



COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCION DE ENSEÑANZA E INVESTIGACION EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPUS MONTECILLO

POSTGRADO DE EDAFOLOGIA

DISTRIBUCIÓN ALTITUDINAL, TRATAMIENTOS
PREGERMINATIVOS E INFLUENCIA DE *Lupinus* spp. (FABACEAE:
PAPILIONOIDEAE) EN LA
FERTILIDAD DE SUELOS FORESTALES

ANGEL ALDERETE CHAVEZ

T E S I S

PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS

MONTECILLO, TEXCOCO, EDO. DE MÉXICO

2008

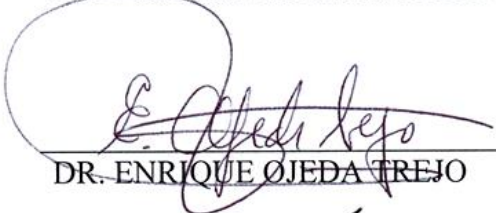
La presente tesis, titulada: **Distribución altitudinal, tratamientos pregerminativos e influencia de *Lupinus* spp (Fabaceae: Papilionoideae) en la fertilidad de suelos forestales**, realizada por el alumno: **Angel Alderete Chávez**, bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:


DOCTOR EN CIENCIAS

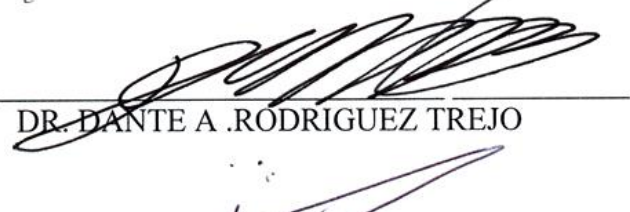
EDAFOLOGIA


CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERO: 
DR. VICENTE ESPINOSA HERNÁNDEZ

ASESOR: 
DR. ENRIQUE OJEDA TREJO

ASESOR: 
DR. VÍCTOR M. CETINA ALCALA

ASESOR: 
DR. DANTE A. RODRIGUEZ TREJO

ASESOR: 
DR. JESUS PEREZ MORENO

DISTRIBUCIÓN ALTITUDINAL, TRATAMIENTOS PREGERMINATIVOS, E INFLUENCIA DE *Lupinus spp* (FABACEAE: PAPILIONOIDEAE) EN LA FERTILIDAD DE SUELOS FORESTALES.

Angel Alderete Chávez, Dr.
Colegio de Postgraduados, 2008

En la ladera oriental de la Sierra Nevada, México, en varios ecosistemas forestales, áreas de bosque incendiadas, pastizales y tierras agrícolas se encuentra la planta de *Lupinus*. En México se han reportado 110 especies en altitudes que varían de 0 a 4000 msnm. En el valle de México 22 especies y dos variedades han sido identificadas. El Lupino es miembro del género *Lupinus* y pertenece a la familia ([Fabaceae](#)). El género tiene entre 200 y 600 especies con sus centros de Biodiversidad en Europa y América. La mayoría de las especies son plantas perennes herbáceas de 0.3-1.5 m de alto, algunas son anuales y existen pocos arbustos de hasta 3 m de altura. El lupino fija nitrógeno atmosférico y hace disponibles fósforo potasio y otros nutrientes utilizando mecanismos diversos lo cual produce un efecto positivo para las plantas que se encuentran en su periferia actuando como fertilizante del suelo. Los mecanismos involucrados son la nodulación por bacterias ([Bradyrhizobium](#)) y raíces proteoideas, lo cual produce entre otros efectos la modificación del pH en el área de la rizosfera y hace disponibles nutrientes del suelo como fósforo y potasio por procesos químicos como la liberación de protones. *L. montanus* y otras especies han sido utilizadas en Sudamérica y Guatemala para mejorar la fertilidad en suelos forestales. *Lupinus* es una planta invasiva que ha estado colonizando los ecosistemas del área de estudio por varios años. La colonización es un mecanismo clave en los modelos de sucesión en los cuales las especies que colonizan alteran las propiedades del suelo y el microclima de los hábitats naturales. Sin embargo, un problema para la colonización por *Lupinus* es la germinación de las semillas la cual es inhibida por la cubierta densa de *Lupinus* y la vegetación que sombrea el suelo alrededor del tallo de la planta. Se han realizado pocos estudios sobre la taxonomía y distribución de plantas en áreas específicas, con enfoques experimentales para investigar la germinación, y disponibilidad de nutrientes. Los objetivos de esta tesis son: 1) Localización e identificación taxonómica de plantas de *Lupinus*, su distribución geográfica, demografía y caracterización del suelo en la ladera del Tláloc. 2) Evaluación de la germinación con tratamientos físicos y químicos. 3) Evaluación del contenido de nutrientes en el suelo a través del periodo de crecimiento en asociación con *Pinus* y *Abies*. 4) Evaluación en campo de la asociación de *L. montanus* con *A. religiosa* y *P. hartwegii*. Los resultados fueron los siguientes: Se identificaron 7 especies de *Lupinus* en un gradiente altitudinal de 2932 a 3640 msnm. Las especies de *Lupinus* están adaptadas a las condiciones locales de suelo y otras perturbaciones como incendios, explotación forestal y el desmonte de áreas para pastizales y agricultura. La germinación de semillas muestra que la luz tiene un efecto inhibitorio parcial por la radiación infrarroja. La respuesta a los tratamientos con calor fue positiva para *L. leptophyllus*, lo que indica que los incendios aumentan las posibilidades de germinación. Durante el periodo de crecimiento de *Lupinus* la cantidad de C y nutrientes del suelo fue variable y su nivel más alto fue a los 120 días después de la siembra con una reducción al final del periodo de crecimiento a los 160 días. Esta situación puede asociarse con las diferencias en las características del suelo como temperatura, humedad, aireación del suelo y pH. Finalmente en campo la asociación de *L. montanus*, con *A. religiosa* y *P. hartwegii* mostraron un mayor índice de supervivencia.

