: 25-31.

- BRADY, S. M.; SARKAR, S. F.; BONETTA, D. & McCOURT, P. (2003).** *"The ABSCISIC ACID INSENSITIVE 3 (ABI3) gene is modulated by farnesylation and is involved in auxin signaling and lateral root development in Arabidopsis"*. Plant J., **34**: 67-75.
- BRAULT, M. & MALDINEY, R. (1999).** *"Mechanisms of cytokinin action"*. Plant Physiol. Biochem., **37**: 403-412.
- BRYANT, G. & WOLFE, J. (1989).** *"Can hydration forces induce lateral phase separations in lamellar phases?"*. Eur. Biophys. J., **16**: 369-374.
- BUFLER, G. (1986).** *"Ethylene-promoted conversion of 1-amino-cyclopropane-1-carboxylic acid to ethylene in peel of apple at various stages of development"*. Plant Physiol., **80**: 539-543.
- BULARD, C. (1986).** *"Conditions of induction of secondary dormancy in apple after breaking of primary dormancy by anaerobiosis and low temperature"*. Physiol. Plant., **67**: 279-284.
- BUREL, F. & BAUDRY, J. (2002).** *"Ecología del paisaje: Conceptos, métodos y aplicaciones"*. Ed. Mundiprensa. Madrid.
- BURÉS, S. (1997).** *"Sustratos"*. Ed. Agrotécnicas. Madrid.
- BURR, K. E. (1990).** *"The target seedling concept: Bud dormancy and cold hardiness"*. In: Rose, R.; Campbell, S. J. & Landis, T. D. (eds.), Target seedling symposium: Proceed. of Combined meeting of the Western forest nursery associations, pp. 79-90. USDA, Forest Service, Roseburg, Oregon.
- BUSH, D. S. (1995).** *"Calcium regulation in plant cells and its role in signaling"*. Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol., **46**: 95-122.
- CALVO, A. P.; JIMÉNEZ, J. A.; NICOLÁS, C.; NICOLÁS, G. & RODRÍGUEZ, D. (2003).** *"Isolation and characterization of genes related with the breaking of beechnuts dormancy and putatively involved in ethylene signal perception and transduction"*. In: Nicolás, G.; Bradford, K. J.; Come, D. & Pritchard, H. (eds.), The biology of seeds: Recent research advances, pp. 141-149. CAB International, Wallingford.

- CALVO, A. P.; NICOLÁS, C.; LORENZO, O.; NICOLÁS, G. & RODRÍGUEZ, D. (2004). "Evidence for positive regulation by gibberellins and ethylene of ACC oxidase expression and activity during transition from dormancy to germination in *Fagus silvatica* L. seeds". *J. Plant Growth Regul.*, **23**: 44-53.
- CARGILL, S. M. & CHAPIN, F. S. III (1987). "Application of succession theory to tundra restoration: a review". *Arctic Alpine Res.*, **19**: 366-372.
- CARMONA, R. & MURDOCH, A. J. (1995). "Interactions of temperature and dormancy-relieving compounds on the germination of weed seeds". *Seed Sci. Res.*, **5**: 227-236.
- CARTER, A. K. & STEVENS, R. (1998). "Using ethephon and GA₃ to overcome thermoinhibition in 'Jalapeno M' pepper seed". *HortSci.*, **33**: 1026-1027.
- CASAL, J. J. & SÁNCHEZ, R. A. (1998). "Phytochromes and seed germination". *Seed Sci. Res.*, **8**: 317-319.
- CASAL, J. J.; SÁNCHEZ, R. A. & BOTTO, J. F. (1997). "Modes of action of phytochromes". *J. Exp. Bot.*, **49**: 127-138.
- CASAL, J. J.; SÁNCHEZ, R. A. & YANOVSKY, M. J. (1997). "The function of phytochrome A". *Plant, Cell Environ.*, **20**: 813-819.
- CASTILLO, A. (1985). "Aguas superficiales y subterráneas en Sierra Nevada". In: Ferrer, M. (Ed.), *Sierra Nevada y La Alpujarra*, Ed. Andalucía. Granada.
- CASTILLO, A. (1988). "Ensayo de delimitación y caracterización del sistema hídrico de Sierra Nevada, ante un futuro plan especial de protección". II Cong. Geol. España, **2**: 359-362. Granada.
- CASTILLO, A. (1993). "Aguas de Sierra Nevada". In: Ferrer, M. y Fernández-Durán, E., *Aguas de Sierra Nevada*. EMASAGRA, Granada.
- CASTILLO, A. (2001). "Clima e Hidrología". In: García-Canseco, V. (coord.), *Parque Nacional de Sierra Nevada*, pp. 57-72. Canseco Ed., Madrid.
- CASTILLO, A.; CRUZ, J. J. & BENAVENTE, J. (1999). "Aguas de Sierra Nevada; Aguas de Lanjarón". In: Lanjarón: Paisajes del agua, pp. 35-64. Ed. Balneario de Lanjarón, S. A. Granada.

- CASTILLO, A.; DEL VALLE, M.; RUBIO-CAMPOS, J. C. & FERNÁNDEZ-RUBIO, R. (1996).** "Síntesis hidrológica del macizo de Sierra Nevada (Granada y Almería)". In: Chacón, J. & Rosúa, J. L. (Eds.), 1ª Conferencia Internacional Sierra Nevada: Conservación y Desarrollo Sostenible, Vol. I, pp. 389-417. Granada.
- CASTILLO REQUENA, J. M. (1981).** "Mecanismos de la precipitación en Sierra Nevada". Rev. Cuad. Geogr., **11**.
- CASTILLO REQUENA, J. M. (1989).** "El clima de Andalucía. Clasificación y análisis regional de y con los tipos de tiempo". 2 Vol. Inst. Estudios Almerienses. Almería.
- CASTROVIEJO, S. (coord.) (1990).** "Flora Ibérica". Vol. II. PLATANACEAE-PLUMBAGINACEAE (partim). Real Jardín Botánico. CSIC. Madrid.
- CASTROVIEJO, S. (coord.) (1993).** "Flora Ibérica". Vol. IV. CRUCIFERAE-MONOTROPACEAE. Real Jardín Botánico. CSIC. Madrid.
- CASTROVIEJO, S. (coord.) (1999).** "Flora Ibérica". Vol. VII (I) LEGUMINOSAE (partim). Real Jardín Botánico. CSIC. Madrid.
- CECCANTI, B.; ALCANIZ, J. M.; GISPERT, M. A. & GASSIOT, M. (1986).** "Characterization of organic matter from two different soils by pyrolysis-gas chromatography and isoelectric foccusing". Soil Sci., **142**: 83-90.
- CERNUSCA, A. (1986).** "Ökologische auswirkungen des baues und betriebes von skipisten und empfehlungen zur reduktion der umweltschäden". Sammlung Naturschutz 33, Europarat: 253 S.
- CERVANTES, E. (2001).** "A distinctive voice for ethylene signaling in hypoxia". Trends Plant Sci., **6**: 10.
- CERVANTES, E. (2002).** "Ethylene: new interactions, still ripening". Trends Plant Sci., **7**: 334-335.
- CERVANTES, E.; RODRÍGUEZ, A. & NICOLÁS, G. (1994).** "Ethylene regulates the expresión of a cysteine proteinase gene during germination of chick-pea (*Cicer arietinum* L.)". Plant Mol. Biol., **25**: 207-215.

-
- CETURSA, (2004a). "*Datos de pistas y remontes de la estación de esquí de Sierra Nevada*".
<http://www.sierranevadaski.es>
- CETURSA (Com. Pers.), (2004b). "*Datos y Gráficos de pluviometría, temperatura y afluencia de visitantes/esquiadores en la estación de esquí de Sierra Nevada*".
- CHACÓN, J. (1989). "*Aspectos geomorfológicos de Sierra Nevada*". In: Chacón, J.; Ortega, F.; Pulido, A. & Rosúa, J. L., Avance del estudio de impacto ambiental del anteproyecto de reparación y acondicionamiento de la pista del río para el Campeonato del Mundo de esquí alpino con instalación de nieve artificial y nuevos remontes, Univ. Granada, pp. 15-19.
- CHACÓN, J.; ORTEGA, F.; PULIDO, A. & ROSÚA, J. L. (coord.), (1989). "*Estudio de impacto ambiental del anteproyecto de reparación y acondicionamiento de la pista del río para el Campeonato del Mundo de esquí alpino con instalación de nieve artificial y nuevos remontes*", Univ. Granada.
- CHADWICK, A. V. & BURG, S. P. (1967). "*An explanation for the inhibition of root growth caused by indole-3-acetic acid*". *Plant Physiol.*, **42**: 415-420.
- CHADWICK, A. V. & BURG, S. P. (1970). "*Regulation of root growth by auxin-ethylene interaction*". *Plant Physiol.*, **45**: 192-200.
- CHAMBERS, J. C. (1997). "*Restoring alpine ecosystems in the western United States: environmental constraints, disturbance characteristics, and restoration success*". In: Urbanska, K. M.; Webb, N. R. & Edwards, P. J. (eds.), *Restoration Ecology and Sustainable Development*, pp. 161-187. Cambridge Univ. Press.
- CHAMBERS, J. C.; BROWN, R. W. & JONHSTON, R. S. (1984). "*Examination of plant successional stages in disturbed alpine ecosystems: a method of selecting revegetation species*". In: Colbert, T. A. & Cuany, R. L.. (eds.), *Proceedings of the High Altitude Revegetaion Workshop*, No. 6, pp. 215-224. Water Resources Inst. Information Series No. 53. Fort Collins. Colorado St. Univ.
- CHAMBERS, J. C.; MACMAHON, J. A. & WADE, G. W. (1992). "*Differences in successional processes among biomes: importance for obtaining and evaluating reclamation success*". In: Chambers, J, C, & Wade, G. W. (eds.), *Evaluating*

- reclamation success: the ecological considerations-Proceedings of a Symposium, pp. 59-72. USDA Forest Service, Northeastern Forest Experiment Station, General Technical Report NE-164.
- CHEN, C. M.; ECKERT, R. L. & McCHESNEY, J. D. (1976).** "Evidence for biosynthesis of transfer RNA-free cytokinin". *FEBS Lett.*, **64**: 429-434.
- CHEN, C. M.; ERTL, J. R.; LEISNER, S. M. & CHANG, C. C. (1985).** "Localization of cytokinin biosynthetic sites in pea plants and carrot roots". *Plant Physiol.*, **78**: 510-513.
- CHEN, J. G.; ULLAH, H.; YOUNG, J. C.; SUSSMAN, M. R. & JONES, A. M. (2001).** "ABP1 is required for organized cell elongation and division in *Arabidopsis* embryogenesis". *Genes Dev.*, **15**: 902-911.
- CHIWOCHA, S. D. S.; ABRAMS, S. R.; AMBROSE, S. J.; CUTLER, A. J.; LOEWEN, M.; ROSS, A. R. S. & KERMODE, A. R. (2003).** "A method for profiling classes of plant hormones and their metabolites using liquid chromatography-electrospray ionization tandem mass spectrometry: an analysis of hormone regulation of thermodormancy of lettuce (*Lactuca sativa* L.) seeds". *Plant J.*, **35**: 405-417.
- CHORY, J. (1997).** "Light modulation of vegetative development". *Plant Cell*, **9**: 1225-1234.
- CHORY, J.; AGUILAR, N. & PETO, C. A. (1991).** "The phenotype of *Arabidopsis thaliana* DET1 mutants suggests a role for cytokinins in greening". In: Jenkins, G. I. & Schuch, W. (eds.), *Symposia of the Society for Experimental Biology*, n^o. 45, pp. 21-42. Cambridge, UK.
- CHORY, J.; REINECKE, D.; SIM, S.; WASHBURN, T. & BRENNER, M. (1994).** "A role for cytokinins in de-etiolation in *Arabidopsis*. *det* mutants have an altered response to cytokinins". *Plant Physiol.*, **104**: 339-347.
- CHOU, C.-C.; CHEN, W.-S.; HUANG, K.-L.; YU, H.-C. & LIAO, L.-J. (2000).** "Changes in cytokinin levels of *Phalaenopsis* leaves at high temperature". *Plant Physiol. Biochem.*, **38**: 309-314.

- CHRISTIE, J. M.; REYMOND, P.; POWELL, G. K.; BERNASCONI, P.; RAIBEKAS, A. A.; LISCUM, E. & BRIGGS, W. R. (1998). "Arabidopsis NPH1: A flavoprotein with the properties of a photoreceptor for phototropism". *Science*, **282**: 1698-1701.
- CHUNN, T; TAKETA, S.; TSURUMI, S. & ICHII, M. (2003). "The effects of auxin on lateral root initiation and root gravitropism in a lateral rootless mutant *Lrt1* of rice (*Oryza sativa* L.)". *Plant Growth Regul.*, **39**: 161-170.
- CLARK, M. J. (1997). "Ecological restoration-the magnitude of the challenge: an outsider's view". In: Urbanska, K. M.; Webb, N. R. & Edwards, P. J. (eds.), *Restoration Ecology and Sustainable Development*, pp. 353-377. Cambridge Univ. Press.
- CLELAND, R. E. (1983). "The capacity for acid-induced wall loosening as a factor in the control of *avena* coleoptile cell elongation". *J. Exp. Bot.*, **34**: 676-680.
- CLELAND, R. E. (1992). "Auxin-induced growth of *Avena* coleoptiles involves two mechanisms with different pH optima". *Plant Physiol.*, **99**: 1556-1561.
- CLELAND, R. E. (1995). "Auxin and cell elongation". In: Davies, P. J. (ed.), *Plant Hormones: Physiology, biochemistry and molecular biology*, pp. 214-227. Kluwer Acad. Publ., Dordrecht, The Netherlands.
- CLELAND, R. E.; BUCLEY, G.; NOWBAR, S.; LEW, N. M.; STINEMETZ, C.; EVANS, M. L. & RAYLE, D. L. (1991). "The pH profile for acid-induced elongation of coleoptile and epicotyl sections is consistent with the acid-growth theory". *Planta*, **186**: 70-74.
- CLELAND, R. E. & RAYLE, D. L. (1978). "Auxin, H⁺-excretion and cell elongation". *Bot. Mag. Tokyo (Special Issue)*, **1**: 125-139.
- CLEMENS, J.; JONES, P. G. & GILBERT, N. H. (1977). "Effect of seed treatments on germination in *Acacia*". *Aust. J. Bot.*, **25**: 269-276.
- CMMAD (COMISIÓN MUNDIAL DEL MEDIO AMBIENTE Y DEL DESARROLLO) (1987). "Our Common Future. The Brundtland Report". World Commission on Environment and Development / Oxford University Press. Oxford.

- COLBACH, N.; CHAUVEL, B.; DÜRR, C. & RICHARD, G. (2002). "Effect of environmental conditions on *Alopecurus myosuroides* germination. I. Effect of temperature and light". Eur. Weed Res. Soc. Weed Res., **42**: 210-221.
- COMAI, L. & HARADA, J. J. (1990). "Transcriptional activities in dry seed nuclei indicate timing of the transition from embryogeny to germination". Proc. Natl. Acad. Sci., **87**: 2671-2674.
- CONNER, A. J. & CONNER, L. N. (1988). "Germination and dormancy of *Arthropodium cirratum* seeds". New Zeal. Nat. Sci., **15**: 3-10.
- CORBINEAU, F.; BAGNIOL, S. & CÔME, D. (1990). "Sunflower (*Helianthus annuus* L.) seed dormancy and its regulation by ethylene". Isr. J. Bot., **39**: 313-325.
- CORBINEAU, F. & CÔME, D. (1987). "Régulation de la germination des semences de tournesol par l'éthylène". In: Annales ANPP 2^o Colloque sur les substances de croissance et leurs utilisation en agriculture, **1**: 271-282.
- CORBINEAU, F. & CÔME, D. (1992). "Germination of sunflower seeds and its regulation by ethylene". In: Advances in the Science and Technology of seeds. Jiarui, F. & Khan, A. A. (eds.), pp. 277-287. Sci. Press, NY.
- CORBINEAU, F. & CÔME, D. (1995). "Control of seed germination and dormancy by the gaseous environment". In: Seed Development and germination, Kigel, J. & Galili, G. (eds.), pp. 397-424. Marcel Dekker, Inc., NY.
- CORBINEAU, F.; RUDNICKI, R. M. & CÔME, D. (1988). "Induction of secondary dormancy in sunflower seed by high temperature. Possible involvement of ethylene biosynthesis". Physiol. Plant., **73**: 368-373.
- CORNFORTH, J. W.; MILBORROW, B. V.; RYBACK, G. & WAREING, P. F. (1965). "Chemistry and physiology of "dormins" in sycamore. Identity of sycamore "dormin" with abscisin II". Nature, **205**: 1269-1270.
- COSGROVE, D. J. & LI, Z. C. (1993). "Role of expansin in cell enlargement of oat coleoptiles. Analysis of developmental gradients and photocontrol". Plant Physiol., **103**: 1321-1328.

