

COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPUS MONTECILLO

POSTGRADO EN CIENCIAS FORESTALES

EFECTO DEL ALMACENAMIENTO SOBRE LA CALIDAD FÍSICA Y FISIOLÓGICA DE SEMILLAS DE *Swietenia macrophylla* King

ALEXIS DOMÍNGUEZ LIÉVANO

T E S I S

PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS

MONTECILLO, TEXCOCO, ESTADO DE MÉXICO

2021

La presente tesis titulada: **Efecto del almacenamiento sobre la calidad física y fisiológica de semillas de *Swietenia macrophylla* King** realizada por el alumno: **Alexis Domínguez Liévano**, bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

MAESTRO EN CIENCIAS
FORESTALES

CONSEJO PARTICULAR



CONSEJERO

Dr. Javier López Upton



DIRECTOR
DE TESIS

Dr. Saúl Espinosa Zaragoza



ASESOR

Dr. J. Jesús Vargas Hernández



ASESOR

Dr. Arnoldo Wong Villarreal

Montecillo, Texcoco, Estado de México, julio de 2021

EFFECTO DEL ALMACENAMIENTO SOBRE LA CALIDAD FÍSICA Y FISIOLÓGICA DE SEMILLAS DE *Swietenia macrophylla* KING

Alexis Domínguez Liévano, M. C.
Colegio de Postgraduados, 2021

RESUMEN

Swietenia macrophylla King es una de las especies maderables más estudiada en el trópico desde un enfoque ecológico, de silvicultura en condiciones experimentales y bosques naturales. Sin embargo, existe poca información sobre el efecto del almacenamiento en la calidad física y fisiológica de las semillas. Los objetivos de la presente investigación fueron: a) analizar los parámetros físicos y fisiológicos de las semillas de caoba asociados al tipo y tiempo de almacenamiento; b) conocer la estructura anatómica de las semillas asociado al proceso de imbibición; c) evaluar la calidad fisiológica de la semilla mediante la prueba de envejecimiento acelerado; y d) identificar las diferencias en el contenido relativo de reservas ligados al tipo y tiempo de almacenamiento así como al proceso de germinación. Para evaluar la calidad física y fisiológica de las semillas ligadas al tipo y tiempo de almacenamiento se utilizó un lote de semillas recolectadas de un huerto semillero. Se almacenó semillas en refrigeración (6 °C) y temperatura ambiente (27 °C) en bolsas de plástico Ziploc® con cierre zipper de material de polietileno de baja densidad durante 9 meses. Para determinar la calidad de semilla se analizó el peso de 100 semillas, contenido de humedad (%), viabilidad (%), germinación (%), pureza (%) y semillas por kilogramo. Se evaluó la calidad fisiológica de la semilla en pruebas de envejecimiento acelerado con cuatro tiempos de exposición (24, 48, 72 y 96 h) a 40 °C en la estufa de secado con tres tratamientos de envejecimiento acelerado: tradicional, con solución salina no saturada y con solución salina saturada. Se observó la anatomía microscópica de la semilla con imágenes en microscopia electrónica de transmisión y electrónica de barrido, y se realizó una curva de imbibición. Finalmente, con pruebas bromatológicas se determinó el porcentaje de grasas totales, fibra cruda, proteína total, cenizas, azúcares totales y humedad en las semillas de caoba. Los resultados demostraron diferencias en los parámetros físicos (contenido de humedad) y fisiológicos (germinación y contenido de reservas) asociados a las condiciones y tiempo de almacenamiento. El porcentaje de germinación se redujo gradualmente al aumentar el tiempo de almacenamiento, pero la reducción fue menor en la semilla almacenada en refrigeración. No hubo diferencias en la anatomía microscópica de las semillas conforme transcurre el tiempo de imbibición. La testa presentó estomas y cavidades intercelulares. La tasa de deterioro de las semillas aumentó con el tiempo de exposición en temperatura y salinidad del agua, reduciendo el vigor. Las condiciones y tiempo de almacenamiento de la semilla determinó el contenido de las reserva en las mismas. Los resultados de esta investigación aportan conocimiento básico para el manejo de la especie y la conservación de semillas; es necesario mantener las semillas en condiciones de refrigeración desde su recolecta. Sin embargo, es importante que los resultados químicos y fisiológicos se consideren en las metodologías de almacenamiento de semillas de especies tropicales.

Palabras clave: análisis bromatológico, *Swietenia macrophylla*, calidad y anatomía de semilla, envejecimiento acelerado.

EFFECT OF STORAGE ON PHYSICAL AND PHYSIOLOGICAL QUALITY OF *Swietenia macrophylla* KING SEEDS

Alexis Domínguez Liévano, M. C.
Colegio de Postgraduados, 2021

ABSTRACT

Swietenia macrophylla King is one of the most studied timber species in the tropics from an ecological, silvicultural approach in experimental conditions and natural forests. However, there is little information on the effect of storage on the physical and physiological quality of seeds. The objectives of this research were: a) to analyze the physical and physiological parameters of mahogany seeds associated with the type and time of storage; b) to know the anatomical structure of the seeds associated with the imbibition process; c) to evaluate the physiological quality of the seed by means of the accelerated aging test; and d) to identify the differences in the relative content of reserves linked to the type and time of storage as well as to the germination process. To evaluate the physical and physiological quality of seeds linked to storage type and time, a batch of seeds collected from a seed orchard was used. Seeds were stored under refrigeration (6 °C) and room temperature (27 °C) in Ziploc® plastic bags with zipper closure made of low density polyethylene material for 9 months. To determine seed quality, the weight of 100 seeds, moisture content (%), viability (%), germination (%), purity (%) and seeds per kilogram were analyzed. The physiological quality of the seed was evaluated in accelerated aging tests with four exposure times (24, 48, 72 and 96 h) at 40 °C in the drying oven with three accelerated aging treatments: traditional, with unsaturated saline solution and with saturated saline solution. The microscopic anatomy of the seed was observed with transmission electron microscopy and scanning electron microscopy images, and an imbibition curve was performed. Finally, bromatological tests were used to determine the percentage of total fat, crude fiber, total protein, ash, total sugars and moisture in the mahogany seeds. The results showed differences in physical (moisture content) and physiological (germination and reserve content) parameters associated with storage conditions and time. The germination percentage gradually decreased with increasing storage time, but the reduction was less in seed stored under refrigeration. There were no differences in the microscopic anatomy of the seeds as imbibition time elapsed. The testa showed stomata and intercellular cavities. The rate of seed deterioration increased with exposure time in temperature and water salinity, reducing vigor. Seed storage conditions and storage time determined seed reserve content. The results of this research provide basic knowledge for the management of the species and seed conservation; it is necessary to keep the seeds under refrigerated conditions from the time they are collected. However, it is important that the chemical and physiological results be considered in seed storage methodologies for tropical species.

Keywords: bromatological analysis, *Swietenia macrophylla*, seed quality and anatomy, accelerated aging.

DEDICATORIA

A Dios Por haberme permitido llegar hasta este punto y haberme dado salud para lograr mis objetivos, además de su infinita bondad y amor.

A mi padre Martin, por los ejemplos de perseverancia y constancia que lo caracterizan y que me ha inculcado siempre, por el valor mostrado para salir adelante.

A mis madres Tere y Elsy, por haberme apoyado en todo momento, por sus consejos, sus valores, por la motivación constante que me ha permitido ser una persona de bien.

A mis hermanos Evelin, Martin A. y Erick L., por estar siempre a mi lado y apoyarme en cada decisión tomada, gracias por compartir alegrías y tropiezos de las cuales salimos avante, por su confianza, los amo.

A todos mis familiares y amigos que con sus palabras de aliento me motivan a seguir con mis metas.

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por haberme otorgado la beca para realizar mis estudios de maestría.

Al Colegio de Postgraduados, por permitirme realizar mis estudios de maestría, en especial al Postgrado en Ciencias Forestales, por contribuir en mi formación personal y profesional.

Al Dr. Javier López Upton, por su dirección, apoyo, consejo y confianza para desarrollar el proyecto de investigación.

Al Dr. Saúl Espinosa Zaragoza, por la confianza, consejos y pláticas, por respaldarme en las actividades académicas, además de apoyarme para realizar el presente proyecto de tesis.

Al Dr. J. Jesús Vargas Hernández, por el apoyo, consejo y sus acertadas recomendaciones en la dirección de la investigación.

Al Dr. Arnoldo Wong Villareal, por su apoyo, asesoría y sugerencias en el desarrollo de la tesis.

Al Dr. Marcos Jiménez Casas, por su tiempo, consejo y sugerencias como revisor sinodal.

Al Químico Salvador, por el tiempo y apoyo para el término de este proyecto de tesis en laboratorio.

A los Doctores de los diferentes postgrados del Campus Montecillo, por sus conocimientos, consejos, confianza y formación académica.

A todos mis amigos del COLPOS, por brindarme momentos y experiencias positivas durante mis estudios de maestría, gracias por todo el apoyo.

CONTENIDO

RESUMEN	iii
ABSTRACT	iv
DEDICATORIA	v
AGRADECIMIENTOS	vi
LISTA DE CUADROS	x
LISTA DE FIGURAS	xi
1. INTRODUCCIÓN	1
1.1. Objetivos.....	3
1.1.1. General	3
1.1.2. Específicos	3
1.2. Hipótesis	4
2. REVISIÓN DE LITERATURA	5
2.1. Los bosques tropicales en México.....	5
2.2. Germoplasma forestal.....	5
2.3. Unidades productoras de germoplasma forestal en México.....	7
2.4. Trabajos de diversidad genética en caoba	10
2.5. Calidad de semilla forestal	11
2.5.1. Semillas de Caoba.....	12
2.6. Importancia de la calidad de semilla	12
2.6.1. Calidad física.....	12
2.6.1.1. Contenido de humedad.....	12
2.6.1.2. Tamaño de semilla	13
2.6.1.3. Peso de semilla.....	13
2.6.2. Calidad fisiológica.....	13
2.6.2.1. Germinación.....	13
2.6.2.2. Vigor	14
2.6.2.3. Contenido de reservas	14
2.7. Factores que afectan la calidad fisiológica de semillas forestales.....	16
2.7.1. Edad de la semilla	16
2.7.2. Condiciones de almacenamiento.....	16

2.7.3.	Latencia de la semilla.....	17
2.7.4.	Pérdida de la viabilidad.....	18
2.9.	Descripción de <i>Swietenia macrophylla</i> King.....	19
2.9.1.	Nombres comunes	19
2.9.2.	Taxonomía.....	19
2.9.3.	Botánica y ecología	19
3.	MATERIALES Y MÉTODOS	22
3.1.	Recolecta de material vegetal.....	22
3.2.	Etapas de laboratorio.....	23
3.3.	Caracterización del lote de semillas	23
3.3.1.	Parámetros físicos y fisiológicos de semillas de <i>Swietenia macrophylla</i> King	23
3.3.2.	Imbibición de semillas (IS).	24
3.3.3.	Anatomía de la semilla.....	25
3.3.4.	Calidad fisiológica de la semilla mediante la prueba de envejecimiento acelerado	25
3.4.	Germinación asociada al tipo y tiempo de almacenamiento	26
3.5.	Contenido relativo de reservas en relación con la germinación, el tiempo y tipo de almacenamiento de la semilla.....	26
3.6.	Análisis estadístico	28
4.	RESULTADOS Y DISCUSIÓN	31
4.1	Caracterización del lote de semillas	31
4.1.1	Evaluación de la calidad física y fisiológica de la semilla en laboratorio	31
4.1.2	Curva de imbibición de semilla	36
4.1.3	Anatomía de la semilla.....	38
4.1.4	Calidad fisiológica de la semilla mediante la prueba de envejecimiento acelerado.....	42
4.2	Germinación relacionada con el tiempo y condiciones de almacenamiento	46
4.3	Análisis bromatológico: contenido relativo de reservas por periodo y condiciones de almacenamiento y tiempo de germinación	49

4.3.1	Análisis bromatológico de semillas de caoba relacionado con tiempo y condiciones de almacenamiento	49
4.3.2	Análisis bromatológico de semillas en diferentes momentos de germinación y desarrollo de plántula	52
5	DISCUSIÓN GENERAL	57
6	CONCLUSIONES	61
7	LITERATURA CITADA	62

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1. Número de Unidades Productoras de Germoplasma Forestal-Rodal semillero (UPGF-RS) programas para apoyar su mantenimiento de 2019 a 2024.....	8
Cuadro 2. Número de Unidades Productoras de Germoplasma Forestal-Rodal Semillero (UPGF-RS) programadas para apoyar su mantenimiento de 2019 a 2024 (versión ajustada propuesta).....	8
Cuadro 3. Unidades Productoras de Germoplasma Forestal.	9
Cuadro 4. Características de la madera de <i>Swietenia macrophylla</i> King.....	21
Cuadro 5. Calidad de semilla de <i>Swietenia macrophylla</i> King - UPGF-HSC.	31
Cuadro 6. Datos de semillas por kilogramo de <i>Swietenia macrophylla</i> King en algunas investigaciones reportadas.	32
Cuadro 7. Tamaño promedio de semillas de <i>Swietenia macrophylla</i> King.....	34
Cuadro 8. Porcentaje de germinación de las semillas de <i>Swietenia macrophylla</i> King después de diferentes periodos de envejecimiento acelerado.	43
Cuadro 9. Análisis bromatológico de las semillas de <i>Swietenia macrophylla</i> King en diferentes condiciones y tiempos de almacenamiento.	50
Cuadro 10. Resultado del análisis bromatológico relacionado con el contenido de reservas y proceso de germinación en semillas de <i>Swietenia macrophylla</i> King.	52

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación geográfica de la UPGF-HSC, San Felipe Bacalar, Quintana Roo, México.	22
Figura 2. Vista de la semilla de <i>Swietenia macrophylla</i> King sin ala.	35
Figura 3. Comparación del tamaño de la semilla y embrión de <i>Swietenia macrophylla</i> King.	35
Figura 4. Curva de imbibición de semillas (mL de agua) de <i>Swietenia macrophylla</i> King.	36
Figura 5. Corte anatómico de la semilla de <i>Swietenia macrophylla</i> King a las 0 h (a, c) y 24 h (b, d) de imbibición. he = testa, tg = tegumento y em = embrión (región embrionaria).	39
Figura 6. Corte anatómico transversal en la semilla de <i>Swietenia macrophylla</i> King. he = testa, tg = tegumento y en = endotesta.	40
Figura 7. Células de la exotesta fracturada de semilla de <i>Swietenia macrophylla</i> King.	40
Figura 8. Estoma en la testa de la semilla de <i>Swietenia macrophylla</i> King.	41
Figura 9. Corte anatómico transversal de la semilla de <i>Swietenia macrophylla</i> King. ex = exotesta, mt = mesotesta y en = endotesta.	42
Figura 10. Porcentaje de germinación de semillas de <i>Swietenia macrophylla</i> King almacenadas en dos condiciones de temperatura [refrigeración (6 °C) y ambiente (27 °C)] durante un periodo de 9 meses. Mes 0: dato correspondiente al valor de referencia de la caracterización del lote de semillas.	47
Figura 11. Cambios en el porcentaje de grasa durante el proceso de germinación de semillas de <i>Swietenia macrophylla</i> King, almacenada en condiciones de refrigeración (6 °C) y temperatura ambiente (27 °C). Los datos son valores promedio de semillas almacenadas durante 7, 8 y 9 meses en cada condición. Medias seguidas por la misma letra no difieren entre sí por la prueba de Tukey ($p < 0.05$).	53

1. INTRODUCCIÓN

Los principales ecosistemas que funcionan como reservorio de la diversidad biológica son los forestales, proporcionando servicios y bienes que son esenciales para la supervivencia y bienestar de la humanidad. Estos ecosistemas brindan alimentos, recursos maderables y no maderables; captan el agua que se infiltra al suelo proveniente de la lluvia, alimentando a diferentes cuerpos de agua; ayudan a que los suelos sean fértiles; capturan bióxido de carbono y permiten apreciar la belleza escénica (CONAFOR, 2012).

A pesar de la importancia de los recursos naturales y su diversidad, la superficie de bosques se ha reducido de 4,100 millones de hectáreas, a un poco menos de 4,000 millones de ha en los últimos 25 años, una pérdida de 3.1 %. Entre los períodos 1990-2000 y 2010-2015 la tasa de pérdida neta del área total de bosque se fue ralentizando en más de 50 % (FAO, 2016). En consecuencia, se sigue manteniendo una presión directa sobre las especies tropicales consideradas como maderas preciosas, al ser afectadas por la sobreexplotación, el tráfico ilegal, la deforestación y la fragmentación de los hábitats. Además de esto, la escasez natural de las mismas especies, su lento crecimiento y bajo reclutamiento, las ha categorizado actualmente como altamente vulnerables, en un escenario de peligro de extinción (Cervantes, 2016).

La Familia Meliaceae se encuentra representada por 51 géneros, con aproximadamente 800 especies ampliamente distribuida en los trópicos y subtropicos, aunque en menor presencia en zonas templadas (Gentry, 1996; Muellner *et al.*, 2003; Germán, 2005). Se considera una de las familias con mayor importancia económica y ecológica en los Neotrópicos en los últimos 300 años (Gentry, 1996; Grau, 2000), habitando bosques lluviosos y hasta zonas semidesérticas (Muellner *et al.*, 2003).

En esta familia se encuentran especies maderables conocidas, como las auténticas caobas (*Swietenia* sp.), cedros (*Cedrela* sp.) y otras que poseen características únicas entre las especies tropicales al poseer canales oleíferos; dan resistencia y aroma a la madera, apreciada por los ejidatarios del bosque tropical (León, 1987; Biloni, 1990; Morales, 2009). Los géneros *Swietenia* y *Cedrela* son muy valorados económicamente dentro de los aprovechamientos forestales en países europeos, de América Latina y en el Reino Unido (DNCB, 1997; Brown y Pacheco, 2006). La subfamilia Swietenioideae incluye una de las especies maderables más atractivas del mundo, por

la calidad de su madera (dureza y belleza) y la resistencia al ataque de insectos (Pennington y Styles, 1981). Son árboles de hasta 25 m de altura, con inflorescencias entre 5-12 cm, fruto en cápsula 5-locular ovoide, entre 3-6 cm de diámetro y semillas aladas, corteza con propiedades abortivas y facilitadoras del parto y, de un alto valor ornamental (León y Alain, 1951; Fuentes, 1987; Albert *et al.*, 2002). No obstante, a causa de la explotación intensiva e indiscriminada de tan preciado árbol, las poblaciones naturales de ésta y otras especies tropicales se han reducido en los últimos 50 años (Jiménez, 1999).

La diversidad genética es necesaria para mantener la vitalidad del bosque y protegerlo de plagas y enfermedades forestales. Es la materia prima con la cual los árboles pueden sobrevivir, adaptarse y evolucionar bajo las condiciones ambientales cambiantes (Kolotelo *et al.*, 2001). Además, la variabilidad genética cumple un papel crucial en mantener la biodiversidad biológica forestal, tanto a nivel de especies como del ecosistema.

En los últimos años el interés de estudiar y conservar la variabilidad genética en semillas de caoba tuvo un aumento en relación con la calidad de semilla, germinación y procedencia de regiones nativas, influyendo significativamente en los resultados obtenidos en las plantaciones. Por tal motivo es necesario seleccionar morfológicamente los individuos de las fuentes de germoplasma apropiadas a la distribución potencial de la especie. Además, es fundamental tener en cuenta que tanto la cantidad de semillas como la fecundidad aumentan con las dimensiones de los árboles; ya que árboles con alrededor de 30 cm de diámetro están en capacidad reproductiva (Kometter, 2004; Sánchez *et al.*, 2016).

La pérdida de individuos de las poblaciones de *Swietenia macrophylla* King han despertado especial interés y preocupación por el futuro de tan bondadosa especie y su presencia en el mercado internacional (Grogan y Barreto, 2005). Una de las formas más efectivas de lograr y preservar el germoplasma de *S. macrophylla* de zonas naturales y de promover la reforestación de la misma en busca de conservarla y aprovecharla es mediante el almacenamiento de semillas en condiciones controladas de temperatura, para prolongar por más tiempo su viabilidad y con esto mantener la diversidad genética (Vázquez y Toledo, 1989).

Si bien las características morfológicas de los frutos presentan rasgos relativamente constantes a nivel especie, esto no ocurre de igual forma con la producción de semillas y la capacidad de germinación. Las características y variaciones propias de cada individuo se dan entre y dentro de las fuentes de semilla o procedencias, al estar determinadas tanto por el componente genético y vigor; variables de clima y de suelo en los sitios de distribución y presencia de plagas y enfermedades (Snook *et al.*, 2005).

Otro factor que está relacionado directamente con el almacenamiento, germinación y viabilidad de la semilla, son las reservas energéticas. La calidad y cantidad de sustancias químicas que se encuentran en diferentes tejidos de la semilla o en el embrión mismo (grasas, carbohidratos y proteínas en menor proporción) determinan el éxito del desarrollo del nuevo individuo (Niembro, 2010; Doria, 2010). Sin embargo, actualmente sólo se encuentran disponibles un par de investigaciones orientadas al estudio del contenido bromatológico de semillas forestales, y solo una de ellas en semillas de *S. macrophylla* (Gómez *et al.*, 2006).

Aún no se conocen con más detalle las causas que conllevan a la pérdida de vigor y germinación de las semillas almacenadas, ligadas al deterioro de las sustancias de reserva en las semillas de *S. macrophylla* y para la mayoría de las especies forestales del trópico. Considerando lo anterior, se condujo a la presente investigación para determinar la relación del tiempo y condiciones de almacenamiento con la germinación en semillas de caoba.

1.1. Objetivos

1.1.1. General

Evaluar la calidad física y fisiológica de semillas de *Swietenia macrophylla* King asociados al tiempo de almacenamiento y pérdida de los componentes de reserva en la germinación.

1.1.2. Específicos

- a) Analizar los parámetros físicos y fisiológicos de las semillas de caoba asociados al tipo y tiempo de almacenamiento.
- b) Conocer la estructura anatómica de las semillas asociada al proceso de imbibición.
- c) Evaluar la calidad fisiológica de la semilla mediante la prueba de envejecimiento acelerado.

- d) Identificar las diferencias en el contenido relativo de reservas ligadas al proceso de germinación, tiempo y condiciones de almacenamiento.

1.2. Hipótesis

Objetivo específico a:

H₀: Las variables de calidad física y fisiológica en las semillas de caoba son similares, no hay diferencias entre el tipo y tiempo de almacenamiento.

H_a: Hay diferencias en ciertos parámetros físicos y fisiológicos asociados al tipo y tiempo de almacenamiento.

Objetivo específico b:

H₀: No hay diferencias en la anatomía microscópica de las semillas conforme a los periodos de imbibición ya que la estructura de la semilla se mantiene.

H_a: La estructura anatómica microscópica de las semillas de caoba cambia conforme avanza el tiempo de imbibición, favoreciendo su germinación.

Objetivo específico c:

H₀: Las condiciones drásticas de estrés a las que son sometidas las semillas de caoba no aumentan la tasa de deterioro.

H_a: La tasa de deterioro de las semillas aumenta conforme cambian los tiempos de exposición en temperatura y salinidad del agua, el vigor se pierde.

Objetivo específico d:

H₀: No hay diferencias en el contenido de reservas ligado al tipo y tiempo de almacenamiento.

H_a: El tipo y tiempo de almacenamiento de la semilla determina la cantidad de reservas en las mismas.

2. REVISIÓN DE LITERATURA

2.1. Los bosques tropicales en México

Los bosques tropicales, de acuerdo con la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) son uno de los ecosistemas con mayor riqueza de especies. Son ecosistemas que están constituidos por árboles de más de 30 m de alto, de diversas especies, conservando su follaje todo el año en caso de las perennifolias (SEMARNAT, 2017).

Nuestro país cuenta con bosques tropicales principalmente en el sureste, siendo privilegiado por tan preciados paisajes. En los estados de Chiapas, Tabasco y Campeche, son lugares donde la precipitación es abundante con presencia de árboles majestuosos como la ceiba (*Ceiba pentandra* L.), la caoba (*Swietenia macrophylla* King) y el hule (*Hevea brasiliensis* (Willd. Ex A. Juss.) Müll.Arg.) (SEMARNAT, 2017).

Estos bosques capturan, retienen el agua de lluvia y evitan que corra previniendo de esta forma la erosión. Desempeñan de la misma manera un papel importante en la regulación de los polinizadores, plagas y enfermedades (SEMARNAT, 2017). Se reconocen tres tipos de servicios ecosistémicos que los bosques tropicales proporcionan a las sociedades (MEA, 2003); servicios culturales (Castillo, 2004), servicios de suministro (Naidoo y Ricketts, 2006) y servicios de regulación (IPCC, 2011). Sin embargo, la amenaza constante que sufren estos ecosistemas por el cambio de uso de la tierra para la agricultura, ganadería, la tala ilegal, asentamientos urbanos y la minería son causantes de los disturbios provocados en estos paisajes, dando como resultado una recuperación mucho más lenta en estas zonas e incluso nula (Chazdon, 2008).

La destrucción acelerada de los bosques tropicales es una de las mayores preocupaciones en el ámbito global y nacional desde hace más de tres décadas (Sánchez *et al.*, 2009). Asociadas a la deforestación, la fragmentación, degradación de la cobertura forestal y el cambio climático han contribuido a que en años particularmente secos se pierdan millones de hectáreas de bosques tropicales en pocos meses (Román *et al.*, 2012).

La diversidad genética también es necesaria para mantener la vitalidad del bosque y protegerlo de plagas y enfermedades forestales. De acuerdo a Kolotelo *et al.* (2001) es la forma a través del cual los árboles pueden sobrevivir, adaptarse y evolucionar bajo las condiciones ambientales cambiantes. La variabilidad genética también cumple un papel crucial en mantener la biodiversidad biológica forestal, tanto a nivel de especies como del ecosistema.

2.2. Germoplasma forestal

La demanda de germoplasma forestal de especies tropicales económicamente importantes no se detiene; sin embargo, la disponibilidad de individuos en los bosques naturales ha disminuido drásticamente (Wightman *et al.*, 2006). Esta reducción en la disponibilidad de individuos no es tan difícil de entender, ya que hay muchos factores (naturales y antropogénicos) que converjan en tal situación, desde las políticas públicas para el aprovechamiento de especies tropicales que se encuentran en algún estatus de protección por la NOM-059-SEMARNAT-2001, la mala planificación de recolecta de semillas, la tala selectiva de árboles morfológicamente superiores y la no legal, hasta fenómenos naturales. Se debe reconocer que lo que se selecciona y recolecta en

el bosque tanto tropical o templado determinará el éxito en las actividades de aprovechamiento en plantaciones forestales comerciales, reforestación o conservación de poblaciones de árboles.

La Comisión Nacional Forestal (CONAFOR, 2016) define de manera científica germoplasma forestal como; “*Parte o segmento de la vegetación forestal, capaz de originar un nuevo individuo mediante la reproducción sexual a través de semillas o asexual que incluye estacas, estaquillas, yemas, hijuelos, esquejes, bulbos, meristemos, entre otros*”. Por su parte, el Dr. Javier López Upton (comunicación personal, mayo de 2019) lo define de manera práctica y sencilla; “*Cualquier parte de una planta capaz de generar un nuevo individuo*”.

Dentro de la diversidad de especies tropicales nativas en nuestro país y que brindan la posibilidad de conocer diferentes adaptaciones asociadas, hay dos formas de reproducción que son generales según la especie y proceso evolutivo: reproducción sexual mediante semillas y reproducción asexual, con órganos de reproducción vegetativa. Las semillas hasta hoy en día según los objetivos de investigación o personales, siguen siendo una de las formas más eficientes de dispersión y perpetuación de las especies, además de facilitar un poco más la recolección y conservación de recursos genéticos (Gutiérrez *et al.*, 2015).

Las especies forestales de interés ecológico-económico en su totalidad se encuentran en dos subdivisiones dentro del reino vegetal; gimnospermas y angiospermas. Las gimnospermas son especies donde la semilla se encuentra “desnuda” desprovista de una protección, sin flores verdaderas y con órganos reproductores conocidos como conos o estróbilos. Mientras que las angiospermas, presentan órganos reproductores conocidos como flores verdaderas, convirtiéndose en frutos al llegar a la madurez (Navarro *et al.*, 2003).

La conservación de material genético brinda la posibilidad de tener a disposición especies forestales con un valor ecológico o económico; sin embargo, los rodales *in situ* o *ex situ* no pueden satisfacer todas las necesidades para mantener y disponer de la diversidad biológica de nuestros bosques actuales. Una de las razones importantes del porque estos enfoques de conservación genética no son suficientes es por desmonte de tierras, embalses de agua, insectos e incluso el cambio climático; estos son algunos de los actores principales por los cuáles se están perdiendo poblaciones naturales de especies forestales. El almacenamiento de germoplasma forestal ha figurado en el largo plazo como alternativa con una edad de rotación para conservar diferentes especies tropicales y reducir la pérdida de biodiversidad por la deforestación (Bonner, 1990).

Hasta la fecha, las semillas de especies de plantas se siguen dividiendo “tradicionalmente” en ortodoxas y recalcitrantes (Roberts, 1973), incluyendo al menos cuatro categorías, según sea el grado o nivel propio de cada especie forestal: verdadero ortodoxo, sub-ortodoxo, templado recalcitrante y tropical recalcitrante (Bonner, 1990).