Palabras clave: Distribución, *Lupinus*, Germinación de semillas, Fertilidad.

ALTITUDINAL GRADIENT DISTRIBUTION, SEEDLING TREATMENTS AND THE INFLUENCE OF *Lupinus spp* (FABACEAE: PAPILIONOIDEAE) IN THE FERTILITY OF FOREST SOILS

Angel Alderete Chávez, Dr.
Colegio de Postgraduados, 2008

In the western slope of the Sierra de Tlálloc, Mexico, Lupine is found in several ecosystems, natural forest, forest fire areas, agriculture, grazing lands. In Mexico 110 species has been identified in altitudes from Sea level to 4000m. In the valley of Mexico 22 species a two varieties has been reported. Lupine is a member of the genus *Lupinus* in the legume family (Fabaceae). The genus comprises between 200-600 species, with its centers of diversity in Europe and America. The species are mostly herbaceous perennial plants 0.3-1.5 m (1-5 ft) tall, but some are annual plants and a few are shrubs up to 3 m (10 ft) tall. Lupine can fix nitrogen and make available other nutrients such as phosphorus and potassium by diverse mechanisms presumably conferring a net positive effect for nearby plants fertilizing the soil for other plants. The mechanisms involved are nodulation by soil bacteria (*Bradyrhizobium*), proteoid roots, which produce modifications of the pH in the rhizosphere area and make available phosphorus, potassium by mechanisms like the proton liberation. *L. montanus* and other species already are used in South America and Guatemala to improve the fertility of the soil in forestalls plantations. Lupine is a invasive plant that has been colonizing this ecosystems for several years. Colonization is as a key mechanism in models of succession in which colonizing species alter the soil or microclimate of habitats. However, a problem for Lupine colonization is seedling germination that is inhibited by the dense lupine and forest canopy which shades the soil around the plant stem. Few studies have been conducted using an experimental approach to investigate the taxonomy, distribution of Lupine, seedling germination and the availability of soil nutrients for a specific area. The objectives of this thesis were 1) The location and taxonomy of the Lupine, its geographic distribution, demography and soil characterization 2) Evaluation of germination with physical and chemical treatments 3) Evaluation of nutrients in the soil through the growing period in association with Pinus and Abies 4) The association of *L. montanus* as nursery and *A. religiosa* and *P. hartwegii* evaluated in the field. The results were as follows seven lupine species were found in an altitudinal gradient of 2932 a 3640 ASL. The diversity of lupine species is adapted to the local conditions of soils and other perturbations such as forest fire, lodging and opening of forest to agriculture and grassland. The germination of seeds shows that the Light has a partial inhibitory effect of the infrared radiation. The response to the heat treatments was positive for *L. leptophyllus* this could mean that the forest fire could promote a better chance for germination. During the growing cycle of Lupine the amount of C and soil nutrients was variable but its peak is at 120 days after sowing. This behavior could be associated with different characteristics of the soil as temperature, humidity, air in the soil, and pH. There were positive tendencies to the increase of carbon content and soil nutrient at the 120 days of growing with a reduction of the soil content at the end of the growing period (160 days). Finally the association of *L. montanus*, with *A. religiosa* y de *P. hartwegii* shows that the plants sowed in the field nears of lupine have a high rate of supervivence.