- COSTACURTA, A. & VANDERLEYDEN, J. (1995). "Synthesis of phytohormones by plant associated bacteria". *Crit. Rev. Microbiol.* **21**: 1-18.
- COWAN, A. K. & RAILTON, I. D. (1987). "Cytokinins and ancymidol inhibit abscisic acid biosynthesis in *Persea gratissima*". *J. Plant Physiol.* **130**: 273-277.
- CROWE, J. H.; HOEKSTRA, F. A. & CROWE, L. M. (1992). "Anhydrobiosis". *Ann. Rev. Physiol.* **54**: 579-599.
- CROZIER, A.; KAMIYA, Y.; BISHOP, G. & YOKOTA, A. (2000). "Biosynthesis of hormones and elicitor molecules". In: *Biochemistry and molecular biology of plants* (Buchanan, B. B.; Gruissem, W. & Jones, R. L. (eds.), pp. 851-865. American Society of plant Physiology, Rockville, Maryland.
- D'AGOSTINO, I. B. & KIEBER, J. J. (1999). "Molecular mechanism of cytokinin action". *Plant Biol.*, **2**: 359-364.
- DAILY, C. G. (1995). "Restoring value to the world's degraded lands". *Science*, **269**: 350-354.
- DAN, H.; IMASEKI, H.; WASTENEYS, G. O. & KAZAMA, H. (2003). "Ethylene stimulates endoreduplication but inhibits cytokinesis in cucumber hypocotyl epidermis". *Plant Physiol.*, **133**: 1726-1731.
- DAS, N. K.; PATAU, K. & SKOOG, F. (1956). "Initiation of mitosis and cell division by kinetin and indoleacetic acid in excised tobacco pith tissue". *Physiol. Plant.*, **9**: 640-651.
- DAVIES, P. J. (1995). "The plant hormones: their nature, occurrence, and functions". In: Davies, P. J. (ed.), *Plant Hormones: Physiology, Biochemistry and Molecular Biology* (2nd ed.), pp. 1-12. Kluwer Acad. Publ. Dordrecht, The Netherlands.
- DAYKIN, A.; SCOTT, I. M.; CAUSTON, D. R. & FRANCIS, D. (1997). "Gibberellin does not accelerate rates of cell division in the dwarf pea shoot apical meristem". *J. Exp. Bot.*, **48**: 1147-1150.
- DE GREEF, J. A.; DE PROFT, M.; VEROUSTRAETE, F. & FREDERIQUE, H. (1980). "Case studies of ethylene release in higher and lower plant systems". In:

- Jeffcoat, B. (ed.), Aspects and Prospects of Plant Growth Regulators, Monograph 6, pp. 9-18. British Plant Growth Regulator Group, Wantage.
- DE LA FUENTE, J. M. & HERRERA-ESTRELLA, L. (1999).** "Advances in the understanding of aluminum toxicity and the development of aluminum-tolerant transgenic plants". *Adv. Agron.*, **66**: 103-120.
- DE MIGUEL, L.; BURGÍN, M. J.; CASAL, J. J. & SÁNCHEZ, R. A. (2000).** "Antagonistic action of low-fluence and high-irradiance modes of response of phytochrome on germination and β -mannanase activity in *Datura ferox* seeds". *J. Exp. Bot.*, **51**: 1127-1133.
- DEBEAUJON, I. & KOORNNEEF, M. (2000).** "Gibberellin requirement for *Arabidopsis* seed germination is determined both by testa characteristics and embryonic abscisic acid". *Plant Physiol.*, **122**: 415-424.
- DeKLERK, G. J.; KRIEKEN, W. V. & JONG, J. C. (1999).** "The formation of adventitious roots: New concepts, new possibilities". *In vitro Cell. Dev. Biol. Plant.*, **35**: 189-199.
- DEL POZO, J. C.; LÓPEZ-MATAS, M. A.; RAMÍREZ-PARRA, E. & GUTIÉRREZ, C. (2005).** "Hormonal control of the plant cell cycle". *Physiol. Plant.*, **123**: 173-183.
- DELARZE, R. (1994).** "Dynamique de la végétation sur les pistes ensemençées de *Crans-Montana* (Valais, Suisse). *Effects de l'altitude*". *Bot. Helv.*, **104**: 3-16.
- DELGADO, R. (1982).** "Mapa de suelos de Güejar-Sierra. Escala 1:100.000". Cuadernos del LUCDEME. ICONA.
- DELGADO, R. (2001).** "Geología, geomorfología y suelos". In: García-Canseco, V. (coord.), Parque Nacional de Sierra Nevada, pp.19-56. Canseco Ed., Madrid.
- DELGADO, R.; BARAHONA, E & LINARES, J. (1982).** "El relieve como factor formador de los suelos de Sierra Nevada". *Anal. Edaf. Agrobiol.* **41**: 447-473.
- DELGADO, R.; DELGADO, G.; PÁRRAGA, J.; GÁMIZ, E.; SÁNCHEZ-MARAÑÓN, M. & TENORIO, M. A. (1988).** "Mapa de suelos a escala

- 1:100.000 y memoria explicativa de la hoja de Güejar-Sierra". Proy. LUCDEME-Univ. Granada.
- DENG, X. W. & QUAIL, P. H. (1999). "Signalling in light-controlled development". *Semin. Cell Dev. Biol.*, **10**: 121-129.
- DENNY, F. E. & MILLER, L. P. (1935). "The role of the surface micro-flora in measurements of the respiration rate of germinating seeds". *Contrib. Boyce Thomp. Inst.*, **7**: 97-102.
- DERCKX, M. P. M.; KARSSSEN, C. M. (1993). "Effects of light and temperature on seed dormancy and gibberellin-stimulated germination in *Arabidopsis thaliana*: studies with gibberellin-deficient and insensitive mutants". *Physiol. Plant.*, **89**: 360-368.
- DERCKX, M. P. M.; VERMEER, E. & KARSSSEN, C. M. (1994). "Gibberellins in seeds of *Arabidopsis thaliana*: biological activities, identification and effects of light and chilling on endogenous levels". *Plant Growth Regul.*, **15**: 223-234.
- DEXTER, A. R. & CHAN, K. Y. (1991). "Soil mechanical properties as influenced by exchangeable cations", *J. Soil Sci.*, **42**: 219-226.
- DÍAZ DE FEDERICO, A. (1980). "Estudio geológico del Complejo de Sierra Nevada en la transversal del Puerto de la Ragua". Tesis Doctoral. Univ. Granada, 597 pp.
- DÍAZ DE FEDERICO, A. & PUGA, E. (1996). "Geología de la Sierra Nevada". In: Chacón, J. & Rosúa, J. L. (Eds.), 1ª Conferencia Internacional Sierra Nevada: Conservación y Desarrollo Sostenible, Vol. I, pp. 173-200. Granada.
- DÍAZ DE FEDERICO, A.; PUGA, E.; TORRES-ROLDÁN, R. L. & VERA, J. A. (1980). "Correlations of the phases of deformation, metamorphism and magmatism in the Betic Ranges". *Mem. BRGM*, **115**: 291-293.
- DÍAZ-MIGUEL, M. (1995). "Inhibition of germination and ethylene production by abscisic acid in *Cicer arietinum* seeds and its reversal by ethrel and its reversal by spermine". *Agrochimica*, **39**: 10-17.
- DOMÍNGUEZ LERENA, S.; VILLAR SALVADOR, P.; FUERTES, L. & PEÑUELAS, J. L. (2001). "¿Puede la profundidad de plantación afectar la calidad

- fisiológica y el desarrollo en campo de los brinzales de Pinus halepensis?*". Actas del III Congreso Forestal Español, Mesa 3: 49-54.
- DODD, I. C. (2003).** "Hormonal interactions and stomatal responses". J. Plant Growth Regul., **22**: 32-46.
- DOMIR, S. C. & FOY, C. L. (1978).** "A study of ethylene and CO₂ evolution from ethephon in tobacco". Pestic. Biochem. Physiol., **9**: 1-8.
- DORNER, J. (2002).** "An introduction to using native plants in restoration projects". Plant Conservation Alliance Bureau of Land Management, US Department of Interior, U.S. Environmental Protection Agency, 66 pp.
- DOWNIE, B. & BEWLEY, J. D. (1996).** "Dormancy in white spruce (*Picea glauca* [Moench.] Voss.) seeds is imposed by tissues surrounding the embryo". Seed Sci. Res., **6**: 9-15.
- DREW, M. C. (1992).** "Soil aeration and plant root metabolism". Soil Sci., **154**: 259-268.
- DREW, R. K. K. & BROCKLEHURST, P. A. (1984).** "Investigations on the control of lettuce seed germination at high temperatures". J. Exp. Bot., **35**: 986-993.
- DROOG, F.N.; TALLER, B. J. & STEVENS, S. E. (1997).** "Isolation of cytokinin biosynthetic genes from cyanobacteria". Plant Physiol., **114**: 791.
- DRUART, P.; KEVERS, C.; BOXUS, P. & GASPART, T. (1982).** "In vitro promotion of root formation by apple shoots through darkness effect on endogenous phenols and peroxidases". Plant Cell Tiss. Org. Cult., **26**: 29-34.
- DRURY, W. H. & NISBET, C. T. (1973).** "Succession". J. Arnold Arbor., **54**: 331-368.
- DULSON, J.; BEWLEY, J. D. & JOHNSON, R. H. (1988).** "Abscisic acid is an endogenous inhibitor in the regulation of mannanase production by isolated lettuce (*Lactuca sativa* cv. Grand Rapids) endosperms". Plant Physiol., **87**: 660-665.
- DUNCAN, D. B. (1955).** "Multiple range and multiple F tests". Biometrics, **11**: 1-42.
- EDWARDS, T. J. (1932).** "Temperature relations of seed germination". Quart. Rev. Biol., **7**: 428-443.

- EDELMAN, H. G.; GUDI, G. & KÜHNEMANN, F. (2002). "The gravitropic setpoint angle of dark-grown rye seedlings and the role of ethylene". *J. Exp. Bot.*, **53**: 1627-1634.
- EDWARD, M. E. & MILLER, J. H. (1972). "Growth regulation by ethylene in fern gametophytes. II. Inhibition of cell division". *Amer. J. Bot.*, **59**: 450-457.
- EGLEY, G. H. (1980). "Stimulation of common cocklebur (*Xanthium pennsylvanicum*) and redroot pigweed (*Amaranthus retroflexus*) seed germination by injections of ethylene into soil". *Weed Sci.*, **28**: 510-514.
- EGLEY, G. H. (1982). "Ethylene stimulation of weed seed germination", *Agric. For. Bull., Univ. Alberta*, **5**: 13-18.
- EGLEY, G. H. (1984). "Ethylene, nitrate and nitrite interactions in the promotion of dark germination of common purslane seeds". *Ann. Bot.*, **53**: 833-840.
- EGLEY, G. H. (1986). "Stimulation of weed seed germination in soil". *Rev. Weed Sci.*, **2**: 67-89.
- EGLEY, G. H. (1989). "Some effects of nitrate treated soil upon the sensitivity of buried redroot pigweed (*Amaranthus retroflexus*.) seeds to ethylene, temperature, light and carbon dioxide". *Plant, Cell Environ.*, **12**: 581-588.
- EGLEY, G. H. (1995). "Seed germination in soil: Dormancy cycles". In: Kigel, J. & Galili, G. (eds.), *Seed development and germination*, pp. 529-543. Marcell Dekker, Inc., NY.
- EGLEY, G. H. & DUKE, S. O. (1985). "Physiology of weed seed dormancy and germination". In: Duke, S. O (ed.), *Weed Physiology*, **Vol. I**, pp. 27-64. CRC Press, Boca Raton, Fl.
- EGLEY, G. H.; PAUL, R. N. Jr. & LAX, A. R. (1986). "Seed coat imposed dormancy: Histochemistry of the region controlling onset of water entry into *Sida spinosa* seeds". *Physiol. Plant.*, **67**: 320-327.
- ELIASSON, L.; BERTELL, G. & BOLANDER, E. (1989). "Inhibitory action of auxin on root elongation not mediated by ethylene". *Plant Physiol.*, **91**: 310-314.

- ELLIS, R. H.; HONG, T. D. & ROBERTS, E. H. (1985). "Compendium of specific germination information and test recommendations". In: Handbook of seed technology for genebanks. No. 2. Vol. II. IBPGR. Rome.
- EPSTEIN, E. & LUDWIG-MÜLLER, J. (1993). "Indole-3-butyric acid in plants: occurrence, synthesis, metabolism and transport". *Physiol. Plant.*, **88**: 382-389.
- ESASHI, Y. (1991). "Ethylene and seed germination". In: Matoo, A. K. & Suttle, J. C. (eds.), *The Plant Hormone Ethylene*, pp. 133-157. CRC Boca Raton Press, Fl.
- ESASHI, Y. & KATOH, H. (1975). "Dormancy and impotence of cocklebur seeds. III: CO₂-and C₂H₄-dependent growth of the embryonic axis and cotyledon segments". *Plant Cell Physiol.*, **16**: 707-718.
- ESASHI, Y.; OKAZAKI, M. & WATANABE, K. (1976). "The role of C₂H₄ in anaerobic induction of cocklebur seed germination". *Plant Cell Physiol.*, **17**: 1151-1158.
- ESASHI, Y.; WAKABAYASHI, S.; TSUKADA, Y. & SATOH, S. (1979). "Possible involvement of the alternative respiration system in the ethylene-stimulated germination of cocklebur seeds". *Plant Physiol.*, **63**: 1039-1043.
- ESASHI, Y.; MATSUYAMA, S.; HOSHIMA, M.; ASHINO, H. & ISHIZAWA, K. (1990). "Mechanism of action of ethylene in promoting the germination of cocklebur seeds. I. Osmoregulation". *Aust. J. Plant Physiol.*, **17**: 537-550.
- ESRENSHAFT, M. & BRAMBL, R. (1990). "Respiration and mitochondrial biogenesis in germinating embryos of maize". *Plant Physiol.*, **93**: 295-304.
- EVENARI, M. (1952). "The germination of lettuce seeds. I. Light, temperature and coumarin as germination factors". *Palestine J. Bot.*, **5**: 138-160.
- EVEN-CHEN, Z. & ITAI, C. (1975). "The role of abscisic acid in senescence of detached tobacco leaves". *Physiol. Plant.*, **34**: 97-100.
- FABIAN, T.; LORBIECKE, R.; UMEDA, M. & SAUTER, M. (2000). "The cell cycle genes *cycA1;1* and *cdc2Os-3* are coordinately regulated by gibberellin in planta". *Planta*, **211**: 376-383.

- FAIRBROTHER, T. E. (1991).** "Effect of fluctuating temperatures and humidity on the softening rate of hard seed of subterranean clover (*Trifolium subterraneum* L.)". *Seed Sci. Technol.*, **19**: 93-105.
- FALLOT, P. (1948).** "Les Cordillères Bétiques". *Est. Geol.*, **4**: 83-172.
- FANKHAUSER, C. & CHORY, J. (1997).** "Light control of plant development". *Annu Rev. Cell Dev. Biol.*, **13**: 203-229.
- FARMER, A. M. & SPENCER, D. H. N. (1987).** "Flowering, germination and zonation of the submerged aquatic plant *Lobelia dortmanna* L.". *J. Ecol.*, **75**: 1065-1076.
- FARMER, R. E.; CHARRETTE, P.; SEARLE, I. E. & TRAJAN, D. P. (1984).** "Interaction of light, temperature and chilling in the germination of black spruce". *Can. J. For. Res.*, **14**: 131-133.
- FEDELI, B. & CASTILLO, A. (1998).** "Condiciones de surgencia en una cuenca esquistosa de alta montaña (Sierra Nevada; Granada, España)". *Geogaceta*, **23**: 47-50.
- FELDMAN, L. J. (1975).** "Cytokinins and quiescent center activity in roots of *Zea*". In: Torrey, J. G. & Clarkson, D. T. (eds.), *The Development and Function of roots*, pp. 55-72. Acad. Press London.
- FELIPPE, G. M. (1978).** "Estudos de germinacao, crescimento e floracao de *Bidens pilosa* L." *Rev. Mus. Paulista*, **25**: 183-217.
- FERNÁNDEZ, H.; DOUMAS, P. & BONNET-MASIMBERT, M. (1997).** "Quantification of GA_1 , GA_3 , GA_4 , GA_7 , GA_8 , GA_9 , GA_{19} and GA_{20} metabolism in dormant and non-dormant bechnuts". *Plant Growth Regul.*, **22**: 29-35.
- FERNÁNDEZ-TARRAGO, J.; RODRÍGUEZ-BUJAN, M. C. & NICOLÁS, G. (1978).** "Starch degradation during germination of *Cicer arietinum* seeds". *Physiol. Plant.*, **34**: 87-92.
- FERRANTE, A.; MENSUALI-SODI, A.; SERRA, G. & TOGNONI, F. (2002).** "Effects of ethylene and cytokinins on vase life of cut *Eucalyptus parvifolia* cambage branches". *Plant Growth Regul.*, **38**: 119-125.

- FINK, S. (1991).** "The micromorphological distribution of bound calcium in needles of Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst.]". *New Phytol.*, **119**: 33-40.
- FINKELSTEIN, R. R. & ROCK, C. D. (2002).** "Abscisic acid biosynthesis and response". In: Somerville, C. R. & Meyerowitz, E. M. (eds.), *The Arabidopsis Book*, pp. 1-52. Am. Soc. Plant Biologists. Rockville, MD.
- FISCHER, C. & NEUHAUS, G. (1996).** "Influence of auxin on the establishment of bilateral symmetry in monocots". *Plant J.*, **10**: 659-699.
- FLÜELER, R. P. (1992).** "Experimentelle untersuchungen über keimung und etablierung von alpinen Leguminosen". *Veröff. Geobot. Inst. der ETH Stiftung Rübel Zürich*, **110**.
- FLUHR, R. & MATTOO, A. (1996).** "Ethylene biosynthesis and perception". *Crit. Rev. Plant Sci.*, **15**: 479-523.
- FOLEY, M. E. (1994).** "Temperature and water status of seed affect afterripening in wild oat (*Avena fatua*)". *Weed Sci.*, **42**: 200-204.
- FOY, C. D. (1984).** "Physiological effects on hydrogen, aluminium and manganese toxicities in acid soil". In: Pearson, R. W. & Adams, F. (eds.), *Soil acidity and liming*, 2nd edn, pp. 57-97. Am. Soc. Agr., Wisconsin.
- FRANCIS, D. & SORRELL, D. A. (2001).** "The interface between the cycle and plant growth regulators: a mini review". *Plant Growth Regul.*, **33**: 1-12.
- FREY, A.; AUDRAN, C.; MARIN, E.; SOTTA, B. & MARION-POLL, A. (1999).** "Engineering seed dormancy by the modification of zeaxanthin epoxidase gene expression". *Plant Mol. Biol.*, **39**: 1267-1274.
- FROST-CHRISTENSEN, H. (1974).** "Embryo development in ripe seeds of *Eranthis hiemalis* and its relation to gibberellic acid". *Physiol. Plant.*, **30**: 200-205.
- FU, J. R. & YANG, S. F. (1983).** "Release of heat pretreatment-induced dormancy in lettuce seeds by ethylene or cytokinin in relation to the production of ethylene and the synthesis of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid during germination". *J. Plant Growth Regul.*, **2**: 185-192.

- FU, Y.; NICOLODI, C.; SANTINI, L.; SPANÒ, L. & MARIOTTI, D. (1997). "Development and germination of somatic embryos from immature soybean cotyledons: Role of auxin-like compounds and organic nitrogen". *J. Gen. Breed.*, **51**: 341-345.
- GALINDO-ZALDÍVAR, J., GONZÁLEZ-LODEIRO, F. & JABALOY, A. (1993). "Stress and palaeostress in the Betic-Rif cordilleras (Miocene to the present)". *Tectonophysics*, **227**: 105-126.
- GALLARDO, M.; DEL MAR DELGADO, M.; SÁNCHEZ-CALLE, I. M. & MATILLA, A. (1991). "Ethylene production and 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid conjugation in thermoinhibited *Cicer arietinum* L. seeds". *Plant Physiol.*, **97**: 122-127.
- GALLEGO, P.; HERNÁNDEZ-NISTAL, J.; MARTÍN, L.; NICOLÁS, G. & VILLALOBOS, N. (1991). "Cytokinin levels during the germination and seedling growth of *Cicer arietinum* L.: effect of exogenous application of calcium and cytokinins". *Plant Sci.*, **77**: 207-221.
- GANIVET, A. (1898). "Cartas finlandesas". Granada.
- GARCÍA-MARTÍNEZ, J. L. & GIL, J. (2002). "Light regulation of gibberellin biosynthesis and mode of action". *J. Plant Growth Regul.*, **20**: 354-368.
- GARCÍA SALMERÓN, J. (1991). "Manual de repoblaciones forestales". Vol. I. Fund. Conde del Valle de Salazar. ETS Ing. Montes. Madrid.
- GAUDIN, V.; VRAIN, T. & JOUANIN, L. (1994). "Bacterial genes modifying hormonal balances in plants". *Plant Physiol. Biochem.*, **32**: 11-29.
- GE, L.; LIU, J. Z.; WONG, W. S.; HSIAO, W. L. W.; CHONG, K.; XU, Z. K.; YANG, S. F.; KUNG, S. D. & LI, N. (2000). "Identification of a novel multiple environmental factor-responsive 1-aminocyclopropane-1-carboxylate synthase gene from tobacco". *Plant Cell Environ.*, **23**: 1169-1182.
- GENDREAU, E.; ORBOVIC, V.; HÖFTE, H. & TRAAS, J. (1999). "Gibberellin and ethylene control endoreduplication levels in the *Arabidopsis thaliana* hypocotyl". *Planta*, **209**: 513-516.