La semilla como germoplasma forestal aparte de las yemas, plántulas y estacas, constituye un papel importante como depositarias de material genético (Cromwell *et al.*, 1996), no solo por ser un óvulo fecundado y maduro, sino porque contiene información genética de los árboles progenitores. La semilla llega a un estado maduro y desarrollado después de haber iniciado el proceso de polinización y fecundación efectiva del óvulo (Niembro, 1985). Esta formación fisiológica de las semillas incluye el desarrollo de embrión, órganos de almacenamiento y cubiertas de las mismas, terminando en la formación del fruto y su subsecuente diseminación (Cromwell *et al.*, 1996).

Las semillas ortodoxas, recalcitrantes e intermedias tienen esa propiedad de acuerdo a la capacidad de desecación que tienen después de la diseminación. Esto les permite tolerar contenidos de humedad de hasta 5 % (ortodoxas) (Farrant *et al.*, 1993), 10 a 12.5 % (intermedias) y entre 15 y 50 % (recalcitrantes) (Vázquez y Toledo, 1989; Black, 2013). Las semillas ortodoxas pueden almacenarse sin problema a temperaturas inferiores a 0 °C durante largos períodos; con las recalcitrantes sucede lo contrario, no resisten el almacenamiento durante largos períodos (Roberts, 1973).

Por otra parte, la variación en los niveles de tolerancia a la deshidratación de las semillas también se atribuye a las características intrínsecas de la planta y condiciones agroclimáticas. Las investigaciones en semillas estarán enfocadas en estas líneas de generación del conocimiento en especies tropicales forestales de importancia económica, ligado al almacenamiento a largo plazo (Fonseca y Freire, 2003). Aún queda mucho por determinar sobre el almacenamiento de semillas recalcitrantes, y a pesar que el esfuerzo y avance existente es importante, los esfuerzos son mínimos considerando la diversidad vegetal que existe y el número de especies que se encuentran en algún estatus de peligro de extinción (Vázquez y Toledo, 1989).

2.3. Unidades productoras de germoplasma forestal en México

El abastecimiento de semilla de los programas de reforestación y plantaciones forestales en México proviene de poblaciones que aún se encuentran dispersas de manera natural en el mejor de los casos o en plantaciones forestales que no presentan manejo o silvicultura. Estos detalles en los últimos años han encaminado a reflexionar lo necesario que es la recolecta de semilla de regiones o zonas con buenos árboles; calidad fenotípica y genotípica, para cumplir con las metas establecidas de reforestación o plantaciones comerciales. Esto ha sido tema de debate ya que mejorando la calidad de semilla desde la recolecta se puede reducir la pérdida de planta por la supervivencia, producción y rendimiento. Con esto también se garantiza el abastecimiento constante de plantas bien adaptadas y genéticamente deseables (Muñoz *et al.*, 2014).

La Comisión Nacional Forestal (CONAFOR) es la encargada de las acciones forestales en el país para salvaguardar y conservar los ecosistemas y especies forestales, y tiene entre sus objetivos garantizar la disponibilidad de semillas que han sido seleccionadas y que proviene de árboles de calidad. La CONAFOR trabaja en el establecimiento de Unidades Productoras de Germoplasma Forestal (UPGF) en rodales naturales, plantaciones o viveros. Los candidatos para estas UPGF son seleccionados por su fenotipo o genotipo, además de identificar la procedencia.

La legislación que rige a las UPGF en México se encuentra en la norma mexicana NMX-AA-169-SCFI-2016 y en el Manual para la identificación y establecimiento de Unidades Productoras de Germoplasma Forestal. En estas metodologías se explican y detallan los procedimientos a realizar para el establecimiento de las antes mencionadas. En esta norma se incluyen siete categorías de UPGF: Rodal Semillero (UPGF-RS), Huerto Semillero Sexual (UPGF-HSS), Huerto Semillero Asexual (UPGF-HSA), Banco Clonal (UPGF-BC), Huerto Semillero Sexual Comprobado Genéticamente (UPGF-HSSCG), Huerto Semillero Asexual Comprobado Genéticamente (UPGF-HSACG) y Banco Clonal Comprobado Genéticamente (UPGF-BCCG). Cada una debe de cumplir con ciertas características técnicas y especificaciones generales (CONAFOR, 2016).

No obstante, con el ajuste de presupuesto en el actual sexenio, el dinero asignado para estos fines determinó el número de UPGF que serán posibles apoyar para cada año fiscal. De 2019 a 2024 programaron apoyar el mantenimiento de solo 100 UPGF (Cuadro 1). Por ello la selección de estas unidades dependió de la importancia y prioridad de la especie, así como el haber finalizado exitosamente la etapa de establecimiento. De 2014 a 2018 la CONAFOR logró el establecimiento de 145 UPGF; sin embargo, al no continuar con los apoyos económicos para el establecimiento de otras UPGF, estarían apoyando las UPGF mencionadas anteriormente para su mantenimiento (SNIGF, 2021).

Cuadro 1. Número de Unidades Productoras de Germoplasma Forestal-Rodal semillero (UPGF-RS) programadas para apoyar su mantenimiento de 2019 a 2024.

Indicador	2019	2020	2021	2022	2023	2024
Número de UPGF-RS apoyadas para su mantenimiento	18	35	18	15	10	4

Fuente: SNIGF, 2021.

Para el 2020 el panorama de apoyos no fue positivo; el número de Unidades Productoras de Germoplasma Forestal-Rodal semillero consideradas para apoyar eran 35 en el país. Sin embargo, debido a otro recorte presupuestal a principio de año, solo les fue factible considerar el apoyo de 4 unidades, reduciendo todavía más la meta referida para el periodo sexenal. La solución con el ajuste económico en 2020 fue apoyar el número de UPGF-RS para su mantenimiento tal como se indica en el cuadro 3. A pesar que no se va alcanzar la meta fijada de especies prioritarias (359) en el actual sexenio, la CONAFOR continúa trabajando en alternativas para la creación y establecimiento de un mayor número de unidades productoras de germoplasma, trayendo beneficios considerables con el solo hecho de estar seleccionadas y puedan ser objeto de apoyos posteriores (SNIGF, 2021).

Cuadro 2. Número de Unidades Productoras de Germoplasma Forestal-Rodal Semillero (UPGF-RS) programadas para apoyar su mantenimiento de 2019 a 2024 (versión ajustada propuesta).

Indicador	2019	2020	2021	2022	2023	2024
Número de UPGF-RS apoyadas para su mantenimiento	18	14	4	5	5	5

Fuente: SNIGF, 2021.

Cuadro 3. Unidades Productoras de Germoplasma Forestal.

Unidades Productoras de Germoplasma Forestal establecidas									
Zacatecas	1	Sinaloa	3	Nayarit	2	Guanajuato	4	B.C.S	3
Yucatán	1	S.L.P.	1	Morelos	5	Durango	8	B.C.	5
Veracruz	9	Quintana Roo	7	Michoacán	10	Colima	1	Aguascalientes	2
Tlaxcala	1	Querétaro	3	México	5	Coahuila	3		
Tamaulipas	4	Puebla	5	Jalisco	3	Chihuahua	15		
Tabasco	4	Oaxaca	7	Hidalgo	7	Chiapas	12		
Sonora	6	N.L.	4	Guerrero	9	Campeche	4		

Fuente: SNIGF, 2021.

Si definimos conservación, la Real Academia Española (2014) lo define como “Acción y efecto de conservar”, es decir, “*Mantener o cuidar de la permanencia o integridad de algo o de alguien*”. Pero esta idea de conservar es sin lugar a dudas tan antigua como la especie humana; desde hace siglos hemos conservado lo que nos es útil y se puede aprovechar (BioRed, 2017), las fuentes semilleras de germoplasma forestal no son la excepción.

Las fuentes semilleras en México actualmente tienen un papel fundamental, ya que al no realizar una selección adecuada se tendrá un impacto negativo en el éxito de los programas objetivo a los que este asociado. La fuente semillera puede ser: bosque natural, es un área donde se recolecta sin hacer diferenciación entre los árboles; rodal semillero, área de bosque natural donde se ha detectado una alta frecuencia de fenotipos deseables desde el punto de vista de la productividad forestal; área semillera que son rodales que han sido manejados con la finalidad de producir rápidamente semillas mejoradas; y huerto semillero que son plantaciones aislada establecidas específicamente para la producción de semillas; los árboles incluidos en el huerto son producto de un proceso de selección, por lo que son fenotípicamente superiores (Márquez, 2007).

En México existe un listado de asesores técnicos que se encargan de brindar la asistencia en el concepto de Certificación Nacional bajo la Norma: NMX-AA-169-SCFI-2016 - Establecimiento de Unidades Productoras y Manejo de Germoplasma Forestal-Especificaciones Técnicas. Actualmente se encuentran dos certificadoras; la Asociación de Normalización y Certificación A.C. (ANCE). Organismo que se encarga de certificar la sustentabilidad de los bosques, así como árboles de navidad y madera aserrada, también capacitación y asistencia técnica nacional e internacional, ubicada en la Ciudad de México; y SIMBIONTE TUERI NATURA S.A. de C.V., empresa ubicada en el Estado de México que brinda servicios a través de la acreditación de normas nacionales e internacionales, relacionadas con el manejo de recursos naturales, medio ambiente, silvicultura, pesca, agricultura, ganadería, petroquímica y recursos naturales no renovables; de

igual manera, está constituida legalmente para participar en procesos de certificación de productos, procesos o servicios con instituciones públicas y privadas .

2.4. Trabajos de diversidad genética en caoba

Swietenia macrophylla es una de las especies maderables tropicales más estudiadas desde un enfoque ecológico, de silvicultura en condiciones experimentales y en bosques naturales (Grogan *et al.*, 2002; Zuidema *et al.*, 2010). Un aspecto importante de conocer la diversidad genética y realizar trabajos en el tema es por la extracción selectiva y el cambio de uso del suelo en las áreas de distribución natural, no solo en nuestro país sino en Mesoamérica. Tan solo la extracción selectiva de los árboles con las mejores características fenotípicas ha resultado en el deterioro de la calidad genética de las poblaciones (Cornelius *et al.*, 2005). En México se ha perdido aproximadamente el 76 % de los bosques tropicales con caoba (Calvo y Rivera, 2000). Sin embargo, se requiere desarrollar más estudios sobre la distribución actual y potencial de la caoba, tanto a nivel local como regional, para contar con información actualizada y más robusta para afianzar los trabajos de conservación genética.

Con el trabajo de Gillies *et al.* (1999) se daba inicio a las investigaciones de diversidad genética en caoba en busca de determinar la diversidad entre las poblaciones de Mesoamérica (Novick *et al.*, 2003). Encontraron que las poblaciones que se encuentran en México son grupos únicos y diferentes al resto de las poblaciones que analizaron. De la misma forma, puntualizaron que el 80 % de la diversidad genética encontrada se encontró dentro de las poblaciones. La diferenciación genética de las poblaciones mexicanas puede estar asociada a la ubicación geográfica al encontrarse en el límite norte de su distribución. Al considerarse como poblaciones periféricas, se mantiene la idea que presentan un mayor intervalo de aislamiento y menor flujo genético respecto a las poblaciones que se encuentran más al centro de su distribución natural (Eckstein *et al.*, 2006).

Sin embargo, la extracción y tala no legal de árboles de caoba disminuye significativamente su diversidad, al igual que en otras especies. Por lo anterior, es un tema controversial el efecto que tiene la extracción selectiva sobre la diversidad genética. Algunos autores han investigado el tema de extracción selectiva y los resultados son diversos, tanto a favor como en contra de dicha idea. Lo cierto es que hay una presión de corta de individuos fenotípicamente superiores que a la larga puede llegar a estar en algún estatus de protección al no haber una planificación de aprovechamiento sin tener muchas restricciones (Lemes *et al.*, 2002; Novick *et al.*, 2003; Cornelius *et al.*, 2005; André *et al.*, 2008).

Alcalá *et al.* (2014) señalaron al estudiar cuatro poblaciones en el sur de México que entre poblaciones hay una diferencia genética marcada y que esta incrementa conforme la altitud, pero no reportaron aislamiento en las poblaciones. Así mismo, Degen *et al.* (2013) publicaron que existe una fuerte diferenciación genética con una clara correlación entre las distancias genética y espacial en 31 poblaciones de Centro y Sudamérica investigadas. La variabilidad genética dentro y entre las procedencias de Centroamérica y México muestra una diferencia evidente, diferencia resultante de la ubicación geográfica; longitudinal y periférica, permitiendo una selección debido a la variabilidad, favorables para fines de adaptación y mejoramiento genético (Ramírez *et al.*, 2012).

Sin embargo, las actividades antropogénicas han disminuido el tamaño de las poblaciones naturales de caoba en México y Sudamérica, lo que genera claros de vegetación y fragmentos de poblaciones aisladas que actualmente podrían encontrarse en proceso de extinción. Tan solo en nuestro país, las poblaciones de *S. macrophylla* contienen bajos niveles de variación. Estos cambios de variabilidad genética están relacionados con cambios climáticos y las actividades históricas y actuales de deforestación (Trujillo *et al.*, 2013).

Otros de los estudios que se realizaron con tan importante especie tropical están ligados con niveles de variación intra e inter-poblacional, al buscar entender como las poblaciones han evolucionado y permanecen en su área de distribución a pesar de la presión económica que la demanda como madera preciosa (Céspedes *et al.*, 2003; Lemes *et al.*, 2010). Dentro de los marcadores moleculares que se han utilizado se encuentran los RAPDs (Gillies *et al.*, 1999), microsatélites nucleares, SSRn (Céspedes *et al.*, 2003; Lowe *et al.*, 2003; Degen *et al.*, 2013 y microsatélites de cloroplasto, SSRcp (Lemes *et al.*, 2010).

2.5. Calidad de semilla forestal

La calidad de semilla forestal en los últimos años ha sido un elemento muy importante a considerar en las actividades de plantaciones forestales e incluso, para reforestación. Sin embargo, es esencial tener en cuenta que la producción de semillas es variable en cada región, año y árboles de las diferentes especies de interés. Los años semilleros, donde hay mayor éxito reproductivo, se van dando de forma general, alternado un año pocos frutos y el siguiente año mayor número de frutos, pero los factores que determinan tal proceso están poco entendidas probablemente porque son muchas y variadas causas que pueden estar actuando en el ciclo reproductivo de la especie (Márquez, 2007).

Por ello y, a pesar de haber escasos estudios sobre el ciclo de reproducción de algunas especies, es importante contar con tal información al planear la recolecta de germoplasma forestal para garantizar el éxito y la meta de obtención de semillas. Algunos resultados mencionan que hay mucha variación entre individuos y entre años cuando de producción de frutos se habla, encontrado que árboles mayores a 75 cm de DAP mantienen una mejor producción de semillas (Cámara, 2005; Grogan y Galvão, 2006; Cámara y Kelty, 2009).

Hay poca evidencia en caoba que las semillas sufran depredación antes de abrir el fruto y comenzar la dispersión de las mismas. No obstante, se ha observado daños a frutos y semillas por mordidas de algunas aves como loros, microorganismos patógenos e insectos (Grogan y Galvão, 2006; Norghauer *et al.*, 2006). Mientras que, después de la dispersión, algunas especies de tlacuache (*Didelphys spp.*, *Philander oposum*) y tejón (*Nasua narica*) consumen y distribuyen las semillas de caoba (Synnott, 2009). De igual manera, Gutiérrez *et al.* (2011) y Alcalá (2011), encontraron que los frutos de Caoba son consumidos por loros y tucanes, y al caer el suelo son atacadas por hormigas, roedores, larvas de insectos y hongos. Por su parte, Synnott (2009) también plantea que *Ortalis vetula* Wagler (chachalaca), *Meleagris ocellata* Cuvier (pavo de monte) y *Crax rubra* Linnaeus (hocofaisán) son posibles depredadores de semillas de caoba en el suelo.

2.5.1. Semillas de Caoba

Niembro (2010) menciona que las semillas son abultadas en la base y con propiedad samaroide, es decir, un tipo de semillas en el que se desarrolla un ala aplanada con tejido fibroso y papiráceo dando una longitud total de semilla de 7 a 12 cm y de 2 a 2.5 cm de ancho. El color de testa es ligeramente tenue de pardo a rojo, opaca, con una textura suave a esponjosa, manteniendo internamente numerosas bolsas de aire y con una consistencia cartácea. La testa comienza a extenderse hacia el ápice mediante un ala lateral delgada y muy frágil al resultar del exostoma del rafe que está sobrecrecido. El tegumento está unido al embrión de color crema o blanco, granular y opaco. Mientras que el hilo está al final de las alas unidos interiormente. Son semillas ortodoxas y se considera que pueden estar almacenadas a 3-12 % de humedad de 3 a 6 °C dentro de bolsas plásticas bien herméticas y dentro de botes plásticos herméticos hasta 4 años perdiendo la viabilidad de forma considerable (De La Cruz y Mendizábal, 2004; Cabrera, 2006). En promedio hay 1, 800 a 2, 500 semillas en un kg, con un porcentaje de germinación de 80 al 95 % (Cabrera, 2006). Se puede utilizar la parte baja de un refrigerador para almacenar este tipo de semilla (De La Cruz y Mendizábal, 2004; Cabrera, 2006).

2.6. Importancia de la calidad de semilla

Las semillas son estructuras importantes a través de la cual una especie espermatofita puede continuar existiendo, adaptarse y evolucionar. Por ello, el proceso de germinación y crecimiento de semillas embrionarias cumplen un papel fundamental en la perpetuación de una especie. Sin embargo, al llegar a su estado de madurez comienza a disminuir su calidad al comenzar los procesos químicos y fisiológicos propios de la semilla llegando a perder su capacidad germinativa después de periodos cortos o largos según el grado o nivel recalcitrante y ortodoxo propios de cada especie. Es así como las semillas que no germinan de manera inmediata, pueden llegar a estar en latencia o tener baja viabilidad si las condiciones de germinación no son las apropiadas en ese momento (CATIE, 1996).

2.6.1. Calidad física

El análisis de calidad física permite evaluar de manera práctica la calidad de un lote de al analizar la pureza de las mismas; semillas dañadas, semillas buenas, material inerte presentes en la muestra, además del contenido de humedad, tamaño y peso de semilla (Papalotla, 2002).

2.6.1.1. Contenido de humedad

El contenido de humedad en las semillas ortodoxas y recalcitrantes es muy importante para determinar la longevidad de las mismas durante su almacenamiento. Al reducir el contenido de humedad se reduce la respiración y con ello se controla, deteniendo al mínimo, el envejecimiento de la semilla, prolongando su viabilidad (Holmes y Buszewicz, 1958). Caso contrario, con mayor contenido de humedad en la semilla y el ambiente, la semilla recupera su metabolismo para rehidratar sus tejidos y comenzar a germinar como primer paso para formar un nuevo individuo (Ramón y Mendoza, 2002).

2.6.1.2. Tamaño de semilla

El tamaño de la semilla es un indicador de calidad fisiológica de diversas especies. Esto se debe a que durante la germinación y desarrollo inicial se ha observado que depende de la cantidad de reservas, tamaño del embrión, contenido de proteínas y eficiencia enzimática que ayudan a un mejor crecimiento (Chan y Moreno, 1992). La semilla de mayor tamaño produce raíces más grandes en comparación con las pequeñas, y se aprecian plantas más vigorosas aunque sean plantas de la misma variedad o árbol. La germinación y emergencia también es mejor con semillas grandes que de talla pequeña; se reduce el porcentaje de germinación conforme la semilla es más pequeña (Perry, 1980; Corral, 1985).

2.6.1.3. Peso de semilla

El peso de semilla es otro factor importante que está correlacionado con el tamaño de semilla, llegándose a separar después de una selección manual o mecánica según su tamaño y peso. La capacidad germinativa y el vigor de las plantas también dependen del peso de las semillas, ya que las semillas que presentan tamaños más grandes y pesadas suelen producir plantas de mejor vigorosidad (Añazco, 2000).

2.6.2. Calidad fisiológica

La calidad fisiológica de las semillas es un componente importante en la producción de plantas, ya que los principales atributos involucrados en esta parte son la capacidad germinativa y el vigor. Ambos componentes alcanzan un mayor nivel de eficiencia cuando la semilla se encuentra en un estado de madurez fisiológica. Sin embargo, es en este punto cuando comienza el proceso de deterioro de la semilla de forma irreversible hasta perder la capacidad germinativa. El vigor de semillas se refiere al potencial biológico propio de la semilla que favorece a su establecimiento rápido y homogéneo aún en condiciones desfavorables en campo. Mientras que la germinación es el proceso fisiológico a través del cual emergen y se desarrollan a partir del embrión a aquellas estructuras esenciales para las etapas subsecuentes bajo condiciones favorables para la planta (Hernández *et al.*, 2010).

2.6.2.1. Germinación

Durante el proceso de germinación se llevan a cabo procesos metabólicos que están ligados entre sí, la respiración y la movilización de las sustancias de reserva. Por su parte, la respiración está estructurada en tres rutas respiratorias; glucólisis, ciclo de las pentosas fosfato y ciclo de Krebs. Así pues, el objetivo final del proceso respiratorio es la formación de ATP y pirimidín nucleótidos necesarios durante la actividad metabólica en la germinación (Melgoza *et al.*, 2003).

Papalotla (2002) describe que la germinación y la emergencia permiten dar origen a las estructuras esenciales del embrión, siendo éstas las encargadas de dar pauta para el desarrollo de una plántula normal con las condiciones climáticas adecuadas. Otros autores concuerdan que la germinación es una serie de etapas que activan la reanudación de actividades que involucran al embrión y las estructuras esenciales provenientes del mismo; es decir, las actividades fisiológicas del embrión mediante reacciones metabólicas después de la imbibición de la semilla (Peretti, 1994; Copeland y McDonald, 2001). Las pruebas para analizar el porcentaje de germinación son sencillas y permiten conocer la calidad de las semillas, así como su viabilidad. Una de las pruebas prácticas

aceptadas por la International Seed Testing Association para analizar el porcentaje de germinación es mediante el análisis de la “prueba de papel o prueba del taco” (ISTA, 2005).

2.6.2.2. Vigor

El vigor de la semilla es fundamental y determinante en su longevidad durante el almacenamiento, incluso con la capacidad de emerger bajo condiciones de campo no buenas. Por lo tanto, a mayor vigor hay una mayor probabilidad de que se pueda almacenar por más tiempo la semilla (Sánchez *et al.*, 1999; Soriano y González, 2003).

Delouche y Caldwell (1971) puntualizan que la prueba de germinación no permite evaluar la calidad fisiológica de la semilla a pesar de ser la más común y aceptada, ya que consideran que es no es la correcta o idónea para conocer el potencial cuando se establece en campo. Por esta razón, surge el concepto de vigor de semilla; propiedades de la semilla que permiten expresar su potencial en una emergencia rápida y homogénea en condiciones diferentes en campo y diferente escala (AOSA, 1983). O bien, el cúmulo de propiedades que manifiestan las semillas durante la etapa de germinación y emergencia de la radícula y vástago (Perry, 1980; ISTA, 2005).

La constitución genética de cada individuo determina que tanta variabilidad se pueda encontrar en el vigor de las semillas de una condición ambiental a otra durante el desarrollo fisiológico, condiciones de almacenamiento en un momento dado (Copeland y McDonald, 2001), así como también, la nutrición del árbol, estado de madurez de la semilla, tamaño, peso, daño físico, deterioro, envejecimiento y patógenos (Moreno, 1984).

En tal sentido, el objetivo principal del análisis de vigor de un lote de semillas es determinar y diferenciar los lotes que tiene mayor o menor vigor, ya que con el vigor aumenta la tolerancia a condiciones adversas (Carambula, 1984; Moreno, 1984). Las semillas que presentan un buen desarrollo se consideran de vigor alto, y las que presentan una condición diferente a la anterior son consideradas de vigor bajo (Salinas *et al.*, 2001; ISTA, 2005).

De este modo, se ha buscado contextualizar el concepto de vigor, llegando a mencionar que este se basa en el comportamiento físico o fisiológico en la semilla, incluyendo cambios bioquímicos, tasa y uniformidad en la germinación así como en el crecimiento de las plantas y capacidad de emergencia en condiciones de estrés (Bennett, 2002; Taiz y Zeiger, 2006). Por otra parte, la constitución genética de la semilla es un factor importante en el comportamiento del vigor, al igual que las condiciones ambientales de recolecta, fitosanitarias y de campo que pueden estar influyendo a la hora de evaluar este parámetro de calidad de semilla (Copeland y McDonald, 2001).

2.6.2.3. Contenido de reservas

Las semillas presentan o mantienen porcentajes de viabilidad al conservarse en almacenamiento según estén clasificadas en ortodoxas o recalcitrantes. Las semillas ortodoxas pueden almacenarse a bajas temperaturas previa deshidratación, lo que resulta relativamente sencillo y es una manera de poder conservar semillas forestales por un tiempo prolongado. Sin embargo, las semillas recalcitrantes tienen un manejo un poco más complejo, no sobreviven por mucho tiempo a los tratamientos que se utilizan en semillas ortodoxas. Por tal motivo, es muy importante conocer la estructura y fisiología de las semillas recalcitrante para poder buscar alternativas de almacenamiento por un intervalo de tiempo mayor (Vázquez y Toledo, 1989).

No hay muchos trabajos en el área forestal relacionados con la composición química de las semillas de especies tropicales ni templadas. Si bien hay trabajos que tratan la parte de calidad de semilla, no hay muchos que relacionen la parte de contenido de reservas con la estructura misma de la semilla. Hay diferentes estructuras de semillas que ayudan a prolongar o no la longevidad. Por ejemplo, en los cereales se puede encontrar una estructura llamada gluma, la cual ayuda a prolongar la vida de la semilla. Mientras que las cáscaras o aristas mantienen protegida a la semilla mediante una acción inhibitoria del ataque o desarrollo de hongos cuando se encuentran almacenadas. Es por esta razón que la estructura y composición química de las semillas son factores que afectan el tiempo que puedan permanecer en almacenamiento. De este modo, se tienen registros que las semillas que son ricas en aceites y proteínas son más susceptibles al deterioro que las semillas ricas en carbohidratos (Sánchez *et al.*, 2009).

Durante la deshidratación de las semillas ocurre una serie de mecanismos propios de adaptación que permiten que la semilla sobreviva a la pérdida de agua; esto es posible debido a que se previene el deterioro celular. En semillas ortodoxas, la madurez y la tolerancia a la deshidratación pueden estar relacionadas con la acumulación celular de sacáridos y de la misma manera, otras soluciones que son compatibles con tal efecto. Sin embargo, esto aún no ha sido corroborado (Hoekstra *et al.*, 1994). Buitink *et al.* (2000) mencionan que los disacáridos (trehalosa y sacarosa) y oligosacáridos (rafinosa) están implicados en la estabilización de las membranas, así como en la formación de vidrios (vitrificación) en las células de las semillas durante el proceso de secado o deshidratación (Sun, 1999). Al haber altas concentraciones de oligosacáridos por una parte y, formación de la etapa vítrea viscosa por otra, se demora la cristalización de solutos inhibiendo la movilidad molecular y con esto se restringen las reacciones bioquímicas (Koster, 1991). Por lo que, la inmovilidad molecular es una parte importante ya que a partir de éste es que se previene el deterioro de las estructuras macromoleculares durante la deshidratación. Los azúcares son otra reserva que puede contribuir a estabilizar las estructuras de las proteínas en la membrana (Crowe *et al.*, 1998).

Por otro lado, Leprince *et al.* (1993) documentaron que hay una dependencia de tolerancia a la deshidratación en semillas recalcitrantes cuando se encuentran bajo una concentración de azúcares solubles. Además, la sensibilidad a la deshidratación que tienen este tipo de semillas se puede explicar en primera instancia por el déficit de algunos oligosacáridos en los tejidos de la semilla, en especial en el eje embrionario (Kermode y Finch, 2002). Análisis directos sugieren que el déficit de oligosacáridos no necesariamente ocurre en todas las semillas recalcitrantes (Farnsworth, 2000). No obstante, la sensibilidad a la deshidratación no puede ser causada necesariamente por ausencia de bajas concentraciones de azúcares (Hoekstra *et al.*, 1994), así como la vitrificación por sí sola es incapaz de proteger las semillas contra la deshidratación (Sun, 1999). Nkang (2002) sugiere la existencia de azúcares desconocidos en las semillas de árboles tropicales, los cuales pueden ayudar a explicar los mecanismos de recalcitrancia en estas especies. Al mismo tiempo, otro aspecto importante a considerar es que el metabolismo de carbohidratos en semillas de especies tropicales forestales ha sido poco estudiado.

2.7. Factores que afectan la calidad fisiológica de semillas forestales

2.7.1. Edad de la semilla

La edad de las semillas antes y después de su recolecta es muy importante a tener en consideración para su utilización. Cuando las semillas se encuentran fisiológicamente maduras, alcanzan su máximo nivel de calidad para poder disponer de ellas. La calidad de las mismas se traduce en atributos como el tamaño, peso, germinación y vigor. Por lo que es importante tener en consideración que estén llenas, sanas y maduras para tener un mayor éxito al almacenarlas, caso contrario si se almacenan cuando no alcanzan la totalidad de madurez (Sánchez *et al.*, 1999). Con el aumento de la edad de la semilla, la calidad y tasa de deterioro disminuye, condicionada de igual manera por las condiciones ambientales del almacenamiento, así como el tiempo que duran ahí. Uno de los componentes que se pierde de la calidad de semilla al presentar un mayor deterioro es el vigor, posteriormente la germinación y la muerte de las semillas (Ferguson, 1995).