Key Words: Distribution, Lupine, Seedling germination, Fertility.

DEDICATORIA

A mi esposa Nancy de la Cruz Landero, por su apoyo incondicional
y paciencia en los momentos difíciles.

A mi madre Guadalupe Chávez Sánchez, por estar siempre conmigo

A mis hijos: Angel Alberto y Rubi Fabiola, con el cariño de siempre



AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por el otorgamiento de la beca numero 177441, para estudios de doctorado.

Al Programa de Mejoramiento al Profesorado (PROMEP) por el otorgamiento de la beca para estudios de alta calidad número de oficio PROMEP/103.5/06/1973, sin cuyo financiamiento no hubiese sido posible concluir mis estudios de doctorado.

A la Universidad Autonoma del Carmen (UNACAR), por el apoyo que me brindaron para la realización de mis estudios doctorales, especialmente al C.P. Nicolas Novelo Nobles Rector de la Universidad, al maestro Andres E. Zalazar Dzib Secretario academico y a la M. C. J. Veronica Gutierrez Rivas directora de la DES Ciencias Naturales y Exactas.

Al Colegio de Postgraduados-Campus Montecillo, por permitirme formar parte de su selecto grupo de estudiantes.

A mi consejo particular, integrado por: Dr. Vicente Espinosa Hernández como consejero y los Doctores: Enrique Ojeda Trejo, Dante A. Rodriguez Trejo, Jesus Perez Moreno y Victor M. Cetina Alcalá como asesores, por su paciencia y dedicación para conmigo, durante el desarrollo de mis estudios.

Al M. C. Francisco Landeros, al M. C. Jaime Cruz e Ing. Cesar Merino, por su apoyo para la realización de los análisis de laboratorio.

A la M. C. Nancy de la Cruz-Landero, por su apoyo incondicional, durante mis estudios de doctorado.

Al Sr. Gerardo Mendoza Angeles, técnico del laboratorio de semillas de la DICIFO, Universidad Autonoma de Chapingo, por su apoyo incondicional, durante el desarrollo de parte de los experimentos de laboratorio.

A la Sra. Gloria Araceli Espejel Estrada, secretaria del área de fertilidad, por su disponibilidad para brindarme su apoyo y orientación en la realización de todos mis tramites administrativos.

A la Sra. Maria Remedios Sánchez Hernández, secretaria de la oficina de enlace de Edafología, por su apoyo en la realización de todos mis tramites administrativos.

A los señores: José Raymundo Pineda Vivar, Juan Rendón Cano, Uriel Jiménez Gallegos y José Luís García Viana, por su valiosa ayuda, durante los trabajos de campo e invernadero, así como en la preparación de las muestras de suelo, sustratos y plantas.

CONTENIDO

	Página
Índice de Cuadros	iv
Índice de Figuras	v
1. INTRODUCCIÓN GENERAL	1
2. Revisión de literatura	2
2.1. Características botánicas, especies y requerimientos ambientales del género <i>Lupinus</i>	2
2.2. Origen y distribución natural del género <i>Lupinus</i>	4
2.3. Efectos de la variación natural a nivel genérico	4
2.4. Biodiversidad, distribución y abundancia de especies en diferentes ecosistemas	6
2.5. Influencia del fuego en las comunidades vegetales	7
2.6. Aspectos relevantes de la germinación de las semillas	7
2.7. Importancia del género <i>Lupinus</i> en la fertilidad de suelos	8
2.8. Importancia del efecto nodriza en la sobrevivencia de especies forestales	9
2.9. Conclusiones de la revisión de literatura	10
3. Objetivo general	12
3.1. Objetivos específicos	12
4. Hipótesis general	13
4.1. Hipótesis específica	13
5. Planteamiento general del trabajo	14
6. Literatura citada	16
CAPITULO I. DISTRIBUCIÓN ALTITUDINAL DEL GÉNERO <i>Lupinus</i> EN LA LADERA ORIENTAL DEL VOLCAN TLÁLOC EN SIERRA NEVADA, EDO DE MÉXICO	22
1.1. Introducción	22
1.2. Materiales y métodos	25
1.3. Resultados y discusión	26

1.3.1. Características fisicoquímicas del suelo en el área de estudio	26
1.3.2. Especies de <i>Lupinus</i> encontradas	32
1.3.3. Crecimiento en altura e incremento en diámetro en plantas de una población de <i>L. montanus</i> HBK en un bosque afectado por fuego (estudio de caso)	37
1.3.3.1. Incremento en altura y diámetro	37
1.3.3.2. Características fisicoquímicas del suelo en una población de <i>L. montanus</i> en relación a la pendiente	40
1.4. Conclusiones	41
1.5. Literatura citada	42