- GEORGE, E. F. (1993).** *“Plant propagation by tissue culture”*. Exegetics Ltd. Basingstoke, UK.
- GHERSA, C. M.; ARNOLD, R. L. B. & MARTÍNEZ-GHERSA, M. A. (1992).** *“The role of fluctuating temperatures in germination and establishment of Sorghum halepense. Regulation of germination at increasing depths”*. *Func. Ecol.*, **6**: 460-468.
- GIL DE CARRASCO, C.; SIMON, M.; VALLE, F. & AGUILAR, J. (1986).** *“Aportaciones al conocimiento de las relaciones suelo-vegetación en el piso oromediterráneo nevadense”*. *Monografías ICONA*, **47**: 7-33.
- GILVERBERG, A.; HOROWITZ, M. & POLJAKOFF-MAYBER, A. (1984).** *“Solute leakage from Solanum nigrum L. seeds exposed to high temperature during imbibition”*. *J. Exp. Bot.*, **35**: 1754-1763.
- GOEDERT, C. O. & ROBERTS, E. H. (1986).** *“Characterization of alternating-temperature regimes that remove seed dormancy in seeds of Brachiaria humidicola (Rendle) Schweickardt”*. *Plant Cell Environ.*, **9**: 521-525.
- GOLAN, A.; TEPPER, M.; SOUNDRY, E.; HORWITZ, B. A. & GEPSTEIN, S. (1996).** *“Cytokinin, acting through ethylene, restores gravitropism to Arabidopsis seedlings grown under red light”*. *Plant Physiol.*, **112**: 901-904.
- GÓMEZ-PUGNAIRE, M.T., CHACÓN, J, MITROFANOV, F., TIMOFEEV, V. (1982).** *“First report on pre-Cambrian rocks in the graphitebearing series of the Nevado-Filábride Complex (Betic cordilleras, Spain)”*. *N. Jb. Geol. Paläont. Mh.*, **3**: 176-180.
- GONAI, T., KAWAHARA, S.; TOUGOU, M., SATOH, S.; HASHIBA, T.; HIRAI, N.; KAWAIDE, H.; KAMIYA, Y. & YOSHIOKA, T. (2004).** *“Abscisic acid in the thermoinhibition of lettuce seed germination and enhancement of its catabolism by gibberellin”*. *J. Exp. Bot.*, **55**: 111-118.

- GONZÁLEZ, S; ARAMBURU, M. P.; AYUSO, E.; BLANCO, A.; CEÑAL, M. A.; CIFUENTES, P.; ESCRIBANO, R.; GLARÍA, G.; MANTILLA, P.; MUÑOZ, C.; OTERO, I.; RAMOS, A. & SAIZ DE OMEÑACA, M. G. (1979). "Planificación física y ecología. Modelos y métodos". Ed. Magisterio Español, S. A. Madrid.
- GONZÁLEZ-BERNÁLDEZ, F. (1973). "Estudio ecológico de la subregión de Madrid". Madrid.
- GÓRECKI, R. J.; ASHINO, H.; SATOH, S. & ESASHI, Y. (1991). "Ethylene production in pea and cocklebur seeds of differing vigour". J. Exp. Bot., **42**: 407-414.
- GRAY, W.; ÖSTIN, A.; SANDBERG, G.; ROMANO, C. P. & ESTELLE, M. (1998). "High temperature promotes auxin-mediated hypocotyl elongation in Arabidopsis". Proc. Natl. Acad. Sci., **95**: 7197-7202.
- GRIME, J. P. (1979). "Plant strategies and vegetation processes". John Wiley, Chichester.
- GRIME, J. P.; MASON, G.; CURTIS, A. V.; RODMAN, J.; BAND, S. R.; MOWFORTH, M. A.; NEAL, A. M. & SHAW, S. (1981). "A comparative study of germination characteristics in a local flora". J. Ecol., **69**: 1017-1059.
- GROOT, S. P. C. & KARSSSEN, C. M. (1987). "Gibberellins regulate seed germination in tomato by endosperm weakening: A study with gibberellin-deficient mutants". Planta, **171**: 525-531.
- GROS, R.; MONROZIER, L. J.; BARTOLI, F.; CHOTTE, J. L. & FAIVRE, P. (2004). "Relationships between soil physico-chemical properties and microbial activity along a restoration chronosequence of alpine grasslands following ski run construction". Appl. Soil Ecol., **27**: 7-22.
- GUERINOT, M. L. & Yi, Y. (1994). "Iron: Nutritious, noxious, and not readily available". Plant Physiol., **104**: 815-820.
- GUTTERMAN, Y.; CORBINEAU, F. & CÔME, D. (1992). "Interrelated effects of temperature, light and oxygen on Amaranthus caudatus L. seed germination". Weed Res., **32**: 111-117.

- HABER, E. S. (1926).** "A preliminary report on the stimulation of growth of bulbs and seeds with ethylene". *Am. Soc. Hort. Sci.*, **23**: 201-203.
- HACKETT, C. (1964).** "Ecological aspects of the nutrition of *Deschampsia flexuosa* (L.) Trin. I. The effect of aluminium, manganese and pH on germination". *J. Ecol.*, **52**: 159-167.
- HADFI, K.; SPETH, V. & NEUHAUS, G. (1998).** "Auxin-induced developmental patterns in *Brassica juncea* embryos". *Development*, **125**: 879-887.
- HAFNER, H.; NDUNGURU, B. J.; BATIONO, A. & MARSCHNER, H. (1992).** "Effect of nitrogen, phosphorus and molybdenum application on growth and symbiotic N₂-fixation of groundnut in an acid sandy soil in Niger". *Fertil. Res.*, **31**: 69-77.
- HAINES, A. (1974).** "Yellowstone National Park. Its Exploration and Establishment". U.S. Department of the Interior National Park Service. Washington.
- HALINSKA, A. & LEWAK, S. T. (1987).** "Free and conjugated gibberellins in dormancy and germination of apple seeds". *Physiol. Plant.*, **69**: 523-530.
- HALINSKA, A.; SINSKA, I. & LEWAK, S. T. (1987).** "Embryonal dormancy in apple seeds in controlled by free and conjugated gibberellins levels in the embryonic axex and cotyledons". *Physiol. Plant.*, **69**: 531-534.
- HALLOIN, J. M. (1986).** "Microorganisms and seed deterioration". In: *Physiology of seed deterioration*, pp. 89-99. *Crop. Sci. Soc. Am. Spec. Publ. No. 11*.
- HAMILL, J. D. (1993).** "Alternation in auxin and cytokinin metabolism of higher plants due to expression of specific genes from pathogenic bacteria: a review". *Aust. J. Plant Physiol.*, **20**: 405-423.
- HAMMERTON, R. D.; NICANDER, B. & TILLBERG, E. (1998).** "Irradiance-induced alterations of growth and cytokinins in *Phaseolus vulgaris* seedlings". *Plant Growth Regul.*, **25**: 63-69.
- HARKER, D.; EVANS, S.; EVANS, M. & HARKER, K. (1993).** "Landscape restoration handbook". Lewis Publish., Boca Raton, FL.

- HARTMANN, H. T. & KESTER, D. E. (1989). "*Propagación de plantas: Principios y prácticas*". 3ª ed., Compañía Editorial Continental, México.
- HARTMANN, H. T.; KESTER, D. E. & DAVIES, F. T. (1990). "*Plant propagation: Principles and practices*", Prentice-Hall, Englewood Cliff. NJ.
- HARTMANN, K.; KROOß, C. & MOLLWO, A. (1997). "*Phytochrome-mediated photocontrol of the germination of the Scentless Mayweed, Matricaria inodora L. and its sensitization by nitrate and temperature*". J. Photochem. Photobiol. B: Biol., **40**: 240-252.
- HARVEY, A. E.; PAGE-DUMROSE, D. S.; JURGENSEN, M. F.; GRAHAM, R. T. & TONN, J. R. (1996). "*Site preparation alters biomass, root and ectomycorrhizal development of outplanted western white pine and Douglas-fir*". New Forest., **11**: 255-270.
- HASLER, A. R. (1992). "*Experimentelle untersuchungen über klonal wachsende alpine Leguminosen*". Veröff. Geobot. Inst. der ETH Stiftung Rübel Zürich, **111**.
- HEDDEN, P. & KAMIYA, Y. (1997). "*Gibberellin biosynthesis: enzymes, genes and their regulation*". Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol., **48**: 431-460.
- HEGARTY, T. W. (1975). "*Effects of fluctuating temperature on germination and emergence of seeds in different moisture environments*". J. Exp. Bot., **26**: 203-211.
- HEGARTY, T. W. (1978). "*The physiology of seed hydration and dehydration, and the relation between water stress and the control of germination: a review*". Plant Cell Environ., **1**: 101-119.
- HEMBERG, T. (1970). "*The action of some cytokinins on the rest-period and the content of acid growth-inhibiting substances in potato*". Physiol. Plant., **23**: 850-858.
- HENIG-SEVER, N.; ESHEL, A. & NE'EMAN, G. (1996). "*pH and osmotic potential of pine ash as post-fire germination inhibitors*". Physiol. Plant., **96**: 71-76.
- HENIG-SEVER, N.; ESHEL, A. & NE'EMAN, G. (2000). "*Regulation of the germination of Aleppo pine (Pinus halepensis) by nitrate, ammonium, and gibberellin, and its role in post-fire forest regeneration*". Physiol. Plant., **108**: 390-397.

- HERNÁNDEZ-NISTAL, J.; ALDASORO, J. J.; RODRÍGUEZ, D.; MATILLA, A. & NICOLÁS, G. (1983).** "Effect of thiourea on the ionic content and dark fixation of CO₂ in embryonic axes of *Cicer arietinum* seeds". *Physiol. Plant.*, **57**: 273-278.
- HERRANZ, J. M.; FERRANDIS, P. & MARTÍNEZ-SÁNCHEZ, J. J. (1998).** "Influence of heat on seed germination of seven Mediterranean Leguminosae species". *Plant Ecol.*, **136**: 95-103.
- HILLHORST, H. W. M. (1995).** "A critical update on seed dormancy. I. Primary dormancy". *Seed Sci. Res.*, **5**: 61-73.
- HILLHORST, H. W. M. (1998).** "The regulation of secondary dormancy. The membrane hypothesis revisited". *Seed Sci. Res.*, **8**: 77-90.
- HILLHORST, H. W. M. & KARSEN, C. M. (1988).** "Dual effect of light on the gibberellin-and nitrate-stimulated seed germination of *Sisymbrium officinale* and *Arabidopsis thaliana*". *Plant Physiol.*, **86**: 591-597.
- HILLHORST, H. W. M. & KARSEN, C. (1992).** "Seed dormancy and germination: the role of abscisic acid and gibberellins and the importance of hormone mutants". *Plant Growth Regul.*, **11**: 225-238.
- HILLS, G. A. (1961).** "The ecological basis for land-use planning". Ontario Dept. of Lands and Forests, Research Report, **46**.
- HILLS, P. N. & VAN STADEN, J. (2003).** "Thermoinhibition of seed germination". *South Afr. J. Bot.*, **69**: 455-461.
- HOFFMAN, N. E.; FU, J. R. & YANG, S. F. (1983).** "Identification and metabolism of 1-(malonylamino)-cyclopropane-1-carboxylic acid in germinating peanut seeds". *Plant Physiol.*, **71**: 197-199.
- HOLE, D. J.; SMITH, J. D. & COBB, B. G. (1989).** "Regulation of embryo dormancy by manipulation of abscisic acid in kernels and associated cob tissues of *Zea mays* L. cultured *in vitro*". *Plant Physiol.*, **91**: 101-105.
- HOLT, J. S.; POWLES, S. B. & HOLTUM, J. A. M. (1993).** "Mechanisms and agronomic aspects of herbicide resistance". *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, **44**: 203-229.

- HORGAN, R. (1992). "Prospects for cytokinin research". In: Kamínek, M.; Mok, D. W. S. & Zazimalová, E. (eds.). "Physiology and biochemistry of cytokinin in plants", pp. 3-13. SPB Acad. Publ., The Netherlands.
- HORST, W.J. (1988). "The physiology of manganese toxicity" In: Graham, R.D., Hannam, R.J., Uren, N.C., (eds.), Manganese in soil and plants, pp.175-188. Kluwer Acad., Boston, MA.
- HSIAO, A. I. & QUICK, W. A. (1985). "Wild oats (*Avena fatua* L.) seed dormancy as influenced by sodium hypochlorite, moist storage and gibberellin A₃". Weed Res., 25: 281-288.
- HSIAO, A. I.; VIDAVER, W. & QUICK, W. A. (1984). "Acidification, growth promoter, and red light effects on germination of skotodormancy lettuce seeds (*Lactuca sativa*)". Can J. Bot., 62: 1108-1115.
- HUANG, B.; JOHNSON, J. W.; BOX, J. E. & NeSMITH, D. S. (1997). "Root characteristics and hormone activity of wheat in response to hypoxia and ethylene". Crop Sci, 37: 812-818.
- IGLESIAS, R. G. & BABIANO, M. J. (1996). "ABA levels in chick-pea seeds during the first twenty-four hours of germination. Effect of polyethylene-glycol". Phytochem., 41: 681-683.
- IGLESIAS DEL POZO, E. (1987). "Recuperación de zonas alteradas". In: "La Práctica de las estimaciones de impactos ambientales". ETSIM. Universidad Politécnica de Madrid. Madrid.
- IMESON, H. C.; ROOD, S. B.; WESELAKE, R. J.; ZANEWICH, K. P.; BULLOCK, B. A., STOBBS, E. K. & KOCSIS, M. G. (1993). "Hormonal control of lipase activity in oilseep rape germinants". Physiol. Plant., 89: 476-482.
- ISHIZAWA, K.; HOSHINA, M.; KAWABE, K. & ESASHI, Y. (1988). "Effects of 2,5-norbornadiene on cocklebur seed germination and rice coleoptile elongation in response to CO₂ and C₂H₄". J. Plant Growth Regul., 7: 45-58.
- ISTA (INTERNATIONAL SEED TESTING ASSOCIATION) (1985). "International Rules for Seed Testing".

- ISTA (INTERNATIONAL SEED TESTING ASSOCIATION) (2001). *International Rules for Seed Testing*.
- ITALI, C. (1999). "Role of phytohormones in plant responses to stresses". In: Lerner, H. R. (ed.), *Plant responses to environmental stresses*, pp. 287-301. Marcell Dekker Inc., NY.
- JACKSON, M. B. (1991). "Ethylene in root development". In: Suttle, J. & Matoo, A. K. (eds.), *Ethylene action in plants*, pp. 159-181. CRC Press. Boca Raton. FL.
- JACOBS, T. W. (1997). "Why do plant cells divide?". *Plant Cell*, **9**: 1021-1029.
- JACOBSEN, J. V. & BEACH, L. R. (1985). "Control of transcription of α -amylase and rRNA genes in barley aleurone protoplasts by gibberellic acid and abscisic acid". *Nature*, **316**: 275-277.
- JACOBSEN, J. V.; GUBLER, F.; CHANDLER, P. M. (1995). "Gibberellin action in germinated cereal grains". In: Davies, P. J. (ed.), *Plant hormones*, pp. 246-271. Kluwer Acad. Publ., Dordrecht. The Netherlands.
- JAMESON, P. E. (1994). "Cytokinin metabolism and compartmentation". In: Mok, D. W. S. & Mok, M. C. (eds.), *Cytokinins. Chemistry, activity and function*, pp. 113-128. CRC Press Inc., Boca Raton.
- JENSEN, P. J. & BANDURSKI, R. S. (1994). "Metabolism and síntesis of indole-3-acetic acid (IAA) in *Zea mays*". *Plant Physiol.*, **106**: 343-351.
- JOHNSON, R. & ECKER, J. R. (1998). "Ethylene gas signal transduction pathway: molecular perspective". *Annu. Rev. Genet.*, **32**: 227-254.
- JONES, A. M.; COCHRAN, D. S.; LAMERSON, P. M.; EVANS, M. L. & COHEN, J. D. (1991). "Red light-regulated growth. I. Changes in the abundance of indoleacetic acid and a 22-kilodalton auxin-binding protein in the maize meocotyl". *Plant Physiol.*, **97**: 352-358.
- JONES, C. G.; LAWTON, J. H. & SHACHAK (1994). "Organisms as ecosystem engineers". *Oikos*, **69**: 373-386.
- JULIN-TEGELMAN, A. (1979) "The changes in endogenous cytokinin-like substances in *Zea mays* seeds during germination" *Plant Sci. Lett.*, **14**: 259-262.

- JULIN-TEGELMAN, A. & PINFIELD, N. J. (1982). "Changes in the level of endogenous cytokinins-like substances in *Acer psuedoplatanus* embryos during stratification and germination". *Physiol. Plant.*, **54**: 318-322.
- JUNTA DE ANDALUCÍA (2004). "Sierra Nevada: Datos básicos". <http://www.juntadeandalucia.es/medioambiente>.
- JUNTILLA, O. (1977). "Dormancy in dispersal units of various *Dactylis glomerata* populations". *Seed Sci. Technol.*, **5**: 463-471.
- JUSATIS, M. (1986). "Rooting response of mung bean cuttings to 1-aminocyclopropane 1-carboxylic acid and inhibitors of ethylene biosynthesis". *Sci. Hort.*, **29**: 77-85.
- KABAR, K. (1990). "Comparison of kinetin and gibberellic acid effects on seed germination under saline conditions". *Phyton (Horn)*, **30**: 291-298.
- KAMÍNEK, M. & ARMSTRONG, D. (1990). "Genotypic variation in cytokinin oxidase from *Phaseolus callus* cultures". *Plant Physiol.*, **93**: 1530-1538.
- KAMÍNEK, M.; MOTYKA, R.; VANKOVA, R. (1997). "Regulation of cytokinin content in plant cells". *Physiol. Plant.*, **101**: 689-700.
- KANG, B. G. & BURG, S. P. (1973). "Influence of ethylene on nucleic acid synthesis in etiolated *Pisum sativum*". *Plant Cell Physiol.*, **14**: 981-988.
- KANG, B. T. & LAL, R. (1981). "Nutrient losses in water runoff from agricultural catchments". In: Lal, R. & Russel, E. W. (eds.), *Tropical agricultural hydrology*, pp., 153-161". Wiley, NY.
- KARSSSEN, C. M. (1976a). "Uptake and effect of abscisic acid during induction and progress of radicle growth in seed of *Chenopodium album*". *Physiol. Plant.*, **36**: 259-263.
- KARSSSEN, C. M. (1976b). "Two sites of hormonal action during germination of *Chenopodium album* seeds". *Physiol. Plant.*, **36**: 264-270.
- KARSSSEN, C. M. (1982). "Seasonal patterns of dormancy in weed seeds". In: Khan, A. A. (ed.), *The physiology and biochemistry of seed development, dormancy and germination*, 243-270. Elsevier, Amsterdam.