Sin embargo, aunque la semilla esté madura desde el punto de vista morfológico y fisiológico aún puede presentar problemas para germinar porque necesitan experimentar otros factores o transformaciones fisiológicas para poder estar listas. Por ello la importancia de recolectar antes o después de que la semilla ha madurado o no en el árbol. Hay semillas que maduran sobre la misma planta, mientras que otras especies diseminan sus semillas antes de que alcancen ese estado fisiológico (Alzugaray *et al.*, 2007).

2.7.2. Condiciones de almacenamiento

El almacenamiento de germoplasma forestal, en especial las semillas, es una práctica fundamental en la conservación y actividades de producción de una especie. El almacenamiento de semillas ortodoxas presenta un mejor éxito y mayores posibilidades en un intervalo de tiempo mucho mayor que el de semillas recalcitrantes. Es preocupante este panorama para las semillas recalcitrantes, pues no solo implica el no disponer de semilla de una especie sino el conservarla si llegara a suceder una catástrofe natural y se requiera su reintroducción al ecosistema. Es importante que las investigaciones se centren de igual forma en profundizar el conocimiento biológico de las semillas para buscar respuestas de las condiciones adecuadas de almacenamiento que permitan conservar la viabilidad por un largo tiempo (Vázquez y Toledo, 1989).

Las condiciones de almacenamiento determinan la viabilidad de las semillas en el tiempo. La viabilidad se puede conservar siempre y cuando las condiciones de almacenamiento permiten reducir la respiración y otros procesos metabólicos en la semilla sin dañar al embrión. Contrario a esto, el deterioro y la viabilidad de la semilla se ve afectada por factores como el contenido de humedad, la temperatura y condiciones ambientales del almacenamiento, siendo los últimos, los más importantes y que influyen de manera directa en la calidad de la semilla (Cordero y Oliveros, 1983). Es necesario considerar la temperatura de almacenamiento para cada especie; la longevidad de la semilla se incrementa de manera considerable al disminuir la temperatura. De igual manera, la humedad relativa baja favorece el almacenamiento al permitir que las semillas puedan llegar a mantener un equilibrio higroscópico, manteniendo una actividad metabólica menor y por tanto un mayor potencial de almacenamiento (Palma *et al.*, 2000).

El proceso de secado llega a ser perjudicial para las semillas cuando las especies poseen altos contenido de humedad, al dañar al embrión, por lo que las posibilidades de almacenamiento son menores. Debido a esto, es posible tener algunas alternativas de uso de técnicas de ultracongelación combinadas con el uso de crioprotectores o algunos otros métodos semejantes que permitan conservar las semillas de una especie. La temperatura también presenta una correlación negativa con la conservación de las semillas, cuanto más baja es la temperatura, tanto menor es la tasa de respiración, y por ello tanto más prolongada la vida de la semilla almacenada (Vázquez y Toledo, 1989; FAO, 1991).

Es posible que se presenten cambios genéticos durante el tiempo que permanecen en almacenamiento las semillas (Roos, 1982). Sin embargo, aún no hay evidencia que señalen que daños genéticos como los cromosómicos reportados en *Fraxinus americana* L. (Villiers, 1974) y *Pinus sylvestris* L. (Simak, 1966) se transmitan a la próxima generación (Roos, 1982).

2.7.3. Latencia de la semilla

Uno de los factores que afectan a la semilla es el estado de latencia, provocado por mecanismos físicos y fisiológicos propios en la semilla (Copeland y McDonald, 2001), dados por cambios fisiológicos y químicos previos en el embrión (Carambula, 1984). Es decir, que por razones o factores inherentes al desarrollo morfológico, composición y estructura de la semilla, suceden mecanismos fisiológicos que inhiben el proceso de germinación (Baskin y Baskin, 2014).

La latencia en las semillas está considerada como uno de los factores importantes que condiciona la propagación de las plantas en vivero o durante su domesticación (Baskin y Baskin, 2014; Kildisheva *et al.*, 2019). Esta característica adaptativa (latencia) se encuentra en cerca del 70 % de las semillas (Baskin y Baskin, 2014), pero existe poca información con respecto a las plantas silvestres y en particular, a las que se encuentran en ecosistemas tropicales (Dayrell *et al.*, 2016; Sánchez *et al.*, 2018).

Vieira *et al.* (1998) y Baskin y Baskin (2014) clasifican la latencia de las semillas en 5 tipos: 1) latencia a física, la cual se manifiesta al final de las pruebas de germinación, algunas semillas no se modifican en volumen y dureza; 2) latencia química, donde sustancias inhibitoras que se encuentran en la cubierta de las semillas bloquean el proceso de germinación; 3) latencia mecánica, donde la testa y el endospermo oponen resistencia mecánica al desarrollo del embrión; 4) latencia fisiológica, el embrión sufre un bloqueo metabólico por la baja permeabilidad de la cubierta a los gases, la baja actividad enzimática, producción de coenzimas y ácidos nucleicos, obstruyendo el crecimiento del embrión al no permitir que atravesase la cubierta; y 5) latencia morfológica, ocasionada por la presencia de embriones rudimentarios, es decir, embriones que no se han desarrollado completamente.

Por consiguiente, siempre y cuando se tengan las condiciones óptimas de establecimiento de plántulas, la latencia en las semillas permitirá evadir toda incertidumbre o condiciones adversas del ambiente condicionando el tiempo de germinación. Esta característica o factor se encuentra bajo presión de selección natural en busca de asegurar la máxima adecuación biológica de las especies, minimizando con esto los riesgos ambientales impredecibles (Willis *et al.*, 2014; Huang *et al.*, 2016).

2.7.4. Pérdida de la viabilidad

La viabilidad de la semilla se define como el periodo de tiempo que ésta conserva su capacidad para germinar. Este intervalo de tiempo es muy variable y depende del tipo de semilla, así como de las características de almacenamiento. Puede haber semillas que germinen todavía después de decenas o centenas de años en almacenamiento, con una cubierta seminal dura, como por ejemplo el caso de las leguminosas. Las semillas que mantienen su viabilidad por más tiempo son semillas que mantienen un metabolismo menos activo. Caso contrario, la semilla produce una serie de sustancias tóxicas que, al irse acumulando, dañan al embrión llegando al punto de ser letal. Una alternativa para bajar el metabolismo es almacenarlas a baja temperatura (Alzugaray *et al.*, 2007).

2.8. Prueba de envejecimiento acelerado en semillas

La disponibilidad de semilla de buena calidad es importante en las actividades que se realizan en el área forestal. Sin embargo, la calidad de semilla se ve afectada conforme transcurre el tiempo de almacenamiento (Salinas *et al.*, 2001); las semillas muestran su máximo potencial de germinación y vigor durante la etapa de madurez fisiológica. Después de esto, la calidad de la semilla comienza a reducir por los procesos naturales de deterioro propios de cada especie (Krzyzanowski *et al.*, 2008). Entre los factores que son determinantes en el envejecimiento de la semilla se encuentran los de tipo ambiental (Trawatha *et al.*, 1995) y otros de índole artificial inducidos durante la cosecha, el almacenamiento y durante la siembra (Tekrony, 1995).

Powell (1995) menciona que la prueba de envejecimiento acelerado permite distinguir el vigor de semillas que están sufriendo una disminución en su supervivencia, al ser sometidas a niveles de deterioro intensos por el aumento de humedad y temperatura. En el área de la agronomía, el vigor de semillas cultivadas, se evalúa mediante el ensayo de envejecimiento acelerado, ya que es uno de los métodos más perceptivos, eficientes y mejor utilizados (Barros y Filho, 2003; Salazar *et al.*, 2006; Vashisth, 2009; Durán *et al.*, 2011; Fontana *et al.*, 2016).

La prueba de envejecimiento acelerado “tradicional”, es la más utilizada para evaluar el vigor de semillas cultivadas; se utiliza agua destilada contenida en vasos de precipitado de cristal, la semilla se deposita en una capa de tela suspendida sin tocar el agua dentro del vaso de precipitado y finalmente, se tapa con plástico transparente ligero para ser colocado en los tratamientos de tiempo, humedad y temperatura correspondientes. Esto permite observar diferencias en el potencial fisiológico entre lotes de semillas (Marcos-Filho, 2005). Sin embargo, durante la prueba de envejecimiento, la absorción de agua por semillas al estar en un ambiente con humedad relativa saturada, puede interferir en la interpretación de los resultados del ensayo (Marcos, 2005), por tal razón, se han investigado alternativas para la realización de esta prueba, entre las opciones aplicadas, se encuentra la sustitución de agua por soluciones salinas; el objetivo es controlar el proceso de deterioro sin reducir la sensibilidad del análisis (Pedroso *et al.*, 2010).

El proceso de envejecimiento acelerado, implica una serie hipotética de sucesos fisiológicos y bioquímicos (Marcos y Mc Donald, 1998) relacionados con la degradación de membranas celulares, reducción de la respiración y biosíntesis, traduciéndose en una pérdida de la germinación, disminución en la tasa de crecimiento y desarrollo, menor uniformidad en la emergencia en campo, mayor sensibilidad a estrés ambiental y finalmente, importantes pérdidas

en el poder germinativo, (Delouche y Baskin, 1973) alterando la calidad de la semilla (Lin, 1990; Kalpana y Madhara Rao, 1995).

2.9. Descripción de *Swietenia macrophylla* King

2.9.1. Nombres comunes

López (2008) y Salazar *et al.* (2000) mencionan que en América Central, México y Colombia, a *S. macrophylla* se le conoce como caoba de Petén, caoba, caoba de hoja grande, caoba del sur, caoba del Atlántico y Mahogany en Honduras.

2.9.2. Taxonomía

Krisnawati *et al.* (2011) y el IPNI (2020) describen la taxonomía de *S. macrophylla* King como:

- Nombre botánico: *Swietenia macrophylla* King
- Familia: Meliaceae
- Subfamilia: Swietenioideae
- Sinónimos: *Swietenia belizensis* Lundell, *Swietenia candollei* Pittier, *Swietenia krukovii* Gleason, *Swietenia macrophylla* King var. *marabaensis* Ledoux et Lobato, *Swietenia tessmannii* Harms.

2.9.3. Botánica y ecología

Caoba real (*Swietenia macrophylla* King) es un árbol tropical de hoja caduca con alturas frecuentes de más de 30 m de copa en forma de paraguas, alcanza diámetros a la altura del pecho (DAP) de 2.5 a 3.5 m. En condiciones óptimas alcanza una altura máxima de 70 m y un DAP de hasta 3.5 m (Vester y Navarro, 2007). Sin embargo, por la tala inmoderada, en la actualidad es difícil encontrar individuos con estas tallas en las poblaciones naturales (Schmidt y Jøker, 2000). El fuste es recto y de forma cilíndrica, con espolones definidos y desarrollados ligeramente estirado. Los ejemplares jóvenes presentan una corona estrecha en comparación con los más viejos, estos tienen la corona más densa y ramificada con corteza externa escamosa, surcado longitudinalmente de color gris parduzco a pardo rojizo. Las hojas generalmente son paripinnadas pero a veces se encuentran imparipinnadas, tienen de 12 a 45 cm de largo compuestas de 3 a 6 pares de lanceolados u ovados, folíolos asimétricos; 5 a 12 cm de largo y de 2 a 5 cm de ancho, margen completo y ápice agudo (Schmidt y Jøker 2000; Cordero y Boshier, 2003; Niembro, 2010).

Caoba es una especie monoica con flores unisexuales (0.5 a 1.0 cm de longitud) y grandes inflorescencias ramificadas que incluyen ambos sexos. Frutos en capsula, ya sea oblonga u ovoide de 11.6 a 38.7 cm de longitud y 6.7 a 12.0 cm de diámetro. Los frutos contienen entre 22 y 71 semillas desarrolladas de color marrón claro, fruto gris (Chavelas, 2004; Gouvêa *et al.*, 2008). Las semillas son dispersadas por el viento hasta una distancia de 60 m, principalmente, en dirección norte-sur (Rodríguez *et al.*, 1994; Gullison *et al.*, 1996). Por su parte, Cámara y Kelty (2009) reportaron que dentro de la selva los árboles con diámetro ≥ 75 cm pueden dispersar sus semillas a una distancia de 30 m, mientras que en menores dimensiones, las semillas se dispersan hasta una distancia de 22 m. Grogan y Loveless (2013) encontraron que en bosques tropicales de Brasil, la floración de esta especie se lleva a cabo en árboles que tiene desde 14 cm de DAP, pero la floración se presenta de manera anual sólo en individuos con DAP > 30 cm. La producción y formación de

frutos suele comenzar cuando los árboles presentan un DAP de 20 a 30 cm y cuando la copa recibe plena luz o alcanza el dosel (Synnott, 2009). Los frutos se forman en un periodo de 10 a 12 meses y maduran durante la época de secas (febrero-abril en Quintana Roo) (Pennington y Sarukhán, 2005).

La caoba es una especie que crece en los bosques neotropicales húmedos y secos del mundo de manera emergente, en diferentes condiciones de climas y suelos (Grogan *et al.*, 2002). Su área de distribución a nivel mundial está desde México hasta Brasil y Bolivia con un área alrededor de los 8, 000 km de longitud (Figueroa, 1994) e intervalo altitudinal entre los 0 a 1, 400 m. En toda su área de distribución es conocida como una especie de importancia económica por las características de madera, además de su facilidad al trabajarla artesanalmente. A pesar de esto, las poblaciones naturales de esta especie han sido selectivamente extraídas durante los últimos 300 años. Por ello, desde 2003 ha sido incluida en el apéndice II de CITES (Grogan y Barreto, 2005; Mejía *et al.*, 2008; Newton, 2008; Verwer *et al.*, 2008).

De acuerdo con Pennington y Styles (1981), el género *Swietenia* Jacq. incluye tres especies: *S. macrophylla* King, se distribuye desde Veracruz y la Península de Yucatán, por el lado este de América Central hasta Brasil y Bolivia; *S. humilis* Zucc. presenta una distribución natural en el oeste de América Central, a través de una franja estrecha a lo largo de la costa del Pacífico desde Sinaloa y Durango, en México, hasta Costa Rica; y *S. mahogany* (L.) Jacq., nativa del sur de Florida y las Antillas Mayores.

2.9.3.1. Distribución geográfica

Una de las bondades de esta especie es que puede adaptarse a diferentes condiciones de sitio, por tal motivo, ha sido plantada a nivel mundial tanto en plantaciones cerradas como en campo abierto, áreas deforestadas y tierras agrícolas. Naturalmente la caoba crece desde México, Centro América, Panamá, Venezuela, Brasil, La Amazonia, Ecuador hasta Perú. Encontrándose cerca de la extinción comercial en Bolivia; disminuyendo en México, Belice y Brasil; y en severa disminución en Guatemala, Perú, Nicaragua y Honduras (Navarro, 1999; Lugo, 2005; García, 2006).

Dentro de su área de distribución natural, tolera una amplia gama de suelos y condiciones ambientales. Se ha reportado que crece en suelos aluviales, volcánicos, arcillas pesadas, lateríticos y derivados de piedra caliza, granito, así como otras sedimentarias, ígneas o formaciones rocosas metamórficas (Whitmore, 1991). Es una especie pionera en tierras que han sido degradadas por la agricultura en América tropical. Por ejemplo, en Filipinas, la han utilizado como protección al ser resistente al viento o ciclones. Crece también en suelos desprovistos de nutrientes o muy pobres, prefiriendo suelos profundos, fértiles y buen drenaje con pH de 6.5 a 7.5 (Mayhew y Newton, 1998).

La caoba se encuentra principalmente en un ecosistema de selva mediana subperennifolia en México, teniendo una mayor presencia en el centro y sur del estado de Quintana Roo; ocupa cerca del 72% de la superficie del estado (Arriaga *et al.*, 2000). De acuerdo con el Inventario Nacional Forestal y de Suelo (2004-2007), la superficie de selvas en que se encuentra la caoba en nuestro país es de 420, 000 hectáreas distribuidas en 85 localidades de seis estados de sureste de país. A nivel local, es frecuente encontrarla formando grupos de entre dos y ocho individuos mayores a 10 cm de DAP por hectárea, lo cual ha sido atribuido a la presencia de disturbios episódicos y

catastróficos que han favorecido su regeneración (Gullison *et al.*, 1996). No obstante, también persiste en áreas que carecen de este tipo de disturbios de gran escala como sucede en Pará, Brasil (Grogan *et al.*, 2003).

2.9.3.2. Importancia

Es una especie importante no solo por la parte ecológica o social, sino por el valor económico y calidad de la madera; es una de las maderas más conocidas y apreciadas del mundo, de hecho, ha sido comercializada y utilizada internacionalmente por más de 400 años (Cordero y Boshier, 2003). Se considera una especie preciosa y con muchas características que la posicionan como una especie fácil para trabajar la madera de manera artesanal con herramientas manuales; permite obtener buenos acabados, clavar, atornillar, encolar y laquear con facilidad dando un trabajo de calidad para el carpintero tradicional (Arostegui, 1982). En este sentido, el uso actual que se le da a la madera es; paneles, artículos para escritorio, reglas, embarcaciones livianas, ebanistería, esculturas, tripex, instrumentos musicales, patrones, carpintería de obra y artesanías (Cordero y Boshier, 2003).

La madera de caoba es valorada especialmente por su color y facilidad de trabajo. Es bastante suave, de peso medio, se puede utilizar para la construcción, materiales, madera contrachapada (chapa de madera), muebles de alta calidad y ebanistería. El duramen es rojizo o rosado, oscureciendo con la edad a un rojo intenso o marrón; la albura suele ser amarillenta. Tiene una atractiva apariencia, se puede trabajar fácilmente con herramientas manuales y tiene excelentes calidades de acabado y dimensiones estables (Martawijaya *et al.*, 2005; Krisnawati *et al.*, 2010). Se pule bien y no se agrieta ni se dobla, lo que lo hace valioso para la fabricación de muebles de calidad. La densidad de la madera está en el rango de 485-850 kg / m³ al 15 % de contenido de humedad (Cuadro 4) (Soerianegara y Lemmens, 1993).

Cuadro 4. Características de la madera de *Swietenia macrophylla* King.

Bajo	Densidad de madera (kg/m ³)		Contenido de humedad (%)	Referencias
	Medio	alto		
530	610	670	15	Oey (1964); Martawijaya <i>et al.</i> (2005)
485	-	840	12	Soerianegara y Lemmens (1993)
560	-	850	15	Mayhew y Newton (1998)
-	500	-	-	Fearnside (1997)
560	-	720	15	World Biodiversity Databases

Fuente: Krisnawati *et al.*, 2011.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. Recolecta de material vegetal

La semilla se recolectó de una unidad productora de germoplasma forestal (UPGF-HSC) certificada en San Felipe Bacalar, Quintana Roo (Figura 1). El lote evaluado de semillas se obtuvo directamente de la copa de los árboles durante el mes de marzo de 2020, cuando el ala de la semilla tenía una coloración rojiza o café claro. El personal de la UPGF se encargó de realizar la recolecta de frutos y el beneficio de la semilla para tenerla lista para almacenarla o sembrarla. Se utilizó un lote masal de semilla recolectado de los 30 clones presentes en la UPGF-HSC.

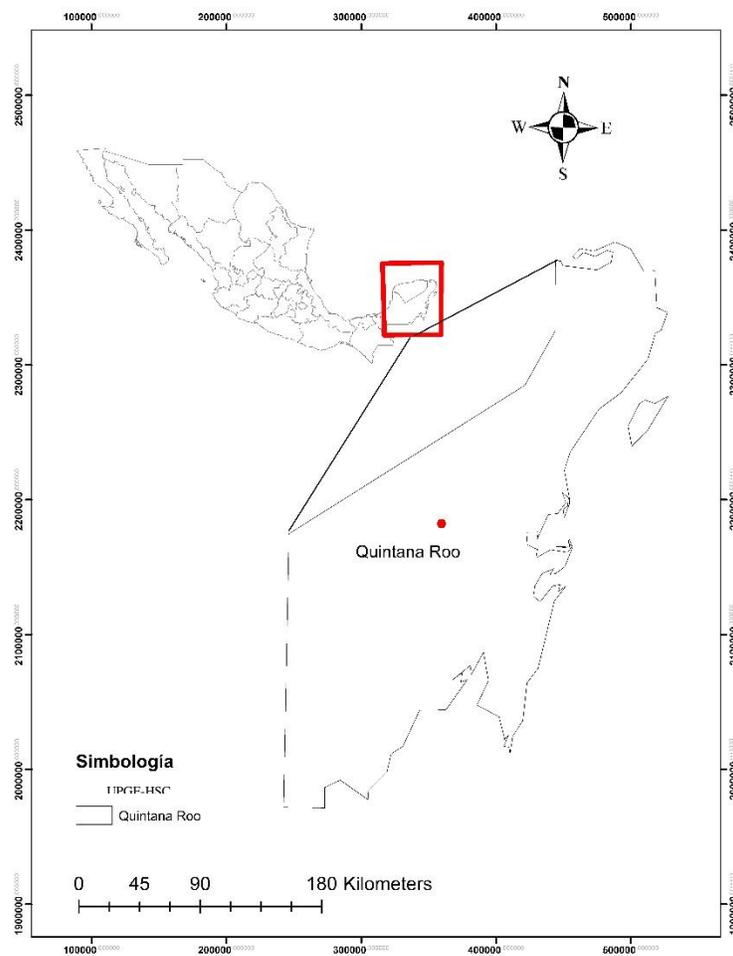


Figura 1. Ubicación geográfica de la UPGF-HSC, San Felipe Bacalar, Quintana Roo, México.

3.2. Etapa de laboratorio

Los análisis de laboratorio se realizaron en la Universidad Autónoma de Chiapas (UNACH), campus Huehuetán y en el Colegio de Postgraduados (COLPOS), Campus Montecillos. En la UNACH se trabajaron los análisis bromatológicos de semilla en diferentes etapas de evaluación y condiciones de almacenamiento, mientras que en COLPOS se realizaron los cortes y análisis anatómicos de la semilla en el Laboratorio de Microscopía.

3.3. Caracterización del lote de semillas

3.3.1. Parámetros físicos y fisiológicos de semillas de *Swietenia macrophylla* King

La semilla del lote recolectado se almacenó en refrigeración (6 °C) y a temperatura ambiente (27 °C) en bolsas de plástico Ziploc® con cierre zipper de material de polietileno de baja densidad virgen, 18x25 cm. Después de colocar las semillas dentro de dichas bolsas, se retiró en la medida de lo posible todo el aire dentro de la bolsa y se cerró.

Los parámetros físicos de calidad de la semilla se determinaron al inicio del estudio, previo al almacenamiento. Se utilizó un tamaño de muestra homogéneo según lo especificado en las reglas de la Asociación Internacional de Prueba de Semillas (ISTA, 2010).

- Peso de 100 semillas

Se pesaron 100 semillas con una balanza digital de precisión de 0.1 g, con cuatro repeticiones. Con los datos obtenidos se determinó el número de semillas por kilogramo (ISTA, 2010):

$$\text{Número de semillas por kg} = \frac{\text{Número de semillas de la muestra} * 1000 \text{ g}}{\text{Peso de la muestra (g)}}$$

- Contenido de Humedad (% CH)

Se evaluó el porcentaje (%) utilizando 100 semillas, con cuatro repeticiones. Se obtuvo el peso con una balanza digital con precisión de 0.1 g. Se colocaron las semillas en sobres de papel estraza para después introducirlas en la estufa de secado a 95 °C por 48 horas, obteniendo el peso de la materia seca hasta estabilizar el peso. Para cuantificar el contenido de humedad se aplicó la fórmula (ISTA, 2010):

$$\text{contenido de humedad(\%)} = \frac{\text{Peso fresco} - \text{Peso anhidro}}{\text{Peso fresco}} * 100$$

- Viabilidad de semillas (VS): Prueba con tetrazolio

La prueba de viabilidad de semillas se llevó a cabo con cuatro repeticiones de 25 semillas. Se realizó una tinción con 2, 3, 5 trifenil cloruro de tetrazolio (tetrazolio) mediante inmersión de las semillas en solución al 1 % (10 g de tetrazolio por litro de agua destilada), con tiempo de tinción de 24 h, en ausencia de luz y a una temperatura de 25 °C (Kolotelo *et al.*, 2001; ISTA, 2014). Las semillas fueron colocadas en una caja petri con tetrazolio. Luego las semillas se lavaron tres veces con agua destilada para remover el exceso de colorante y se evaluó la viabilidad. La viabilidad se calificó conforme a la clasificación de alguna de las tres categorías de semillas, de acuerdo a la interpretación de patrones topológicos de tinción (Rao, 2007):

- Categoría 1. Semillas viables: aquellas con el embrión y endospermo completamente teñidos.
- Categoría 2. Semillas no viables: aquellas con el embrión y el endospermo sin teñir, que presenten el embrión sin teñir, aunque el endospermo esté teñido, que presenten necrosis aguda en el embrión, o bien aquellas que presenten el embrión teñido y endospermo sin teñir, que presenten necrosis en la punta de la radícula, con daños graves en más de la mitad de las partes esenciales de la semilla.
- Categoría 3. Semillas dudosas: Semillas parcialmente teñidas que producirán plántulas normales o anormales dependiendo de la intensidad y patrón de la tinción. En esta categoría están las semillas que presentan menos de la mitad teñida y con partes esenciales sanas.

3.3.2. Imbibición de semillas (IS).

La curva de imbibición de semilla se realizó a través del monitoreo de la ganancia de peso con cuatro repeticiones de 25 semillas colocadas en 100 mL de agua destilada a temperatura ambiente en vasos de plástico V5.5 (163 ml) y cubiertas con toallas “sanitas” para humedecer homogéneamente. Se obtuvo el peso inicial y posteriormente se monitoreó el peso cada 2, 4, 8, y 12 h por 24 h según el intervalo de tiempo. Cada 12 h se cambió el agua destilada. El peso se

cuantificó en una balanza electrónica de precisión marca Scout TM Pro – OHAUS con precisión de 0.1 mg.

El volumen de imbibición de las semillas (mL de agua) se determinó con la diferencia entre el peso final y el peso inicial. Con los datos obtenidos se realizó un análisis de regresión lineal para establecer el mejor modelo de imbibición de agua para la semilla de caoba.

3.3.3. Anatomía de la semilla

La anatomía microscópica de la semilla se observó en el microscopio electrónico de transmisión. Se evaluaron cortes en la semilla de caoba para observar la anatomía interna inicial en relación con el proceso de imbibición. Los cortes fueron de forma longitudinal y transversal en un micrótopo rotatorio. Los cortes se montaron en portaobjetos en fresco para observarse en el microscopio electrónico de transmisión. De igual forma, se utilizó la técnica de Microscopia Electrónica de Barrido (MEB) con el objetivo de observar la morfología interna de las semillas, en especial la zona del embrión.

3.3.4. Calidad fisiológica de la semilla mediante la prueba de envejecimiento acelerado

Se evaluó la calidad fisiológica de la semilla en tres tratamientos (T₁: tradicional, T₂: solución salina no saturada y T₃: solución salina saturada) (Suárez *et al.*, 2018) y cuatro tiempos de exposición (24, 48, 72 y 96 h) con cuatro repeticiones y 25 semillas por repetición. La prueba se realizó en vasos de precipitado de cristal con 100 mL de la solución tratamiento a utilizar; las semillas fueron depositadas en una única capa sobre una tela suspendida dentro del vaso de precipitado sin tocar el agua. Posteriormente, los vasos fueron tapados con plástico transparente y transferidos a una cámara de secado. Se utilizó una estufa de secado a 41 °C con su respectivo tratamiento:

- Envejecimiento acelerado tradicional (EAT). 100 mL de agua destilada estableciendo un ambiente con humedad relativa de 100 % (Suárez *et al.*, 2018).
- Envejecimiento acelerado con solución salina no saturada (EASNS). 100 mL de solución salina no saturada (11 g de NaCl por cada 100 mL de agua destilada), estableciendo un ambiente con humedad relativa de 94 % (Suárez *et al.*, 2018).

- Envejecimiento acelerado con solución salina saturada (EASS). 100 mL de solución salina saturada (40 g de NaCl por cada 100 mL de agua destilada), estableciendo un ambiente con humedad relativa de 76 %, de acuerdo con Jianhua y McDonald (1996).

Al final de cada tiempo de exposición (24, 48, 72 y 96 h), se llevó a cabo una prueba de germinación por el método de “prueba de papel”. La germinación del tiempo 0 h de envejecimiento acelerado (testigo), se tomó de la prueba inicial para la caracterización del lote de semillas.

3.4. Germinación asociada al tipo y tiempo de almacenamiento

Se evaluó el porcentaje de germinación de las semillas en relación con el tipo (refrigeración (6 °C) y temp. ambiente (27 °C)) y tiempo (7, 8 y 9 meses) de almacenamiento. Prueba de germinación en papel. Se llevó a cabo con cuatro repeticiones de 100 semillas por tratamiento. Esta especie no se encuentra en la lista de los manuales de tecnología de semillas para los protocolos de germinación, pero existen recomendaciones en especies tropicales de trabajos de calidad de semilla. Se utilizaron cuatro lotes de 100 semillas tomadas al azar y se acomodaron en toallas “sanitas” para realizar la prueba de germinación de papel, luego se rotularon y colocaron en una bolsa de plástico a temperatura ambiente, controlando en todo momento la humedad. Las evaluaciones se realizaron tres veces por semana. Se retiraron las semillas cuando germinaron.