CAPITULO II. ECOLOGIA DE SEMILLAS DE <i>L. leptophyllus</i> Schlecht & Cham, <i>L. montanus</i> H.B.K. y <i>L. versicolor</i> Sweet	45
2.1. Introducción	45
2.2. Materiales y métodos	50
2.3. Resultados y discusión	53
2.3.1. Potencial de producción de semillas	53
2.3.2. Porcentajes de germinación y eficiencia germinativa	53
2.3.2.1. Semillas de <i>L. leptophyllus</i> , <i>L. montanus</i> y de <i>L. versicolor</i> , sometidas a tratamiento de escarificación mecánica	53
2.3.2.2. Semillas de <i>L. leptophyllus</i> , <i>L. montanus</i> y de <i>L. versicolor</i> , sometidas a tratamientos de escarificación química	58
2.3.2.3. Semillas de <i>L. leptophyllus</i> , <i>L. montanus</i> y de <i>L. versicolor</i> , sometidas a tratamientos de calor en diferentes tiempos de exposición	64
2.4. Conclusiones	68
2.5. Literatura citada	69

CAPITULO III INFLUENCIA DEL GÉNERO <i>Lupinus</i> EN LA FERTILIDAD DE SUELOS Y EN EL CONTENIDO NUTRICIONAL DE ESPECIES FORESTALES	73
3.1. Introducción	73
3.2. Materiales y métodos	77
3.3. Resultados y discusión	79

3.3.1. Efecto de <i>L. montanus</i> y <i>L. leptophyllus</i> en la fijación de carbono y en la solubilización de nitrógeno, fósforo y potasio en el suelo	79
3.3.2. Efecto de la asociación de <i>L. versicolor</i> en la calidad de planta de <i>A. religiosa</i> y <i>P. hartwegii</i> bajo condiciones de invernadero	84
3.3.3. Efecto de la asociación de <i>L. montanus</i> en la sobrevivencia de <i>A. religiosa</i> y <i>P. hartwegii</i> en campo	89
3.4. Conclusiones	91
3.5. Literatura citada	92
DISCUSION GENERAL	96
Literatura citada	101
CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES	105
1. Conclusiones	105
2. Recomendaciones	107
ANEXOS	108
ANEXO I. ANEXO I. Diferentes etapas del trabajo de investigación para el capítulo	109
ANEXO II. Diferentes etapas del trabajo de investigación para el capítulo 2	112
ANEXO III. Diferentes etapas del trabajo de investigación para el capítulo 3	115
ANEXO IV. Artículo publicado como parte de los alcances de esta investigación	120

INDICE DE CUADROS

	Pagina
CAPITULO I	
Cuadro 1.1. Especies encontradas en el área de estudio	27
Cuadro 1.2. Distribución por clases en altura (cm.) de <i>L. montanus</i>	38
Cuadro 1.3. Distribución por clases en diámetro (cm.) de <i>L. montanus</i>	40
Cuadro 1.4. Características físicas y químicas del suelo en tres sitios en pendientes de 73 % en una población de <i>L. montanus</i>	41
CAPITULO II	
Cuadro 2.1. Valores promedios de Número de Semillas Desarrolladas, Número de Semillas Subdesarrolladas, Potencial de Producción de Semillas y Eficiencia de Producción de Semillas para tres especies de Lupino	53
CAPITULO III	
Cuadro 3.1. Supervivencia de plantas de <i>A. religiosa</i> por efecto nodriza de plantas de <i>L. montanus</i> en campo	90