- KARSSSEN, C. M. (1995).** "Hormonal regulation of seed development, dormancy and germination studied by genetic control". In: Kigel, J. & Galili, G. (eds.), Seed development and germination, pp. 333-350. Marcell Dekker, Inc., NY.
- KARSSSEN, C. M.; BRINKHORST-van der SWAN, D. L. C.; BREEKLAND, A. E. & KOORNNEEF, M. (1983).** "Induction of dormancy during seed development by endogenous abscisic acid: studies on abscisic acid deficient genotypes of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh." *Planta*, **157**: 158-165.
- KARSSSEN, C. M. & LAÇKA, E. (1986).** "A revision of the hormone balance theory of seed dormancy: studies on gibberellin and/or abscisic acid-deficient mutants of *Arabidopsis thaliana*". In: Bopp, M. (ed.), Plant Growth Substances, pp. 315-323. Springer-Verlag, Berlin.
- KARSSSEN, C. M.; ZAGÓRSKI, S.; KEPCZYŃSKI, J. & GROOT, S. P. C. (1989).** "Key role for endogenous gibberellins in the control of seed germination". *Ann. Bot.*, **63**: 71-80.
- KASAHARA, H.; HANADA, A.; KUZUYAMA, T.; TAKAGI, M. KAMIYA, Y. & YAMAGUCHI, S. (2002).** "Contribution of the mevalonate and methylerythritol phosphate pathways to the biosynthesis of gibberellins in *Arabidopsis*". *J. Biol. Chem.*, **277**: 45188-45194.
- KATOH, H. & ESASHI, Y. (1975b).** "Dormancy and impotency of cocklebur seeds. II: Phase sequence in germination process". *Plant Cell Physiol.*, **16**: 697-706.
- KAWAIDE, H.; IMAI, R.; SASSA, T. & KAMIYA, Y. (1997).** "Cloning of a cDNA encoding the gibberellin biosynthesis enzyme ent-kaurene synthase from a fungus *Phaeosphaeria* sp. L487". *J. Biol. Chem.*, **272**: 21706-21712.
- KAZMIERCZAK, A. (2003).** "Induction of cell division and cell expansion at the beginning of gibberellin A₃-induced precocious antheridia formation in *Anemia phyllitidis* gametophytes". *Plant Sci.*, **165**: 933-939.
- KEEGAN, A. B.; KELLY, K. M. & VAN STADEN, J. (1989).** "Ethylene involvement in dormancy release of *Ricinus dendron rataneii* seeds". *Ann. Bot.*, **63**: 229-234.

- KELLER, C. P.; STAHLBERG, R.; BARKAWI, L. S. & COHEN, J. D. (2004). "Long-term inhibition by auxin of leaf blade expansion in bean and *Arabidopsis*". *Plant Physiol.*, **134**: 1217-1226.
- KENDE, H. & ZEEVART, J. A. D. (1997). "The five "classical" plant hormones". *Plant Cell*, **9**: 1197-1210.
- KENDRICK, R. E. (1976). "Photocontrol of seed germination". *Sci. Prog. Oxford*, **63**: 347-367.
- KEOGH, J. A. & BANNISTER, P (1994). "Seed structure and germination in *Discaria toumatou* (Rhamnaceae)". *Weed Res.*, **34**: 481-490.
- KEPCZYNSKI, J. (1985). "The role of ethylene in seed germination". *Acta Hortic.*, **167**: 47-55.
- KEPCZYNSKI, J. (1986). "Inhibition of *Amaranthus caudatus* seed germination by polyethylene glycol-6000 and abscisic acid and its reversal by ethephon or 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid". *Physiol. Plant.*, **67**: 588-591.
- KEPCZYNSKI, J. & BIHUN, M. (2002). "Induction of secondary dormancy in *Amaranthus caudatus* seeds". *Plant Growth Regul.*, **38**: 135-140.
- KEPCZYNSKI, J.; CORBINEAU, F. & CÔME, D. (1996). "Responsiveness of *Amaranthus retroflexus* seeds to ethephon, 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid and gibberellic acid in relation to temperature and dormancy". *Plant Growth Regul.*, **20**: 259-265.
- KEPCZYNSKI, J. & KARSEN, C. M. (1985). "Requirement for the action of endogenous ethylene during germination of non-dormant seeds of *Amaranthus caudatus*". *Physiol. Plant.*, **63**: 49-52.
- KEPCZYNSKI, J. & KEPCZYNSKA, E. (1988). "Reversing the inhibitory effect of paclobutrazol on seed germination of *Amaranthus paniculatus* by GA₃, ethephon or ACC". *Plant Growth Regul.*, **7**: 47-52.
- KEPCZYNSKI, J. & KEPCZYNSKA, E. (1997). "Ethylene in seed dormancy and germination". *Physiol. Plant.*, **101**: 720-726.

- KEPCZYNSKI, J.; KEPCZYNSKA, E. & KNYPL, J. S. (1988).** "Effects of gibberellic acid, etephon, and 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid on germination of *Amaranthus caudatus* seeds inhibited by paclobutrazol". *J. Plant Growth Regul.*, **7**: 59-66.
- KEPCZYNSKI, J; RUDNICKI, R. M. & KHAN, A. A. (1977).** "Ethylene requirement for germination of partly after-ripened apple embryo". *Physiol. Plant.*, **40**: 292-295.
- KERMODE, A. R. (1990).** "Regulatory mechanisms involved in the transition from seed development to germination". *Crit. Rev. Plant. Sci.*, **9**: 155-195.
- KERMODE, A. R. (1995).** "Regulatory mechanisms in the transition from seed development to germination: Interactions between the embryo and the seed environment". In: Kigel, J. & Galili, G. (eds.), *Seed development and germination*, pp. 273-332. Marcell Dekker, Inc., NY.
- KETRING, D. L. & MORGAN, P. W. (1970).** "Regulation of dormancy in Virginia-type peanut seeds". *Plant Physiol.*, **45**: 268-272.
- KETRING, D. L. & MORGAN, P. W. (1972).** "Physiology of oil seed. II. Role of endogenous ethylene and inhibitory regulators during natural and induced afterripening of dormant Virginia-type seeds peanut". *Plant Physiol.*, **50**: 382-387.
- KEVEI, E. & NAGY, F. (2003).** "Phytochrome controlled signalling cascades in higher plants". *Physiol. Plant.*, **117**: 305-313.
- KHAN, A. A. (1977).** "Seed dormancy: changing concepts and theories". In: Khan, A.A. (ed.), *The physiology and biochemistry of seed dormancy and germination*, pp. 29-50. Nort. Holland Publ.
- KHAN, A. A. (1980).** "Hormonal regulation of primary and secondary dormancy". *Isr. J. Bot.* **29**: 207-224.
- KIDD, P. S. & PROCTOR, J. (2001).** "Why plants growth poorly on very acid soils: are ecologists missing the obvious?". *J. Exp. Bot.*, **52**: 791-799.
- KIMMINS, J. P. (1997).** "Forest Ecology". Prentice Hall, NJ.

- KINRAIDE, T. B. (1993). "Aluminium enhancement of plant growth in acid rooting media. A case of reciprocal alleviation of toxicity by two toxic cations". *Physiol. Plant.*, **88**: 619-625.
- KLÄMBT, D.; HOLTZ, J. HELBACH, M. & MAASS, H. (1984). "Die biogenese der cytokinine" *Ber Deutsch Bot Ges*, **97**: 57-65.
- KOLLER, D. & HADAS, A. (1982). "Water relations in the germination of seeds". In: Lange, O. L., Nobel, S.; Osmond, C. B. & Ziegler, H. (eds.). "Physiological plant ecology. II. Encyclopedia of plant physiology, vol. 12 B, pp. 401-431. Springer-verlag, Berlin.
- KONDOROSI, E.; ROUDIER, F. & GENDREAU, E. (2000). "Plant cell-size control: growing by ploidy?". *Curr. Opin. Plant Biol.*, **3**: 488-492.
- KOORNNEEF, M.; BENTSINK, L. & HILHORST, H. (2002). "Seed dormancy and germination". *Plant Biol.*, **5**: 33-36.
- KOORNNEEF, M. & VAN DER VEEN, J. H. (1980). "Induction and analysis of gibberellin sensitive mutants in *Arabidopsis thaliana* (L.)". *Heynh. Theor. Appl. Genet.*, **58**: 257-263.
- KÖRNER, C. (1995). "Alpine plant diversity: a global survey and functional interpretations". In: Chapin III, F. S. & Körner, C. (eds.), *Arctic and alpine biodiversity-Patterns, causes and ecosystem consequences*. Ecological Studies, **113**, pp. 45-62. Springer-Verlag, NY.
- KOVACS, M. I. & SIMPSON, G. N. (1976). "Dormancy and enzyme levels in seeds of wild oats". *Phytochem.*, **15**: 455-458.
- KOWALCZYK, S; JAKUBOWSKA, A. & BANDURSKI, R. S. (2002). "1-Naphtalene acetic acid induces indole-3-ylacetylglucose synthase in *Zea mays* seedling tissue". *Plant Growth Regul.*, **38**: 127-134.
- KOZŁOWSKI, T. T. (1999). "Soil compaction and growth of woody plants". *Scand. J. For. Res.*, **14**: 596-619.
- KOZŁOWSKI, T. T. & PALLARDY, S. G. (1997). "Physiology of woody plants". 2nd ed., Acad. Press. San Diego, CA.

- KRAEPIEL, Y. & MIGINIAC, E. (1997).** *"Photomorphogenesis and phytohormones"*. Plant Cell Environ., **20**: 807-812.
- KRAMER, P. J. & BOYER, J. S. (1995).** *"Water relations of plants and soils"*. Acad. Press, San Diego, CA.
- KREICBERG, D.; ROMANOVSKAYA, O. I. & PAVULINA, D. (1984).** Latv. PSR Zinat. Akad. Vestis, **8**: 118-121.
- KUDOYAROVA, G. R.; FARKHUTDINOV, R. G. & VESELOV, S. YU. (1997).** *"Comparison of the effects of nitrate and ammonium forms of nitrogen on auxin content in roots and the growth of plants under different temperature conditions"*. Plant Growth Regul., **23**: 207-208.
- KUIPER, D.; KUIPER, P. J. C.; LAMBERS, H.; SCHUIT, J. & STAAL, M. (1989).** *"Cytokinin concentration in relation to mineral nutrition and benzyl adenine treatment in Plantago major ssp. pleiosperma"*. Physiol. Plant., **75**: 511-517.
- KULAEVA, O. N. (1973).** *"Cytokinins, their structure and functions"*. Nauka, Moscow.
- KULAEVA, O. N., (1996).** *"Cytokinin signalling systems"*. Plant Growth Regul., **18**: 29-37.
- KUROSAWA, E. (1926).** *"Experimental studies on the secretion of Fusarium heterosporum on rice plants"*. Trans. Nat. Histo. Soc. Formosa, **16**: 213.
- KUSNETSOV, V. V; LANDSBERGER, M.; MEURER, J. & OELMÜLLER, R. (1999)** *"The assembly of the CAAT-box binding complex at a photosynthesis gene promoter is regulated by light, cytokinin and the stage of the plastids"*. J Biol. Chem., **274**: 36009-36014.
- LALONDE, S. & SAINI, S. (1992).** *"Comparative requirement for endogenous ethylene during seed germination"*. Ann. Bot., **69**: 423-428.
- LANE, B. G. (1991).** *"Cellular desiccation and hydration: Developmentally regulated proteins, and the maturation and germination seed embryos"*. FASEB J., **5**: 2893-2901.

- LARA PORRAS, A. (2001). "Diseño estadístico de experimentos, análisis de la varianza y temas relacionados: Tratamiento informático mediante SPSS". Proyecto Sur de Ediciones, S. L. (2ª ed.).
- LASKOWSKI, M. J.; SERADGE, E.; SHINKLE, J. R. & BRIGGS, W. R. (1992). "Ethylene is not involved in the blue light-induced growth inhibition of red light-grown peas". *Plant Physiol.*, **100**: 95-99.
- LAUREYS, F., DEWITTE, W.; WITTERS, E.; VAN MONTAGU, M.; INZÉ, D. & VAN ONCKELEN, H. (1998). "Zeatin is indispensable for the G2-M transition in tobacco BY-2 cells". *FEBS Lett.*, **426**: 29-32.
- LEIVA, M. J. & FERNÁNDEZ-ALÉS, R. (1998). "Variability in seedling water status during drought within a *Quercus ilex* subsp. *ballota* population, and its relation to seedling morphology". *Forest Ecol. Manag.*, **111**: 147-156.
- LENTON, J. R.; APPLEFORD, N. E. J. & CROKER, S. J. (1994). "Gibberellins and α -amylase gene expression in germinating wheat grains". *Plant Growth Regul.*, **15**: 261-270.
- LEÓN-KLOOSTERZIEL, K. M.; VAN DE BUNT, G. A.; ZEEVART, J. A. D. & KOORNNEEF, M. (1996). "Arabidopsis mutant with reduced seed dormancy". *Plant Physiol.*, **98**: 233-240.
- LEOPOLD, A. C. & VERTUCCI, C. W. (1989). "Moisture as a regulator of physiological reaction in seeds". In: Leopold, A. C. (ed.), *Membranes, metabolism and dry organisms*, pp. 22-34. Cornell Univ. Press, Ithaca, NY.
- LETHAM, D. S. (1963). "Zeatin, a factor inducing cell division isolated from *Zea mays*". *Life Sci.*, **2**: 569-573.
- LETHAM, D. S. (1978). "Cytokinins". In: Letham, D. S., Goodwin, P. B. & Higgins, T. J. V. (eds.), *Phytohormones and related compounds. A comprehensive treatise*, Vol. I, pp. 205-263. Elsevier, The Netherlands.
- LETHAM, D. S. & PALNI, D. M. S. (1983). "The biosynthesis and metabolism of cytokinins". *Ann. Rev. Plant Physiol.*, **34**: 163-197.

- LEUNG, J. & GIRAUDAT, J. (1998). "Abscisic acid signal transduction". *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, **49**: 199-222.
- LEWIS, P. H. (1964). "Quality corridors for Wisconsin". *Landsc. Archit. Quart.* **1**: 100-107.
- LI, X. J.; BURTON, P. J. & LEADEM, C. L. (1994). "Interactive effects of light and stratification on the germination of some British Columbia conifers". *Can. J. Bot.*, **72**: 1635-1646.
- LICHTER, A.; MANULIS, S.; SAGE, O.; GAFRI, Y.; GRAY, J. MELIAN, R.; MORRIS, R. O. & BARASH, I. (1995a). "Production of cytokinins by *Erwinia herbicola* p. v. *gypsophila* and isolation of a locus conferring cytokinin biosynthesis". *Mol. Plant Microbe In.*, **8**: 114-121.
- LICHTER, A.; BARASH, I.; VALINSKY, L. & MANULIS, S. (1995b). "The genes involved in cytokinin biosynthesis in *Erwinia herbicola* p. v. *gypsophila*: Characterisation and role in gall formation". *J. Bacteriol.*, **177**: 4457-4465.
- LICHTENTHALER, H. K. (1999). "The 1-deoxy-D-xylulose-5-phosphate pathway of isoprenoid biosynthesis in plants". *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, **50**: 47-65.
- LIN, C. (2002). "Blue light receptors and signal transduction". *Plant Cell*, **14**: S207-S225.
- LIOTENBERG, S.; NORTH, H. & MARION-POLL, A. (1999). "Molecular biology and regulation of abscisic acid biosynthesis in plants". *Plant Physiol. Biochem.*, **37**: 341-350.
- LJUNG, K.; HULL, A. K.; KOWALCZYK, M.; MARCHANT, A.; CELENZA, J.; COHEN, J.D. & SANDBERG, G. (2002). "Biosynthesis, conjugation, catabolism and homeostasis of indole-3-acetic acid in *Arabidopsis thaliana*". *Plant Mol. Biol.*, **50**: 309-332.
- LLORET, F.; CASANOVAS, C. & PEÑUELAS, J. (1999). "Seedling survival of Mediterranean shrubland species in relation to root: shoot ratio, seed size and water and nitrogen use". *Funct. Ecol.*, **13**: 210-216.

- LOHOTSKA, M. & MORAVCOVA, L. (1989). "The ecology of germination and reproduction of less frequent and vanishing species of the Czechoslovak flora. II. *Pulsatilla slavica* Reuss.". *Folia Geobot. Phytotax.*, **24**: 211-214.
- LÓPEZ-NIETO, J. M.; EL AALLALI, A.; PÉREZ RAYA, F. & MOLERO MESA, J. (1996). "Evolución del paisaje vegetal en las cumbres de Sierra Nevada: Influencia de la estación invernal "Solynieve"". 1ª Conferencia Internacional Sierra Nevada: Conservación y Desarrollo Sostenible, Vol. II, pp. 557-566. Granada.
- LÓPEZ-NIETO, J. M.; EL AALLALI, A.; PÉREZ-RAYA, F. & MOLERO-MESA, J. (1996). "Evolución del paisaje vegetal en las cumbres de Sierra Nevada: Influencia de al estación invernal "Solynieve"". In: Chacón, J. & Rosúa, J. L. (Eds.), 1ª Conferencia Internacional Sierra Nevada: Conservación y Desarrollo Sostenible. Vol. II., pp. 557-566. Granada.
- LORBIECKE, R. & SAUTER, M. (1999). "Adventitious root growth and cell-cycle induction in deepwater rice". *Plant Physiol.*, **119**: 21-29.
- LORITE, J. (2002). "La vegetación de Sierra Nevada". In: Blanca, G., Flora endémica y amenazada de Sierra Nevada, Junta de Andalucía. Ed. Univ. Granada. Granada.
- LOSA, J. M.; MOLERO, J. & CASARES, M. (1986). "La vegetación de la Cuenca Alta del Río Genil". Univ. Granada.
- LOSA-QUINTANA, J. M.; MOLERO-MESA, J.; CASARES-PORCEL, M. & PÉREZ-RAYA, F. (1986). "El paisaje vegetal de Sierra Nevada: La cuenca alta del río Genil". Serv. Publ. Univ. Granada, 285 pp. Granada.
- LOVEYS, B. R. & JUSAITIS, M. (1994). "Stimulation of germination of quadong (*Santalum acuminatum*) and other Australian native plant seeds". *Aust. J. Bot.*, **42**: 565-574.
- LUDWIG-MÜLLER, J. (2000). "Indole-3-butyric acid in plant growth and development". *Plant Growth Regul.*, **32**: 219-230.
- LUDWIG-MÜLLER, J. & EPSTEIN, E. (1991). "Occurrence and in vivo biosynthesis of indole-3-butyric acid in corn (*Zea mays* L.)". *Plant Physiol.*, **97**: 767-770.