Se consideró germinada la semilla cuando la radícula presentó una longitud de 0.5 mm aproximadamente (Vadillo *et al.*, 2004). Para evaluar el porcentaje de germinación se utilizó la siguiente fórmula (Mardoqueo, 2005; ISTA, 2010):

$$\% \text{ de germinación} = \frac{\text{No. de semillas germinadas}}{\text{No. de semillas sembradas}} * 100$$

3.5. Contenido relativo de reservas en relación con la germinación, el tiempo y tipo de almacenamiento de la semilla

Se evaluó el contenido de reservas de las semillas en relación con el proceso de germinación, en tres tiempos (7, 8 y 9 meses) y dos tipos de almacenamiento (6 °C y temp. ambiente (27 °C)). El análisis bromatológico durante el proceso de germinación se realizó a los 5, 10, 15 y 20 días después de que la radícula alcanzó una longitud de 0.5 cm. Al inicio de cada prueba de germinación se realizó un análisis bromatológico para conocer el contenido relativo de reservas en la semilla y se observaron los cambios durante el proceso de germinación.

Las pruebas bromatológicas se realizaron considerando el tiempo y tipo de almacenamiento en la primera semana de cada mes de evaluación. Con análisis en laboratorio se determinó el porcentaje de grasas totales, fibra cruda, proteína total, cenizas, azúcares totales (mg/L) y humedad en las semillas de caoba. En todos los análisis se molió una muestra de 50 semillas sin testa por tratamiento y periodo de germinación (en las muestras se incluyeron únicamente los residuos remanentes dentro de la testa de la semilla); se registró el peso total de la muestra en gramos y se colocó la muestra en los recipientes adecuados para determinar las siguientes variables:

- Humedad: Método gravimétrico 930.15/90 de la AOAC en una estufa de vacío Heraus a 70° C (AOAC, 1990).
- Cenizas: Método 942.05/90 de la AOAC, secando previamente las muestras a 110 °C y posteriormente calcinadas a una temperatura de 550 °C, hasta que las cenizas quedaron completamente grises (Hart y Johnstone, 1991). Los resultados totales se expresan en porcentajes de cenizas en base seca y se determinaron a través a la siguiente fórmula:

$$CT (\%) = \frac{(A - B)}{C} * 100$$

Dónde:

A = peso del crisol con ceniza (g)

B = peso del crisol (g)

C = peso de la muestra (g)

- Grasa (Método 920.39/90 de la AOAC (1990)): la grasa cruda se determinó por el método Soxhlet (extracto etéreo) evaluando el contenido de grasas de la muestra usando como solvente éter etílico (AOAC, 2000). El resultado se determinó a través de la siguiente fórmula:

$$EE (\%) = \frac{B - A}{C} * 100$$

Dónde:

A = peso del matraz limpio y seco (g)

B = peso del matraz con grasa (g)

C = peso de la muestra (g)

- Proteínas: Método de Kjeldahl de acuerdo a la técnica 955.04/90 (AOAC, 1990) para determinar la cantidad de nitrógeno contenida en la muestra y luego se transformó para obtener la concentración de proteína cruda:

$$\text{Nitrógeno} * 6.25 = \text{Proteína cruda}$$

- Fibra cruda: por digestión ácida y alcalina con el método 113 (ICC, 2001). Consistió en determinar el contenido de fibra en la muestra después de ser digerida con soluciones de ácido sulfúrico e hidróxido de sodio y finalmente se calcinó el residuo. Los resultados se determinaron a través de:

$$FC (\%) = \frac{A-B}{C} * 100$$

Dónde:

A = peso del crisol con el residuo seco (g)

B = peso del crisol con la ceniza (g)

C = peso de la muestra (g)

- Azúcares totales: la determinación de azúcares “libres” totales (mg/L) se realizó mediante el método de antrona (Sim *et al.*, 1997). Se determinó la absorbancia a 600 nm contra blanco de reactivo.

3.6. Análisis estadístico

Previo al análisis estadístico, los datos de germinación, contenido de humedad y viabilidad, expresados en porcentaje, fueron estandarizados. Los datos fueron transformados con la función arcoseno de la raíz cuadrada de p ($\Theta = \arcseno \sqrt{p}$, donde Θ es el dato transformado y p es el valor de germinación, contenido de humedad o viabilidad). Esta transformación se aplica a datos representados entre 0 y 1, optimizando su distribución normal (Sokal y Rohlf, 1981).

Todas las pruebas y análisis estadístico se realizaron con el paquete estadístico R para Windows v3.6.3 (R Core Team, 2020). Para probar las diferencias de germinación en los dos tipos de almacenamiento se utilizó una distribución o prueba de t de Student como análisis de distribución de probabilidad continua:

$$T = \frac{X_1 - X_2}{\sigma \sqrt{\frac{1}{n_1} + \frac{1}{n_2}}} \quad \text{donde } \sigma = \sqrt{\frac{n_1 s_1^2 + n_2 s_2^2}{n_1 + n_2 - 2}}$$

Siendo:

T = valor de la prueba de t de Student

n_1 y n_2 = tamaño de la muestra 1 y 2, respectivamente

X_1 y X_2 = medias de la muestra 1 y 2, respectivamente

s_1 y s_2 = desviación estándar de la muestra 1 y 2, respectivamente

Los datos obtenidos de las pruebas de envejecimiento acelerado y contenido de reservas en la semilla en relación con el tipo de almacenamiento y proceso de germinación, se sometieron a un análisis de varianza para evaluar diferencias entre tratamientos. La comparación de medias de los tratamientos se efectuó mediante la prueba de tukey con un nivel de significancia de 5 %.

Para probar las diferencias en germinación de la prueba de envejecimiento acelerado, se hizo un análisis por separado para cada tiempo de exposición (24, 48, 72 y 96 h). Se utilizó el modelo estadístico considerando un diseño experimental completamente al azar:

$$Y_{ij} = \mu + T_i + \varepsilon_{ij}$$

Donde

$i = 1, 2, \dots, t$; $j = 1, 2, \dots, r$; t = número de tratamientos, r = número de repeticiones

Y_{ij} = la variable aleatoria (v.a.) correspondiente al tratamiento i en su repetición j

μ = media general

T_i = efecto del tratamiento i

ε_{ij} = error experimental

Para probar las diferencias del contenido de reservas en la semilla en relación con el tipo de almacenamiento y proceso de germinación, se utilizó el modelo de un diseño con arreglo factorial 2x4 (2 tipos de almacenamiento x 4 fechas durante el proceso de germinación) en bloques al azar (tiempo de almacenamiento) con tres repeticiones (7, 8 y 9 meses):

$$Y_{ijk} = \mu + \beta_i + A_j + B_k + AB_{jk} + \varepsilon_{ijk}$$

Donde:

Y_{ijk} = valor de la VR correspondiente a la i -ésima repetición del j -ésimo nivel de A y k -ésimo nivel de B ;

μ = media general,

β_i efecto del i -ésimo bloque,

\mathcal{A}_j efecto del j -ésimo nivel de A ,

\mathcal{B}_k efecto del k -ésimo nivel de B ,

\mathcal{AB}_{ij} efecto de la interacción $A*B$, correspondiente al j -ésimo nivel de A y k -ésimo nivel de B ,

ε_{ijk} = error experimental

4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4.1 Caracterización del lote de semillas

4.1.1 Evaluación de la calidad física y fisiológica de la semilla en laboratorio

Se determinó un peso de 33.25 g en 100 semillas de caoba, menor al reportado por Rodríguez y Nieto (1999) y CATIE (2000) con un peso de 771.6 g y 607.7 en mil semillas, respectivamente. Sin embargo, es mayor al encontrado por Samaniego *et al.* (1995) con un peso de 17.02 g en 100 semillas. Además, Céspedes y López (2018) indican en los resultados de su investigación con dos especies tropicales que el peso promedio en gramos de mil semillas para *S. macrophylla* es de 400 g, con 2,499 semillas puras por kg.

Cuadro 5. Calidad de semilla de *Swietenia macrophylla* King - UPGF-HSC.

Calidad de semilla – Lote total						
Peso de 100 Semillas con ala (g)	Pureza de semillas (%)	% CH	Viabilidad (%)	Semillas por kg sin ala	Semillas por kg con ala	Germinación (%)
33.25	98.12	6.23	93	3,086	3,007	90

Se obtuvo un mayor número de semillas por kg en semillas sin ala (3,086) que en semillas con ala (3,007). Al respecto se comparan algunos resultados encontrados por algunos autores (Cuadro 6).

Cuadro 6. Datos de semillas por kilogramo de *Swietenia macrophylla* King en algunas investigaciones reportadas.

Autores	Semillas * Kg⁻¹
CATIE (1997), Niembro (2010), Cordero y Boshier (2003), Salazar <i>et al.</i> (2000), De La Cruz y Mendizábal (2004) y Navarro (1999)	1,800 a 2,500
Cárdenas <i>et al.</i> (2015)	1,300 a 2,000
CONAFOR (S/A) y Macusaya (2012)	1,400 a 2,300
Autores	Promedio de semillas *
	kg⁻¹
Méndez y Soihet (1997) y Miranda (1999)	1,850
Rodríguez y Nieto (1999)	1,283
Negreros <i>et al.</i> (2014)	1,500
Cabrera (2006)	1,800
PROECEN y ESNACIFOR (2003)	2,100

Los valores encontrados del número de semillas puras y con impurezas por kg (Cuadro 5), son mayores en comparación a los mencionados por el CATIE (2000) donde indican 1,637 semillas puras y 1,647 semillas con impureza por kilogramo. Sin embargo, Samaniego *et al.* (1995) reportan un 98.5 % de pureza con 2,091 semillas puras por kg y 2,068 semillas en total por kg y Cabrera (2006), indica una pureza de 99.5 % y 2,136 semillas puras por Kg.

Se encontró una pureza de 98.1 %, valor alto al no presentar basuras u objetos ajenos a la semilla que se pudieran llevar durante su recolecta; las impurezas son residuos del fruto. En general, las semillas provenientes de la UPGF-HSC fueron recolectadas sin incorporar estructuras diferentes a la semilla. Los resultados obtenidos por CATIE (2000) muestran que la pureza varía entre 95 y 99 %, datos que coinciden con los mencionados por Méndez y Soihet (1997), Miranda (1999), CATIE (1997), Samaniego *et al.* (1995) (98.85 %), Macusaya (2012) (97.90 %) y Cabrera (2006) (99.5 %). De este modo, basado en Niembro (2010), Cordero y Boshier (2003), Salazar *et al.* (2000), De La Cruz y Mendizábal (2004) y Navarro (1999), el porcentaje de pureza de semillas de caoba está entre 91 y 99 %, lo cual indica poca presencia de impurezas en esta especie tropical,

y su facilidad para limpiar y obtener lotes puros. En contraste a lo antes mencionado, Rodríguez y Nieto (1999) indican una pureza de 84.3 % y Quinto *et al.* (2009) de 70.4 %.

Céspedes y López (2018) realizaron trabajos en la germinación de dos especies tropicales, *S. macrophylla* y *H. chrysanthus*, observando que las dos especies presentan un alto porcentaje de pureza. Las impurezas para *S. macrophylla* fueron casi nulas debido a que la semilla ya se encontraba sin ala. Saldaña (2015) registró una pureza promedio de 95.8 % con 4.2 % de material inerte y 11.6 % de humedad. Esto evidencia que en su mayoría correspondió a semillas puras y con porcentajes óptimos de humedad, con posibilidades de conservación en condiciones ambientales naturales de 6 a 8 meses.

El contenido de humedad en las semillas de caoba fue de 6.23 % (Cuadro 5). Con la humedad obtenida se pueden conservar las semillas de 6 a 8 meses a temperatura ambiente basado en lo indicado por Saldaña (2015). Este autor puntualiza que para mantenerlas por un periodo más prolongado el contenido de humedad tendría que disminuir hasta 4 %. CATIE (2000) indica que el contenido de humedad en las semillas de esta especie varía entre 9 y 12 %, similar con lo reportado por Cabrera (2006), al observar un contenido de humedad de 12 %. Por otro lado, Rodríguez y Nieto (1999) registraron un contenido de humedad de 59.2%, mientras que Samaniego *et al.* (1995) reportaron un contenido de humedad de 4.8%, al igual que Céspedes y López (2018) (5.4 %) y Macusaya (2012) (4.3 %).

Se determinó un 93 % de viabilidad. Quinto *et al.* (2009) y Céspedes y López (2018) obtuvieron valores similares de viabilidad, mientras que Samaniego *et al.* (1995), obtuvieron 82.5 % de viabilidad.

El porcentaje de germinación de las semillas de caoba antes del almacenamiento fue de 90 %. La semilla recolectada de la UPGF-HSC comenzó a germinar de los 8 a 10 días y finalizó a los 28 - 31 días, usando en las pruebas de germinación el método de papel con una humedad ligera para evitar que se pudrieran las semillas. Para las semillas de esta especie tropical no se requieren tratamientos pre-germinativos (Salazar *et al.*, 2000; Cordero y Boshier, 2003). Aguilar y Aguilar, (1992), Navarro (1999), Salazar *et al.* (2000), Cordero y Boshier (2003), De La Cruz y Mendizábal (2004), Cabrera (2006) y Niembro (2010) señalan que la germinación de esta especie varía de 80 a 95 %. Estos valores son similares a los encontrados por Castañeda (1997) (90 %) CONAFOR

(S/A) (90 %), CATIE (2000) (80-95 %) y Flores (2002) (90 a 100 %) para semillas recién recolectadas.

Fonseca (2002) mencionan que el total de semillas germinadas en su investigación fue de 67 %. Vargas (1988), al realizar pruebas de germinación con semillas de caoba, consideró la influencia de factores temperatura y humedad en el almacenamiento durante 30, 60, 90 y 120 días, y logró un poder germinativo para dichas semillas de 88, 74, 62 y 48 %. Por otro lado, Vargas y Rodríguez (1986) mencionan que en siembra directa en vivero obtuvieron una capacidad germinativa de 84 % y un periodo de germinación de 17 días. Ellos concluyen que la germinación ocurre entre 15 y 25 días después de la siembra en almacigo.

Samaniego *et al.* (1995) determinaron que para *S. macrophylla* King el porcentaje de germinación es de 77 %. Quinto *et al.* (2009), comprobaron 76 % de germinación con un régimen de temperatura de 28/24 °C (día/noche) y 12 horas de luz. Acosta *et al.* (2011) obtuvieron 92 % empleando 3 ppm de giberelinas en concentración baja. Cabrera (2006), encontró en promedio 99.5 % de germinación.

La longitud y ancho de la semilla sin ala no variaron mucho entre las muestras del lote total de semillas evaluadas (Cuadro 7); de igual manera, los datos de peso de semilla con y sin testa.

Cuadro 7. Tamaño promedio de semillas de *Swietenia macrophylla* King.

Peso con testa (g)	Peso sin testa (g)	Longitud sin ala (mm)	Ancho (mm)	Grueso (mm)
0.385 ± 0.13	0.293 ± 0.09	25.83 ± 0.11	13.85 ± 0.17	5.27 ± 0.18

Se evaluó la proporción del tamaño del embrión con respecto a la semilla (Figura 2 y 3). El embrión midió 0.8 mm de largo y 0.4 mm de ancho. La manipulación y obtención del embrión para las semillas de caoba es complicada ya que su estructura es muy pequeña, y cuando se intenta separar para poder observarla, se puede dañar fácilmente (Figura 3). El embrión es muy pequeño y liviano, por lo que no fue posible registrar el peso.

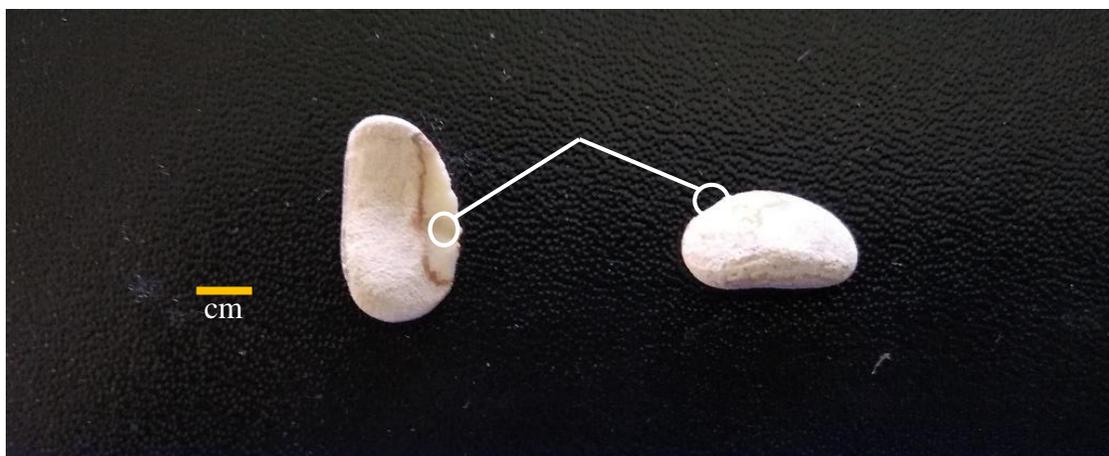


Figura 2. Vista de la semilla de *Swietenia macrophylla* King sin ala.



Figura 3. Comparación del tamaño de la semilla y embrión de *Swietenia macrophylla* King.

Sánchez *et al.* (2016) evaluaron la semilla de caoba en la unidad de manejo forestal UMAF-2702ST, ubicada en la región de los Ríos al Sur del estado de Tabasco. Los valores mayores de longitud y ancho de semilla se encontraron en los ejidos San Marcos (22.43 - 10.89 mm) y Santo Tomas 2 (20.58 - 9.27 mm) respectivamente, mientras que los mínimos en el sitio Santo Tomás (17.89 - 8.36 mm). Las semillas en Santo Tomás presentaron hasta 100% de germinación, pero no hallaron correlación significativa entre las dimensiones de la semilla y la germinación. Así también, PROECEN y ESNACIFOR (2003) mencionan que un fruto de caoba en Honduras contiene en promedio 48 semillas de 1.5 a 1.8 cm de diámetro y un promedio de 3.5 cm de largo, similares a lo encontrado en la presente investigación.

Niembro y Ramírez (2006) señalan que los frutos de mayor diámetro dan más y mejores semillas, y que el diámetro de los frutos y el contenido de semillas desarrolladas son características que varían ampliamente entre árboles.

4.1.2 Curva de imbibición de semilla

La imbibición inició rápidamente; en dos horas las semillas de esta especie habían incrementado 6.5 mL con respecto a su volumen inicial (Figura 4). La semilla necesitó aproximadamente 38 h para hidratarse completamente; posteriormente, la tasa de absorción se redujo hasta alcanzar un peso constante a los 96 h. El modelo logarítmico se adecuó a los datos de la curva de imbibición, con coeficiente de determinación 97.7 %. Los datos de la curva de cambio de peso, en cambio, se ajustaron a un modelo polinómico de orden 4 con coeficiente de determinación 92.6 %. La absorción y la velocidad de imbibición de las semillas de caoba puede deberse a la estructura delgada de la testa. En este trabajo, el contenido de humedad inicial fue de 5.7 %. Mápula *et al.* (2008) mencionan que el contenido de humedad inicial de las semillas a la hora de iniciar las pruebas de imbibición puede influir en los resultados que se obtengan en la curva de imbibición.

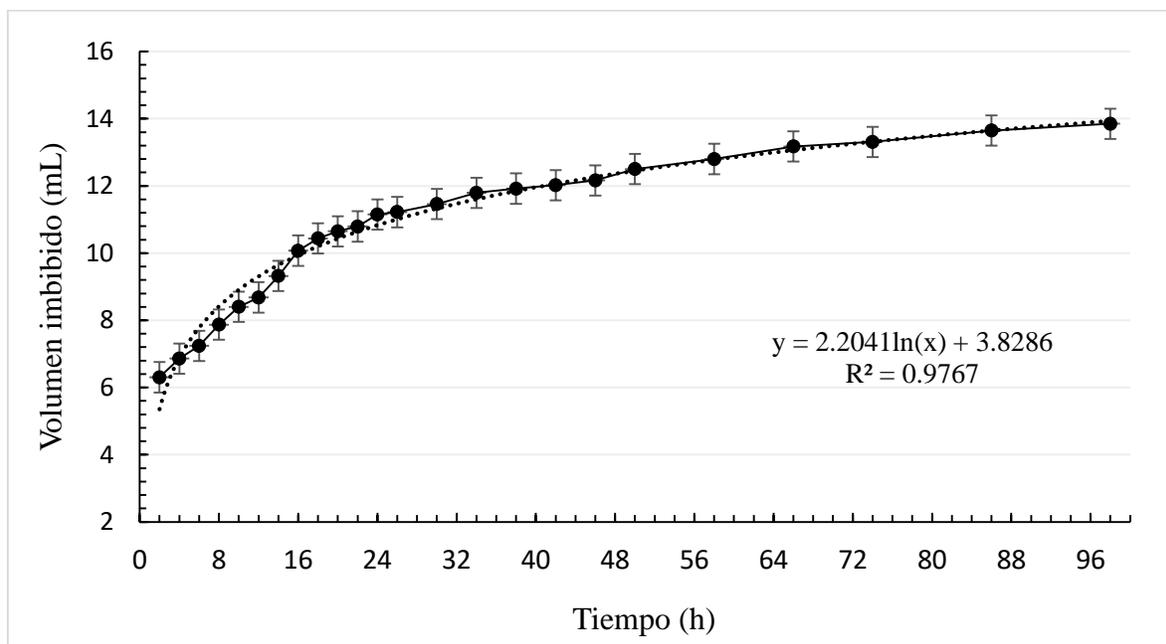


Figura 4. Curva de imbibición de semillas (mL de agua) de *Swietenia macrophylla* King.

Las máximas tasas de absorción de agua y cambio de peso ocurrieron a las 2 y 24 h después de iniciada la prueba (Figura 4). A medida que las semillas están más tiempo sumergidas en agua absorben más agua y por consiguiente aumenta el volumen de imbibición y cambio de peso. La curva después de 96 h se mantuvo estable. Sousa *et al.* (2006) indicaron que durante la imbibición el incremento del peso de las semillas de caoba fue considerable y el inicio de la imbibición es rápido, a los 30 minutos de sumergida la semilla, absorbiendo 30 mg cm^{-2} de agua, aunque la alteración en el volumen fue discreta. En este experimento se observó el mismo patrón de la curva de imbibición, pero sólo para las dos primeras fases; es decir, la primera de absorción rápida para luego no absorber agua por un corto tiempo (6 h).

Alvarenga y Flores (1988) encontraron que el tiempo de imbibición requerido en esta especie es de 48 horas, tiempo en el cual la semilla aumenta de volumen y el micrópilo y el hilio se ensanchan. Céspedes y López (2018) muestran que la imbibición para las semillas de caoba es rápida, detectándose que en una hora las semillas habían ganado más del 50 % de su peso inicial y, al final del periodo de imbibición la semilla tiene de 2 a 3 veces su peso inicial. Determinaron que el punto final de la fase I (imbibición) de la germinación de las semillas se presenta cuando éstas ganaron el doble de su peso inicial. La duración de la fase I para las semillas de caoba en esa investigación fue de 64 horas con un peso inicial de 3.5 g, logrando alcanzar un peso final de 11.24 g, datos semejantes a los mencionados en la presente investigación.

Alvarenga y Flores (1998) señalaron que la germinación de las semillas de caoba es de manera hipogea y de tipo criptocotilar. La emergencia de la radícula se inicia a partir de los 12 días y provoca la ruptura de la testa en el extremo opuesto al hilio. Así pues, el agua en las semillas es absorbida principalmente por imbibición a través del protoplasto y es traslocada a las vacuolas, causando la hinchazón o turgencia de la semilla y eventualmente el quebrantamiento o hundimiento de la testa (Napier, 1985). La cantidad mínima de agua que se necesita para la germinación de las semillas se denomina “nivel crítico de humedad”; varía de entre 30 % hasta un 50-55 % (Alberto y Jerónimo, 1989).

Napier (1985) explica que la tasa de absorción de agua depende de la temperatura y de la permeabilidad de la testa; a mayor temperatura existe una mayor absorción de agua. Sin embargo, hay que considerar que la ausencia de protoplasto, aunado a la delgadez de las paredes celulares y los espacios intercelulares mesotesta, son factores que confieren a esta capa una mayor

permeabilidad al agua y a los gases. Además, el gran volumen y la organización estructural de la mesotesta confieren una densidad muy baja a la cubierta de la semilla, lo que permite una dispersión de semilla de forma anemocórica y posiblemente hidrocórica. Según Alvarenga y Flores (1988), las semillas de caoba son anemócoras, pero la baja densidad y la alta reserva de aire sugieren que la hidrocoria podría ser importante por el hecho que la especie puede encontrarse en una variedad de suelos que están bien drenados y a veces, sometidos a suelos con inundación (Pennington *et al.*, 1981).

Las semillas de caoba son sensibles a la luz y están expuestas al daño por la humedad (Ceballos y López, 2007). Las semillas más grandes serían más susceptibles a la desecación porque tienen menos superficie de contacto con el sustrato (Harper y Benton, 1966); en el presente caso la cubierta de las semillas de caoba parece minimizar este efecto.

4.1.3 Anatomía de la semilla

Las características anatómicas de las semillas de caoba, como forma, tamaño y proyecciones de la cubierta seminal en la exotesta, mesotesta y endotesta así como los estomas se observan en las fotografías capturadas con el microscopio de transmisión y electrónico de barrido (Figuras 5-9). No se evaluó un cambio notable en el grosor del tegumento durante la imbibición de la semilla de 0 a 24 h en corte longitudinal y transversal, respectivamente (Figura 5). En cuanto a las características anatómicas observadas con las fotografías del microscopio electrónico de barrido, se distingue externamente la capa de la exotesta con espacios intercelulares vacíos (cavidades) muy marcados (Figura 7 y 9). La presencia de un gran volumen de aire en la cubierta de la semilla es relevante ya que, además de conferir ligereza y permitir que la semilla se disperse por el viento, forma un depósito de aire que permite la respiración del embrión, antes de que se rompa la cubierta de la semilla (Sousa *et al.*, 2006). La mesotesta se ubica en la región media sin espacios intercelulares como en la exotesta (Figura 9). La última capa observada es la endotesta (Figura 6 y 9). Externamente en la zona de la testa, se encuentran estomas colapsadas o muertos (Figura 8). La función de los estomas en las semillas de caoba es facilitar el intercambio gaseoso y permitir el paso de agua durante la imbibición (Flint y Moreland, 1943; Jernstedt y Clark, 1979; Werker, 1997).

Megías *et al.* (2018) señalan que normalmente el tegumento y la testa están unidos, resultando difícil separarlos. El tegumento es normalmente delgado y flexible, mientras que la testa es dura en algunos casos.

Navarro *et al.* (2003) describen que una de las funciones de la cubierta seminal es proteger al embrión de manera mecánica, para obtener con esto un eficiente proceso de dispersión y almacenamiento.

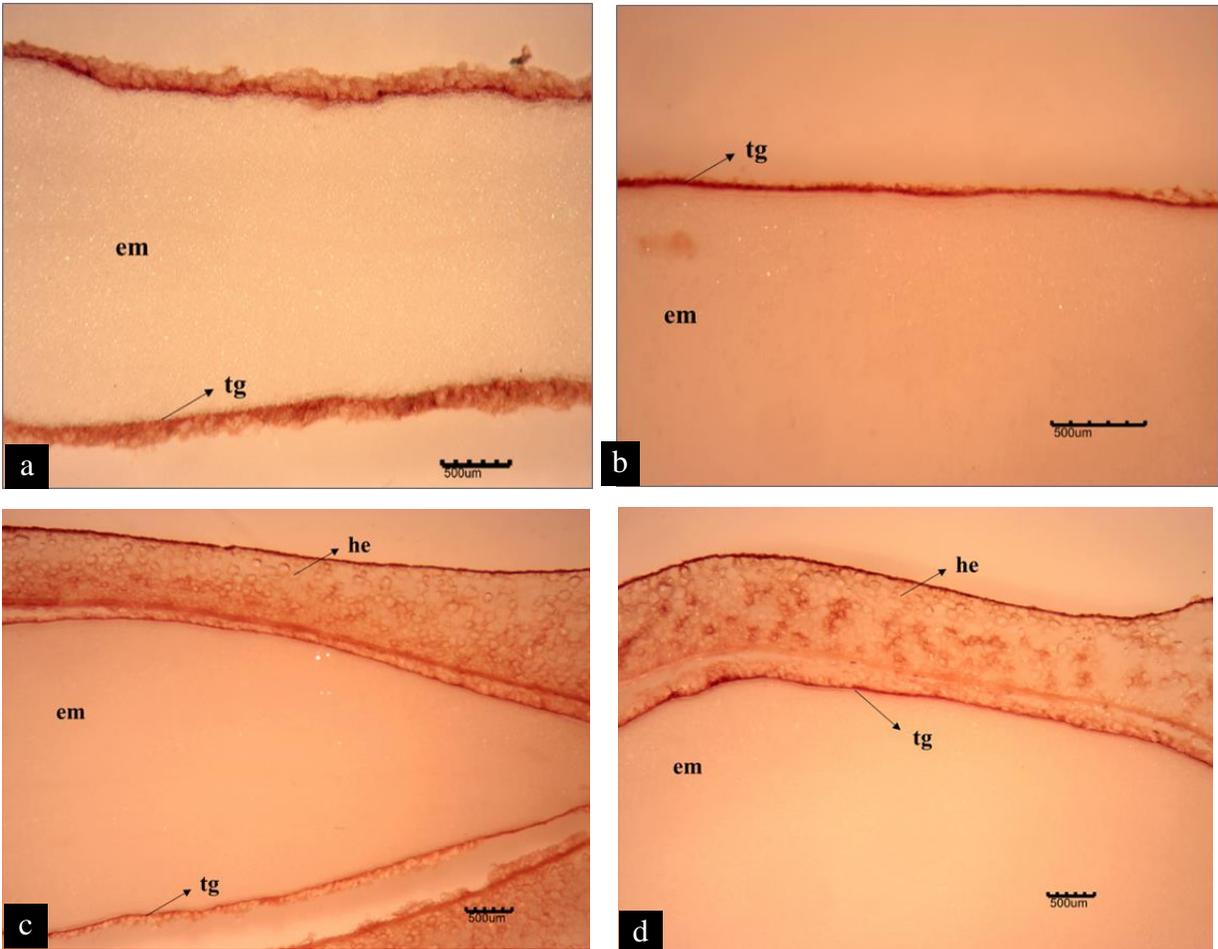


Figura 5. Corte anatómico de la semilla de *Swietenia macrophylla* King a las 0 h (a, c) y 24 h (b, d) de imbibición. he = testa, tg = tegumento y em = embrión (región embrionaria).