INDICE DE FIGURAS

	Pagina
CAPITULO I	
Figura 1.1. Localización del área de estudio	27
Figura 1.2. Pruebas de comparación de medias y diferencias mínimas significativas para niveles de pH para cada sitio	28
Figura 1.3. Pruebas de comparación de medias y diferencias mínimas significativas para niveles de materia orgánica para cada sitio en el área de estudio	28
Figura 1.4. Pruebas de comparación de medias y diferencias mínimas significativas para niveles de nitrógeno total para cada sitio	29
Figura 1.5. Pruebas de comparación de medias y diferencias mínimas significativas para niveles de fósforo para cada sitio	30
Figura 1. 6. Pruebas de comparación de medias y diferencias mínimas significativas para Niveles de potasio para cada sitio	31
Figura 1.7. Flores, hojas y semillas de <i>L. leptophyllus</i> Schlecht & Cham.	32
Figura 1.8. Flores, hojas y semillas de <i>L. montanus</i> H. B. K.	33
Figura 1.9. Flores, hojas, foliolos y vainas conteniendo semillas <i>L. potosinus</i> Rose	34
Figura 1.10. Flores, hojas y semillas de <i>L. uncinatus</i> Schlecht.	35
Figura 1.11. Flores, hojas, foliolos y semillas de <i>L. versicolor</i> Sweet	35
Figura 1.12. Flores, hojas, foliolos y semillas de <i>Lupinus</i> sp ¹	36
Figura 1.13. Flores, hojas, foliolos y semillas de <i>Lupinus</i> sp ²	36
Figura 1.14. Incremento promedio de altura de plantas de <i>L. montanus</i>	38
Figura 1.15. Incremento promedio en diámetro de plantas de <i>L. montanus</i>	39
CAPITULO II	
Figura 2.1. Germinación de semillas de <i>L. leptophyllus</i> con tratamiento de escarificación mecánica	55
Figura 2.2. Pruebas de comparación de medias y diferencias mínimas significativas en semillas de <i>L. leptophyllus</i> con tratamiento de escarificación mecánica	55

Figura 2.3. Germinación de semillas de <i>L. montanus</i> con tratamiento de escarificación mecánica	56
Figura 2.4. Pruebas de comparación de medias y diferencias mínimas significativas en semillas de <i>L. montanus</i> con tratamiento de escarificación mecánica	56
Figura 2.5. Germinación de semillas de <i>L. versicolor</i> con tratamiento de escarificación mecánica	57
Figura 2.6. Pruebas de comparación de medias y diferencias mínimas significativas en semillas de <i>L. versicolor</i> con tratamiento de escarificación mecánica	57
Figura 2.7. Pruebas de comparación de medias y diferencias mínimas significativas en semillas de <i>L. leptophyllus</i> sometidas a tratamientos de escarificación química	59
Figura 2.8. Germinación de semillas de <i>L. leptophyllus</i> con tratamiento de escarificación química bajo condiciones controladas de laboratorio	59
Figura 2.9. Pruebas de comparación de medias y diferencias mínimas significativas en semillas de <i>L. montanus</i> sometidas a tratamientos de escarificación química	60
Figura 2.10. Germinación de semillas de <i>L. montanus</i> con tratamiento de escarificación química bajo condiciones controladas de laboratorio	61
Figura 2.11. Pruebas de comparación de medias y diferencias mínimas significativas en semillas de <i>L. versicolor</i> sometidas a tratamientos de escarificación química	62
Figura 2.12. Germinación de semillas de <i>L. versicolor</i> con tratamiento de escarificación química bajo condiciones controladas de laboratorio	62
Figura 2.13. Comparativo del comportamiento en la germinación de semillas de <i>L. leptophyllus</i> , <i>L. montanus</i> y <i>L. versicolor</i> con tratamientos de escarificación química	63
Figura 2.14. Pruebas de comparación de medias y diferencias mínimas significativas en semillas de <i>L. leptophyllus</i> sometidas a tratamientos de escarificación por calor	64
Figura 2.15. Germinación de semillas de <i>L. leptophyllus</i> con tratamientos de escarificación por calor	65
Figura 2.16. Pruebas de comparación de medias y diferencias mínimas significativas en semillas de <i>L. montanus</i> sometidas a tratamientos de escarificación por calor	66
Figura 2.17. Germinación de semillas de <i>L. montanus</i> con tratamientos de escarificación por calor	66
Figura 2.18. Pruebas de comparación de medias y diferencias mínimas significativas en semillas de <i>L. versicolor</i> sometidas a tratamientos de escarificación por calor	67

Figura 2.19. Germinación de semillas de <i>L. versicolor</i> con tratamientos de escarificación por calor	67
---	----

CAPITULO III

Figura 3.1. Pruebas de comparación de medias y diferencias mínimas significativas para captura de carbono al suelo	80
Figura 3.2. Pruebas de comparación de medias y diferencias mínimas significativas para incorporación de nitrógeno al suelo	81
Figura 3.3. Pruebas de comparación de medias y diferencias mínimas significativas para incorporación de fósforo al suelo	82
Figura 3.4. Pruebas de comparación de medias y diferencias mínimas significativas para Incorporación de potasio al suelo	83
Figura 3.5. Pruebas de comparación de medias y diferencias mínimas significativas para relación parte área-raíz en plantas de <i>A. religiosa</i> y de <i>P. hartwegii</i> por efecto de la asociación con <i>L. versicolor</i>	85
Figura 3.6. Pruebas de comparación de medias y diferencias mínimas significativas Para rendimiento de biomasa aérea en plantas de <i>A. religiosa</i> y de <i>P. hartwegii</i> por efecto de la asociación con <i>L. versicolor</i>	86
Figura 3.7. Pruebas de comparación de medias y diferencias mínimas significativas para rendimiento de biomasa de raíces en plantas de <i>A. religiosa</i> y de <i>P. hartwegii</i> por efecto de la asociación con <i>L. versicolor</i>	87
Figura 3.8. Contenido nutrimental en plantas de <i>A. religiosa</i> por efecto de la asociación con <i>L. versicolor</i>	88
Figura 3.9. Contenido nutrimental en plantas de <i>P. hartwegii</i> por efecto de la asociación con <i>L. versicolor</i>	88