- LUDWIG-MÜLLER, J. & EPSTEIN, E. (1993). "Indole-3-butyric acid in *Arabidopsis thaliana*. II. *In vivo* metabolism." *Plant Growth Regul.*, **13**: 189-195.
- LUDWIG-MÜLLER, J.; RAISIG, A. & HILGENBERG, W. (1995). "Uptake and transport of indole-3-butyric acid in *Arabidopsis thaliana*: Comparison with other natural and synthetic auxins". *J. Plant Physiol.*, **147**: 351-354.
- LUDWIG-MÜLLER, J.; SASS, S.; SUTTER, E.; WONDER, M. & EPSTEIN, E. (1993). "Indole-3-butyric acid synthetase from maize (*Zea mays* L.)". *Physiol. Plant.*, **94**: 651-660.
- LUGO, A. E. (1988). "The future of the forest: ecosystem rehabilitation in the tropics". *Environment*, **30**: 16-45.
- LYNCH, J. & BROWN, K. M. (1997). "Ethylene and plant responses to nutritional stress". *Physiol. Plant.*, **100**: 613-619.
- MABO, O. O.; LAKANMI, O. O. & OKUSANYA, O. T. (1988). "Germination ecology of *Treculia africana* (Decne)". *Nigerian J. Bot.*, **1**: 66-72.
- MACHABÉE, S. & SAINI, H. S. (1991). "Differences in the requirement for endogenous ethylene during germination of dormant and non-dormant seeds of *Chenopodium album* L.". *J. Plant Physiol.*, **138**: 97-101
- MacMAHON, J. A. (1999). "Empirical and theoretical ecology as a basis for restoration: an ecological success story". In: Pace, M. L. & Groffman, P. M. (eds.), *Successes, limitations and frontiers in ecosystem science*, pp. 220-246. Springer, NY.
- MACYK, T. M. (2000). "Rehabilitation of alpine and subalpine lands". In: Barnhisel, R. L.; Daniels, W. L. & Dormondy, R. (eds.), *Reclamation of drastically disturbed lands*, Am. Soc. Agr.
- MAGNUSON, J. J.; REGIER, H. A.; CHRISTIEN, W. J. & SONZOGI, W. C. (1980). "To rehabilitate and restore Great Lakes ecosystems". In: Cairns, J. (ed.), *The recovery process in damaged ecosystems*, pp. 95-112. Ann Arbor Sci, Michigan.
- MALIK, N. & VANDEN BORN, W. H. (1987). "Germination response of *Galium spurium* L. to light". *Weed Res.*, **27**: 251-258.

- MALMER, A. & GRIP, H. (1990). "Soil disturbance and loss of infiltrability caused by mechanized and manual extraction of tropical rainforest in Sabah, Malaysia". For. Ecol. Manage., **38**: 1-12.
- MALOOF, J. N.; BOREVITZ, J. O.; WEIGEL, D. & CHORY, J. (2000). "Natural variation in phytochrome signaling". Cell Develop. Biol., **11**: 523-530.
- MALUF, W. R. & TIGCHELAAR, E. C. (1980). "Response associated with low temperature seed germinating ability in tomato". J. Am. Soc. Hortic. Sci., **105**: 280-283.
- MALUF, W. R. & TIGCHELAAR, E. C. (1982). "Relationship between fatty acid composition and low-temperature seed germination in tomato". J. Am. Soc. Hortic. Sci., **107**: 620-623.
- MARK, C.; MYRUP, L. O. & FLOCCHINI, R. G. (1992). "A method for the classification of wind field patterns and its application to southern California". Int. J. Climatol., **12**: 111-135.
- MARRE, E.; COLOMBO, R.; LADO, P. & RASI-CALDOGNO, F. (1974a). "Correlation between proton extrusion and stimulation of cells of leaf fragments and isolated cotyledons". Plant Sci. Lett., **2**: 139-150.
- MARRE, E.; LADO, P.; FERRONI, A. & BALLARIN-DENTI, A. (1974b). "Transmembrane potential increase induced by auxin, benzyladenine and fusaric acid. Correlation with proton extrusion and cell enlargement". Plant Sci. Lett., **2**: 257-265.
- MARSHNER, H. (1995). "Mineral nutrition of higher plants". Acad. Press, London.
- MARTÍN, L.; DÍEZ, A.; NICOLÁS, G.; LEGAZ, M. E. & VILLALOBOS, N. (1987a). "Cytokinins in chick-pea seeds: Identification and transformation during germination and seedling growth". J. Plant Physiol., **128**: 133-140.
- MARTÍN, L.; DÍEZ, A.; NICOLÁS, G.; LEGAZ, M. E. & VILLALOBOS, N. (1987b). "Variation of the levels and transport of cytokinins during the germination of chick-pea seeds". J. Plant Physiol., **128**: 141-151.

- MARTÍN-VIVALDI CABALLERO, M. E. (1982).** *“El paisaje físico y la morfología del valle del río Monachil (Sierra Nevada)”*. Cuadernos Geográficos Universidad de Granada, núm. 10. Granada.
- MASLE, J. & PASSIOURA, J. B. (1987).** *“The effect of soil strength on the growth of young wheat plants”*. Aust. J. Plant Physiol., **14**: 643-656.
- MATAIX, C. (2002).** *“Selección de especies vegetales y técnicas de implantación”*. In: López Jimeno, C. (ed.), Manual de estabilización y revegetación de taludes, pp. 595-633. Univ. Pol. Madrid. Madrid.
- MATAIX, C. (2003).** *“Técnicas de revegetación de taludes”*. In: Rey Benayas, J. M.; Espigares Pinilla, T. & Nicolau Ibarra, J. M. (eds.), Restauración de ecosistemas mediterráneos, pp. 189-214. Univ. Alcalá. Madrid.
- MATILLA, A. J. (2000).** *“Ethylene in seed formation and germination”*. Seed Sci. Res., **10**: 111-126.
- MATTSON, J.; SUNG, Z. R. & BERLETH, T. (1999).** *“Responses of plant vascular systems to auxin transport inhibition”*. Development, **126**: 2979-2991.
- MAYER, A. M. & POLJAKOFF-MAYBER (1975).** *“The germination of seeds”*. (2nd ed). Pergamon Press, Oxford, 192 pp.
- McCARTHY, D. R. (1995).** *“Genetic control and integration of maturation and germination pathways in seed development”*. Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol., **46**: 71-73.
- McGAW, B. A. (1988).** *“Cytokinin biosynthesis and metabolism”*. In: Davies, P.J., (ed.), Plant Hormones and their role in plant growth and development, pp. 76-93. Kluwer Acad. Publ., Dordrecht, The Netherlands.
- McGAW, B. A. & BURCH, L. R. (1995).** *“Cytokinin biosynthesis and metabolism”*. In: Davies, P.J. (ed.), Plant Hormones: Physiology, Biochemistry and Molecular Biology, pp. 101-117. Kluwer Acad. Press, Boston.
- McINTYRE, G. I. (1987).** *“The role of water in the regulation of plant development”*. Can. J. Bot., **65**: 1287-1298.

- McQUEEN-MASON, S. (1995). "Expansins and cell wall expansion". J. Exp. Bot., **46**: 1639-1650.
- MED (2004). "Sistema de Seguridad y Medio Ambiente Informatizado". Ed. Tibidabo. Barcelona.
- MEISTERHANS, E. (1988). "Vegetationsentwicklung auf Skipistenplanierungen der alpinen Stufe bei Davos". Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich, **85**.
- MEKKI, M. & LEROUX, G. D. (1991). "False chamomile seed germination requirements and its enhancement by etephon and nitrate". Weed Sci., **39**: 385-389.
- MERLOT, S. & GIRAUDAT, J. (1997). "Genetic analysis of abscisic acid signal transduction". Plant Physiol., **114**: 751-757.
- MESSERLI, B. (1965). "Beitrage sur geomorphologie der Sierra Nevada (Andalusien)". Tesis Doct. Univ. Zürich.
- MEYER, S. E. (1992). "Habitat correlated variation in firecracker penstemon (*penstemon eatonii* Gray: Scrophulariaceae) seed germination response". Bull. Torrey Bot. Club, **119**: 268-279.
- MIKLAS, P. N.; TOWNSEND, C. E. & LADD, S. L. (1987). "Seed coat anatomy and the scarification of cicer milkoetch seed". Crop Sci., **27**: 766-772.
- MILBORROW, B. V. (1974). "The chemistry and physiology of abscisic acid". Annu. Rev. Plant Physiol., **25**: 259-307.
- MILLER, C. O., SKOOG, F., VON SALTZA, M. H., & STRONG, F. M. (1955). "Kinetin, a cell division factor for deoxyribonucleic acid". J. Amer. Chem. Soc., **77**: 1392.
- MILLER, C. O. (1956). "Similarity of some kinetin and red-light effects". Plant Physiol., **31**: 318-319.
- MILLER, C. O. (1958). "The relationship of the kinetin and red light promotions of lettuce seed germination". Plant Physiol., **33**: 115-117.
- MIQUEL, M. & BROWSE, J. (1995). "Lipid biosynthesis in developing seeds". In: Kigel, J. & Galili, G. (eds.), Seed development and germination, pp. 169-193. Marcell Dekker, Inc., NY.

- MIYAWAKI, A. (2004).** "Restoration of living environment based on vegetation ecology: Theory and practice". *Ecol. Res.*, **19**: 83-90.
- MIYOSHI, K. & SATO, T. (1997).** "The effects of kinetin and gibberellin on the germination of dehusked seeds of indica and japonica rice (*Oryza sativa* L.) under anaerobic and aerobic conditions". *Ann. Bot.*, **80**: 479-483.
- MOK, D. W. S. & MARTIN, R. C. (1994).** "Cytokinin metabolic enzymes". In: Mok, D.W.S. & Mok, M. C. (eds.), *Cytokinins: Chemistry, activity and function*, pp. 129-137. CRC Press, Boca Raton, FL.
- MOLERO, J. (1988).** "La vegetación en los pisos supra y oromediterráneo del sector *Nevadense*". *Monogr. Fl. Veg. Bét*, **3**: 143-152.
- MOLERO, J.; PÉREZ-RAYA, F.; VALLE, F. (eds.). (1992).** "Parque Natural de Sierra Nevada". Ed. Rueda. 520 pp. Madrid.
- MOLERO J. & PÉREZ-RAYA, F. (1987).** "La flora de Sierra Nevada. Avance sobre el catálogo florístico nevadense." *Serv. Publ. Univ. Granada*.
- MOLERO J., PÉREZ-RAYA, F. & GONZÁLEZ-TEJERO, M. R. (1996).** "Catálogo y análisis florístico de la flora orófila de Sierra Nevada". In: Chacón, J. & Rosúa, J. L. (eds.), 1ª Conferencia Internacional Sierra Nevada: Conservación y Desarrollo Sostenible, Vol. II, pp. 271-290. Granada.
- MONIÉ P.; GALINDO-ZALDIVAR J.; GONZALEZ-LODEIRO F.; GOFFÉ B. & JABALOY A. (1991)** "40Ar/39Ar geochronology of Alpine tectonism in the Betic Cordilleras (Southern Spain)". *J. Geol. Soc. London*, **148**: 289-297.
- MONTEUUIS, O. & BON, M.-C. (2000).** "Influence of auxins of darkness on *in vitro* rooting of micropropagated shoots from mature and juvenile *Acacia mangium*". *Plant Cell Tiss. Org. Cult.*, **63**: 173-177.
- MORRIS, R.O. (1986).** "Genes specifying auxin and cytokinin biosynthesis in *phytopathogens*". *Annu. Rev. Plant Physiol.* **37**: 509-538.
- MUDGE, K. W. & SWANSON, B. T. (1978).** "Effect of ethyphon, indole butyric acid, and treatment solution pH on rooting and on ethylene levels within mung bean cuttings". *Plant Physiol.*, **61**: 271-273.

- MULKEY, T. J.; KUZMANOFF, K. M. & EVANS, M. L. (1982). "Promotion of growth and shift in the auxin dose/response relationship in maize roots treated with the ethylene biosynthesis inhibitors aminoethoxyvinylglycine and cobalt". *Plant Sci. Lett.*, **25**: 43-48.
- MULLER, S.; DUTOIT, T. ALARD, D. & GREVILLIOT, F. (1998). "Restoration and rehabilitation of species-rich grassland ecosystems in France: a review". *Restor. Ecol.*, **6**: 94-101.
- MUNSHOWER, F. F. (1994). "Practical handbook of disturbed land revegetation". p. 265. CRC Press Inc., Boca Raton, USA.
- MYERS, S. P.; FOLEY, M. E. & NICHOLS, M. B. (1997). "Developmental differences between germinating after-ripened and ormant excised *Avena fatua* L. embryos". *Ann. Bot.*, **79**: 19-23.
- NAKAGAWARA, S.; GOTO, T.; NARA, M.; OZAWA, Y.; HOTTA, K. & ARATA, Y. (1998). "Spectroscopic characterization and the pH dependence of bactericidal activity of the aqueous chlorine solution". *Anal. Sci.*, **14**: 691-698.
- NARANG, A. K. & BHARDWAJA, N. (1974). "Seed coat regulated germination in *Tephrosia appolina* DC. and its significance". *Int. J. Ecol. Env. Sci.*, **1**: 47-51.
- NASCIMENTO, W. M.; CANTLIFFE, D. J. & HUBER, D. J. (2000). "Thermotolerance in lettuce seeds: Association with ethylene and endo- β -mannanase". *J. Am. Soc. Hort. Sci.*, **125**: 518-524.
- NASCIMENTO, W. M.; CANTLIFFE, D. J. & HUBER, D. J. (2001). "Endo- β -mannanase activity and seed germination of thermosensitive and thermotolerant lettuce genotypes in response to seed priming". *Seed Sci. Res.*, **11**: 255-264.
- NAVARRO-CERRILLO, R. M. & MARTÍNEZ-SUÁREZ, A. (1997). "Las marras producidas por ausencia de cuidados culturales". *Cuadernos de la Soc. Esp. Cienc. Forest.*, **4**: 43-57.
- NE'EMAN, G.; HENIG-SERVER, N. & ESHEL, A. (1999). "Regulation of the germination of *Rhus coriaria*, a post-fire pioneer, by heat, ash, pH, water potential and ethylene". *Physiol. Plant.*, **106**: 47-52.

- NEFF, M. M.; FANKAUSER, C. & CHORY, J. (2000). "Light: an indicator of time and place". *Genes Dev.*, **14**: 257-271.
- NEGM, F. B.; SMITH, O. E. & KUMAMOTO, J. (1972). "Interaction of carbon dioxide and ethylene in overcoming thermodormancy in lettuce seeds" *Plant Physiol.*, **49**: 869-872.
- NEGM, F. B.; SMITH, O. E. & KUMAMOTO, J. (1973). "The role of phytochrome in an interaction with ethylene and carbon dioxide in overcoming lettuce seed thermodormancy". *Plant Physiol.*, **51**: 1089-1094.
- NEGM, F. B.; SMITH, O. E. (1978). "Effects of ethylene and carbon dioxide on the germination of osmotically inhibited lettuce seed". *Plant Physiol.*, **62**: 473-476.
- NEGM, F. B.; SMITH, O. E. & KUMAMOTO, J. (1972). "Interaction of carbon dioxide and ethylene in overcoming thermodormancy in lettuce seeds" *Plant Physiol.*, **49**: 869-872.
- NELJUBOW, D. N. (1901). "Ueber die horizontale Nutation der Stengel von *Pisum sativum* und einiger anderer". *Pflanzen. Beich. Bot. Zentralbl.*, **10**: 128-239.
- NI, B. R. & BRADFORD, K. J. (1992). "Quantitative models describing the sensitivity of tomato seed germination to abscisic acid and osmoticum". *Plant Physiol.*, **98**: 1057-1068.
- NICHOLLS, P. B. (1982). "Influence of temperature during grain growth and ripening of barley on the subsequent response to exogenous gibberellic acid". *Aust. J. Plant Physiol.*, **9**: 373-383.
- NICOLÁS, C.; NICOLÁS, G. & RODRÍGUEZ, D. (1996). "Antagonistic effects of abscisic acid and gibberellin acid on breaking of dormancy of *Fagus sylvatica* seeds". *Physiol. Plant.*, **96**: 244-250.
- NICOLÁS, C.; RODRÍGUEZ, D.; POULSEN, F.; ERIKSEN, E. N. & NICOLÁS, G. (1997). "The expression of an abscisic acid responsive Glycine-Rich Protein coincides with the level of seed dormancy in *Fagus sylvatica*". *Plant Cell Physiol.*, **38**: 1303-1310.

- NIKOLAEVA, M. G. (1969). *"Physiology of deep dormancy in seeds"*. Izdatel'stvo "Nauka", Leningrad, National Science Foundation, Washington, DC.
- NIKOLAEVA, M. G. (1977). *"Factors controlling the seed dormancy pattern"*. In: Khan, A. A. (ed.), *The Physiology and biochemistry of seed dormancy and germination*, pp. 51-74. North-Holland, Amsterdam/NY.
- NISHIMOTO, R. K. & McCARRY, L. B. (1997). *"Fluctuating temperature and light influence seed germination of goosegrass (Eleusine indica)"*. *Weed Sci.*, **45**: 426-429.
- NOBLE, I. & SLATYER, R. O. (1980). *"The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbance"*. *Vegetatio*, **43**: 5-21.
- NOMIZU, T.; NIIMI, Y. & WATANABE, E. (2002). *"Embryo development and seed germination of *Hepatica nobilis* Schreber var. *japonica* as affected by temperature after sowing"*. *Sci. Hort.*, **99**: 345-352.
- NORDSTRÖM, A.-C.; JACOBS, F. A. & ELIASSON, L. (1991). *"Effect of exogenous indole-3-acetic acid and indole-3-butyric acid on internal levels of the respective auxins and their conjugation with aspartic acid during adventitious root formation in pea cuttings"*. *Plant Physiol.*, **96**: 856-861.
- NORMAN, S.; BENNET, R.; MAIER, V. & POLING, S. M. (1983). *"Cytokinins inhibit abscisic acid biosynthesis in *Cercospora rosicola*"*. *Plant Sci. Lett.* **28**: 255-263.
- NORONHA, A.; ANDERSSON, L. & MILBERG, P. (1997). *"Rate of change in dormancy level and light requirement in weed seeds during stratification"*. *Ann. Bot.*, **80**: 795-801.
- NOVÁK, O.; TARKOWSKI, P.; TARKOWSKÁ, D.; DOLEZAL, K.; LENOBEL, R. & STRNAD, M. (2003). *"Quantitative analysis of cytokinins in plants by liquid chromatography-single-quadrupole mass spectrometry"*. *Anal. Chim. Acta*, **480**: 207-218.