Alvarenga y Flores (1988) señalan que la testa de caoba presenta numerosos espacios intercelulares llenos de aire, dándole una característica muy liviana a las semillas. El hilo es de color pardo oscuro, en un extremo del mismo se encuentra incluido el micrópilo. El tegumento es

delgado, presenta pocas capas celulares, y está muy unido a los cotiledones y el material de reserva es endospermo.

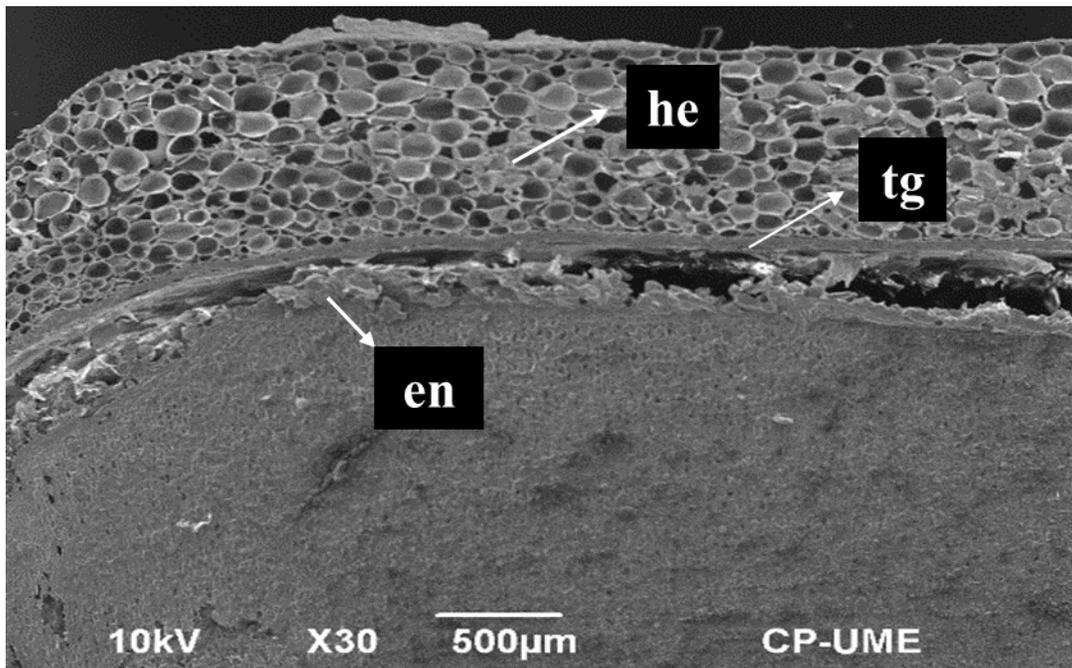


Figura 6. Corte anatómico transversal en la semilla de *Swietenia macrophylla* King. he = testa, tg = tegumento y en = endotesta.

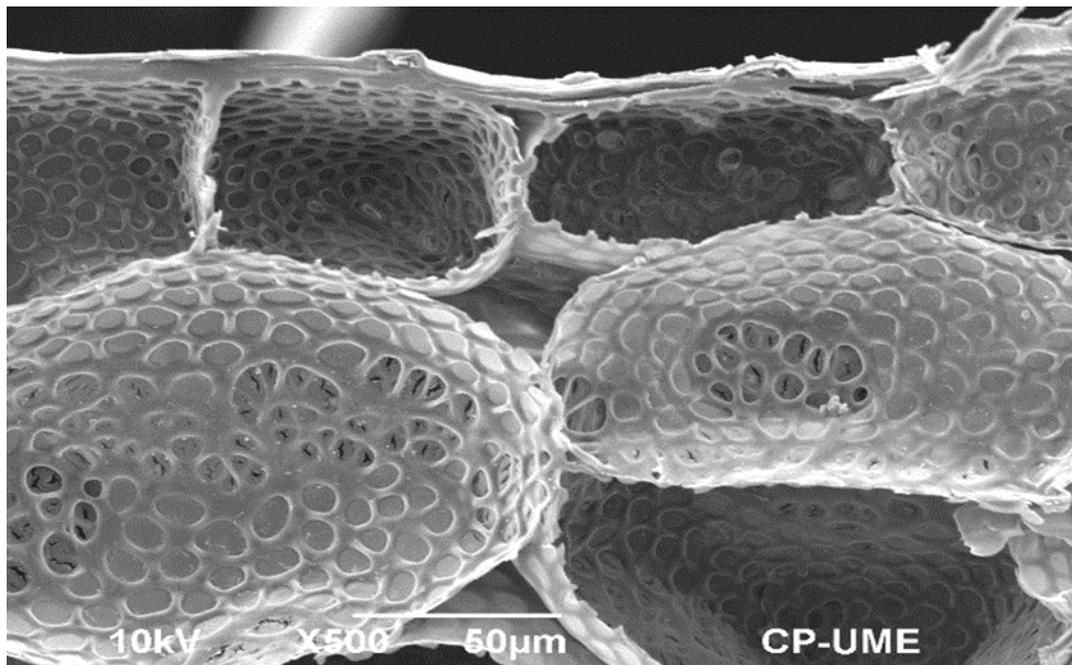


Figura 7. Células de la exotesta fracturada de semilla de *Swietenia macrophylla* King.

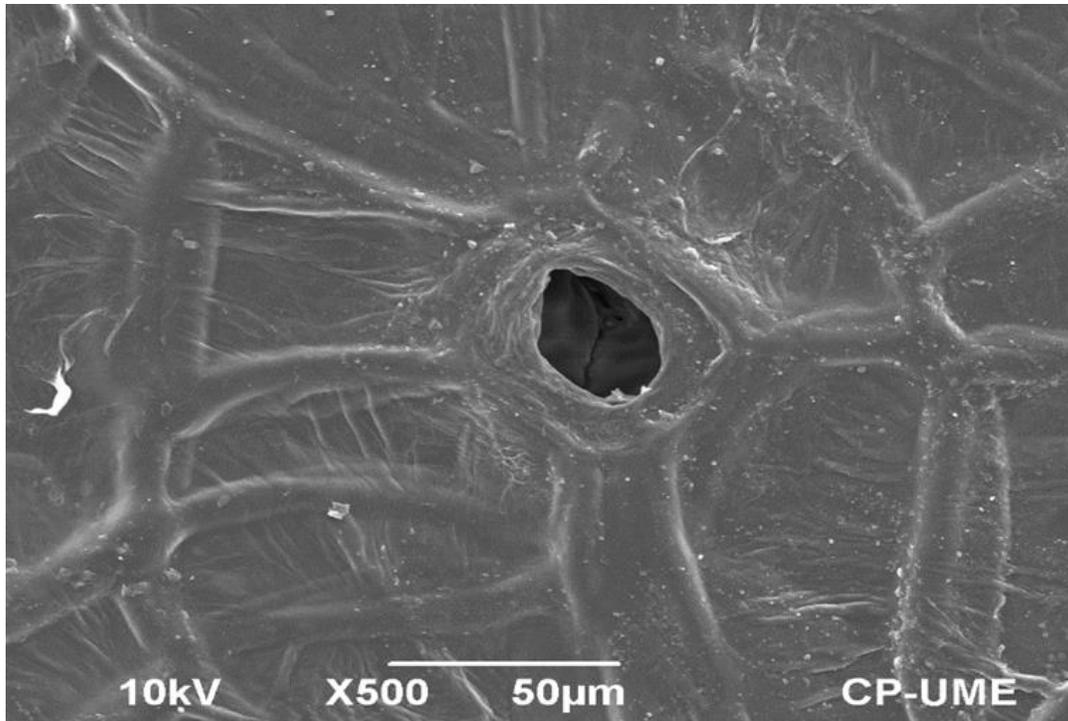


Figura 8. Estoma en la testa de la semilla de *Swietenia macrophylla* King.

Sousa *et al.* (2006) reportaron que los estomas se encuentran en la epidermis del endocarpio de los frutos de *S. macrophylla* K., haciendo posible el intercambio de gases a través del pericarpio, sugiriendo que los estomas en las semillas pueden ser importantes en el intercambio de gases durante el desarrollo del embrión. Los estomas proporcionan un pasaje para el proceso respiratorio en el embrión y el endospermo (Werker, 1997). Los espacios intercelulares dentro de la cubierta de la semilla también participan en la aireación de la semilla en desarrollo (Corner, 1976). Igualmente, los estomas en la cubierta de la semilla son sitios de entrada de agua durante la imbibición (Seago *et al.*, 2000). Sin embargo, aunque la cutícula de la semilla de caoba es fina, la presencia de compuestos fenólicos en la exotesta puede explicar cierta impermeabilidad de las células al agua (Suárez y Engleman, 1980; Werker, 1997) observadas al llegar a las primeras 2 h de imbibición. Sousa *et al.* (2006) mencionaron que una de las ventajas que otorga la presencia de un mayor número de estomas en la región del embrión es una mayor tasa de captación de agua, que estas estructuras pueden obtener en la primera hora de imbibición, permitiendo con esto que el proceso de germinación sea independiente de la continuidad del suministro de agua, lo que podría significar una ventaja adaptativa.

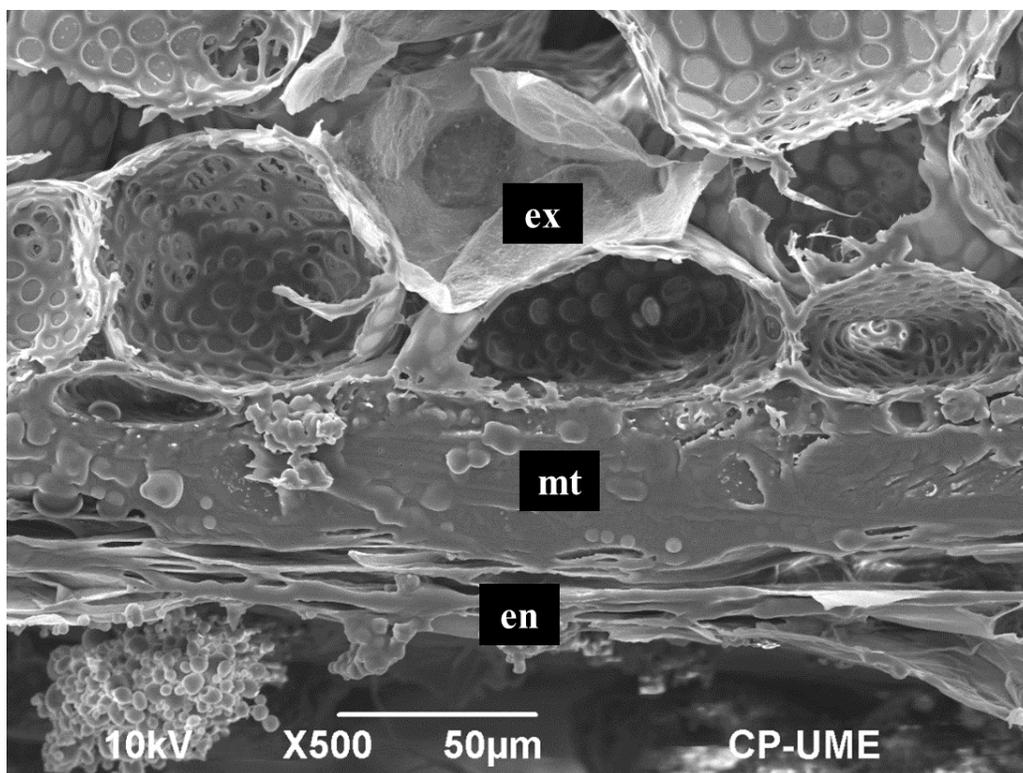


Figura 9. Corte anatómico transversal de la semilla de *Swietenia macrophylla* King. ex = exotesta, mt = mesotesta y en = endotesta.

En las especies tropicales es poco común la aparición de estomas en las semillas, y más aún cuando la distribución de éstos está relacionada con el grosor de la cubierta, como es el caso de caoba, pero se ha reportado ocasionalmente en semillas de especies de dicotiledóneas y monocotiledóneas (Werker, 1997). Werker (1997) y Rugenstein y Lersten (1981) presentaron que hay una mayor frecuencia de estomas en la región más gruesa de la cubierta de la semilla de caoba, ocupada por el embrión y por el haz vascular del ala. Aunque la presencia de estomas en la cubierta de la semilla de *S. macrophylla* parece raro, ya había sido reportado por Corner (1976) y Sousa *et al.* (2006).

4.1.4 Calidad fisiológica de la semilla mediante la prueba de envejecimiento acelerado

En los diferentes tiempos y tratamientos de la prueba de envejecimiento acelerado se encontró de manera general una dinámica característica para cada tratamiento, permitiendo distinguir los cambios de porcentaje durante el proceso de germinación según los tiempos de exposición. En el tratamiento con solución salina saturada se registró una dinámica de deterioro

más lenta antes de las 24 ($p < 0.05$) (Cuadro 8). Conforme transcurrieron las horas de envejecimiento acelerado (24, 48, 72 y 96 h), se presentó una tendencia descendente en la germinación en los diferentes tipos de deterioro; es decir, el deterioro es mayor y por ende el porcentaje de germinación menor al tener un efecto negativo el tiempo y tipo de ambiente expuesto. A las 96 h, se obtuvo un porcentaje de germinación de 0 %, valor que fue estadísticamente similar al obtenido a las 72 h (3 a 5 %) y 48 h (3 a 4 %), pero diferente al valor obtenido al final del primer periodo de 24 h (14 a 69 %).

El periodo de envejecimiento acelerado de 24 h con solución salina saturada, mantuvo una dinámica de envejecimiento acelerado diferente respecto a los otros tratamientos a la misma hora de exposición. Cuando la humedad relativa es menor en el compartimento utilizado se limita la absorción de agua en la semilla, provocando que se den ciertas condiciones ambientales para determinar la capacidad de deterioro de la misma; es decir, exponerlas a condiciones adversas para posteriormente evaluar su capacidad de germinación.

Cuadro 8. Porcentaje de germinación de las semillas de *Swietenia macrophylla* King después de diferentes periodos de envejecimiento acelerado.

Periodo de envejecimiento (horas)	Tratamientos de envejecimiento acelerado		
	Tradicional	Solución salina no saturada	Solución salina saturada
0	90	90	90
24	14 ± 0.12 c	44 ± 0.23 b	69 ± 0.07 a
48	0	4 ± 0.3 a	3 ± 0.2 a
72	0	5 ± 0.3 a	3 ± 0.3 a
96	0	0	0

Medias seguidas por la misma letra en una misma fila no difieren entre sí por la prueba de Tukey ($p < 0.05$). El porcentaje de germinación del tiempo 0 h, se obtuvo de la caracterización inicial del lote de semillas.

El porcentaje de germinación disminuyó al aumentar el periodo de envejecimiento acelerado, iniciando con esto el deterioro de la semilla. Con los tratamientos utilizados, se pudo visualizar y evaluar el proceso de deterioro de la semilla de caoba en un ambiente de humedad relativa y temperatura estresantes para la misma. En la solución salina saturada (T_3) se reportó un porcentaje de germinación de 69 % a las 24 h, 14 % para el envejeciendo acelerado tradicional (T_1) y 44 % para la solución salina no saturada (T_2). Rengifo (2017) determinó diferencias en el vigor de

semillas de Shihuahuaco (*Dipteryx micrantha* Harms), especie arbórea de la familia Fabaceae, evaluando dos procedencias con la prueba de envejecimiento acelerado exponiéndolas a una temperatura de 40 °C durante 48 h y 96 h. La exposición durante 96 h fue más efectiva para evaluar el vigor. Al utilizar la prueba de envejecimiento acelerado con solución salina saturada, se reduce la humedad relativa en el compartimento individual utilizado con las semillas para disminuir la absorción de agua por la semilla, exponiendo a la semilla a condiciones adversas al natural para determinar su capacidad de germinación y vigor (Jianhua y McDonald, 1996).

Fontana *et al.* (2016) evaluaron periodos de envejecimiento acelerado en semillas de *Prosopis alba* Griseb. con calor húmedo, calor seco y solución salina en semillas de tres procedencias geográficas. Encontraron diferencias significativas para la interacción procedencia*tratamiento y se determinó que el ensayo con calor húmedo, al afectar significativamente al índice de envejecimiento, es el único procedimiento aplicable a todas las procedencias para evaluar el vigor de las semillas en esa especie.

En contraste, Alves *et al.* (2004) al estudiar periodos de envejecimiento acelerado en semillas de maíz encontraron que a partir de las 72 h de envejecimiento acelerado ocurre la lixiviación de proteínas solubles totales, potasio y otros iones como el calcio, zinc, manganeso, cobre, fierro y manganeso, y con ello, disminuye la germinación. En esa investigación documentaron que el tiempo de exposición de las semillas evidenció la diferencia de calidad entre lotes de semillas evaluados; además, la semilla del lote de calidad superior requirió mayor tiempo de exposición de envejecimiento que las de baja calidad.

El ensayo de envejecimiento acelerado por 48, 72 y 96 h usando solución salina saturada de NaCl permitió poner a prueba el vigor de las semillas de caoba, con menor vigor y porcentaje de germinación conforme aumentó el periodo de exposición al factor de envejecimiento; a 24 h se mostró mayor vigor (Cuadro 8). Cuando se usó solución salina saturada la germinación fue mayor a las 24 h, pero descendió rápidamente para tener valores similares de germinación con solución salina no saturada; a medida que disminuyó la humedad relativa de envejecimiento acelerado con solución salina saturada, disminuyó el contenido de humedad de la semilla. El deterioro de la semilla se aceleró al aumentar la humedad relativa de equilibrio.

El envejecimiento acelerado tradicional presentó porcentajes de germinación menores en comparación con los tratamientos de solución salina a las 24 h de exposición (Cuadro 8). Al aumentar la salinidad, la mayoría de las moléculas de agua quedan ligadas a los iones, de manera que la concentración presente disminuye. Como consecuencia, el agua pasa a estar menos móvil, disminuye la vaporización y, por tanto, la presión de vapor en la superficie del recipiente o material de prueba de envejecimiento acelerado (Kelly y Selker, 2001).

La reducción del vigor, y la consecuente pérdida de la capacidad de germinación, podría corresponder al deterioro de los niveles de respiración de las semillas aun cuando están parcialmente viables. Las mitocondrias requieren entre 10 y 40 % aproximadamente más oxígeno en las semillas deterioradas que las semillas frescas, y aproximadamente la mitad de la cantidad de ATP producido por volumen de oxígeno consumido en comparación con semillas vigorosas (Bewley y Black, 1994). Además, el deterioro de la semilla también se asocia con la disminución de carbohidratos al envejecer. Por tanto, un signo del deterioro de la semilla es la disminución significativa de su tasa respiratoria (Cruz *et al.*, 2003). Se ha comprobado en varias especies de plantas una correlación positiva entre el contenido de ATP de semillas embebidas y su vigor. Asimismo, la deficiencia en la síntesis de proteínas, es otro resultado que se observa en el deterioro de las semillas (Bewley y Black, 1994). Malik y Jyoti (2013) mencionan que la pérdida de la integridad de la membrana es una de las principales razones de la pérdida de viabilidad al exponer la semilla al deterioro, dando como resultado un aumento de la permeabilidad celular, dejando expuestos los componentes celulares cuando la semilla se sumerge en agua para su rehidratación (Brasavarajappa *et al.*, 1991).

Herrera *et al.* (2006) documentaron que las semillas expuestas a una alta temperatura de almacenamiento tienden a sufrir un proceso de recalentamiento como consecuencia de la alta actividad metabólica, afectando el porcentaje de germinación al influir sobre las enzimas que regulan la velocidad de reacciones bioquímicas en la semilla después de la rehidratación. No obstante, también se ve afectada la actividad metabólica celular, la absorción de agua y nutrientes, el intercambio gaseoso, la producción y gasto de carbohidratos y los reguladores del crecimiento (Santamarina *et al.*, 1997). Además, influye sobre la actividad enzimática que regula la velocidad de reacciones bioquímicas que ocurren en la semilla después de la hidratación. La mayor parte de

las semillas requieren para su germinación un medio suficientemente airado que permita una adecuada disponibilidad de O₂ (Esquivel, 2012).

En suma, las principales alteraciones bioquímicas asociadas al proceso de deterioro de semillas por la prueba de envejecimiento acelerado son; cambios en la membrana, disminución de consumo de oxígeno, disminución de ATP, mayor liberación de sustancias al medio (electrolitos, aminoácidos, azúcares); cambios en el contenido lipídico y acumulación de ácidos grasos libres; degradación de proteínas y cambios en las actividades enzimáticas; variaciones en el ARN y la síntesis proteica; deficiencias en el metabolismo respiratorio y biosintético; aberraciones cromosómicas y modificaciones en la integridad del DNA así como cambios en el nivel o contenido hormonal (Anderson y Baker, 1983; Standard *et al.*, 1983; Priestley, 1986; Vertucci y Leopold, 1987; Mayer y Poljakoff, 1989; Gidrol *et al.*, 1990; Attucci *et al.*, 1991; Agrawal, 1990; Dreyer y Van de Venter, 1992; Pérez, 1992; De Paula *et al.*, 1994; Brasavarajappa *et al.*, 1991).

4.2 Germinación relacionada con el tiempo y condiciones de almacenamiento

El análisis de los resultados de la prueba de *t* de Student para la variable de germinación (%), indicó que existen diferencias significativas entre el tipo de almacenamiento y los diferentes tiempos de almacenamiento de semillas ($p < 0.001$); 5, 6, 7, 8 y 9 meses (Figura 10). Indicando que ambos tipos de almacenamiento (refrigeración (6 °C) y temperatura ambiente (27 °C)) son importantes en la respuesta directa en el porcentaje de germinación en las semillas de caoba. Se observa que a partir de los cinco meses de almacenamiento de la semilla, ya hay diferencia en el porcentaje de germinación. Las diferencias en el porcentaje de germinación entre las dos condiciones son notorias; a los 9 meses de almacenamiento las semillas en refrigeración conservan una germinación de 47 %, mientras que en condiciones de temperatura ambiente fue de 16 %.

Schmidt (2000) y Hong y Ellis (2003) señalan que la viabilidad y germinación de las semillas almacenadas siempre va a depender entre otros, de cuatro factores importantes; factores genéticos, madurez del fruto y de las semillas, condiciones ambientales de almacenamiento y viabilidad inicial.

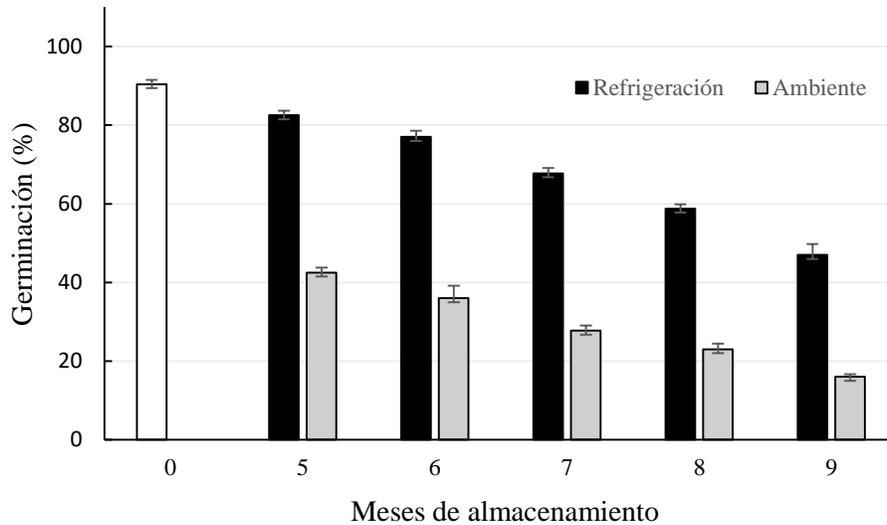


Figura 10. Porcentaje de germinación de semillas de *Swietenia macrophylla* King almacenadas en dos condiciones de temperatura [refrigeración (6 °C) y ambiente (27 °C)] durante un periodo de 9 meses. Mes 0: dato correspondiente al valor de referencia de la caracterización del lote de semillas.

Los datos obtenidos son semejantes a los de Samaniego *et al.* (1995). El propósito de su investigación fue determinar las condiciones óptimas para almacenar semillas de caoba por un tiempo corto, sin perjudicar su viabilidad, con un mínimo de esfuerzo y costos. Ellos destacan que a medida que la germinación disminuía, las semillas envejecen a diferente velocidad en función de las condiciones de almacenamiento; en la cámara a 15 °C obtuvieron una germinación de 75.5 % a los dos meses y de 73.7 % a los seis meses. La germinación en el tratamiento en contenedor hermético fue 65.2 % y 43.5 % a los dos y seis meses, respectivamente. La germinación en condiciones ambientales (27 °C) fue 75.1 y 27.6 % a los dos y seis meses. Para el almacenamiento en papel plástico, la germinación fue 72.9 % y 52.0 % a los dos y seis meses, respectivamente.

Sánchez *et al.* (2016) evaluaron la germinación de semillas de caoba de diferentes procedencias y fechas de muestreo; ellos encontraron diferencias significativas en el porcentaje de germinación entre procedencias y fechas de muestreo. No encontraron correlación entre las dimensiones de la semilla y la germinación, pero si una correlación entre el largo y ancho de la semilla ($r^2 = 0.90$, $p = 0.009$). Vargas (1988) considerando el almacenamiento durante 30, 60, 90 y 120 días encontró un poder germinativo de 88, 74, 62 y 48 %, resultados favorables al considerar

el tiempo de almacenamiento. Samaniego *et al.* (1995) indican que las semillas de caoba pueden mantener su viabilidad después de seis meses siempre y cuando estén almacenadas a una temperatura constante de 15 °C y contenido de humedad de 4.8 %. Mostraron también que las semillas germinan mejor en las cabinas de germinación a 30 °C, en un sustrato de arena-tierra, con un fotoperiodo de 16/8 horas, previa imbibición en agua durante 24 h como tratamiento pre-germinativo; aumentó en 9.2 % en relación con la obtenida en la prueba de rutina.

Gómez *et al.* (2006) y Magnitskiy y Plaza (2007) coinciden en que la viabilidad de las semillas de caoba se reduce rápidamente a medida que transcurre el tiempo de almacenamiento, dependiendo de las condiciones de humedad y temperatura. En condiciones ambientales naturales, las semillas de esta especie tropical disminuyen 10 % o más cada mes. Esta es una de las razones por la que estas semillas no forman parte de los bancos de semilla en el suelo; las semillas carecen de mecanismos de latencia a largo plazo, reproduciéndose en campo a partir de las recién caídas con una supervivencia en el suelo de cuatro a seis meses o hasta diez meses durante el periodo seco (Mayhew y Newton, 1998; Newton, *et al.*, 1993). Así, la viabilidad de las semillas, frescas y maduras, suele ser de alrededor de 90 % (Mayhew y Newton, 1998).

Es importante mejorar y actualizar la efectividad de los diferentes sistemas de almacenaje, temperatura y tiempo máximo que pueden permanecer almacenadas sin perder la viabilidad de especies tropicales (Becerra, 1979). Hay algunos trabajos en las semillas de caoba para conocer las condiciones de almacenamiento. Montalvo *et al.* (1991) estudiaron las características de la calidad intrínseca de semillas de caoba de 14 procedencias, almacenadas durante tiempos de 0, 2 y 3 años en envases herméticos a 5 ± 2 °C. Observaron que en los dos primeros años la capacidad germinativa disminuyó 66 % respecto al valor de la semilla fresca, y después del tercer año registraron una disminución de 89 %. Concluyendo que la técnica de almacenamiento utilizada no tomó en cuenta el ritmo de envejecimiento de las semillas.