1. INTRODUCCIÓN GENERAL

Las especies de *Lupinus* están ampliamente distribuidas en el mundo, sin que se conozca con certeza su origen evolutivo. Lo que se debe a la falta de una clasificación intragenerica de *Lupinus* disponible en este momento Naganowska *et al* (2003), por lo que es necesaria una visión general clara del origen del género. La existencia de muchas especies de *Lupinus* ha causado un debate muy importante de dónde se origino el género: región Mediterránea, africana, Norte América, Sur América o Asia Oriental (Ainouche y Bayer, 1999; Li, 2005). En ese sentido varios autores han postulado diferentes centros de origen. (Isely 1998, citado por Drummond, 2008) consideran que el género *Lupinus* se originó en Norteamérica mientras que Dunn (1984) considera que su origen fue Sudamérica. Otros autores consideran que son originarios de América y de las costas del Mediterráneo, de las cuales 12 especies son originarias del viejo mundo y alrededor de 200-500 de América (Peñaloza, 1996, citado por Barrientos, *et al.*, 2002). Los reportes para México señalan cifras cercanas a 110 especies, que crecen desde el nivel del mar hasta los 4000 metros de altura, desde Baja California hasta Chiapas (Bermúdez *et al.*, 1999; Calderón y Rzedowski, 2005; Rzedowski, 1978).

La principal forma de propagación de las leguminosas es por semilla; sin embargo, muchas semillas viables son incapaces de germinar inmediatamente después de madurar, aunque se les coloque en condiciones favorables, característica denominada latencia o germinación diferida, y una de las causas es la impermeabilidad del tegumento (Corral *et al.*, 1990). Aparentemente la latencia es un mecanismo de supervivencia ante la presencia de determinadas condiciones climáticas: temperaturas muy bajas, alternancias de épocas secas y húmedas y climas desérticos (Cruz y Takaki, 1983).

Las secreciones de las raíces en plantas de *Lupinus*, contribuyen a la formación de un mecanismo importante de adaptación al consumo de fósforo, por que la planta puede cambiar su microambiente y afectar la disponibilidad de fósforo en la rizosfera. Las diferencias en absorción de P por las diferentes especies vegetales pueden también estar relacionadas con la capacidad de la planta para modificar el pH de la rizosfera, por medio de diferentes mecanismos como la liberación de protones que la acidifican (Gardner y Parbery, 1983; Römheld y Marschner, 1986; Zoysa *et al.*, 1998).

Las diferencias en absorción de nitrógeno, fósforo y potasio también están relacionadas con la capacidad de la planta para modificar el pH de la rizosfera, por medio de mecanismos como la liberación de protones, que la acidifican (Marschner *et al.*, 1987; Zoysa *et al.*, 1998). Una de las especies más estudiadas el lupino blanco (*L. albus* L.) está adaptado a suelos ácidos, y ha mostrado un buen crecimiento en suelos deficientes en P disponible, dejándolo disponible para su absorción por las plantas (Dinkelaker *et al.*, 1989). *L. montanus* y algunas otras especies del género, se utilizan en América del Sur y en Guatemala, para incrementar la fertilidad y como agentes mejoradores de los suelos en plantaciones forestales por su capacidad para la fijación de nitrógeno (Caicedo y Peralta, 2001).

En este trabajo se estudio la distribución geográfica y altitudinal del género *Lupinus* en la ladera oriental del Tlalóc, estado de México, se identificaron las especies y se caracterizaron los suelos en los que crecen, evaluando el crecimiento de *Lupinus montanus* en campo, por ser esta, la especie más dominante en el área de estudio. Se evaluó la producción de semillas y el efecto de diferentes estrategias de escarificación en su germinación. Además de evaluar el potencial de *Lupinus* para incrementar nutrientes en el suelo y aumentar la calidad de planta, por otra parte se exploró el efecto nodriza de *Lupinus montanus* en la sobrevivencia en campo de *Abies religiosa* y *Pinus hartwegii*.