- NYUNT, S. & GRABE, D. F. (1987). "Induction of secondary dormancy in seeds of meadowfoam (*Limnanthes alba* Benth.)". J. Seed Technol., **11**: 103-110.
- O'HARE, T. J. & TURNBULL, C. G. N. (2004). "Root growth, cytokinin and shoot dormancy in lychee (*Litchi chinensis* Sonn.)". SciHort., **102**: 257-266.
- OBER, E. S. & SETTER, T. L. (1992). "Water deficit induces ABA accumulation in endosperm of maize viviparous mutants". Plant Physiol., **98**: 353-356.
- OCAÑA, M^a. (1971). "Interés turístico (de Sierra Nevada)", en M. FERRER, "Sierra Nevada". Granada.
- OGASAWARA, N.; HIRAMASU, T.; ISHIYAMA, K.; FUSHIMI, H.; SUZUKI, H. & TAKAGI, H. (2001). "Effects of gibberellic acid and temperature on growth and root carbohydrates of *Delphinium* seedlings". Plant Growth Regul., **33**: 181-187.
- OGAWA, M.; HANADA, A.; YAMAUCHI, Y.; KUWAHARA, A.; KAMIYA, Y. & YAMAGUCHI, S. (2003). "Gibberellin biosynthesis and response during *Arabidopsis* seed germination". Plant Cell, **15**: 1591-1604.
- OHKUMA, K.; LYON, J. L., ADDICOTT, F. T. & SMITH, O. E. (1963). "Abscisin II, an abscission-accelerating substance from young cotton fruit". Science, **142**: 1592-1593.
- OKUSANYA, O. T. (1978). "The effect of acid soil on the germination and early growth of some maritime cliff species". Oikos, **30**: 549-554.
- OLMEDO, M. (1959). "Hábleme de la Televisión". Boletín divulgador de la Sociedad Sierra Nevada.
- ONU (1972). "Declaración de la Conferencia de las Naciones Unidas sobre el Medio Ambiente Humano". Estocolmo, Suecia.
- ONU (1992). "Declaración de la Conferencia de las Naciones Unidas sobre el Medio Ambiente y el Desarrollo". Río de Janeiro, Brasil.
- ONU (2002). "Declaración sobre el Desarrollo Sostenible". Cumbre Mundial de Desarrollo Sostenible. Johannesburgo, Sudáfrica.
- ÖRLANDER, G.; EGNELL, G. & ALBREKTSON, A. (1996). "Long-term effects of site preparation on growth in Scots pine". For. Ecol. Manage., **86**: 27-37.

- ORTEGA, F. (1989). "Principales aspectos climáticos de Sierra Nevada". In: Chacón, J.; Ortega, F.; Pulido, A. & Rosúa, J. L., Avance del estudio de impacto ambiental del anteproyecto de reparación y acondicionamiento de la pista del río para el Campeonato del Mundo de esquí alpino con instalación de nieve artificial y nuevos remontes, Univ. Granada, pp. 25-31.
- ORTEGA, F. & JIMÉNEZ, Y. (1999). "El clima de Sierra Nevada". Inéd.
- OSBORNE, D. J. (1976). "Control of cell shape and cell size by the dual regulation of auxin and ethylene". In: Sunderland, n. (ed.), Perspectives in Experimental Botany, pp. 89-102. Pergamon Press, Oxford.
- OSBORNE, D. J. & BOUBRIAK, I. I. (1994). "DNA and desiccation tolerance". Seed Sci. Res., 4: 175-185.
- ÖSTIN, A. (1995). "Metabolism of indole-3-acetic acid in plants with emphasis on non-decarboxylative catabolism". Ph. D. Thesis, Swedish University of agricultural sciences, Dept. of Forest Genetics and Plant Physiology, Umea.
- PAGE R. J.; GOODWIN, D. L. & WEST, N. E. (1966). "Germination requirements of scarlet globemallow". J. Range Manage., 19: 145-146.
- PALMA, B.; VOGT, G. & NEVILLE, P. (1995). "Environmental factors that influence germination of seeds of *A. senegal Willd.*". Phytion (Buenos Aires), 57: 103-112.
- PAN, R.; WANG, J. & TIAN, X. (2002). "Influence of ethylene on adventitious root formation in mung bean hypocotyl cuttings". Plant Growth Regul., 36: 135-139.
- PARKER, V. T.; PICKETT, S. T. A. (1997). "Restoration as an ecosystem process: implications of the modern ecological paradigm". In: Urbanska, K. M.; Webb, N. R. & Edwards, P. J. (eds.), Restoration Ecology and Sustainable Development, pp. 17-32. Cambridge Univ. Press.
- PAROUSSI, G.; VOYIATZIS, D. G.; PAROUSSIS, E. & DROGOUDI, P. D. (2002). "Growth, flowering and yield responses to GA3 of strawberry grown under different environmental conditions". Sci. Hort., 96: 103-113.
- PASTERNAK, T.; MISKOLCZI, P.; AYAYDIN, F.; MESZAROS, T.; DUDITS, S. & FEHER, A. (2000). "Exogenous auxin and cytokinin dependent activation of CDKs

- and cell division in leaf protoplast-derived cells of alfalfa*". *Plant Growth Regul.*, **32**: 129-141.
- PEGTEL, D. M. (1988).** "Germination in declining and common herbaceous plant populations co-occurring in an acid peaty heathland". *Acta Bot. Neerl.*, **37**: 215-223.
- PENG, J. & HARBERD, N. P. (2002).** "The role of GA-mediated signalling in the control of seed germination". *Plant Biol.*, **5**: 376-381.
- PEÑA-VALDIVIA, C. B.; GARCÍA, N. R.; AGUIRRE R., J. R. & TREJO, C. (2002).** "The effects of high temperature on dormancy and hypocotyl-root growth of wild common bean (*Phaseolus vulgaris* L.)". *Seed Sci. Technol.*, **30**: 231-248.
- PÉREZ, M. & GÓMEZ, J. M. (2003).** "Importancia e interpretación de la latencia y germinación de semillas en ambientes naturales". In: Rey Benayas, J. M.; Espigares Pinilla, T. & Nicolau Ibarra, J. M. (Eds.), *Restauración de ecosistemas mediterráneos*, pp. 87-112. Univ. Alcalá. Madrid.
- PÉREZ-FERNÁNDEZ, M. A. & GÓMEZ-GUTIÉRREZ, J. M. (2000).** "Cycles of dormancy and germination in seeds of six leguminous Mediterranean shrubs". *J. Mediterran. Ecol.*, **1**: 227-236.
- PÉREZ-FERNÁNDEZ, M. A.; LAMONT, B. B.; MARWICK, A. L. & LAMONT, W. G. (2000).** "Germination of seven exotic weeds and seven native species in southwestern Australia under steady and fluctuating water supply". *Acta Oecologica*, **21**: 323-336.
- PÉREZ-GARCÍA, F. & PITA, J. M. (1989).** "Mechanical resistance of the seed coat during germination of *Onoropordum nervosum* Boiss.". *Seed Sci. Technol.*, **17**: 277-282.
- PÉREZ-RAYA, F.; LÓPEZ-NIETO, J. M.; MOLERO-MESA, J. & VALLE TENDERO, F. (1990).** "Vegetación de Sierra Nevada". In: *Guía geobotánica de la Excursión de las X Jornadas de Fitosociología*. Ayuntamiento y Universidad de Granada. Granada.

- PETRUZELLI, L.; CORAGGIO, I.; LEUBNER-METZGER, G. (2000). "Ethylene promotes ethylene biosynthesis during pea seed germination by positive feedback regulation of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid oxidase". *Planta*, **211**: 144-149.
- PETRUZELLI, L.; HARREN, F.; PERRONE, C. & REUSS, J. (1995). "On the role of ethylene in seed germination and early root growth of *Pisum sativum*". *J. Plant Physiol.*, **145**: 83-86.
- PEZZI, M. & MARTÍN-VIVALDI, M. E. (1983). "Características del relieve residual sobre dolomías en la orla alpujárride de Sierra Nevada". VI Coloquio de Geografía.
- PHILOSOPH-HADAS, S.; AHARONI, N. & YANG, S. F. (1986). "Carbon dioxide enhances the development of the ethylene forming enzyme in tobacco leaf discs". *Plant Physiol.*, **82**: 925-929.
- PLUMMER, J. A. & McCHESNEY, C. J. & BELL, D. T. (1997). "Germination in photosensitive seeds: Does phytochrome stimulate metabolism of GA₁₉ and GA₂₀ to GA₁?". *Aust. J. Plant Physiol.*, **24**: 389-394.
- PONCE, G.; BARLOW, P. W.; FELDMAN, L. J. & CASSAB, G. I. (2005). "Auxin and ethylene interactions control mitotic activity of the quiescent centre, root cap size, and pattern of cap cell differentiation in maize". *Plant, Cell Environ.* **xx**: xx-xx.
- PONS, T. L. (1983). "Significance of inhibition of seed germination under the leaf canopy in ash coppice". *Plant Cell Environ.*, **6**: 385-392.
- PONS, T. L. (1992). "Seed responses to light". In: Fenner, M. (ed.), *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*, pp. 259-284. CAB Int., UK.
- PONS, T. L. & SCHRODER, H. F. J. M. (1986). "Significance of temperature fluctuation and oxygen concentration for germination of the rice field weeds *Fimbristylis littoralis* and *Scirpus juncooides*". *Oecologia*, **68**: 315-319.
- PORTA, J.; LÓPEZ-ACEVEDO, M. & ROQUERO, C. (1994). "Edafología para la agricultura y el medio ambiente". Ed. Mundi-Prensa. Madrid.

- PORTLOCK, C. C.; SHEA, S. R.; MAJER, J. D. & BELL, D. T. (1990). "Stimulation of germination of *Acacia pulchella*: laboratory basis for forest management options". J. Appl. Ecol., **27**: 319-324.
- POUPART, J. & WADDELL, C. S. (2000). "The *rib1* mutant is resistant to indole-3-butyric acid, an endogenous auxin in *Arabidopsis*". Plant Physiol., **124**: 1739-1751.
- POWELL, A. D.; LEUNG D. W. M. & BEWLEY, J. D. (1983). "Long-term storage of dormant Grand Rapids lettuce seeds in the imbibed state: Physiological and metabolic changes". Planta, **159**: 182-188.
- PRATT, J. R. & STEVENS, J. (1992). "Restoration ecology: repaying the national debt". In: Hassell, W. G.; Nordstrom, S. K., Keammerer, W. R. & Todd, W. J. (eds.), Proceedings of the High Altitude Revegetation Workshop, No. 10, pp. 40-49. Fort Collins. Colorado St. Univ.
- PRESMAN, E. & SHAKED, R. (1988). "Germination of annual celery (*Apium graveolens*) seeds: inhibition by paclobutrazol and its reversal by gibberellins and benzyladenine". Physiol. Plant., **73**: 323-326.
- PROBERT, R. J.; GAJJAR, K. H. & HALAM, I. K. (1987). "The interactive effects of phytochrome, nitrate and thiourea on the germination response to alternating temperatures in seeds of *Ranunculus scleratus* L.: A quantal approach". J. Exp. Bot., **38**: 1012-1025.
- PUGA, E. (1976). "Investigaciones petrológicas en Sierra Nevada Occidental" Tesis Univ. Granada, 269 pp.
- PULIDO BOSCH, A. (1980). "Datos hidrogeológicos sobre el borde occidental de Sierra Nevada". Serie Univ. Fund. March, **123**, 51 pp. Madrid.
- PULIDO BOSCH, A. (1989). "Rasgos hidrogeológicos e hidrológicos de la estación de esquí de Sierra Nevada". In: Chacón, J.; Ortega, F.; Pulido, A. & Rosúa, J. L., Avance del estudio de impacto ambiental del anteproyecto de reparación y acondicionamiento de la pista del río para el Campeonato del Mundo de

- esquí alpino con instalación de nieve artificial y nuevos remontes, Univ. Granada, pp. 25-31.
- PULIDO BOSCH, A.; PADILLA, A. & CERÓN, J. C. (1990).** *“Aspectos hidrológicos del Informe Ambiental del proyecto de ampliación de las instalaciones de la estación de esquí de Sierra Nevada”*. Reun. Medio Ambiente Andalucía, pp. 264-273. Córdoba.
- QAMARUDDIN, M. & TILLBERG, E. (1989).** *“Rapid effects of red light on the isopentenyladenosine content of Scots pine seeds”*. *Plant Physiol.*, **91**: 5-8.
- QUATRANO, R. S. (1987).** *“The role of hormones during seed development”*. In: Davies, P. J. (ed.), *Plant hormones and their role in plant growth and development*, pp. 494-514. Martinus Nijhoff Publ. The Netherlands.
- RADFORD, B. J. & KEY, A. J. (1993).** *“Temperature affects germination, mesocotyl length and coleoptile length of oats genotypes”*. *Aust. J. Agr. Res.*, **44**: 677-688.
- RAJALA, A.; PELTONEN-SAINIO, P.; ONNELA, M. & JACKSON, M. (2002).** *“Effects of applying stem-shortening plant growth regulators to leaves on root elongation by seedlings of wheat, oat and barley: mediation by ethylene”*. *Plant Growth Regul.*, **38**: 51-59.
- RAMOS, A. & AYUSO, E. (1974).** *“El medio ambiente natural. Un esquema metodológico para la planificación de las áreas rurales”*. *Bol. Est. Cent. Ecol.* **3**, **6**: 19-25.
- RAMOS, A. & GONZÁLEZ-ALONSO, S. (1975).** *“La calidad del medio ambiente en los modelos de clasificación del territorio”*. In: Ramos, A. & Weddle, A. E. (eds.), p. 17. I Curso de Planificación Integrada del Paisaje Forestal.
- RANHAN, R. & LEWAK, S. (1995).** *“Interaction of jasmonic and abscisic acid in the control of lipase and proteases in germinating apple embryos”*. *Physiol. Plant.*, **93**: 421-426.
- RAO, V. S.; SANKHLA, N. & KHAN, A. A. (1975).** *“Additive and synergistic effects of kinetin and ethrel on germination, thermodormancy and polyribosome formation in lettuce seeds”*. *Plant Physiol.*, **56**: 263-266.

- RASCIO, N.; MARIANI, P.; DALLA VECCHIA, F.; LA ROCCA, N.; PROFUMO, P. & GASTALDO, P. (1998). "Effects of seed chilling or GA₃ supply on dormancy breaking and plantlet growth in *Cercis siliquastrum* L." *Plant Growth Regul.*, **25**: 53-61.
- RASHOTTE, A. M.; CHAE, H. S.; MAXWELL, B. B. & KIEBER, J. J. (2005). "The interaction of cytokinin with other signals". *Physiol. Plant.*, **123**: 184-194.
- RAYLE, D. L. & CLELAND, R. E. (1970). "Enhancement of wall loosening and elongation by acid solutions". *Plant Physiol.*, **46**: 250-253.
- REDIG, P.; SHAUL, O.; INZE, D.; VAN MONTAGU, M. & VAN ONCKELEN, H. (1996). "Levels of endogenous cytokinins, indole-3-acetic acid and abscisic acid, during the cell cycle of synchronized tobacco BY-2 cells". *FEBS lett.*, **39**: 175-180.
- REED, R. C.; BRANDY, S. R. & MUNDAY, G. K. (1998). "Inhibition of auxin movement from the shoot into the root inhibits lateral root development in *Arabidopsis*". *Plant Physiol.*, **118**: 1369-1378.
- REHMAN, S. & PARK, IN-H. (2000). "Effect of scarification, GA and chilling on the germination of goldenrain-tree (*Koelreuteria paniculata* Laxm.) seeds". *Sci. Hort.*, **85**: 319-324.
- REN, J. & TAO, L. (2004). "Effects of different pre-sowing seed treatments on germination of 10 *Calligonum* species". *For. Ecol. and Manag.*, **195**: 291-300.
- REYNOLDS, T & THOMPSON, P. A. (1971). "Characterization of the high temperature inhibition of germination of lettuce (*Lactuca sativa*)". *Plant Physiol.*, **24**: 544-547.
- RIBAUT, J. M. & PILET, P. E. (1991). "Effects of water stress on growth, osmotic potential and abscisic acid content of maize roots". *Physiol. Plant.*, **81**: 156-162.
- RICHARDS, D. E.; KING, K. E.; AIT-ALI, T. & HARBERD, N. P. (2001). "How gibberellin regulates plant growth and development: a molecular genetic analysis of gibberellin signalling". *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant. Mol. Biol.*, **52**: 67-88.
- RIGAURD, J. & PUPPO, A. (1975). "Indole-3-acetic acid catabolism by soybean bacteroids". *J. Gen. Microbiol.* **88**: 223-228.

-
- RINALDI, L. M. R. (2000).** "Germination of seeds of olive (*Olea europea* L.) and ethylene production: effects of harvesting time and thidiazuron treatment". *J. Hort. Sci. Biotechnol.*, **75**: 727-732.
- RIOU-KHAMLICHI, C.; HUNTLEY, R.; JACQMARD, A. & MURRAY, J. A. (1999).** "Cytokinin activation of *Arabidopsis* cell division through a D-type cyclin". *Science*, **283**: 1541-1544.
- RIOV, J. & YANG, S. F. (1989).** "Ethylene and auxin-ethylene interaction in adventitious root formation in mung bean (*Vigna radiata*) cuttings". *J. Plant Growth Regul.*, **8**: 131-141.
- RITCHIE, S. & GILROY, S. (1998).** "Gibberellins: regulating genes and germination". *New Phytol.*, **140**: 363-383.
- RIVARD, P. G. & WOODARD, P. M. (1989).** "Light, ash, and pH effects on the germination and seedling growth of *Typha latifolia* (cattail)". *Can. J. Bot.*, **67**: 2783-2787.
- RIVAS-MARTÍNEZ, S. (1964).** "Los pisos de vegetación de Sierra Nevada". *Bol. Real Soc. Esp. Hist. Nat.*, **59**: 55-64.
- RIVAS-MARTÍNEZ, S. (1987).** "Memoria del Mapa de Series de Vegetación de España". ICONA. Madrid.
- RIVAS-MARTINEZ, S. (1990).** "Bioclimatology and biogeography of West Europe". In: Duplessey, V. C.; Poms, A. & Fantecli, R. (eds.), *Climate and global change. Proceed. European School of Climatology and Natural Hazards*, pp. 225-246. European Commission, Brussels.
- ROBERTS, E. H. & ELLIS, R. H. (1989).** "Water and seed survival". *Ann. Bot.*, **63**: 39-52.
- ROBERTSON, J.; HILLMAN, J. R. & BERRIE, A. M. M. (1976).** "The involvement of indole acetic acid in the thermodormancy of lettuce fruits, *Lactuca sativa* cv. *Gran Rapids*". *Planta*, **131**: 309-313.

- ROCK, C. D. & QUATRANO, R. S. (1995).** *"The role of hormones during seed development"*. In Davies, P. J. (ed.), *Plant Hormones*, pp. 671-697. Kluwer Acad. Publ., Dordrecht, The Netherlands.
- RODRÍGUEZ, F.; FRONTANA, J. & GOICOECHEA, M. (1981).** *"Evolución y estado actual de los conocimientos climáticos en Sierra Nevada"*. VII Col. Nac. Geogr.
- RODRÍGUEZ, F. & MARTÍN-VIVALDI, M. E. (1996).** *"Hacia un modelo geográfico del clima de Sierra Nevada: Estado de la cuestión y perspectivas de investigación"*. In: Chacón, J. & Rosúa, J. L. (eds.), *1ª Conferencia Internacional Sierra Nevada: Conservación y Desarrollo Sostenible*, Vol. I, pp. 71-85. Granada.
- RODRÍGUEZ-GACIO, M. C. & MATILLA, A. J. (2001).** *"The last step of the ethylene biosynthesis pathway in turnip tops (Brassica rapa) and its inhibition during desiccation"*. *Physiol. Plant.*, **112**: 273-179.
- RODRÍGUEZ-LAÍZ, A. J. (1988).** *"Riesgos geológicos de la estación de esquí de Sierra Nevada"*. 2º Premio de Protección Civil. Gobierno Civil-Caja Postal de Ahorros-Univ. Granada, 64 pp.
- ROHMER, M. (1999).** *"The discovery of a mevalonate-independent pathway for isoprenoid biosynthesis in bacteria, algae and higher plants"*. *Nat. Prod. Rep.*, **16**: 565-574.
- ROLDÁN, A.; QUEREJETA, I.; ALVADALEJO, J. & CASTILLO, V. (1996).** *"Survival and growth of Pinus halepensis Miller seedlings in a semi-arid environment after forest soil transfer, terracing and organic amendments"*. *Ann. Sci. Forest.*, **53**: 1099-1112.
- ROLDÁN, C.; MONTÁVEZ, J. P.; RODRÍGUEZ, A. & JIMÉNEZ, J. I. (1996).** *"Contribución al estudio del régimen térmico en la zona esquiable de Sierra Nevada"*. In: Chacón, J. & Rosúa, J. L. (eds.), *1ª Conferencia Internacional Sierra Nevada: Conservación y Desarrollo Sostenible*, Vol. I, pp. 55-70. Granada.
- ROMANO, C.P., HEIN, M.B. & KLEE, H.J. (1991).** *"Inactivation of auxin in tobacco transformed with the indoleacetic acid-lysine synthetase gene of Pseudomonas savastanoi"*. *Genes Dev.* **5**: 438-446.