Basado en Cordero y Boshier (2003), Wightman *et al.* (2006), Salazar *et al.* (2000), Román *et al.* (2012), De La Cruz y Mendizábal (2004), CATIE (2007) las semillas de caoba se clasifican dentro de las ortodoxas; conservan su poder germinativo hasta por seis u ocho meses almacenadas a temperatura ambiente en bolsas de papel, desecadas con un contenido de humedad de 3 a 12 %. Asimismo, Gómez *et al.* (2006) estudiaron el deterioro de las semillas de caoba de dos procedencias bajo diferentes métodos de almacenamiento, observando que conservan mejor su

viabilidad en una cámara fría (9 °C) utilizando envases permeables para evitar la pérdida del contenido de humedad de la semilla.

4.3 Análisis bromatológico: contenido relativo de reservas por periodo y condiciones de almacenamiento y tiempo de germinación

4.3.1 Análisis bromatológico de semillas de caoba relacionado con tiempo y condiciones de almacenamiento

Los resultados del análisis bromatológico de la semilla completa de *Swietenia macrophylla* indicaron que existen diferencias entre el contenido de las sustancias de reserva en la semilla (Cuadro 9). Para cada variable bromatológica analizada, se observó un cambio gradual asociado al periodo de almacenamiento, a excepción del contenido de humedad (%). Los datos fueron uniformes en cada condición y tiempo de almacenamiento. Los componentes bromatológicos de grasa, fibra cruda, ceniza, y azúcares totales disminuyeron conforme transcurre el tiempo de almacenamiento, en función de las condiciones en que se encuentran expuestos, mientras que el contenido relativo de proteínas aumenta (Cuadro 9).

Cuadro 9. Análisis bromatológico de las semillas de *Swietenia macrophylla* King en diferentes condiciones y tiempos de almacenamiento.

Componente bromatológico	Tiempo de almacenamiento (meses)	Almacenamiento	
		Refrigeración (6 °C)	Ambiente (27 °C)
Grasa (%)	7	82.5	77.5
	8	80.7	74.1
	9	75.6	72.8
Fibra cruda (%)	7	6.54	4.65
	8	6.10	3.98
	9	5.98	3.67
Proteína (%)	7	12.21	14.64
	8	25.82	28.79
	9	31.64	34.55
Cenizas (%)	7	3.33	3.90
	8	2.74	2.74
	9	2.25	2.30
Azúcares totales (mg/L)	7	1.34	1.26
	8	1.14	1.11
	9	0.94	0.91
Humedad (%)	7	6.5	5
	8	6.3	4.9
	9	6	4.7

Los datos derivados del análisis bromatológico entre el almacenamiento en refrigeración y temperatura ambiente fueron contrastantes. Se determinó un deterioro mayor en el contenido bromatológico de las semillas que se guardaron a temperatura ambiente que en refrigeración. Es notorio que el porcentaje de grasa en las semillas de caoba, en ambos tipos de almacenamiento a los 9 meses desde su recolecta, presentó valores altos en comparación con otras especies forestales (Sosa, 1983; Gómez *et al.*, 2002; Arrázola *et al.*, 2008; González y Duarte, 2008; Serratos *et al.*, 2008; Jaimes *et al.*, 2014; Intriago *et al.*, 2015). Una de las explicaciones del deterioro de las semillas de caoba durante el almacenamiento, es el alto porcentaje de grasas, causando daños celulares y pérdida de estabilidad en las membranas durante la deshidratación (Nkang *et al.*, 2003;

Liu *et al.*, 2006; Gómez *et al.*, 2006). Asimismo, puede ser que los niveles altos de proteínas, especialmente la aspártica, causen la degradación masiva de proteínas en la semilla después de su diseminación y aumenten el nivel de recalcitrancia de éstas (Magnitskiy y Plaza, 2007).

En la mayoría de las semillas los lípidos están formados por ésteres de ácidos grasos y glicerol, por lo que pueden estar en forma de cera, grasa o aceite (Copeland, 1976). Los lípidos están presentes en las semillas de muchas especies, almacenadas en unidades intracelulares llamadas esferosomas, oleosomas o vesículas lipídicas, las cuales presentan una forma esférica, refringente, de tamaño variado dependiendo de la especie.

Serratos *et al.* (2008) hallaron en semillas de *Enterolobium cyclocarpum* (Jacq.) Griseb. un contenido de proteína de 26.13 %, grasas 2.85 %, fibras 4.95 %, cenizas 2.95 % y extracto libre de nitrógeno de 63.1 %. En las almendras desecadas los valores fueron; proteínas 34.5 %, grasas 7.6 %, ausencia de fibras, cenizas 3.3 % y extracto libre de nitrógeno 54.6 %. Por su parte, Gómez *et al.* (2002) analizaron la composición química y valor nutritivo de Matarratón (*Gliricidia sepium* (Jacq.) Walp), indicando que las semillas contienen niveles altos de proteína (23 %), (45 % de fibra neutra detergente) y calcio (1.7 %), y niveles bajos de fósforo (0.2%). Los datos de la composición química de las semillas (proteína, ceniza y fibra) de *E. cyclocarpum* y *Gliricidia sepium* son mucho mayores a los observados en el resultado del análisis bromatológico de la presente investigación con las semillas de caoba, ya que *G. sepium* es leguminosa y *E. cyclocarpum* una fabácea (Cuadro 9).

En *Brosimum alicastrum* Swartz se ha determinado 24.18 % de carbohidratos, 7.48 % de proteína, 2.12 % de grasa y 3.43 % de ceniza en las semillas (Sosa, 1983), resultados menores a los del presente trabajo de investigación. Del mismo modo, las semillas del almendro de la india (*Terminalia catappa* L.) tuvieron resultados menores a los documentados en las semillas de caoba; grasa 54 %, proteína 24 %, ceniza 4 %, fibra 12 % y humedad 45 %. Concluyen que por la composición nutricional, la semilla de almendro tiene posible aprovechamiento en la industrialización e inclusión de concentrados para la alimentación animal (Arrázola *et al.*, 2008).

4.3.2 Análisis bromatológico de semillas en diferentes momentos de germinación y desarrollo de plántula

El análisis bioquímico mostró que el contenido de reservas de las semillas de caoba fue cambiando gradualmente durante el proceso de germinación (Cuadro 10). Como se aprecia en el Cuadro 10, hay diferencias entre los diferentes niveles de los factores evaluados, condiciones de almacenamiento y tiempo durante el proceso de germinación. Las semillas almacenadas en refrigeración (6 °C), presentaron mejores resultados en algunas fracciones bromatológicas (grasa, fibra cruda, azúcares totales y humedad) respecto a las semillas almacenadas en temperatura ambiente (27 °C) ($p < 0.001$). De igual manera, se observaron diferencias significativas ($p < 0.001$) asociadas al tiempo de evaluación durante el proceso de germinación (Cuadro 10).

Cuadro 10. Resultado del análisis bromatológico relacionado con el contenido de reservas y proceso de germinación en semillas de *Swietenia macrophylla* King.

Fuente de variación	Grasa (%)	Fibra cruda (%)	Proteína (%)	Cenizas (%)	Azúcares totales (mg/L)	Humedad (%)
<u>Condiciones de almacenamiento:</u>						
Refrigeración	67.5 a	11.7 a	10.6 b	6.5 b	2.1 a	45.3 a
Ambiente	60.7 b	9.5 b	12.3 a	7.4 a	1.7 b	43.6 b
<i>p</i>	< 0.001	< 0.03	< 0.002	< 0.03	< 0.01	< 0.001
<u>Tiempo durante el proceso de germinación:</u>						
5 días (D ₅)	74.8 a	6.0 c	9.7 b	5.0 c	0.7 c	34.9 d
10 días (D ₁₀)	67.5 b	8.7 bc	11.2 ab	6.3 bc	1.8 b	43.9 c
15 días (D ₁₅)	62.0 c	11.9 b	12.2 a	7.5 b	2.5 a	46.1 b
20 días (D ₂₀)	52.1 d	15.9 a	12.7 a	9.1 a	2.7 a	53.0 a
<i>p</i>	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001

Medias seguidas por la misma letra dentro de cada columna no difieren entre sí por la prueba de Tukey $p < 0.05$.

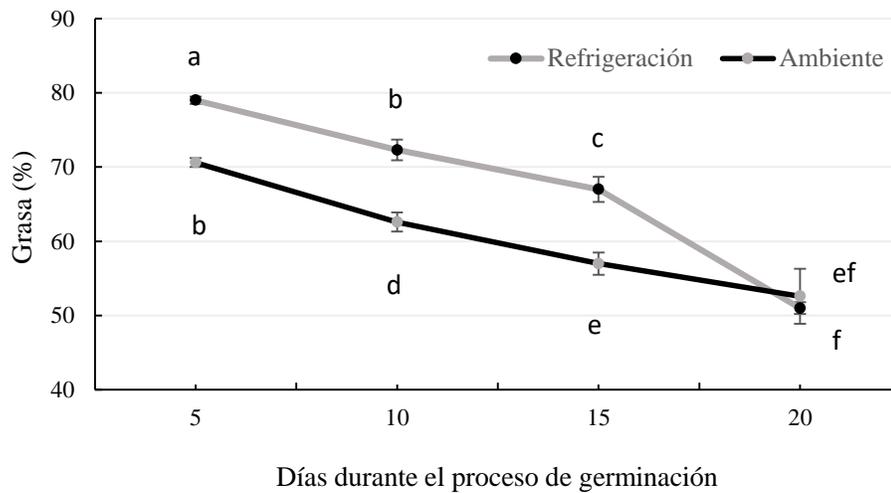


Figura 11. Cambios en el porcentaje de grasa durante el proceso de germinación de semillas de *Swietenia macrophylla* King, almacenada en condiciones de refrigeración (6 °C) y temperatura ambiente (27 °C). Los datos son valores promedio de semillas almacenadas durante 7, 8 y 9 meses en cada condición. Medias seguidas por la misma letra no difieren entre sí por la prueba de Tukey ($p < 0.05$).

No se encontraron diferencias significativas en los resultados de la interacción tipo de almacenamiento y tiempo durante el proceso de germinación en las fracciones bromatológicas ($p > 0.05$). Sin embargo, para el contenido de grasa sí se registraron diferencias significativas ($p < 0.01$) (Figura 11). Los lípidos que se encuentran presentes en las semillas son básicamente triglicéridos, que por la acción de enzimas lipasas se degradan hasta componentes que pueden ser utilizados por la semilla (glicerol y ácidos grasos), incorporándose al metabolismo energético de la semilla. Todo lo anterior pone de manifiesto que, en cada caso, la movilización implica la degradación de los compuestos de reserva a unidades simples para la obtención de energía química (Besnier, 1989). Durante el proceso de germinación disminuyó paulatinamente el contenido de grasa, esto a partir de iniciar la actividad de la misma hasta aparecer el primer par de hojas verdaderas (día 20) (Figura 11).

La disminución del porcentaje de grasa mantuvo la misma dinámica en ambas condiciones de almacenamiento de semillas. No obstante, las semillas almacenadas en refrigeración, presentaron porcentajes de grasa un poco mayores a las semillas almacenadas en temperatura ambiente. Desde el punto de vista químico, una de las explicaciones relacionadas con el cambio en el contenido de grasa encontradas, es que el germen o embrión es rico en lípidos y proteínas, por lo que al estar en refrigeración, la grasa como componente esencial de la membrana se mantiene sin actividad metabólica, estando presente en la semilla en un mayor porcentaje que en las semillas almacenadas a temperatura ambiente (Montes, 1990).

Los resultados del cuadro 10 muestran que hay diferencias significativas ($p < 0.03$) en el contenido de fibra cruda para el tipo de almacenamiento de semillas. Así también, para el tiempo durante el proceso de germinación se encontraron diferencias significativas ($p < 0.001$), hay una tendencia de incremento ligero en las semillas (Cuadro 10). Es decir, hay una ganancia en el porcentaje de fibra cruda conforme la semilla continua el proceso de germinación; la fibra se encuentra asociado a la pared celular, englobando estructuras complejas como hemicelulosas, celulosa y lignina como componentes principales (Zilversmit, 1979). Al respecto, Montes (1990) expresa que las capas exteriores de recubrimiento en las semillas son ricas en fibra, minerales y algunas con vitaminas de complejo B. No se registraron diferencias significativas en la interacción de las fuentes de variación ($p > 0.05$) para esta fracción del componente bioquímico.

Los datos en el porcentaje de proteínas presentes durante la germinación fueron significativos en ambas fuentes de variación ($p < 0.001$), pero no fue así en la interacción de ambos factores ($p > 0.05$). Conforme transcurría el proceso germinación durante el factor tiempo, aumento el contenido de proteína. En tal efecto, Besnier (1989) menciona que, en la movilización de proteínas durante la germinación se proporciona a la semilla de aminoácidos, aportando energía necesaria cuando se presenta una deficiencia de glúcidos, con ello se suple la deficiencia en glúcidos. El proceso de degradación de las proteínas en las semillas a aminoácidos, es llevada a cabo por las enzimas proteasas, enzimas específicas que se sintetizan por la presencia de giberelinas liberadas por el embrión (Besnier, 1989). Las semillas almacenadas en temperatura ambiente, tuvieron un mayor contenido relativo de proteína en comparación con las semillas almacenadas en refrigeración ($p < 0.02$).

Igualmente se encontraron diferencias significativas en el porcentaje de cenizas asociadas a los dos factores en estudio ($p < 0.001$). Se registró un mayor contenido relativo de cenizas en las semillas almacenadas en temperatura ambiente ($p < 0.03$) que en las semillas almacenadas en refrigeración después de 7 meses de almacenamiento. En ambos casos, el contenido relativo de cenizas aumentó durante el proceso de germinación de la semilla. No hubo un efecto significativo de la interacción de ambos factores en el porcentaje de cenizas ($p > 0.05$).

En el caso del contenido de azúcares totales (mg/L) (Cuadro 10), se encontraron diferencias significativas ($p < 0.001$) entre las condiciones de almacenamiento y tiempos de evaluación durante el proceso de germinación. Las semillas almacenadas en refrigeración mostraron mayor contenido de azúcares totales. Además, se detectó un aumento moderado en el contenido de azúcares totales conforme transcurrió el tiempo de germinación. En contexto, el almidón es uno de los principales compuestos de reserva en la semilla. Por lo que la hidrólisis previa del almidón es necesaria para obtener la energía necesaria en la activación del metabolismo de la semilla, iniciando con la liberación de giberelinas por el embrión, hormonas vegetales que promueven la síntesis de enzimas responsables de la degradación del almidón (Besnier, 1989).

Así también, en el porcentaje de humedad se observaron diferencias significativas ($p < 0.01$), registrando un aumento del mismo durante el proceso de germinación del 38 % a 56 %. Las semillas almacenadas durante 7-9 meses mantuvieron un porcentaje de humedad de entre 38 y 56 % durante el proceso de germinación en las dos condiciones de almacenamiento. Las semillas almacenadas en las dos condiciones mantienen una dinámica similar en el cambio del contenido de humedad durante el proceso de germinación (Cuadro 10), sin un efecto significativo de la interacción entre ambos factores ($p > 0.05$).

Las sustancias de reserva almacenadas en las semillas son de tipo inmóvil e insoluble, por lo que para ser aprovechados por el embrión tienen que pasar por un proceso de transformación a sustancias más simples. Para ello, durante la actividad metabólica de las semillas, las enzimas incrementan su actividad (Alberto y Jerónimo, 1989); hay enzimas que se encargan de convertir almidón en azúcar asimilable; la amilasa, por ejemplo, es secretada por el endospermo por acción hormonal para la transformación del almidón (Rojas, 1972; Alberto y Jerónimo, 1989). Al transformar las sustancias de reserva a sustancias asimilables por la acción de enzimas, son

traslocadas al endospermo y cotiledones para ser ubicadas en las regiones de crecimiento de la semilla, radícula, plúmula e hipocótilo (Rojas, 1972).

Por lo tanto, bioquímicamente en el proceso de germinación se genera un incremento de actividad enzimática como resultado de la rehidratación de las semillas. Lo que produce a su vez una mayor respiración en la semilla; provocando una producción de gas carbónico, agua y ATP. En consecuencia, trae consigo la degradación, en algunos casos, de los materiales de reserva (carbohidratos, lípidos, proteínas y hemicelulosas) (Correa, 1990) como los encontrados en el análisis bromatológico de las semillas de caoba durante la germinación.

5 DISCUSIÓN GENERAL

En el presente estudio se encontró que las semillas de caoba tienen características químicas y estructurales que no permiten que pueda ser almacenada por tiempos largos sin perder la viabilidad de manera rápida. En este sentido, conocer los rasgos morfológicos y bioquímicos de las sustancias de reserva en la semilla es de ayuda para interpretar como estas características se relacionan no solo con el almacenamiento y conservación, sino también para optimizar el proceso o ciclo de conservación de la especie, desde la recolecta hasta el almacenamiento en los bancos de germoplasma y posterior utilización. Por lo anterior, es ahí donde el conocimiento de las características de los rasgos de los morfológicos de la semilla se vuelve una herramienta indispensable para el proceso de conservación *ex situ*.

En el análisis de los parámetros físicos y fisiológicos de la semilla se encontraron diferencias asociadas a las condiciones y tiempo de almacenamiento. Las semillas con mayor calidad se observaron en el lote almacenado en refrigeración; el contenido de grasa fue mayor en tal condición que las almacenadas a temperatura ambiente, mientras que el contenido de humedad se mantuvo de manera constante en ambas condiciones de almacenamiento. Los resultados muestran que las semillas experimentaron un deterioro durante el tiempo de almacenamiento, lo cual disminuyó su longevidad. Esto se puede deber al daño que sufren las membranas celulares y organelos intracelulares (mitocondrias o plásmidos). La pérdida de integridad de las membranas celulares se atribuye principalmente a la disminución de fosfolípidos, carbohidratos y proteínas, así como a la menor actividad de la enzima peroxidasa durante el secado natural que ocurre en la maduración (Wallis *et al.*, 2000). De manera que el daño que sufren las semillas por el deterioro en almacenamiento afecta también la actividad enzimática, metabolismo de proteínas, lípidos, respiración celular y síntesis de ADN (Pérez, 2002).

Las semillas de caoba se categorizan como ortodoxas (CATIE, 2007); sin embargo, también se menciona que se encuentran en una categoría intermedia por su comportamiento en almacenamiento (Reynel *et al.*, 2003). En la presente investigación se observó que las semillas de caoba conservan una germinación de 47 % después de 9 meses almacenadas en refrigerador (6 °C), en bolsas plásticas con cierre hermético, calibre 120.

No se encontraron diferencias microscópicas en las características anatómicas evaluadas en las semillas de caoba ligadas al proceso de imbibición. El grosor de testa se mantiene sin cambios notables conforme transcurren los intervalos de imbibición. Sin embargo, se observó en microscopía de barrido que se encuentran estomas y cavidades o espacios intracelulares en la testa; mismos que permiten la absorción de agua de manera más fácil y rápida. La cantidad de agua que la semilla puede absorber durante la imbibición depende del tamaño de semilla, tipos de testa, permeabilidad, e hidratación de los contenidos de reserva. De manera general, la absorción de agua es paulatina y en pequeñas cantidades, no se excede 2 o 3 veces el peso seco de la semilla (Bewley y Black 1994). La importancia del tipo de testa en las semillas radica en que además de servir de protección al embrión es una barrera que afecta la absorción de agua y permite que ocurra una rápida o lenta imbibición (Matthews *et. al.* 1980).

En la prueba de envejecimiento acelerado se registró que la tasa de deterioro de las semillas aumenta conforme cambian los tiempos de exposición en temperatura y humedad relativa; esto es, el vigor se pierde. En el lote de semilla evaluada se observó que los valores de germinación disminuyen. En la prueba de envejecimiento acelerado con solución salina saturada (T_3) se obtuvo un mayor porcentaje de germinación a las 24 h de exposición, por lo tanto, menor deterioro de semilla en comparación con los otros tratamientos. Esto se debe a que la concentración de sales en la solución, una modificación a la prueba tradicional de envejecimiento (T_1), reduce la humedad relativa de equilibrio en el ambiente de envejecimiento. Este proceso reduce la tasa de absorción de agua en las semillas, reduciendo con esto la velocidad de deterioro (McDonald, 1999). Los resultados obtenidos en este estudio, permiten conocer la dinámica de deterioro y pérdida de vigor de las semillas de caoba en cada tratamiento y tiempo de exposición, dado que, la semilla se sometió a una condición de deterioro considerable al estar a una temperatura alta y humedad relativa constante, registrando diferencias iniciales en el porcentaje de germinación al comparar los datos con la última hora de exposición de cada tratamiento. La disminución de la germinación conforme aumenta el tiempo de exposición y la temperatura se atribuye a que el mayor tiempo de exposición acelera los procesos fisiológicos de las semillas, aumentando su velocidad de deterioro y, en consecuencia, la disminución del vigor. Un tratamiento de envejecimiento que permita controlar la dinámica de deterioro, con una velocidad de pérdida moderada, como la observada con el tratamiento T_3 es más adecuado para distinguir entre lotes de semilla con diferente calidad o vigor inicial.

Al respecto, Carambula (1984) indica que el envejecimiento acelerado es uno de los análisis más prometedores disponibles, ya que la semilla es sometida y almacenada en periodos de tiempos variables, en condiciones ambientales adversas de temperatura y humedad relativa, poniendo a prueba el vigor y posteriormente la germinación de la semilla. En síntesis, la degradación de la semilla comienza por las membranas celulares y la pérdida subsiguiente de la permeabilidad, así como la disminución de la producción de energía y los procesos de respiración y biosíntesis, lo que influye en el crecimiento y desarrollo de las plántulas; comprometiendo la germinación al aumentar su deterioro (Delouche, 1969; Bewley y Black, 1994).

El contenido de sustancias de reserva se modificó con el tiempo y condiciones de almacenamiento. En las dos condiciones de almacenamiento se observó una disminución gradual en las sustancias de reservas en las semillas conforme transcurrió el tiempo en almacenamiento. La síntesis de reservas almacenadas se modifica con forme transcurre tal actividad con el fin de proporcionar a la planta los nutrientes necesarios hasta volverse autótrofa. Las fracciones bioquímicas analizadas en tal proceso, cambian gradualmente. Las reservas de la semilla de caoba se encuentran en los cotiledones, iniciando con la síntesis de almidón y posteriormente la de aceites (Bewley *et al.*, 2013). Las rutas y procesos metabólicos que ocurren durante la germinación son diversos, al igual que las enzimas que participan en ello (Bewley *et al.*, 2013). Casi todas las fracciones bioquímicas analizadas, con excepción de proteína, registraron mayor contenido relativo en semillas almacenadas en refrigeración que en temperatura ambiente; lo mismo sucedió durante el proceso de germinación con la utilización de las sustancias de reserva.

Los resultados obtenidos permiten aumentar la información actual que se tiene del comportamiento químico-fisiológico de las semillas de caoba durante el almacenamiento y proceso de germinación. Heydecker (1972) y Justice y Bass (1978) demostraron que una vez que la semilla llega al estado de madurez fisiológica se desencadenan procesos graduales de deterioro de las sustancias químicas de reserva como las que se encuentran en las membranas, protoplasma, núcleo y estructuras subcelulares; lo que afecta la viabilidad, vigor y germinación de la semilla. Al mismo tiempo, suceden cambios en los organelos subcelulares (mitocondrias, plastidios, dictiosomas, ribosomas, lisosomas y retículo endoplásmico), ya que sufren cambios degenerativos y anormalidades durante el deterioro de la semilla en almacenamiento. Esto trae consigo daños en

los procesos de respiración y síntesis de proteínas como factores principales de la desorganización que se genera (Anderson, 1973; Abdul, 1980).

Además, los resultados obtenidos de esta investigación aportan conocimiento básico para mejorar las actividades de manejo de las especies y conservación de las semillas de especies tropicales de importancia económica y ecológica, siempre y cuando los resultados químicos y fisiológicos se consideren como parte del proceso metodológico de almacenamiento de semillas.

6 CONCLUSIONES

Existen diferencias en algunos parámetros físicos (contenido de humedad) y fisiológicos (germinación y contenido de reservas) asociados a las condiciones y tiempo de almacenamiento de la semilla de caoba. El porcentaje de germinación fue mayor en las semillas almacenadas en refrigerador, a 6 °C. Las semillas de caoba se pueden almacenar por un tiempo de 9 meses, si el contenido de humedad de la semilla se mantiene en 6 % y en condiciones de refrigeración de 6 °C.

No se encontraron diferencias en la anatomía microscópica de las semillas de caoba durante la imbibición. La estructura de la semilla se mantiene intacta conforme ingresa el agua a la semilla. En los ensayos de envejecimiento acelerado tradicional y en las dos concentraciones de NaCl utilizadas, la tasa de deterioro de las semillas aumenta conforme transcurre el tiempo de exposición de las semillas de caoba. Es decir, el vigor y la capacidad germinativa se reducen. Los ensayos de envejecimiento acelerado ayudaron a entender la dinámica de deterioro y los cambios en tal proceso para evaluar el vigor de las semillas de *Swietenia macrophylla*. Dado que al aumentar la concentración de NaCl se redujo la dinámica de deterioro de la semilla, el uso de soluciones salinas saturadas, como el caso de tratamiento T₃, es más adecuado para distinguir con mayor facilidad entre lotes de semilla con diferente calidad o vigor inicial.

Las condiciones y tiempo de almacenamiento de la semilla de caoba determinan la cantidad de reservas en las mismas, así como su contenido relativo durante el proceso de germinación. Las semillas presentan altos porcentajes de grasa, lo que es determinante en la viabilidad de la semilla al oxidarse de manera paulatina. El porcentaje de grasa disminuye lentamente durante el almacenamiento de las semillas de caoba, pero la reducción es más lenta en la semilla almacenada en refrigeración y la misma dinámica de reducción de grasa se observa durante el proceso de germinación, independiente de las condiciones de almacenamiento de la semilla.

7 LITERATURA CITADA

- Abdul Baki, A. A. 1980. Biochemical aspects of seed vigor. *Hort Beienee* 15 (6): 765-771.
- Acosta López, F. D., C. Orantes-García y E. R. Garrido-Ramírez. 2011. Germinación y crecimiento de plántulas de caoba (*Swietenia macrophylla* King, Meliaceae) en condiciones de vivero. *Lacandonia* 5(1): 13-20.
- Agrawal, P. K. 1990. Seed deterioration during storage. *Proceedings of the International Congress of Plant Physiology*, (S. K. Siriha, P. V. Sane, S. C. Bhargava and P. K. Agrawal, eds.), Society for Plant Physiology and Biochemistry Publ., New Delhi, EUA. pp. 1271-1278.
- Aguilar Cumes, J. M. y M. A. Aguilar-Cumes. 1992. Árboles de la reserva de biosfera Maya, Petén: guía para las especies del parque nacional Tikal. Guatemala, USAC, Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia, Centro de Estudios Conservacionistas, Escuela de Biología. 272 p.
- Albert Puentes, D., L. Rodríguez-F. and V. Vigil-E. 2002. Consideraciones sobre el género *Swietenia* Jacq. (Swietenioideae, Meliaceae) en Cuba. *Botánica Complutenses* 26: 63-78.
- Alberto Pérez, R. A. y A. F. Jerónimo-Díaz. 1989. Evaluación de métodos pregerminativos en seis especies forestales de difícil germinación. Tesis Licenciatura. Universidad de El Salvador. San Salvador, El Salvador. pp: 3-13, 44-47.
- Alcalá M., R. E. 2011. Ecología, genética y conservación de la caoba (*Swietenia macrophylla*): herramientas para un manejo adaptativo de la selva maya de Quintana Roo, México. Centro de Investigación en Biodiversidad y Conservación. Universidad Autónoma del Estado de Morelos. Informe Final SNIB-CONABIO Proyecto FQ006. México, D. F. 56 p.
- Alcalá R., E., H. Salazar, G. Gutiérrez-Granados and L. K. Snook. 2014. Genetic structure and genetic diversity of *Swietenia macrophylla* (Meliaceae): implications for sustainable management in Mexico. *Journal of Tropical Forest Science* 26(1): 142-152.
- Alvarenga, S. y E. M. Flores. 1988. Morfología y germinación de la semilla de caoba, *Swietenia macrophylla* King (Meliaceae). *Revista de Biología Tropical* 36(2A): 261– 267.
- Alves, E., C. Cavariani, M. Rocha-Corrêa, F. L. Gonçalves-Souza, T Mattosinho-Corrêa y J. Nakagawa, J. 2004. Efeito dos períodos de envelhecimento na lixiviação de íons e de proteínas solúveis em sementes de milho. *Revista Brasileira de Sementes* 26 (2): 119-125.
- Alzugaray, C., N. Carnevale, A. Salinas y R. Pioli. 2007. Factores bióticos y abióticos que afectan la calidad de las semillas de *Schinopsis balansae* Engl. y *Aspidosperma quebracho-blanco* Schltdl. *Revista Iberoamericana de Micología* 24: 142-147.
- Añazco, M. 2000. Selección de Especies y Manejo de Semillas. Rispergraf. Camaren, Quito, Ecuador. 30. pp: 58-64.
- Anderson J., D. 1973. Metabolie echange aeiated wit seneseenee. *Seed Science and Technology*. 1: 401-416.