2. Revisión de literatura

2.1. Características botánicas, especies y requerimientos ambientales del género *Lupinus*

Los lupinos pertenecen a la familia de las Leguminosas, subfamilia Papilionáceas. Son plantas dicotiledóneas anuales por lo general herbáceas, con una altura promedio que oscila entre 1 a 1.5 metros en promedio; se pueden encontrar plantas en estado reproductivo de menos de 60 cm y hasta de más de 2 m, las hojas son digitadas y contienen de 5 a 17 foliolos; estipulas adnadas ya sea envolviendo la base de los pecíolos o llegando incluso hasta el inicio de las hojas (Calderón y Rzedowski, 2005).

Sus flores son autopolinizantes, pero también pueden ser polinizadas por abejas u otros insectos; la inflorescencia es de tamaño variable, de 10-60 cm de largo, el color de las flores va del azul al blanco o rosa midiendo entre 12 a 16 mm de diámetro, tornándose violáceas durante la senescencia; sus frutos son vainas dehiscentes, compresas, verdes, pubescentes y sedosas, pueden medir hasta 13

cm de largo produciendo un número variable de semillas con un peso promedio de 220 a 625 g por planta. Su tasa máxima de crecimiento es durante la floración (McVaugh, 1987). Las raíces en algunas especies son fibrosas y en otras rizomáticas, cuando se les corta el tallo pueden dar origen a un macollo de plantas partiendo desde la base del tallo o bien en condiciones de climas extremos pueden reproducirse por medio de las raíces, estas características de crecimiento se puede observar a detalle en las especies que crecen en la parte oriental del Tlalóc.

Las especies del género *Lupinus* pueden crecer en temperaturas entre 0 a 28 °C, prefieren suelos ligeramente ácidos, bien drenados y bien estructurados, sin embargo, las especies silvestres crecen y se adaptan bien a suelos pobres o de reciente formación, en altitudes que van desde el nivel del mar hasta los 4000 m de altitud y no resisten heladas prolongadas, por tanto tiene una amplia adaptación climática, con requerimientos variables según la especie y variedades (López-Ballido y Fuentes, 1986).

La humedad mejora el desarrollo de las plantas en suelos ligeros y de baja fertilidad, crece mejor en pendientes y faldas de lugares montañosos. En cuanto a requerimientos de precipitación, varían dependiendo de la textura y tipo del suelo, se han reportado datos de algunas especies que crecen exitosamente en zonas de baja precipitación, aquellas especies de maduración precoz requieren de una precipitación mínima de 350 mm de agua durante su fase vegetativa (Gill y Vear, 1980).

Los factores climáticos tienen efectos importantes sobre la distribución, abundancia en el ciclo de vida y diferenciación de poblaciones naturalizadas de plantas, a lo largo de pendientes altitudinales, ya que se ha descubierto que la reducción en abundancia esta relacionada con la temperatura media de verano y las temperaturas más bajas antes de la llegada de la temporada de nieve (Sugiyama, 2003). Por tanto y debido a que la vegetación natural está cambiando constantemente por las actividades humanas, es importante que los estudios biogeográficos sobre la distribución y clasificación de la flora nativa involucren también información ambiental, lo que puede dar datos más precisos y de mejor calidad (Jonas *et al.*, 2002; Toft y Elliott-Fisk, 2002; Townsend y Walsh, 2001). Las especies del género *Lupinus*, aceleran la sucesión florística y ocasionalmente se utilizan para el establecimiento de sistemas forestales (López-Ballido y Fuentes, 1986; Meltzer y Lucke, 1984; Del Moral y Rozzell, 2005; Per-Anders *et al.*, 2006).

2.2. Origen y distribución natural del género *Lupinus*

Las especies de *Lupinus* están ampliamente distribuidas en el mundo, sin que se conozca con certeza su origen evolutivo; varios autores han postulado diferentes centros de origen. (Isely (1998, citado por Drummond, 2008) consideran que el género *Lupinus* se originó en Norteamérica mientras que Dunn (1984) considera que su origen fue Sudamérica. Otros autores consideran que los *Lupinus* son originarios de América y de las costas del Mediterráneo, de las cuales 12 especies son originarias del viejo mundo y alrededor de 200-2750 de América (Peñaloza, 1996 citado por Barrientos *et al.*, 2002). Los reportes para México señalan cifras cercanas a 110 especies, que crecen desde el nivel del mar hasta los 4000 metros de altura, desde Baja California hasta Chiapas, entre las especies más abundantes destacan: *L. montanus*, *L. campestris*, *L. elegans*, *L. hartwegii*, *L. mexicanus*, *L. polyphyllus*, *L. splendens*, *L. silvestris* y *L. stipulatus* (Benítez, 1986; Bermúdez *et al.*, 1999).