- RON'ZHINA, E. S. (2004). "The effects of fucoccin, abscisic acid, and benzyladenine on the transport and partitioning of substances as related to cytokinin sink activity". Russ. J. Plant Physiol., **51**: 442-448.
- ROSÚA, J. L. & MARTÍN, J. C. (1993). "Proyecto de restauración paisajística y revegetación del medio intervenido por la adecuación de la estación invernal para los campeonatos del mundo de esquí alpino de 1995". Univ. Granada-CETURSA Sierra Nevada, S. A. 87 pp.
- ROSÚA, J. L. & MARTÍN, J. C. (1996). "Propagación de especies propias de la alta montaña mediterránea y su utilización en la restauración de la cubierta vegetal". In: Chacón, J. & Rosúa, J. L. (eds.), 1ª Conferencia Internacional Sierra Nevada: Conservación y Desarrollo Sostenible, Vol. V, pp. 77-87. Granada.
- RUDNICKI, R. M.; BRAUN, J. W. & KHAN, A. A. (1978). "Low pressure and ethylene seed germination". Physiol. Plant., **43**: 189-194.
- RUGE, U. (1947). "Untersuchungen uber keimungsfordernde wirkstoff". Planta, **35**: 297-318.
- RULCOVÁ, J. & POSPISILOVÁ, J. (2001). "Effect of benzylaminopurine on rehydration of bean plants after water stress". Biol. Plant., **44**: 75-81.
- RUSSO, V. M. & BILES, C. L.. (1996). "Incubation temperature affects changes in cucumber seed proteins and mineral content". Seed Sci. Technol., **24**: 339-346.
- RUTH-BALAGANSKAYA, E. & MYLLYNEN-MALINEN, K. (2000). "Soil nutrient status and revegetation practices of downhill skiing areas in Finnish Lapland-a case study of Mt. Ylläs". Landscape Urb. Plann., **50**: 259-268.
- SAINI, H. S.; BASSI, P. K.; CONSOLACIÓN, E. D. & SPENCER M. S. (1986). "Interactions among plant hormones, carbon dioxide and light in the relief of thermoinhibition of lettuce seed germination: studies in a flow through gaseous system". Can. J. Bot., **64**: 2322-2326.
- SAINI, H. S.; BASSI, P. K. & SPENCER, M. S. (1986). "Use of ethylene and nitrate to break seed dormancy of common lambs'-quarters (*Chenopodium album*)". Weed Sci., **34**: 502-506.

- SAINI, H. S.; CONSOLACION, E. D.; BASSI, P. K. & SPENCER, M. S. (1986). "Requirement for ethylene síntesis and action during relief of thermoinhibition of lettuce seed germination by combinations of gibberellic acid, kinetin, and carbon dioxide". *Plant Physiol.*, **81**: 950-953.
- SAINI, H. S. & SPENCER, M. S. (1987). "Manipulation of seed nitrate content modulates the dormancy-breaking effect of ethylene on *Chenopodium album* seed". *Can. J. Bot.*, **65**: 876-878.
- SALAMA, A. & WAREING, P. F. (1979). "Effect of mineral nutrition on endogenous cytokinins in plants of sunflower (*Helianthus annuus* L.)". *J. Exp. Bot.*, **30**: 971-981.
- SAMUELSON, M. E. & LARSSON, C. M. (1993). "Nitrate regulation of zeatin riboside levels in barley roots: effects of inhibitors of N assimilation and comparison with ammonium". *Plant Sci.*, **93**: 77-84.
- SÁNCHEZ-MARAÑÓN, M. (1992). "Los suelos del macizo de Sierra Nevada. Evaluación de su capacidad de uso". Tesis Doctoral. Univ. Granada.
- SÁNCHEZ-MARAÑÓN, M.; SORIANO, M.; DELGADO, G. & DELGADO, R. (2002). "Soil quality in Mediterranean mountain environments: effects of land use". *Soil Sci. Soc. Am. J.*, **66**: 948-958.
- SARMIENTO, M. J. & KUEHNY, J. S. (2003). "Efficacy of paclobutrazol and gibberellin₄₊₇ on growth and flowering of three *Curcuma* species". *Hort. Technol.*, **13**: 493-496.
- SAUERBREY, E.; GROSSMANN, K. & JUNG, J. (1987). "Influence of growth retardants on the internode elongation and ethylene production of sunflower plants". *Physiol. Plant.*, **70**: 8-12.
- SAUTER, M. & KENDE, H. (1992). "Gibberellin-induced growth and regulation of the cell division cycle in deepwater rice". *Planta*, **188**: 362-368.
- SAWAN, Z. M.; MOHAMED, A. A.; SAKR, R. A. & TARRAD, A. M. (2000). "Effect of kinetin concentration and methods of application on seed germination, yield

- components, yield and fiber properties of the Egyptian cotton (*Gossypium barbadense*)". *Environ. Exp. Bot.*, **44**: 59-68.
- SCHMIDT, W. (1999).** "Mechanisms and regulation of reduction-based iron uptake in plants". *New Phytol.*, **141**: 1-26.
- SCHNEIDER, G. & SCHMIDT, J. (1990).** "Conjugation of gibberellins in *Zea mays*". In: Pharis, R. P. & Rood, S. B. (eds.), *Plant Growth Substances*, pp. 300-306. Springer-Verlag, Berlin.
- SCHOPFER, P. & PLACHY, C. (1984).** "Control of seed germination by abscisic acid. II. Effect of embryo water uptake in *Brassica napus* L.". *Plant Physiol.*, **76**: 155-160.
- SCHOPFER, P. & PLACY, C. (1985).** "Control of seed germination by abscisic acid. III. Effect of embryo growth potential (minimum turgor pressure) and growth coefficient (cell wall extensibility) in *Brassica napus* L.". *Plant Physiol.*, **77**: 676-686.
- SCHÜTZ, W.; MILBERG, P. & LAMONT, B. B. (2002).** "Seed dormancy, after-ripening and light requirements of four annual asteraceae in south-western Australia". *Ann. Bot.*, **90**: 707-714.
- SCHWARTZ, S. H.; QIN, X. & ZEEVART, J. A. D. (2003).** "Elucidation of the indirect pathway of abscisic acid biosynthesis by mutants, genes, and enzymes". *Plant Physiol.*, **131**: 1591-1601.
- SCOTT, I.M. BROWNING, G. & EAGLES, J. (1980).** "Ribosylzeatin and zeatin in tobacco crown gall tissue". *Planta*, **147**: 269-273.
- SELIVANKINA, S. Y.; KARAVAIKO, N. N.; KUIPER, D.; NOVIKOVA, G. V. & KULAEVA, O. N. (2001).** "Cytokinin activity of zeatin allylic phosphate, a natural compound". *Plant Growth Regul.*, **33**: 157-164.
- SEO, M. & KOSHIBA, T. (2002).** "Complex regulation of ABA biosynthesis in plants". *Trends Plant Sci.*, **7**: 41-48.
- SHEAIL, J. (1987).** "Seventy five years in ecology. The british ecological society". Blackwell Sci. Publ., Oxford.
- SHELIN, M.; TIGABU, M.; ERIKSSON, I.; SAWADOGO, L. & ODÉN, P. C. (2004).** "Predispersal seed predation in *Acacia macrostachya*, its impact on seed

- viability, and germination responses to scarification and dry heat treatments*". *New For.*, **27**: 251-267.
- SHORT, K. C. & TORREY, J. G. (1972).** "*Cytokinins in seedlings roots of pea*". *Plant Physiol.*, **49**: 155-160.
- SHOSEYOV, L.; SUTTER, E. G.; EPSTEIN, E. & SHOSEYOV, O. (1989).** "*IBA induces β -1,3-glucanase activity in 20-day-old mung bean cuttings*". *Plant Growth Soc. Am. Quarterly*, **17**: 92.
- SHÜTZ, W. (1999).** "*Germination responses of temperate Carex-species to diurnally fluctuating temperatures - A comparative study*". *Flora*, **194**: 21-32.
- SIMON, E. W. (1981).** "*Membrane changes underlying post-harvest deterioration in quality*". *Long Ashton Symp.*, 7th, pp. 247-252.
- SIMÓN, M.; GARCÍA, I. CABEZAS, O. & SÁNCHEZ, S. (1993).** "*Cronosecuencias de suelos en alta montaña mediterránea (Sierra Nevada-Granada). El estudio del suelo y de su degradación en relación con la desertificación*". XII Cong. Latinoamericano Ciencia del Suelo, **2**: 1170-1177. Salamanca.
- SIMÓN, M.; GARCÍA, I.; GIL, C. & POLO, A. (1994).** "*Characteristics of the organic matter of Mediterranean high-mountain soil*". *Geoderma*, **61**: 119-131.
- SIMÓN, M.; GARCÍA, I.; IRIARTE, A.; BARAHONA, E. & GUARDIOLA, J. L. (1996).** "*Propiedades hídricas de los suelos de Sierra Nevada*". In: Chacón, J. & Rosúa, J. L. (eds.), 1^a Conferencia Internacional Sierra Nevada: Conservación y Desarrollo Sostenible, Vol. II, pp.75-85. Granada.
- SIMONOVIC, A.; GRUBISIC, S.; GIBA, Z. & KONJEVIC, R. (2000).** "*Interaction of gibberellins and fusicoccin in growth retardant-and far red light.inhibited germination of lettuce seeds*". *Plant Growth Regul.*, **32**:91-97.
- SIMPSON, G. M. (1990).** "*Seed dormancy in grasses*". Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- SKI (1964).** "*El Plan de Sierra Nevada en marcha*". núm. 22-23.

- SLACK, C. R. & ROUGHAN, P. G. (1978). "Rapid temperature induced changes in the fatty acid composition of certain lipids in developing linseed and soybean cotyledons". *Biochem. J.*, **170**: 437-439.
- SMALLE, J.; HAEGMAN, M.; KUREPA, J.; MONTAGU, M. V. & STRAETEN, D. V. D. (1997). "Ethylene can stimulate *Arabidopsis* hypocotyl elongation in the light". *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.*, **94**: 2756-2761.
- SMITH, H. (1995). "Physiological and ecological function within the phytochrome family". *Annu. Rev. Physiol. Plant Mol. Biol.*, **46**: 289-315.
- SMITH, H. (2000). "Phytochromes and light signal perception by plants-an emerging synthesis". *Nature*, **407**: 585-591.
- SMITH, K. A. & COOK, R. J. (1974). "Implications of ethylene production by bacteria for biological balance of soil". *Nature*, **252**: 703-705.
- SMITH, K. A. & DOWDELL, R. J. (1974). "Field studies of the soil atmosphere. I. Relationships between ethylene, oxygen, soil moisture content and temperature". *J. Soil Sci.*, **22**: 217-230.
- SMOK, M. A.; CHOJNOWSKI, M.; CORBINEAU, F. & CÔME, D. (1993). "Effects of osmotic treatment on sunflower seed germination in relation with temperature and oxygen". In: Côme, D. & Corbineau, F. (eds.), 4th International Workshop on seeds. Basic and applied aspects of seed biology, Vol. 3, 1033-1038. ASFIS, Paris.
- SNAITH, P. J. & MANSFIELD, T. A. (1984). "Studies of the inhibition of stomatal opening by naphth-1-ylacetic acid and abscisic acid". *J. Exp. Bot.*, **35**: 1410-1418.
- SONI, R.; CARMICHAEL, J. P.; SHAH, Z. H. & MURRAY, J. A. (1995). "A family of cyclin D homologs from plants differentially controlled by growth regulators and containing the conserved retinoblastoma protein interaction motif". *Plant Cell*, **7**: 85-103.
- SOUTH, D. B. (2000). "Planting morphologically improved pine seedlings to increase survival and growth". Report n° 1, Alabama Agricultural Experiment Station (Auburn University), Alabama.

- SOUTHWICK, K. L.; LAMB, N.; STOREY, R. & MANSFIELD, D. H. (1986).** "Effects of ethephon and its decomposition products on germination of rice and watergrass". *Crop Sci.*, **26**: 761-766.
- SPEARMAN, C. E. (1927).** "The abilities of man, their nature and measurement". MacMillan. NY.
- SPENCER, M. & OLSON, A. O. (1965).** "Ethylene production and lipid mobilization during germination of acstor beans". *Nature*, **205**: 699-700.
- SRIVASTAVA, L. M. (2001).** "Plant growth and development: Hormones and Environment". Pp. 433-469. Acad. Press, London.
- STEADMAN, K. J. (2004).** "Dormancy release during hydrated storage in *Lolium rigidum* seeds is dependent on temperature, light quality, and hydration status". *J. Exp. Bot.*, **55**: 929-937.
- STEADMAN, K. J.; BIGNELL, G. P. & ELLERY, A. J. (2003).** "Field assessment of thermal after-ripening time for dormancy release prediction in annual ryegrass (*Lolium rigidum*) seeds". *Weed Res.*, **43**: 458-465.
- STEWART, J. D. & BERNIER, P. Y. (1995).** "Gas exchange and water relations of three sizes of containerized *Picea mariana* seedlings subjected to atmospheric and edaphic water stress under controlled conditions". *Ann. Sci. Forest.*, **52**: 1-9.
- STIRK, W. A. & VAN STADEN, J. (2001).** "The role of cytokinins in root development of pea seedlings". *Plant Growth Regul.*, **34**: 173-180.
- STONE, E. C. & JUHREN, G. (1951).** "The effect of fire on the germination of the seed of *Rhus ovata*". *Am. J. Bot.*, **38**: 368-372.
- STRNAD, M. (1997).** "The aromatic cytokinins". *Physiol. Plant.*, **101**: 674-688.
- STRYDOM, A.; JÄGER, A. K. & VAN STADEN, J. (1996).** "Effect of a plant-derived smoke extract, N⁶-benzyladenine and gibberellic acid on the thermodormancy of lettuce seeds". *Plant Growth Regul.*, **19**: 97-100.
- SU, W. & HOWELL, S. (1995).** "The effects of cytokinin and light on hypocotyl elongation in *Arabidopsis* seedlings are independent and additive". *Plant Physiol.*, **108**: 1423-1430.

- SUTTLE, J. (2001). "Dormancy-related changes in cytokinin efficacy and metabolism in potato tubers during postharvest storage". *Plant Growth Regul.*, **35**: 199-206.
- SUZUKI, M.; KAO, C.-Y.; COCCIOLONE, S. & McCARTHY, D. R. (2001). "Maize VP1 complements *Arabidopsis abi3* and confers a novel ABA/auxin interaction in roots". *Plant J.*, **28**: 409-418.
- SUZUKI, S. & TAYLORSON, R. B. (1981). "Ethylene inhibition of phytochrome-induced germination in *Potentilla norvegica* L. seeds". *Plant Physiol.*, **68**: 1385-1388.
- TAKAYANAGI, K. & HARRINGTON, J. F. (1971). "Enhancement of germination rate of aged seeds by ethylene". *Plant Physiol.*, **47**: 521-524.
- TAM, Y. Y. (1996). "The use of *Lemna* to study the turnover of Indole-3-acetic acid". Ph.D dissertation, Univ. Maryland, College Park, 151 pp.
- TANSLEY, A. G. (1935). "The use and abuse of vegetational concepts and terms". *Ecology*, **16**: 284-307.
- TARDIEU, F.; ZHANG, J.; KATERJI, N.; BETHENOD, O.; PALMER, S. & DAVIES, W. J. (1992). "Xylem ABA controls the stomatal conductance of field-grown maize subjected to soil compaction or soil drying". *Plant Cell Environ.*, **15**: 193-197.
- TAYLOR, I. B.; BURBIDAGE, A. & THOMPSON, A. J. (2000). "Control of abscisic acid synthesis". *J. Exp. Bot.*, **51**: 1563-1574.
- TAYLORSON, R. B. (1979). "Response of weed seeds to ethylene and related hydrocarbons". *Weed Sci.*, **27**: 7-10.
- TAYLORSON, R. B. & DI NOLA, L. (1990). "Phytochrome and membrane behaviour as influenced by temperature and anaesthetic treatment of *R. crispus* seeds". *Seed Sci. Technol.*, **18**: 549-588.
- TECNA, S. L. & JUNTA DE ANDALUCÍA (2002). "Revisión del PORN y PRUG del Parque Natural de Sierra Nevada". Sevilla.
- TEKETAY, D. (1996). "Germination ecology of twelve indigenous and eight exotic multipurpose leguminous species from Ethiopia". *For. Ecol. Manage.*, **80**: 209-223.

- TEKETAY, D. (1998). "Germination of *Acacia origena*, *A. pilispina* and *Pterolobium stellatum* in response to different pre-sowing seed treatments, temperature and light". *J. Arid Environ.*, **38**: 551-560.
- TERHUNE, C. L. & HARDEN, J. W. (1991). "Seasonal variations of carbon dioxide concentrations in stony, coarse-textured desert soil of Southern Nevada, USA". *Soil Sci.*, **151**: 417-429.
- THANOS, C. A.; GEORGHIOUS, K; KADIS, C. & PANTAZI, C. (1992). "Cistaceae: A plant family with hard seeds". *Isr. J. Bot.*, **41**: 251-263.
- THANOS, C. A.; GEORGHIOUS, K. & SKAROU, F. (1989). "Glaucium flavum seed germination: An ecophysiological approach". *Ann. Bot.*, **63**: 121-130.
- THIMANN, K. V. (1977). "Hormone action in the whole life of plants". Univ. Massachussetts Press, Amherst.
- THOMAS, T. H. (1992). "Some reflections on the relationship between endogenous hormones and light-mediated germination of dormant imbibed celery (*Apium graveolens* L.)". *Plant Growth Regul.*, **11**: 239-248.
- THOMAS, T. H.; HARE, P. D. & VAN STADEN, J. (1997). "Phytochrome and cytokinin responses". *Plant Growth Regul.*, **23**: 105-122.
- THOMPSON, K.; GRIME, J. P. & MASON, G. (1977). "Seed germination in response to diurnal fluctuations of temperature". *Nature*, **267**: 147-149.
- THOMPSON, K. & GRIME, J. P. (1983). "A comparative study of germination responses to diurnally-fluctuating temperatures". *J. Appl. Ecol.*, **20**: 141-156.
- THOMPSON, P. A. (1968). "The effect of some promoters and inhibitors on the light controlled germination of strawberry seeds: *Fragaria vesca semperflorens* Erh.". *Physiol. Plant.*, **211**: 833-841.
- TIAN, Q. & REED, J. W. (2001). "Molecular links between light and auxin signaling pathways". *J. Plant. Growth. Regul.*, **20**: 274-280.
- TIGABU, M. & ODÉN, P. C. (2001). "Effect of scarification, gibberellic acid and temperature on seed germination of two multipurpose *Albizia* species from Ethiopia". *Seed Sci. Technol.*, **29**: 11-20.