- Anderson, J. D. and J. E. Baker. 1983. Deterioration of seeds during aging. *Phytopathol* 73: 321-325.
- André, T., M. R. Lemes, J. Grogan and R. Gribel. 2008. Post-logging loss of genetic diversity in a mahogany (*Swietenia macrophylla* King, Meliaceae) population in Brazilian Amazonia. *Forest Ecology and Management* 255: 340-345.
- AOAC. 1990. Official methods of analysis of the Association of Official Analytical Chemists. 15th ed. AOAC International. Association of Official Analytical Chemists. Washington, DC, EUA. 4 p.
- AOAC. 2000. Official methods of analysis of A.O.A.C. international; agricultural chemicals, contaminants, drugs. 17a Ed. Ed. AOAC International. Maryland. EUA. 4 p.
- AOSA (Association of Official Seed analysts). 1983. Seed Vigor Testing Handbook. Contribution Num.32. EUA. 82 p.
- Arostegui V., A. 1982. Recopilación y Análisis de Estudios Tecnológicos de Maderas Peruanas. Documento de Trabajo FAO No. 2. Lima, Perú. 57 p.
- Arrázola, G., H. Buelvas and Y. Arrieta. 2008. Nutritional characteristics of the indian almond (*Terminalia catappa* L.) as supplement in animal feeding. *Revista MVZ Cordoba* 13(1): 1205-1214.
- Arriaga, L., J. M. Espinoza, C. Aguilar, E. Martínez, L. Gómez y E. Loa. 2000. Regiones Terrestres Prioritarias de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. 611 p.
- Attucci, S., J. P. Carde, P. Raymond, V. San-Ges, A. Spiteri and A. Pradet. (1991) Oxidative phosphorylation by mitochondria extracted from dry sunflower seeds. *Plant Physiology* 95: 390-398.
- Barros, T. S. and J. M. Filho. 2003. Accelerated aging of melon seeds. *Scientia Agrícola* 60(1): 77-82.
- Basavaijappa, B. S., H. S. She-Y. and H. S. Prakash. 1991. Membrane deterioration and other biochemical changes, associated with accelerated ageing of maize seeds. *Seed Science and Technology* 19: 279-286.
- Baskin, C. C. and J. M. Baskin. 2014. Seeds: Ecology, Biogeography and Evolution of Dormancy and Germination. Academic Press, San Diego, EUA. pp: 150-162.
- Becerra J., E. 1979. Estado actual de los conocimientos e importancia de la investigación sobre semillas forestales tropicales. *In: Primer Curso Sobre Semillas Forestales*. Coordinado por proyecto investigaciones y desarrollo industrial forestal COL/74/005-INDERENA-PNUD-CONIF ACIF. Bogotá, Colombia. 13 p.
- Bennett, M. A. 2002. Saturated salt accelerated ageing (SSAA) and other vigor test for vegetable seeds. *In: Seeds: Trade, Production and Technology*. Proceedings International Seed Seminar. M.B. McDonald y S. Contreras (eds.). Colección de Extensión. Facultad de

- Agronomía e Ingeniería Forestal. Pontificia Universidad Católica de Chile. Santiago de Chile. pp: 188-198.
- Besnier Romero, F. 1989. Semillas. Biología y Tecnología. Ed. Mundi-Prensa. Madrid. 637 p.
- Bewley, J. D. and M. Black. 1994. Seeds: Physiology of Development and Germination. 2 ed. Plenum Press, New York, EUA. 445 p.
- Bewley, J. D., K. Bradford, H. Hilhorst and N. Nonogaki. 2013. Seeds: Physiology of Development, Germination and Dormancy, 3rd Edition. Ed. Springer-Verlag Nueva York. EUA. 392 p.
- Biloni, J. S. 1990. Árboles autóctonos argentinos de las selvas, bosques y montes de la Argentina. Ed. Tipográfica Argentina. Argentina. 335 p.
- BioRed. 2017. De Semillas Locales y su Entorno Cultural en Comunidades Rurales en la Búsqueda de Sostenibilidad para Iberoamérica. CYTED. Venezuela. pp: 11-22
- Black, M. 2013. Seeds: Physiology of Development and Germination. Springer Science and Business Media. USDA, EUA. 392 p.
- Bonner, F. T. 1990. Storage of seeds: potential and limitations for germplasm conservation. Forest Ecology and Management 35: 35-43.
- Brasavarajappa, B. S., H. S. Shetty and H. S. Prakash. 1991. Membrane deterioration and other biochemical changes associated with accelerated ageing of maize seeds. Seed Science and Technology 19: 279-286
- Brown, A. and S. Pacheco. 2006. Importancia del género *Cedrela* en la conservación y desarrollo sustentable de las yungas australes. In: T. Schlichter (ed.). Ecología y Producción del cedro (*género Cedrela*) en las Yungas Australes. Ediciones del Subtrópico. Tucumán, Argentina. pp: 9-18.
- Buitink, J., M. Hemminga and F. Hoekstra. 2000. Is there a role for oligosaccharides in seed longevity? An assessment of intracellular glass stability. Plant Physiology 122: 1217-1224.
- Cabrera E., I. E. O. 2006. Estudio de la composición arbórea, fuente semillera y calidad de la semilla de caoba (*Swietenia macrophylla* King.) y santa maría (*Calophyllum brasiliense* var. *rekoi* Standl.) en el parque nacional Laguna Lachuá, Cobán, Alta Verapaz. Tesis Licenciatura. Universidad de San Carlos de Guatemala. 66 p.
- Calvo, J. and H. Rivera. 2000. El estado de la caoba en Mesoamérica. Memorias de Taller Regional. PROARCAS/CAPAS. Ed. USAID. Costa Rica. 55 p.
- Cámara Cabrales, L. 2005. Seed production, seed dispersal and seedling ecology of mahogany (*Swietenia macrophylla* King) in Quintana Roo, Mexico. PhD Dissertation. University of Massachusetts. EUA. 257 p.

- Cámara Cabrales, L. and M. J. Kelty. 2009. Seed dispersal of big-leaf mahogany (*Swietenia macrophylla*) and its role in natural forest management in the Yucatan Peninsula, México. *Journal of Tropical Forest Science* 21(3): 235–245.
- Carambula, M. 1984. Producción de Semillas de Plantas Forrajeras. Editorial Agropecuaria Hemisferio Sur. Montevideo, Uruguay. 513 p.
- Cárdenas, D., Ñ. Castaño, S. Sua, L. Quintero, D. Bernal, S. Guerrero y G. Martínez. 2015. Planes de Manejo para la Conservación de Abarco, Caoba, Cedro, Palorosa, y Canelo de los Andaquíes. SINCHI, Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas - Sostenible, Ministerio de Ambiente y Desarrollo. Bogotá, Colombia. 202 p.
- Castañeda Cerna, C. A. 1997. Estudio florístico en el parque nacional laguna Lachuá, Alta Verapaz, Guatemala. Tesis Licenciatura. Guatemala, USAC. Guatemala. 75 p.
- Castillo M., L. 2004. La ceiba y el mundo maravilloso del chaneque. México. *La Ciencia y el Hombre* 3: 9-12.
- CATIE. 1996. Biología de Semillas Forestales. Manual de Actualización Técnica. Centro Agronomico Tropical de Investigación y Enseñanza. Dania Forest Seed Centre (DFSC). Turrialba, Costa Rica. 42 p.
- CATIE. 1997. *Swietenia macrophylla* King. Costa Rica, Proyecto Semillas Forestales, (PROSEFOR). Nota Técnica Sobre Manejo de Semillas Forestales No. 21. Costa Rica. pp: 41-42.
- CATIE. 2000. Manejo de Semillas de 100 Especies Forestales de América Latina. Volumen I. Turrialba, Costa Rica. (Serie Técnica, Manual Técnico no. 41). CATIE-PROSEFOR/DFSC. Turrialba, Costa Rica. 204 p.
- CATIE. 2007. Diversidad genética en poblaciones de *Swietenia macrophylla* King. (Meliaceae) en Costa Rica y Bolivia. Programa de Educación para el Desarrollo y la Conservación. Turrialba, Costa Rica. 108 p.
- Ceballos A., J. y J. A. López. 2007. Conservación de la calidad de semillas forestales nativas en almacenamiento. *Cenicafé* 58(4): 265 - 292.
- Cervantes Maldonado, A. 2016. La conservación del granadillo en México: una carrera contra el tiempo. *CONABIO. Biodiversitas* 128: 6-11.
- Céspedes Torres, K. A. y F. López-Botía. 2018. Determinación de los patrones, tinción y efecto de la giberelina sobre la germinación de las semillas de Caoba (*Swietenia macrophylla*) y Guayacán Amarillo (*Handroanthus chrysanthus*). Tesis de Licenciatura. Universidad Distrital Francisco José de Caldas. Bogotá, Colombia. 100 p.
- Céspedes, M., M. V. Gutierrez, N. M. Holbrook and O. J. Rocha. 2003. Restoration of genetic diversity in the dry forest tree *Swietenia macrophylla* (Meliaceae) after pasture abandonment in Costa Rica. *Molecular Ecology* 12: 3201-3212.

- Chan N., M. E. y J. M. Moreno. 1992. Influencia del tamaño de la semilla sobre la calidad fisiológica de la simiente de sorgo. *In: Avances de Investigación 1991*. Colegio de Postgraduados. México. 6 p.
- Chavelas H., M. D. 2004. Biología floral de *Swietenia macrophylla* King (MELIACEAE). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 133 p.
- Chazdon, R. L. 2008. Beyond deforestation: restoring forests and ecosystem services on degraded lands. *Science* 320:1458-1460.
- CONAFOR (Comisión Nacional Forestal). 2012. Precios de productos forestales maderables. Reporte trimestral I-2012. México. 5 p.
- CONAFOR (Comisión Nacional Forestal). 2016. Manual para la Identificación y Establecimiento de Unidades Productoras de Germoplasma Forestal. Conafor. Zapopan, Jalisco. México. 70 p.
- CONAFOR (Comisión Nacional Forestal). S/A. *Swietenia macrophylla* King. SIRE-Paquetes Tecnológicos. CONABIO-PRONARE. México. 6 p. *In: <https://www.google.com/search?q=Copeland+1976&oq=Copeland+1976&aqs=chrome..69i57.8138608j0j4&sourceid=chrome&ie=UTF-8>*
- Copeland L., P. and M. B. McDonald. 2001. Principles of Seed Science and Technology. 4th ed. Norwell, Massachussets. EUA. 488 p.
- Copeland, L. O. 1976. Principles of Seed Science and Technology. Burgues Publishing Company. Minestota. EUA. 369 p.
- Cordero M., J. y M. Oliveros. 1983. Efecto de varias condiciones de almacenamiento sobre la germinación de semillas de *Andropogon gayanus*. *Agronomía Tropical* 33(6): 177-189.
- Cordero, J. and D. H. Boshier. 2003. *Swietenia macrophylla* King. *In: Árboles de Centroamérica: un Manual para Extensionistas*. Oxford Forestry Institute, Oxford UK / Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, Turrialba, Costa Rica. Pp: 901-906.
- Cornelius J., P., C. M. Navarro, K. E. Wightman and S. E. Ward. 2005. Is mahogany dysgenically selected? *Environmental Conservation* 32(2): 129-139.
- Corner E., J. H. 1976. The Seeds of Dicotyledons, Vol. 1. Cambridge: Cambridge University Press. EUA. 320 p.
- Corral D., B. 1985. Selección en sorgo para vigor de plántula y tolerancia al frío en la etapa de germinación. Tesis Maestría en Ciencias. Colegio de Postgraduados. Chapingo, México. 50 p.
- Correa, V. 1990. El proceso de germinación. Memorias Seminario Taller Sobre Investigaciones en Semillas Forestales Tropicales. Gente Nueva. Bogota, Colombia. Serie Documentación No. 18. Colombia. 177 p.

- Cromwell, E., A. Brodie y A. Southern. 1996. Germoplasma para árboles de uso múltiple: acceso y utilidad en comunidades de pequeñas explotaciones agrícolas: estudio de casos en Honduras, Malawi y Sri Lanka (No. 634.98C946). Overseas Development Institute, Londres (RU). Inglaterra. 93 p.
- Crowe, J. H., J. F. Carpenter and L. M. Crowe. 1998. The role of vitrification in anhydrobiosis. *Annual Review of Physiology* 60: 73-103.
- Cruz, P. A. B., H. V. A. González, C. M. C. Mendoza y D. M. L. Ortega. 2003. Marcadores fisiológicos de la tolerancia al envejecimiento de semilla en maíz. *Agrociencia* 37: 371-381.
- Dayrell, R. L. C, A. J. Arruda, E. Buisson and F. A. O. Silveira. 2016. Overcoming challenges on using native seeds for restoration of megadiverse resource-poor environments: a reply to Madsen *et al.* *Restoration Ecology* 24 (6): 710 - 713.
- De La Cruz Landero, N. y L. del C. Mendizábal-Hernández. 2004. Variación en frutos de *Swietenia macrophylla* King y determinación de su potencial y eficiencia de producción de semillas en el estado de Campeche. *Foresta Veracruzana* 6 (1): 1-4.
- De Paula, M., M. Darder, M. Torres, and A. Martínez-Hondwilla. 1994 Electrical conductivity changes in deteriorated sunflower seeds. *Acta Horticulturae* 362: 213-219.
- Degen, B., S. E. Ward, M. R. Lemes, C. Navarro, S. Cavers and A. M. Sebbenn. 2013. Verifying the geographic origin of mahogany (*Swietenia macrophylla* King) with DNA-fingerprints. *Forest Science International Genetics* 7: 55-62.
- Delouche, J. C. 1969. Planning seed quality. Mississippi Agricultural Experiment station; Journal. Paper N° 1721. State college, Mississippi, EUA. 8 p.
- Delouche, J. C. y C. C. Baskin. 1973. Accelerated aging techniques for predicting the relative storability of seed lots. *Seed Science and Technology* 1(2): 427-452.
- Delouche, J. C. y Caldwell, W. P. 1971. Seed vigor and vigor tests. In Mississippi State University, Seed Technology Laboratory. Handbook of Seed Technology. Agronomy Technical Release S.T.I. Mississippi. EUA. pp. 318-326.
- DNCB. 1997. Revirtiendo tendencias: La mara un recurso para el presente y el futuro. Razones para la incorporación de la mara/caoba *Swietenia macrophylla* al Apéndice II de la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestre (CITES). Bolivia. 32 p.
- Doria, J. 2010. Generalidades sobre las semillas: su producción, conservación y almacenamiento. La Habana, Cuba: Cultrop. Revisión bibliográfica. *Cultivos Tropicales* 31(1):74-85.
- Dreyer, M. and H. A. Van De Venter. 1992. Differential effect of temperature on mitochondrial activity in shoots from freshly harvested and moderately aged kernels of maize (*Zea mays* L.). *Plant Growth Regulation* 11: 267-271.

- Durán, H. D., H. G. Gutiérrez, V. J. Arellano, R. E. García y V. J. Virgen. 2011. Caracterización molecular y germinación de semillas de maíces criollos azules con envejecimiento acelerado. *Agronomía Mesoamericana* 22(1): 11-20.
- Eckstein, R. L., R. A. O'Neill, J. Danihelka, A. Otte and W. Köhler. 2006. Genetic structure among and within peripheral and central populations of three endangered floodplain violets. *Molecular Ecology* 15: 2367–2379.
- Esquibel, Y. 2012. Biocontrol de salmonella durante la producción hidropónico de germinado de alfalfa, Universidad Autónoma Querétaro, Facultad de Química, Programa de Posgrado en Alimentos del Centro de Republica (PROPAC). Maestría en Ciencia y Tecnología de alimentos. Queretaro, México. 2 p.
- FAO (Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura). 1991. Guía para la manipulación de semillas forestales. Estudio FAO montes 20/2. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. Roma, Italia. M-31. ISBN 92-5-302291-4.
- FAO (Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura). 2016. Evaluación de los Recursos Forestales Mundiales 2015. Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura. Roma, Italia. 54 p.
- Farnsworth, E. 2000. The ecology and physiology of viviparous and recalcitrant seeds. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 31: 107-138.
- Farrant, J. M., N. W. Pammenter and P. Berjak. 1993. Seed development in relation to desiccation tolerance: a comparison between desiccation sensitive (recalcitrant) seeds of *Avicennia marina* and desiccation tolerant types. *Seed Science Research*. 3(1): 1-13.
- Fearnside, P. M. 1997. Wood density for estimating forest biomass in Brazilian Amazonia. *Forest Ecology and Management* 90(1): 59–87.
- Ferguson, J. B. 1995. An introduction to seed vigor testing. *In: Seed vigor testing seminar. (Proceedings) International Seed Testing Association. Zurich. Switzerland. pp: 1-9.*
- Figuroa C., J. C. 1994. An assessment of the distribution and status of big-leaf mahogany (*Swietenia macrophylla* King). Conservation Foundation and International Institute of Tropical Forestry Puerto Rico. Puerto Rico. 40 p.
- Flint L., H. and C. F. Moreland. 1943. Note on photosynthetic activity in sedes of the spider lily. *American Journal of Botany* 30: 315–317.
- Flores, B. 2002. Semillas de Especies Forestales de Importancia Económica en la Región Ucayali, Ministerio de Agricultura. Lima, Perú. 82 p.
- Fonseca S., C. L. y H. B. Freire. 2003. Sementes recalcitrantes: Problemas na poscolheita. *Bragantia* 62(2): 297-303.

- Fonseca, A. 2002. Evaluación de siembra directa de caoba (*Swietenia macrophylla* Kyng) en un bosque primario en Tingo María. Tesis Licenciatura. Universidad Nacional Agraria de la Selva. Tingo María, Perú. 51 p.
- Fontana M., L., V. R. Pérez y C. V. Luna. 2016. Pruebas de envejecimiento acelerado para determinar vigor de semillas de *Prosopis alba* de tres procedencias geográficas. Revista FAVE - Ciencias Agrarias 15 (1:1-13).
- Fontana, M. L., V. R. Pérez y C. V. Luna. 2016. Pruebas de envejecimiento acelerado para determinar vigor de semillas de *Prosopis alba* de tres procedencias geográficas. Pruebas de envejecimiento acelerado en semillas de Revista FAVE - Ciencias Agrarias 15 (1).
- Fuentes, V. 1987. Plantas medicinales cubanas. Tesis Doctorado en Ciencias Biológicas. MINSAP. Universidad de la Habana. Cuba. 157 p.
- García Contreras, B. E. 2006. Caracterización de enfermedades fungosas de especies forestales en plantaciones PINFOR ubicadas en Escuintla, Suchitepéquez y Retalhuleu. Tesis Licenciatura. Guatemala, Universidad de San Carlos de Guatemala. Guatemala. 136 p.
- Gentry, A. 1996. A field guide to the families and genera of woody plants of Northwest South America (Colombia, Ecuador and Perú): Meliaceae. Conservation International. The University of Chicago Press, Chicago. EUA. 895 p.
- Germán Ramírez, M. T. 2005. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Departamento de Botánica Instituto de Biología, UNAM. México. 24 p.
- Gidrol, X., A. Noubhani, and A. Pradet. (1990) Biochemical changes induced by accelerated aging in sunflower seeds. II. RNA populations and protein synthesis. *Plant Physiology* 80: 598-604.
- Gillies A., C. M., C. Navarro, A. J. Lowe, A. C. Newton, M. Hernández, J. Wilson y J. P. Cornelius. 1999. Genetic diversity in mesoamerican populations of mahogany (*Swietenia macrophylla*), assessed using RAPDs. *Heredity* 83: 722-732.
- Gómez M., E., L. Rodríguez, E. Murgueffio, C. I. Ríos, C. C. Molina, C. Molina, E. Molina y J. Molina. 2002. Árboles utilizados en alimentación animal como fuente proteica: Matarraton (*Glirícidia septum*), Nacedero (*Trichanthera gigantea*), Pizamo (*Erythrina fusca* sp.) y Botón de oro (*Tithonia diversifolia*). 3ra. ed. Centro para la Investigación en Sistemas Sostente de Producción Agropecuaria. Cali, Colombia. 171 p.
- Gómez Tejero, J., J. Jasso-Mata, J. J. Vargas-Hernández y M. R. Soto-Hernández. 2006. Deterioro de semilla de dos procedencias de *Swietenia macrophylla* King, bajo distintos métodos de almacenamiento. *Ra Ximhai* 2(1): 223-239.
- González G., A. y C. A. Duarte. 2008. Caracterización química de la harina del fruto de *Prosopis* ssp., procedente de Bolivia y Brasil. *Archivos Latinoamericanos de Nutrición* 58 (3): 309-315.

- Gouvêa C., F., M. D. Carnier and M. A. Pinheiro. 2008. Characterization of unisexual flower development in the endangered mahogany tree *Swietenia macrophylla* King. (Meliaceae). Botanical Journal of the Linnean Society 156: 529-535.
- Grau, H. R. 2000. Regeneration patterns of *Cedrela lilloi* (Meliaceae) in northwestern Argentina subtropical montane forests. J. Trop. Ecol. 16: 227-242.
- Grogan, J. and J. Galvão. 2006. Factors limiting post-logging seedling regeneration by bigleaf mahogany (*Swietenia macrophylla*) in Southeastern Amazonia, Brazil, and implications for sustainable management. Biotropica 38(2): 219-228.
- Grogan, J. and M. D. Loveless. 2013. Flowering phenology and its implications for management of Big-leaf mahogany *Swietenia macrophylla* in Brazilian Amazonia. American Journal of Botany 100(11): 2293-2305.
- Grogan, J. and P. Barreto. 2005 Big-leaf *Swietenia macrophylla* on CITES Appendix II: big challenge, big opportunity. Conservation Biology 19(3): 973–976.
- Grogan, J., M. Ashton and J. Galvão. 2003. Big-leaf mahogany (*Swietenia macrophylla*) seedling survival and growth across a topographic gradient in southeast Pará, Brazil. Forest Ecology and Management 186: 311-326.
- Grogan, J., P. Barreto and A. Veríssimo. 2002. Mahogany in the Brazilian Amazon: Ecology and Perspectives on Management. Brazil. 44 p.
- Gullison R., E., S. N. Panfil, J. J. Strouse and S. P. Hubbell. 1996. Ecology and management of mahogany (*Swietenia macrophylla* King) in the Chimanes Forest, Beni, Bolivia. Botanical Journal of Linnean Society 122: 9-34.
- Gutiérrez Granados, G., V. Juárez and R. E. Alcalá. 2011. Natural and human disturbances affect natural regeneration of *Swietenia macrophylla*: Implications for rainforest management. Forest Ecology and Management 262(2):161-169.
- Gutiérrez, B., C. Magni y P. Gutiérrez. 2015. Almacenamiento de colecciones de germoplasma *Ex situ*. In: Conservación de Recursos Genéticos Forestales: Principios y Prácticas. Chapter: 11. Publisher: Instituto Forestal. Chile. 14 p.
- Harper J., L. and R. A. Benton. 1966. The behavior of seeds in soil. II The germination of seeds on the surface of a water supplying substrate. Journal of Ecology 54: 151–166.
- Hart, L. y H. Johnstone. 1991. Análisis Moderno de los Alimentos. Acriba. Zaragoza, España. pp: 125-134.
- Hernández, A., F. San-Vicente y R. Figueroa-Ruíz. 2010. Evaluación y caracterización de líneas parentales de híbridos de maíz (*Zea mays* L.) en tres ambientes de Venezuela. Interciencia 35: 290-298.
- Herrera, J., K. Lines y W. Vásquez. 2006. Estudio de la germinación y la conservación de semillas de cedro maría (*Calophyllum brasiliense*). Revista Tecnología en Marcha 19(1): 1-61.

- Heydecker, W. 1972. Vigour. *In*: Viability of Seeds. E. H. Roberts (ed.). Chapman and Hall, London. pp: 209-252.
- Hoekstra, F., A. Haigh, F. Tettero and T. van Roekel. 1994. Changes in soluble sugars in relation to desiccation tolerance in cauliflower seeds. *Seed Science Research* 4: 143-147.
- Holmes, G. D. y G. Buszewicz. 1958. El almacenamiento de semillas de especies arbóreas de bosques templados. *Forestry Abstracts* 19: 313–322, 455–476.
- Hong, T. D. and R. H. Ellis. 2003. Storage. *In*: Tropical Tree Seed Manual. J.A. Vozzo (ed.). USDA, Forest Service. EUA. pp: 25-136.
- Huang, Z., S. Liu, K. J. Bradford, T. E. Huxman and D. L. Venable. 2016. The contribution of germination functional traits to population dynamics of a desert plant community. *Ecology* 97: 250-261.
- ICC. 2001. International Association for Cereal Chemistry. 1. Standard 113. EUA. 6 p.
- Intriago Mendoza, H. O., M. C. Ortiz-Terán y A. N. Monzón. 2015. Composición química del fruto de dos especies del Bosque Seco Tropical en la región costera del Ecuador como fuente de alimento para los rumiantes. *Centro Agrícola* 42 (4): 61-65.
- IPCC (Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático). 2011. Summary for Policymakers. Intergovernmental Panel on Climate Change Special Report on Managing the Risks of Extreme Events and Disasters to Advance Climate Change Adaptation. Cambridge University Press, Cambridge. U.K. 594 p.
- IPNI (The International Plant Names Index). 2020. Índice internacional de nombres de plantas. The Royal Botanic Gardens, Kew, Harvard University Herbaria and Libraries y Australian National Botanic Gardens. U.K. 2 p.
- ISTA (International Seed Testing Association). 2005. International rules for seed testing. Bassersdorf, CH-Switzerland. Switzerland. 68 p.
- ISTA (International Seed Testing Association). 2010. Reglas del ISTA. EUA. Publicado en línea en:
http://www.analisisdesemillas.com.ar/index.php?option=com_content&task=view&id=15&Itemid=31
- ISTA (International Seed Testing Association). 2014. International rules for seed testing. Ed. ISTA, Bassersdorf, SUI. 6 p.
- Jaimes, M. J., D. A. Restrepo y A. C. Diofanor. 2014. Preparación y determinación de las propiedades funcionales del concentrado proteico de trupillo (*Prosopis juliflora*). *Bioteología en el Sector Agropecuario y Agroindustrial* 12(1):144-152.
- Jernstedt J., A. and C. Clark. 1979. Stomata on the fruits and seeds of *Eschscholzia* (Papaveraceae). *American Journal of Botany* 66: 586–590.

- Jianhua, Z. and M. McDonald. 1996. The saturated salt accelerated ageing test for small-seeded crops. *Seed Science Technology* 25:123-131.
- Jianhua, Z. y McDonald, M. B. 1996. The saturated salt accelerated aging test for small seed crops. *Seed Science and Technology* 25(1): 123-131.
- Jiménez, H. 1999. Diagnóstico de la caoba (*Swietenia macrophylla* King) en Mesoamérica. Revisión Bibliográfica. Centro Científico Tropical. Proarcas/Capas. El Salvador. 58 p.
- Justice, O. L. and L. N. Bass. 1978. Principles and Practices of Seed Storage. Agriculture Handbook no. 506. USDA, EUA. 289 p.
- Kalpana, R. y K. V. Madhara Rao. 1995. On the ageing mechanism in pigeonpea (*Cajanus cajan* L. Millsp). *Seed Science and Technology* 23: 1-9.
- Kelly, S. F. and J. S. Selker. 2001. Osmotically driven water vapour transport in unsaturated soils. *Soil Science Society of America Journal* 65:1634-1641.
- Kermode, A. R. and W. E. Finch-Savage. 2002. Desiccation sensitivity in orthodox and recalcitrant seeds in relation to development. *In*: M. Black and H.W. Pritchard (eds.). *Desiccation and Survival in Plants. Drying Without Dying*. CABI Publishing. Canada. pp: 149-184.
- Kildisheva, O. A., T. E. Erickson, M. D. Madsen, K. W. Dixon and D. J. Merritt. 2019. Seed germination and dormancy traits of forbs and shrubs important for restoration of North American dryland ecosystems. *Plant Biology* 21: 458-469.
- Kolotelo, D., E. V. Steenis, M. Peterson, R. Bennett, D. Trotter and J. Dennis. 2001. *Seed Handling Guidebook*. Ministry of Forests. British Columbia. Canada. 106 p.
- Kometter, R., F. M. Martinez, A. G. Blundell, R. E. Gullison, M. K. Steininger and R. E. Rice. 2004. Impacts of unsustainable mahogany logging in Bolivia and Peru. *Ecology and Society* 9(1): 1-12.
- Koster, K. L. 1991. Glass formation and desiccation tolerance in seeds. *Plant Physiology* 96: 302-304.
- Krisnawati, H., M. Kallio and M. Kanninen. 2011. *Swietenia macrophylla* King. Ecology, Silviculture and Productivity. Center for International Forestry Research. CIFOR. Bogor, Indonesia. pp: 1-4.
- Krisnawati, H., M. Kanninen and M. Kallio. 2010. Stand growth and management scenarios for mahogany (*Swietenia macrophylla*) plantations in Indonesia. Centro de Investigación Forestal Internacio. Bogor, Indonesia. 24 p.
- Krzyzanowski, F., J. Franca-Neto, A. Henning and N. Costa. 2008. O controle de qualidade agregando valor a semente de soja. Serie Sementes. Londrina. Embrapa Soja. Embrapa Soja. Circular Técnica 54. 12 p.
- Lemes, M. R., C. W. Dick, C. Navarro, A. J. Lowe, S. Cavers and R. Gribel. 2010. Chloroplast DNA microsatellites reveal contrasting phylogeographic structure in Mahony (*Swietenia*

- macrophylla* King, Meliaceae) from Amazonia and Central America. *Tropical Plant Biology* 3: 40-49.
- Lemes, M. R., R. P. V. Brondani and D. Grattapaglia. 2002. Multiplexed system of microsatellite markers for genetic analysis of mahogany, *Swietenia macrophylla* King (Meliaceae), a threatened neotropical timber species. *The Journal of Heredity* 93(4): 287-291.
- León, H. y H. Alain. 1951: Flora de Cuba. II Contribuciones Ocasionales del Museo de Historia Natural del Colegio De La Salle 10. Cuba. 456 p.
- León, J. 1987. Botánica de los cultivos tropicales. Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura. Richmond, Inglaterra. 445 p.
- Leprince, O., G. A. Hendry and B. D. McKersie. 1993. The mechanism of desiccation tolerance in developing seeds. *Seed Science Research* 3: 231-246.
- Lin, S. S. 1990. Alteracoes na lixiviacao eletrolitica germinacao e vigor de sementes de Feijao envelhecida so alta umidade relativa do ar alta temperatura. *Revista Brasileira Fisiologia Vegetal* 2(2): 1-6.
- Liu M., S., C. Y. Chang and T. P. Lin. 2006. Comparison of phospholipids and their fatty acids in recalcitrant and orthodox seeds. *Seed Science Research* 34(2): 443-452.
- López Ríos, C. A. 2008. Aportes para la identificación de especies forestales de uso actual en la región II de Las Verapaces e Ixcán, del Instituto Nacional de Bosques (INAB). Tesis Licenciatura. Universidad de San Carlos de Guatemala. Guatemala. 130 p.
- Lowe A., J., B. Jourde, P. Breyne, N. Colpaert, C. Navarro, J. Wilson and S. Cavers. 2003. Fine-scale genetic structure and gene flow within Costa Rican populations of mahogany (*Swietenia macrophylla*). *Heredity* 90: 268-275.
- Lugo A., E. 2005. El manejo de la caoba define la agenda de conservación. *Recursos Naturales y Ambiente* 44: 6-8.
- Macusaya Gómez, M. S. 2012. Determinación del efecto de sustratos y tratamientos pre-germinativos en mara (*Swietenia macrophylla* King) y Serebo (*Schizolobium* sp.) en el municipio de San Buenaventura, La Paz. Tesis de Licenciatura. Universidad Mayor de San Andrés, Facultad de Agronomía. La Paz, Bolivia. 93 p.
- Magnitskiy Stanislav, V. y G. A. Plaza. 2007. Fisiología de semillas recalcitrantes de árboles tropicales. *Agronomía Colombiana* 25(1): 96-103.
- Malik and Jyoti. 2013. Seed deterioration: a review. *International journal of life science biotechnology and pharma research* 2(3): 374-375.
- Mápula L., M., J. López U., J. J. Vargas H. and A. Hernández L. 2008. Germinación y vigor de semillas de *Pseudotsuga menziesii* de México. *Ra Ximhai* 4(1): 119-134.
- Marcos Filho, J. 2005. Fisiología de sementes de plantas cultivadas. Ed. Piracicaba: FEALQ. Biblioteca de Ciências Agrárias Luiz de Queiroz, 12. 495 p.

- Marcos Filho, J. y B. McDonald. 1998. Sensitivity of RAPD analysis germination and vigour test to detect the intensity of deterioration of naturally and artificially aged soybean seeds. *Seed Science and Technology* 26: 141-157.
- Mardoqueo, G. J. 2005. Guía Técnica: cultivo de jiquilite (*Indigofera* sp.) en el Salvador. Volumen 1. Ed. CIDI/OEA. El Salvador. 57 p.
- Márquez Ramírez, J. 2007. Potencial y eficiencia de producción de semillas como indicadores del manejo de *Pinus oaxacana* Mirov. Tesis Doctorado. Instituto de Genética Forestal Universidad Veracruzana. México. 117 p.
- Martawijaya, A., I. Kartasujana, K. Kadir and S. A. Prawira. 2005. Atlas kayu Indonesia jilid I. Pusat Penelitian dan Pengembangan Hasil Hutan. Bogor, Indonesia. 179 p.
- Matthews S., A. A. Powell and N. E. Rogerson. 1980. Physiological aspects of the development and storage of pea seeds and their significance to seed production. *Seed Production*. P. D. Hebblethwaite (ed.). Butterworths, London, England. pp: 513-525.
- Mayer, A. M. and A. Poljakoff-Mayber. 1989. The development of the seed and the structure of the seeds and seedlings. En: *77re germination of seeds*, (A. M. Mayer and A. Poljakoff-Mayber, eds.), Pergamon Press, Oxford, EUA. pp. 1-22.
- Mayhew, J. E. and A. C. Newton. 1998. The Silviculture of Mahogany. Institute of Ecology and Research Management, University of Edinburgh. CAB International. London, UK. 226 p.
- McDonald, M.B. 1999. Seed deterioration; physiology, repair and assessment. *Seed Science and Technology* 27:177-237.
- MEA (Millennium Ecosystem Assessment). 2003. Ecosystems and Human Well-being: a Framework for Assessment. Millennium Ecosystem Assessment. Island Press. Washington, D.C. EUA. 155 p.
- Megías, M., P. Molist y M. A. Pombal. 2018. Técnicas Histológicas, Fijación. Departamento de Biología funcional y Ciencias de la Salud. Universidad de Vigo. España. 12 p.
- Mejía, E., X. Buitrón, M. Peña-Claros and J. Grogan. 2008. Big-leaf mahogany (*Swietenia macrophylla*) in Peru, Bolivia and Brazil. NDF Workshop Case Studies WG 1 – Trees Case Study 4. *Swietenia macrophylla*. Perú. 36 p.
- Melgoza, A., M. H. Royo, C. R. Morales y J. S. Sierra. 2003. Germinación de semillas de hierba loca (*Astragalus mollissimus* Torr.) con diferentes niveles de humedad y temperatura. *Técnica Pecuaria en México* 41(1): 85-89.
- Méndez, J. y C. Soihet. 1997. Notas Técnicas sobre Manejo de Semillas Forestales. No. 21. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 20 p.
- Miranda, F. 1999. Fichas Técnicas de Especies Forestales Estratégicas. No. 24. Gaceta de la Red Mexicana de Germoplasma Forestal. SEMARNAP - PRONARE. México, D.F. 4 p.

- Montalvo, J. M., A. Peña, E. Castillo y L. Sordo. 1991. Características de la calidad intrínseca de las semillas de *Swietenia macrophylla*. *Revista Baracoa* 21(2-3): 75-84.
- Montes de Gómez, V. 1990. Causas bioquímicas del bajo poder germinativo de semillas. Memorias Seminario Taller sobre Investigaciones en Semillas Forestales Tropicales. Serie documentación No. 18. Biotecnología en el Sector.c. Bogota, Colombia. 177 p.
- Morales Puentes, M. E. 2009. Meliaceae ii. Algunas notas y las meliáceas del Chocó, Colombia. *Investigación, Biodiversidad y Desarrollo* 28 (2): 135-49.
- Moreno E., M. 1984. Análisis físico y biológico de semillas agrícolas. Instituto de Biología. UNAM. México, D.F. 380 p.
- Muellner, A. N., R. Samuel, S. A. Johnson, M. Cheek, T. D. Pennington and M. W. Chase. 2003. Molecular phylogenetics of Meliaceae (Sapindales) based on nuclear and plastid DNA sequences. *American Journal of Botany* 90: 471–480.
- Muñoz F., H. J., J. Muñoz G., H. Hernández A., J. J. García M., V. M. Coria A. y J. Hernández R. 2014. Caracterización dasométrica de tres rodales semilleros de especies del género *Pinus* en el estado de Guerrero, México. *Foresta Veracruzana* 16(2): 23-30.
- Naidoo, R. and T. H. Ricketts. 2006. Mapping the economic costs and benefits of conservation. *PLoS Biology* 4(11): e360.
- Napier, L. 1985. Técnicas de viveros forestales con referencia especial a Centro América. Esnacifor. Siguatepec, Honduras. pp: 145-158.
- Navarro, C. 1999. Diagnóstico de la caoba (*Swietenia macrophylla* King) en Mesoamérica: Silvicultura-Genética. Centro Científico Tropical (CCT). San José, Costa Rica. 25 p.
- Navarro, R., S. Iglesias, I. Montavez, A. Lora, C. Galvez, M. Sanchez, A. Trapero, F. Perez, A. Troncoso, M. Cantos, J. Liñan, M. Garcia, J. Troncosa, L. Martin y J. Alvarez. 2003. Material Vegetal de Reproduccion: Manejo, Conservación y Tratamiento. Consejería del Medio Ambiente. Junta de Andalucía. España. pp: 13-40.
- Negreros, P., L. Camara, M. Devall, M. Fajvan, M. Mendoza, C. Mize y A. Navarro. 2014. Silvicultura de las selvas de caoba en Quintana Roo, Mexico. CONAFOR. México. 190 p.
- Newton, A. C. 2008. Conservation of trees species through sustainable use: how can it be achieved in practice? *Oryx* 42(2): 195-205.
- Newton, A. C., P. Baker, S. Ramnarine, J. F. Mesén and R. R. B. Leakey. 1993. The mahogany shoot borer: prospects for control. *Forest Ecology and Management* 57: 301-328.
- Niembro Rocas, A. 1985. La importancia del conocimiento y la necesidad de investigación en semillas forestales para el establecimiento de plantaciones en México (No. folleto 10325). México. 34 p.
- Niembro Rocas, A. 2010. *Swietenia macrophylla* King. In: J. A. Vozzo (ed.). Manual de Semillas de Árboles Tropicales. USDA, Forest Service. EUA. pp: 703- 705.

- Niembro Rocas, A. y E. O. Ramírez-García. 2006. Evaluación de la cantidad y calidad biológica de semillas de caoba (*Swietenia macrophylla* King- Meliaceae) procedentes de una plantación en el Estado de Campeche, México. *Foresta Veracruzana* 8(1): 23-30.
- Nkang, A. 2002. Carbohydrate composition during seed development and germination in two subtropical rainforest tree species (*Erythrina caffra* and *Guilfoylia monostylis*). *The Journal of Plant Physiology* 159(5): 473-483.
- Nkang, A., D. Omokaro, A. Egbe and G. Amanke. 2003. Variations in fatty acid proportions during desiccation of *Telfairia occidentalis* seeds harvested at physiological and agronomic maturity. *African Journal of Biotechnology* 2: 33-39.
- Norghauer, J. M., J. R. Malcolm, B. L. Zimmerman and J. M. Felfili. 2006. An experimental test of density- and distant-dependent recruitment of mahogany (*Swietenia macrophylla*) in southeastern Amazonian. *Oecologia* 148: 437-446.
- Novick, R. R., C. W. Dick, M. R. Lemes, C. Navarro, A. Caccone and E. Bermingham. 2003. Genetic structure of Mesoamerican populations of Bif-leaf mahogany (*Swietenia macrophylla*) inferred from microsatellite análisis. *Molecular Ecology* 12: 2885-2893.
- Oey, D. S. 1964. Berat jenis dari jenis-jenis kayu Indonesia dan pengertian beratnya untuk keperluan praktek, Soewarsono. Communication No. 13. Forest Products Research and Development Centre, Bogor, Indonesia. 234 p.
- Palma R., M. P., H. A. López y M. J. C. Molina. 2000. Condiciones de almacenamiento y germinación de semillas de *Cenchrus ciliaris* L. y *Andropogon gayanus* Kunth. *Agrociencia* 34(01): 41-48.
- Papalotla. 2002. Manual de Actualización Técnica. Asesoría Papalotla. Semillas Papalotla. México. pp: 22–23.
- Pedroso, D. C., L. M. Tunes, A. P. P. Barbieri, A. C. S. A. Barros, M. F. B. Muniz y V. O. Menezes. 2010. Envelhecimento acelerado em sementes de trigo. *Ciência Rural* 40(11): 2389-2392.
- Pennington, T. D. and B. T. Styles. 1981. Meliaceae. *In: Flora Neotropica Monografía* 28. The New York Botanical Garden. Bronx, New York. EUA. pp: 395-400.
- Pennington, T. D. y K. J. Sarukhán. 2005. Árboles Tropicales de México. Manual para la Identificación de las Principales Especies. 3a ed. UNAM/FCE. México. 300 p.
- Pennington, T. D., B. T. Styles y D. H. A. Taylor. 1981. Meliaceae. *Flora Neotropica* 28: 1–470.
- Peretti, A. 1994. Manual para Análisis de Semillas. Hemisferio sur. Buenos Aires, Argentina. 273 p.
- Pérez García, F. 2002. Viabilidad, vigor, longevidad y conservación de semillas: *In Conservación y Caracterización de Recursos Fitogenéticos*. F. González-Andrés y J. M. Pita (eds.). INEA. Madrid. España. pp: 51-68.

- Pérez Otaola, M. 1992. Actividad leucín aminopeptidasa durante la germinación y el envejecimiento de semillas de girasol (*Helianthus annuus* L.). Memoria de Licenciatura. Facultad de Farmacia. Madrid, España. 135 p.
- Perry, D. A. 1980. The concept of seed vigor and its relevance to seed production techniques. *In: Seed Production*. P. D. Hebblethwaite (ed.). Butterworths, London. pp: 585-591.
- Powell, A. A. 1995. The controlled deterioration test. *In: Congress Of The International Seed Testing Association, 24. Copenhagen. Seed vigour testing: contributions to a seminar. Zurich: International Seed Testing Association. pp: 73-87.*
- Priestley, D. A. 1986. Seed ageing. Implications for seed storage and persistence in the soil, Cornell University Press. Ithaca, EUA. pp. 5-303.
- PROECEN y ESNACIFOR. 2003. Guías silviculturales de 23 especies forestales del bosque húmedo de Honduras. PROECEN-ESNACIFOR. Siguatepeque, Honduras. 20 p.
- Quinto, L., P. A. Martínez-Hernández, L. Pimentel-Bribiesca y D. A. Rodríguez-Trejo. 2009. Alternativas para mejorar la germinación de semillas de tres árboles tropicales. *Revista Chapingo, Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 15(1): 23-28.
- R Core Team. 2020. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Ramírez Anleu, C., M. Szejner-Sigal, S. Maselli de Sánchez y N. E. Rojas Prado. 2012. Primer Informe Nacional Sobre el Estado de los Recursos Genéticos Forestales en Guatemala. (Instituto Nacional de Bosques. Instituto de Agricultura, Recursos Naturales y Ambiente de la Universidad Rafael Landívar. Guatemala. 186 p.
- Ramón, M. y C. Mendoza. 2002. Efecto del deterioro post-corte sobre la germinación de la semilla asexual de cinco variedades de caña de azúcar. *Revista de la Facultad de Agronomía* 19(4): 264-272.
- Rao, N. K., J. Hanson, M. E. Dulloo, K. Ghosh, D. Novell, y M. Larinde. 2007. Manual para el manejo de semillas en bancos de germoplasma. No. 8. Bioversity International, Roma. 182 p.
- Real Academia Española. 2014. Diccionario de la Lengua Española, 23.^a ed. S.L.U. Espasa Libros. Madrid, España. 2432 p.
- Rengifo Cárdenas, S. Á. 2017. Evaluación de la calidad fisiológica de semillas de shihuahuaco (*Dipteryx micrantha* Harms) de bosques de terraza alta de dos procedencias, a través de la prueba de envejecimiento acelerado. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Amazónica de Madre de Dios. Puerto Maldonado. Perú. 329 p.
- Reynel, C., T. D. Pennington, R. T. Pennington, C. Flores and A. Daza. 2003. Árboles útiles de la Amazonía Peruana y sus usos. Darwin Initiative Project e International Center for Research in Agroforestry. Perú. 509 p.
- Roberts E., H. 1973. Predicting the storage life of seeds. *Seed Science and Technology* 1:499-514.

- Rodríguez S., B., P. J. Chavelas y C. X. García. 1994. Dispersión de semillas y establecimiento de caoba (*Swietenia macrophylla*) después de un tratamiento mecánico del sitio. *In*: L. K. Snook y A. Barrera (eds.). Memorias del Taller Madera, Chicle, Caza y Milpa. Contribuciones al Manejo Integral de las Selvas de Quintana Roo, México. PROAF/INIFAP/USAID/WWF-US. Chetumal, Q. Roo, México. pp. 81-90.
- Rodríguez, J. y V. Nieto. 1999. Protocolo de certificación. Investigación en Semillas Forestales Nativas. Ed. INSEFOR. Santafé. Serie Técnica/ No. 43. Colombia. 66 p.
- Rojas Garcidueñas, M. 1972. Fisiología Vegetal Aplicada. McGraw-Hill. México. pp: 184-186.
- Román, F., R. De Liones, A. Sautu, J. Deago y J. S. Hall. 2012. Guía para la propagación de 120 especies de árboles nativos de Panamá y el Neotrópico. New Haven, US, Yale School of Forestry and Environmental Studies. EUA. 162 p.
- Roos, E. E. 1982. The physiology and biochemistry of seed development dormancy and germination. Induced genetic changes in seed germoplasm during storage in Khan. A. A. Elsevier Biomedical Press. New York. pp: 409-434.
- Rugenstein, S. R. and N. R. Lersten. 1981. Stomata on seeds and fruits of Bauhinia (Leguminosae: Caesalpinioideae). American Journal of Botany 68: 873-876.
- Salazar, P., A. Trejo y L. M. Hernández. 2006. Pruebas de envejecimiento acelerado en semillas de maíz (*Zea mays* L.) de diferentes bases genéticas. Revista Unellez de Ciencia Tecnología 24:63-69.
- Salazar, R., C. Soihet and J. M. Méndez. 2000. *Swietenia macrophylla* King. (Nota Técnica no. 21). *In*: Manejo de semillas de 100 especies forestales de América Latina. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. Manual Técnico 41. Turrialba, Costa Rica. pp: 41-42.
- Saldaña Rojas, J. S. 2015. Estimación del potencial para manejo de semillas de caoba (*Swietenia macrophylla* King) en tres comunidades indígenas del Purús, Ucayali, Perú. Tesis Maestría en Ciencias. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. Turrialba, Costa Rica. 221 p.
- Salinas, R. A., A. M. Yoldjian, R. M. Craviotto y V. Bisaro. 2001. Pruebas de vigor y calidad fisiológica de semillas de soja. Pesquisa Agropecuaria 36(2): 371-379.
- Samaniego, J., E. Trujillo, L. Jara y P. Oñoro. 1995. Estandarización de técnicas de laboratorio para el manejo de semillas de *Swietenia macrophylla* y *Cordia alliodora*. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. Turrialba, Costa Rica. 134 p.
- Sánchez Colón, S., A. Flores-Martínez, I. A. Cruz-Leyva y A. Velázquez. 2009. Estado y transformación de los ecosistemas terrestres por causas humanas. *In*: J. Sarukhán (coord.). Capital natural de México, vol. II: Estado de Conservación y Tendencias de Cambio. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México. pp: 75-129.
- Sánchez, A. S., H. J. Megía-Vera, J. Pérez-Flores y J. López-Upton. 2016. Relación dimensión - germinación de semilla de caoba (*Swietenia macrophylla* King) en la UMAF 2702ST

- Sierra de Tenosique. Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas Pub. Esp. Núm. 14: 2783-2791.
- Sánchez, J. A., E. Calvo, B. C. Muñoz y R. Orta. 1999. Comparación de dos técnicas de acondicionamiento de semillas y sus efectos en la conducta germinativa de tomate, pimiento y pepino. *Cultivos Tropicales* 20(4): 51-56.
- Sánchez, J. A., M. Pernús, Y. Torres-Arias, E. Furrázola, R. Oviedo y J. C. Álvarez. 2018. Características regenerativas de árboles tropicales para la restauración ecológica de ecosistemas limítrofes al manglar. *Acta Botánica Cubana* 217: 170-188.
- Santamarina, P., F. J. García, J. Rosselló y V. Vilella. 1997. *Biología y Botánica* (Tomo I). Parte III, Tema 14, 16 y 17. Servicio de Publicaciones de la Universidad Politécnica de Valencia. Valencia, España. 308 p.
- Schmidt, L. 2000. *Guide to Handling Tropical and Subtropical Forest Seed*. Danida Forest Seed Centre. EUA. 542 p.
- Schmidt, L. and D. Jøker. 2000. *Swietenia macrophylla*. King. Københavns Universitet. Seed Leaflet 30. EUA. pp: 1-2.
- Seago, J. L., C. A. Peterson, L. J. Kinsley and J. Broderick. 2000. Development and structure of the root cortex in *Caltha palustris* L. and *Nymphaea odorata* Ait. *Annals of Botany* 86: 631-640.
- SEMARNAT (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales). 2017. Bosques tropicales, ecosistemas con gran riqueza de especies. México. 10 p. Consultado: 12/08/2018 en Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales Sitio web: <https://www.gob.mx/semarnat/articulos/bosques-tropicales-ecosistemas-con-gran-riqueza-de-especies?idiom=es>
- Serratos Arévalo, J. C., J. Carreón-Amaya, H. Castañeda-Vázquez, P. Garzón De la Mora y J. García Estrada. 2008. Composición químico-nutricional y de factores antinutricionales en semillas de parota (*Enterolobium cyclocarpum*). Caracas, Venezuela. *Interciencia* 33(11): 850-854.
- Sim, L., O. Ward and Z-Y Li. 1997. Production and Characterisation of a Biosurfactant Isolated from *Pseudomonas aeruginosa* UW-1. *Journal of Industrial Microbiology and Biotechnology* 19: 232-238.
- Simak, M., 1966. Chromosome changes in ageing seed. *Skogen* 53:28-30 (cited in *For. Abstr.*, 27: 3766, 1966; in Swedish).
- SNIGF (Sistema Nacional de Información y Gestión Forestal). 2021. Número de unidades productoras de germoplasma forestal prioritarias. CONAFOR. México. 4 p.
- Snook, L. K., H. Iskandar, J. Chow, J. Cohen y J. O'Connor. 2005. Supervivencia y crecimiento de caoba en aperturas postextracción a partir de semillas y plántulas. *Recursos Naturales y Ambiente*. Departamento Forestal de Belice. No. 44. Belice. pp: 76-83.

- Soerianegara, I. and R. H. M. J. Lemmens. 1993. *Swietenia macrophylla* King: Ecology, Silviculture and Productivity. Timber trees: Major Commercial Timbers. Pudoc Scientific Publishers, Wageningen, Netherlands. Plant resources of South-east Asia. 610 p.
- Sokal, R. R. and F. J. Rohlf, 1981. Biometry: The Principles of Practice of Statistics in Biological Research. W. H. Freeman and Company. San Francisco. EUA. 776 p.
- Soriano, J. y J. González. 2003. Elementos para el desarrollo de sistemas de manejo sustentables de los recursos genéticos y la producción de semilla: documento técnico. Cultivar Local 3: 37-45.
- Sosa, J. 1983. Algunas Generalidades, Hábitat y Usos del Ramón Blanco. Banco de semillas. INAFOR. Nicaragua. 11 p.
- Sousa Paiva, E. A., J. P. Lemos-Filho and D. M. Trombert-Oliveira. 2006. Imbibition of *Swietenia macrophylla* (Meliaceae) seeds: The role of stomata. Annals of Botany 98 (1): 213-217.
- Standard, S. A., d. Perret and C. M. Bray. 1983. Nucleotide levels and loss of vigour and viability in germinating wheat embryos. Journal of Experimental Botany 34: 1047-1054.
- Suárez Castellanos, C. I., E. S. Lemes, A. da Silva-Almeida, G. E. Meneghello y L. Madruga-de-Tunes. 2018. Metodologías para el ensayo de envejecimiento acelerado en semillas de triticale. Agrociencia Uruguay 22(2): 1-6.
- Suárez Ramos, G. y E. M. Engleman. 1980. Depósito de taninos en la testa de *Amaranthus hypocondriacus* L. (alegrfa). Agrociencia 42: 35-50.
- Sun, W. Q. 1999. State and phase transition behaviors of *Quercus rubra* seed axes and cotyledonary tissues: Relevance to the desiccation sensitivity and cryopreservation of recalcitrant seeds. Cryobiology. 38: 372-385.
- Synnott, T. J. 2009. La caoba en la península de Yucatán: ecología y regeneración. CBM México. Serie Conocimientos No. 7. Ed. CONABIO. México. 154 p.
- Taiz, L. and E. Zeiger. 2006. Plant Physiology. 4th ed. Sinauer Associates Inc. Massachusetts, USA. 705 p.
- Tekrony, D. 2003. Precision is and essential component in seed vigour testing. Seed Science and Technology 31: 435-447.
- Tekrony, D. M. 1995. Accelerated ageing. In: Congress of the International Seed Testing Association, Copenhagen. Seed Vigour Testing: Contributions to a Seminar. Zurich: International Seed Testing Association. Switzerland. pp: 816-822.
- Trawatha, S., D. Tekrony and D. Hilbrand. 1995. Soybean lipoxigenase mutants and seed longevity. Crop Science 35: 862-868.
- Trujillo Sierra, J. E., P. Delgado-Valerio, I. Ramírez-Morillo, V. Rebolledo-Camacho y N. Pérez-Nasser. 2013. Variación genética en poblaciones mexicanas de *Swietenia macrophylla*

- King, una especie tropical en expansión geográfica reciente. *Botanical Sciences* 91(3): 307-317.
- Vadillo, G., M. Suni y A. Cano. 2004. Viabilidad y germinación de semillas de *Puya raimondii* Daños (*Bromeliaceae*). *Revista Peruana de Biología* 11(1): 71-78.
- Vargas, C. 1988. Influencia de los factores de temperatura y humedad en el almacenamiento de semillas de caoba (*Swietenia macrophylla* Kyng) en Tingo María. Tesis Licenciatura. Universidad Nacional Agraria de la Selva. Tingo María, Perú. 86 p.
- Vargas, T. y M. Rodríguez. 1986. Estudio preliminar de la caoba (*Swietenia macrophylla* King) en la zona de Tingo María. Universidad Nacional Agraria de la Selva. Tingo María, Perú. 25 p.
- Vashisth, A. 2009. Germination characteristics of seeds of maize (*Zea mays* L.) exposed to magnetic fields under accelerated ageing conditions. *Journal of Agricultural Physics* 9: 55-58.
- Vázquez Yanes C. y J. R. Toledo. 1989. El almacenamiento de semillas en la conservación de especies vegetales. Problemas y aplicaciones. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 49: 61-69
- Vertucci, C.W. and A. C. Anli-Leopold. 1987. Oxidative processes in soybean and pea seeds. *Plant Physiology* 84: 1038-1043.
- Verwer, C., M. Peña-Claros, D. van Der Staak, K. Ohlson-Kiehn and F. J. Sterck. 2008. Silviculture enhances the recovery of overexploited mahogany *Swietenia macrophylla*. *Journal of Applied Ecology* 45: 1770-1779.
- Vester M., H. F. y M. A. Navarro-Martínez. 2007. Fichas ecológicas de árboles maderables de Quintana Roo. 1ra ed. ECOSUR. Quintana Roo, México. 133 p.
- Vieira, H. D., F. R. Da Silva y S. R. Barros. 1998. Superacao da dormencia de sementes de *Brachiaria brizantha* (Hochst.ex A. Rich) Stapf CV. Marandú submetidas ao nitrato de potássio, hipoclorito de sódio, tiouréia e etanol. *Revista Brasileira de Sementes* 20(2):44-47.
- Villiers, T. A. 1974. Seed aging: chromosome stability and extended viability of seeds stored fully imbibed. *Plant Physiology* 53: 875-878.
- Wallis, J., J Shockey, J Browse. 2000. Seed oils and their metabolic engineering. *In: Seed Technology and its Biological Basis*. M Black, J D Bewley (eds). Sheffield Academic Press. UK. pp: 121–159.
- Werker, E. 1997. Seed Anatomy. *Encyclopedia of plant anatomy*. Tomo X. 3. Gebruder Borntraeger (Handbuch der Pflanzenanatomie) Berlin, Germany. 424 p.
- Whitmore, T. C. 1991. Tropical forest dynamics and its implications for management. *In: Rain Forest Regeneration and Management*. A. Gómez-Pompa, T.C.F. Whitmore and M. Hadley

- (eds.). UNESCO and the Parthenon publishing Group. Man and the Biosphere Series 6: 67-90.
- Wightman, K. E., J. P. Cornelius y L. J. Ugarte-Guerra. 2006. Ficha técnica 2: Caoba (*Swietenia macrophylla*). In: Plantemos madera: Manual sobre el Establecimiento, Manejo y Aprovechamiento de Plantaciones Maderables para Productores de la Amazonía Peruana. Lima, PE, World Agroforestry Centre. ICRAF Technical Manual no.4. Perú. pp: 123-126.
- Willis, C. G., C. C. Baskin, J. M. Baskin, J. R. Auld, D. L. Venable, J. Cavender-Bares, K. Donohue, R. Rubio de Casas and The NESCent Germination Working Group. 2014. The evolution of seed dormancy: environmental cues, evolutionary hubs, and diversification of the seed plants. *New Phytologist* 203: 300- 309.
- Zilversmit, D. B. 1979. Dietary Fiber. In: Nutrition, Lipids and Coronary heart diseases. Levy R, Dennis B, Ernest N, Editors. New York: Raven Press. EUA. pp. 159-174.
- Zuidema, P. A., E. Jongejans, P. D. Chien, H. J. During and F. Schieving. 2010. Integral Projection Models for trees: a new parameterization method and a validation of model output. *Journal of Ecology* 98: 345–355.