- TITOS-MARTÍNEZ, M. (1997). "Sierra Nevada: Una gran historia". Vol. I y II. Ed. Univ. Granada. Granada.
- TITUS, J. H. & TSUYUZAKI, S. (1999). "Ski slope vegetation of mount Hood, Oregon, USA". Arctic Antarctic Alpine Res., **13**: 97-104.
- TORBERT, H. A. & WOOD, C. W. (1992). "Effects of soil compaction and water-filled porespace on soil microbial activity and N losses". Commun. Soil Sci. Plant Anal., **23**: 1321-1331.
- TORREY, J. (1986). "Endogenous and exogenous influences on the regulation of lateral root formation". In: Jackson, M.B., (ed.), New Root Formation in Plants and Cuttings, pp 31-66. Martinus Nijhoff, Hingham, MA.
- TOYOMASU, T.; TSUJI, H. YAMANE, H.; NAKAYAMA, M.; YAMAGUCHI, I.; MUROFUSHI, N.; TAKAHASHI, N. & INOUE, Y. (1993). "Light effects on endogenous levels of gibberellins in photoblastic lettuce seeds". J. Plant Growth Regul., **12**: 85-90.
- TREWAVAS, A. J. (1982). "Growth substances sensitivity: the limiting factor in plant development". Physiol. Plant., **55**: 60-72.
- TROLL, C. (1939). "Luftbildplan und ökologische Bodenforschung". Zeitscharafts der gesellschaft fur erdkunde zu Berlin: 241-298.
- TSANTILI, E. & PONTIKIS, C. (2004). "Response to ethylene and its interactive effects with N⁶-benzyladenine (BA) in harvested green olives during ripening". Postharvest Biol. Tec., **33**: 153-162.
- TURNER, G. D.; LAU, R. R. & YOUNG, D. R. (1988). "Effect of acidity on germination behaviour of aged fennel seeds". Environ. Exp. Bot., **30**: 383-390.
- UICN (1994). "UICN Red List Categories". UICN. Gland.
- UNGAR, I. A. & BINET, P. (1975). "Factors influencing seed dormancy in *Spergularia media* (L.) C. Presl." Aquat. Bot., **1**: 45-55.
- URBANSKA, K. M. (1989). "Probleme des biologischen erosionsschutzes oberrhalb der Waldgrenze". Zeitschr. Vegetationstechn., **12**: 25-30.

- URBANSKA, K. M. (1995). "Biodiversity assessment in ecological restoration above the timberline". *Biodiv. Conserv.*, **4**: 679-695.
- URBANSKA, K. M. (1997a). "Restoration ecology research above timberline: colonization of safety islands on a machine-graded alpine ski run". *Biodiv. Conserv.*, **6**: 1655-1670.
- URBANSKA, K. M. (1997b). "Reproductive behaviour of arctic/alpine plants and ecological restoration". In: Crawford, R. M. M. (ed.), *Disturbance and recovery in arctic lands*, pp. 481-501. Kluwer Acad., Dordrecht. The Netherlands.
- URBANSKA, K. M.; WEBB, N. R. & EDWARDS, P. J. (1997). "Why restoration?". In: Urbanska, K. M.; Webb, N. R. & Edwards, P. J. (eds.), *Restoration Ecology and Sustainable Development*, pp. 3-7. Cambridge Univ. Press.
- VALBUENA, L.; TÁRREGA, R. & LUIS, E. (1992). "Influence of heat on seed germination of *Cistus laurifolius* and *Cistus ladanifer*". *Int. J. Wildland Fire.*, **2**: 15-20.
- VALBUENA, L. & VERA, M. L. (2002). "The effects of thermal scarification and seed storage on germination of four heathland species". *Plant Ecol.*, **161**: 137-144.
- VALENTE, P.; TAO, W. H. & VERBELEN, J. P. (1998). "Auxins and cytokinins control DNA endoreduplication and deduplication in single cells of tobacco". *Plant Sci.*, **134**: 207-215.
- VALLE, F.; ALGARRA ÁVILA, J. A.; ARROJO AGUDO, E.; ASENSI MARFIL, A.; CABELLO PIÑAR, J.; CANO CARMONA, E.; CAÑADAS SÁNCHEZ, E. M.; CUETO ROMERO, M.; DANA SÁNCHEZ, E.; DE SIMÓN NAVARRETE, E.; DÍEZ GARRETAS, B.; GARCÍA FUENTES, A.; JIMÉNEZ LUQUE, E.; GÓMEZ MERCADO, F.; JIMÉNEZ MORALES, M. N.; LINARES CUESTA, J. E.; LORITE MORENO, J.; MELENDO LUQUE, M.; MONTOYA FERNÁNDEZ, M. C.; MOTA POVEDA, J. F. NAVARRO REYES, F. B.; PEÑA DE GILES, J.; SALAZAR MENDÍAS, C. & TORRES CORDERO, J. A. (2003). "Mapa de Series de Vegetación de Andalucía". Junta de Andalucía. Sevilla.

- VALLEJO, R.; CORTINA, J.; VILAGROSA, A.; SEVA, J. P. & ALLOZA, J. A. (2003). "Problemas y perspectivas de la utilización de leñosas autóctonas en la restauración forestal". In: Rey Benayas, J. M.; Espigares Pinilla, T. & Nicolau Ibarra, J. M. (eds.), Restauración de ecosistemas mediterráneos, pp. 11-42. Univ. Alcalá. Madrid.
- VAN DER MAAREL, E. & VELLEMA, K. (1975). "Towards an ecological model for physical planning in the Netherlands". Seminario de la CEE, Rotterdam, 128-143.
- VAN STADEN, J. (1973). "Changes in endogenous cytokinins of lettuce seeds during germination". *Physiol. Plant.*, **28**: 222-227.
- VAN STADEN J., COOK, E. L. & NOODEN, L. D. (1988). "Cytokinins and senescence". In: Nooden, L. D. and Leopold, A. C. (eds.), "Senescence and aging in plants". Acad. Press Inc., San Diego, CA.
- VAN STADEN, J. & WAREING, P. F. (1972). "The effect of light on endogenous cytokinin levels in seeds of *Rumex obtusifolius*". *Planta*, **104**: 126-133.
- VAN STADEN, J.; WEBB, D. D. & WAREING, P. F. (1972). "The effect of stratification on endogenous cytokinin levels in seeds of *Acer saccharum*". *Planta*, **104**: 110-114.
- VAUGHAN, D. & ORD, B. G. (1991). "Influence of phenolic acids on the sodium, calcium and chloride contents of *Pisum sativum* under axenic conditions". *Soil Biol. Biochem.*, **23**: 1191-1193.
- VÁZQUEZ-YANES, C.; ROJAS-ARECHIGA, M. & SÁNCHEZ-CORONADO, M. E. & OROZCO-SEGOVIA, A. (1996). "Comparison of light-regulated seed germination in *Ficus spp.* and *Cecropia obtusifolia*: ecological implications". *Tree Physiol.*, **16**: 871-875.
- VERTUCCI, C. W. (1989). "The kinetics of seed imbibition: controlling factors and relevance to seedlings vigor". In: Stanwood, P. C. & McDonald, M. B. (eds.), Seed moisture, special publication n° 14, 93-115. Crop Sci. Soc. Am., Madison, WI.

- VERTUCCI, C. W. & FARRANT, J. M. (1995). "Acquisition and loss of desiccation tolerance". In: Kigel, J. & Galili, G. (eds.), Seed development and germination, pp. 237-271. Marcell Dekker, Inc., NY.
- VIDAVER, W. & HSIAO A. I. H. (1972). "Persistence of phytochrome-mediated germination control in lettuce seeds for 1 year following a single monochromatic light flash". Can. J. Bot., **50**: 687-689.
- VILLAR SALVADOR, P. (2003). "La calidad de la planta en los proyectos de revegetación". In: Rey Benayas, J. M.; Espigares Pinilla, T. & Nicolau Ibarra, J. M. (Eds.), Restauración de ecosistemas mediterráneos, pp. 65-86. Univ. Alcalá. Madrid.
- VLEESHOUWERS, L. M. & BOUWMEESTER, H. J. (2001). "A simulation model for seasonal changes in dormancy and germination of weed seeds". Seed Sci. Res., **11**: 77-92.
- VOESENEK, L. A.; BENSHP, J. J.; BOU, J.; COX, M. C.; GROENEVELD, H. W.; MILLENAAR, F. F., VREEBURG, R. A. & PEETERS, A. J. (2003). "Interactions between plant hormones regulate submergence-induced shoot elongation in the flooding tolerant dicot *Rumex palustris*". Ann. Bot. London. **91**: 205-211.
- VOESENEK, L. A. C. J., DE GRAFF, M. C. C. & BLOM, C. W. P. M. (1992). "Germination and emergence of *Rumex* in river flood-plains. II. The role of perianth, temperature, light and hypoxia". Acta Bot. Neerl., **41**: 331-343.
- VOSE, P. B. (1982). "Iron nutrition in plants: a world overview". J. Plant Nutr., **5**: 233-249.
- VRIEZEN, W. H.; HULZINK, R.; MARIANI, C. & VOESENECK, L. A. (1999). "1-aminocyclopropane-1-carboxylate oxidase activity limits ethylene biosynthesis in *Rumex palustris* during submergence". Plant Physiol., **121**: 189-196.
- VROEMEN, C.; DE VRIES, S. & QUATRANO, R. (1999). "Signalling in plant embryos during the establishment of the polar axis". Semin. Cell. Dev., **10**: 157-164.

- WAGNER, B. M. & BECK, E. (1993). "Cytokinins in the perennial herb *Urtica dioica* L. as influenced by its nitrogen status". *Planta*, **190**: 511-518.
- WALCK; J. L.; BASKIN, J. M. & BASKIN, C. C. (1997). "A comparative study of the germination biology of a narrow endemic and two geographically-widespread species of *Solidago* (Asteraceae). 3. Photoecology of germination". *Seed Sci. Res.*, **7**: 293-301.
- WALI, M. (1992). "Ecology of the rehabilitation process". In: Wali, M. (ed.), *Ecosystem Rehabilitation*, Vol. I, pp. 3-26. SPB Acad. Publ., The Netherlands.
- WALKER-SIMMONS, M. (1988). "Enhancement of ABA sensitivity in wheat embryos by high temperature". *Plant Cell Environ.*, **11**: 769-775.
- WALKER-SIMMONS, M. (1990). "Dormancy in cereals-levels of and response to abscisic acid". In: Pharis, R. P. & Rood, S. B. (eds.), *Plant growth substances 1988*, pp. 400-406. Springer-Verlag, NY.
- WANG, K. L. C.; LI, H. & ECKER, J. R. (2002). "Ethylene biosynthesis and signalling networks". *Plant Cell (suppl.)*, S131-S151.
- WANG, N. N.; YANG, S. F. & CHANG, Y. Y. (2001). "Differential expression of 1-aminocyclopropane-1-carboxylate synthase genes during orchid flower senescence induced by the protein phosphatase inhibitor okadaic acid". *Plant Physiol.*, **126**: 253-260.
- WANG, T. L.; BEUTELMAN, P. & COVE, D. J. (1981). "Cytokinin biosynthesis in mutants of the maize *Phycomitrella patens*". *Plant Physiol.*, **68**: 739-744.
- WASHIO, K. (2001). "Identification of Dof proteins with implication in the gibberellin-regulated expression of a peptidase gene following the germination of rice grains". *Biochim. Biophys. Acta*, **1520**: 54-62.
- WATKINS, J. T. & CANTLIFFE, D. J. (1983a). "Hormonal control of pepper seed germination". *HortSci.*, **18**: 342-343.
- WATKINS, J. T. & CANTLIFFE, D. J. (1983b). "Mechanical resistance of the seed coat and endosperm during germination of *Capsicum annuum* at low temperature". *Plant Physiol.*, **72**: 146-150.

- WEBB, M. A. (1999).** "Cell-mediated crystalization of calcium oxalate in plants". *Plant Cell*, **11**: 751-761.
- WEBBER, P. J. & IVES, J. D. (1978).** "Damage and recovery of tundra vegetation". *Environ. Conserv.*, **5**: 171-182.
- WELBAUM, G. E. & BRADFORD, K. J. (1990).** "Water relations of seed development and germination in muskmelon (*Cucumis melo* L.). V. Water relations of imbibition and germination". *Plant Physiol.*, **92**: 1046-1062.
- WELBAUM, G. E.; TISSAOUI, T. & BRADFORD, K. J. (1990).** "Water relations of seed development and germination in muskmelon (*Cucumis melo* L.)". *Plant Physiol.*, **92**: 1029-1037.
- WELLMANN, E. (1983).** "UV radiation in photomorphogenesis". In: Shropshire, W. & Mohr, H. (eds.), *Photomorphogenesis*, pp. 745-756. Springer-Verlag, Berlin.
- WHITEHEAD, C. S. & SUTCLIFFE, M. A. (1995).** "Effect of low temperatures and different growth regulators on seed germination in *Cyclopia* spp.". *J. Plant Physiol.*, **147**: 107-112.
- WIGHTMAN, F.; SCHNEIDER, E. A. & THIMANN, K. V. (1980).** "Hormonal factors controlling the initiation and development of lateral roots. II. Effects of exogenous growth factors on lateral root formation in pea roots". *Physiol. Plant.*, **49**: 304-314.
- WILLIAMS, E. D. (1983).** "Effects of temperature, light, nitrate and prechilling on seed germination of grassland plants". *Ann. Appl. Biol.*, **103**: 161-172.
- WILLIAMS, P. J.; CONGDON, R. A.; GRICE, A. C. & CLARKE, P. J. (2003).** "Fire-related cues break seed dormancy of six legumes of tropical eucalypt savannas in north-eastern Australia". *Aust. Ecol.*, **28**: 517-514.
- WILLIAMS, P. M. & BRADBEER, J. W. (1974).** "Studies in seed dormancy. VIII: The identification and determination of gibberellins A₁ y A₉ in seeds of *Corylus avellana* L.". *Planta*, **117**: 101-108.

- WOLKOWSKI, R. P. (1990). "Relationship between wheel-traffic-induced soil compaction, nutrient availability and crop growth: a review". *J. Prod. Agric.*, **3**: 460-469.
- WOODWARD, E. J. & MARSHALL, C. (1987). "Effects of seed treatment with plant growth regulator on growth and tillering in spring barley (*Hordeum distichum*) cv. *Triumph*". *Ann. Appl. Biol.*, **110**: 629-638.
- WRIGHT, A. D.; SAMPSON, M. B.; NEUFFER, M. G.; MICHALCZUK, L.; SLOVIN, J. P. & COHEN, J. D. (1991). "Indole-3-acetic acid biosynthesis in the mutant maize orange pericarp, a tryptophan auxotroph". *Science*, **254**: 998-1000.
- WU, I-F.; CHEN, J-T. & CHANG, W-C. (2004). "Effects of auxins and cytokinins on embryo formation from root-derived callus of *Oncidium 'Gower Ramsey'*". *Plant Cell Tiss. Org. Cult.*, **77**: 107-109.
- XIONG, L. & ZHU, J. K. (2003). "Regulation of abscisic acid biosynthesis". *Plant Physiol.*, **133**: 29-36.
- XU, N. & BEWLEY, J. D. (1991). "Sensitivity to abscisic acid and osmoticum changes during embryogenesis of alfalfa (*Medicago sativa*)". *J. Exp. Bot.*, **42**: 821-826.
- YAMAGUCHI, S. & KAMIYA, Y. (2000). "Gibberellin biosynthesis: Its regulation by endogenous and environmental signals". *Plant Cell Physiol.*, **41**: 251-257.
- YAMAGUCHI, S. & KAMIYA, Y. (2002). "Gibberellins and light-stimulated seed germination". *J. Plant Growth Regul.*, **20**: 369-376.
- YANG, S. F. & HOFFMAN, N. E. (1984). "Ethylene biosynthesis and its regulation in higher plants". *Annu. Rev. Plant Physiol.*, **35**: 155-189.
- YANG, T.; DAVIES, P. J. & REID, J. B. (1996). "Genetic dissection of the relative roles of auxin and gibberellin in the regulation of stem elongation in intact light-grown peas". *Plant Physiol.*, **110**: 1029-1034.
- YOSHIOKA, T.; OTA, H.; SEGAWA, K. TAKEDA, Y. & ESASHI Y. (1995). "Contrasted effects of CO₂ on the regulation of dormancy and germination in *Xanthium pennsylvanicum* and *Setaria faberi* seeds". *Ann. Bot.*, **76**: 625-630.

- YOUNG, J. A., EVANS, R. A.; BUDY, J. D. & PALMQUIST, D. E. (1988). "Stratification of seeds of western and Utah juniper". *For. Sci.*, **34**: 1059-1066.
- ZAGORSKI, S. & LEWAK, S. (1984). "Are effects of gibberellic acid and abscisic acids on lettuce seed germination pH-dependent?". *Acta Physiol. Plant.*, **6**: 27-32.
- ZAMORA-MUÑOZ, C. (1988). "Caracterización y calidad de las aguas del río Monachil (Sierra Nevada, Granada). Factores físico-químicos y comunidades de macroinvertebrados acuáticos". Tesis de Licenciatura. Dpto. Biol. Animal, Ecol. y Gen. Univ. Granada. Inéd.
- ZAVALA, M. E. & BRANDON, D. L. (1983). "Localization of a phytohormone using cytochemistry". *J. Cell Biol.* **97**: 1235-1239.
- ZEEVART, J. A. D. & CREELMAN, R. A. (1988). "Metabolism and physiology of abscisic acid". *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, **39**: 439-473.
- ZHANG, K.; LETHAM, D. S. & JOHN, P. C. (1996). "Cytokinin controls the cell cycle at mitosis by stimulating the tyrosine dephosphorylation and activation of p34cdc2-like H1 histone kinase". *Planta*, **200**: 2-12.
- ZHEN, J. B.; LIN, Y. J. & PEI, B. H. (1993). "Effect of ethylene on adventitious root initiation of I-69 poplar stem cuttings". *Sci. Silv. Sinica.*, **29**: 19-24.
- ZIGAS, R. P. & COOMBE, B. G. (1977). "Seedling development in peach, *Prunus persica* (L.) Batsch. II. Effects of plant growth regulators and their possible role". *Aust. J. Plant Physiol.*, **4**: 359-369.
- ZIMMERMAN, P. W. & WILCOXON, F. (1935). "Several chemical growth substances which cause initiation of roots and other responses in plants". *Contrib. Boyce Thompson Inst.*, **7**: 209-229.
- ZLATNOVA, J. S.; IVANOV, P. V.; STOILOV, L. M.; CHIMSHIROVA, K. V. & STANCHEV, B. S. (1987). "DNA repair precedes replicative synthesis during early germination of maize". *Plant Mol. Biol.*, **10**: 139-144.