Kaye y Kuykendall (2001) señalan que la mayor cantidad de especies de *Lupinus* se encuentran en la región central de México, en el Eje Neovolcánico, en la zona Neártica, en el cruce de la Sierra Madre Oriental y la Sierra Madre Occidental, en áreas perturbadas, ya sea por tala o por incendios en bosques de pino, pino-encino, pastizales, orillas de caminos, campos de cultivo y regiones semiáridas.

Calderón y Rzedowski (2005) y Rzedowski (1978), han reportado para el Valle de Mexico 22 especies y al menos dos variedades y para la exposición este del cerro Tlaloc de la Sierra Nevada. Por ejemplo Sánchez-Gonzales y López-Mata (2003), identificaron solamente a *Lupinus montanus*, es importante señalar que el identificar pocas especies en la sierra nevada puede ser debido, a que para identificación de especies en las claves taxonómicas disponibles no se toman características importantes para identificar correctamente los ejemplares, como color, tamaño y número de frutos por vaina.

2.3. Efectos de la variación natural a nivel genérico

La variación natural es la aparición de diferencias anatómicas o fisiológicas entre individuos, por su composición genética, por la adaptación al ambiente en donde habitan, tanto las progenies como los progenitores y a las interacciones existentes entre el genotipo y los ambientes donde se desarrollan.

La variación que se observa entre y dentro de las especies, se deben a diferencias genéticas y ambientales así como a la interacción entre ambas, de acuerdo con Zobel y Talbert (1988).

La existencia de genes específicos en cada organismo determinan sus características externas. Otro de los factores que influye en la variación, es el ambiente, que puede favorecer o restringir algunas características del organismo, ya sean fisiológicas o morfológicas; la interacción fenotipo-ambiente se presenta cuando la respuesta de dos genotipos es proporcionalmente diferente de un ambiente a otro (Spurr y Barnes, 1982).

El fenotipo es el resultado de la interacción entre el genotipo y el ambiente, de acuerdo con esto el genotipo puede producir diferentes características morfológicas en ambientes distintos, ello tiene sentido cuando se observan individuos o poblaciones de una misma especie en sitios bajo condiciones ambientales diferentes, debido a que la manifestación de las características fenotípicas (altura, tamaño y número de hojas, diámetro de tallo, coloración de las flores etc.), está influenciada por los factores ambientales inherentes a cada sitio (Ramírez, 2000).

Dentro de un género, la cruce entre especies ofrece la variación más amplia y potencialidades altas para la aparición de nuevas especies. Muchos de los híbridos interespecíficos que se han obtenido en el mundo han demostrado ser más vigorosos que sus progenitores (Daniel *et al.*, 1982), estas características de la variación permiten que se presente la selección natural (Furnier, 1997; Willian *et al.*, 1995).

Ledig (1998), señala que la deriva genética constituye otro de los factores que afecta la diversidad genética, sobre todo en aquellas poblaciones que permanecen pequeñas, durante un cierto número de generaciones, que puede conllevar a que pierdan algunos alelos y se fijen alelos alternativos en la nueva población, debido a cruces por endogamia. Los mecanismos de dispersión de las semillas a grandes distancias, ya sea por viento o por la intervención de los animales (Hamrick y Noveless, 1989; Molina, 1992).

El flujo genético es una fuerza cohesiva que actúa para mantener la diversificación de las poblaciones (Slatkin, 1999). Este factor contribuye a mantener un sistema abierto de recombinación en los ecosistemas naturales y está relacionado con el flujo genético que puede contrarrestar los efectos de la deriva genética y de la selección natural. Entre los factores que actúan para restringir el

flujo genético se encuentra la cantidad de plantas, las diferencias en las épocas de floración de cada individuo, las características de color de las partes vegetativas, la presencia o ausencia de antocianinas y los límites de la dispersión de las semillas (Hamrick *et al.*, 1993; Martín y González, 2000). Las pruebas de alelismo como un carácter complementario, han demostrado en el género *Lupinus*, que el color de las semillas está relacionado con el color de la corola, uno de los caracteres más relevantes para la identificación de las especies (Kazimierska y Kazimierska, 1995).

2.4. Biodiversidad, distribución y abundancia de especies en diferentes ecosistemas

A pesar de la perspicacia de la teoría ecológica y la manipulación experimental, las conexiones mecanicistas entre las características más importantes de las comunidades ecológicas en los diversos ecosistemas han quedado atrás. La variación en la diversidad de especies ha sido explicada en relación con una subdivisión del espacio en la comunidad con un cambio en la biomasa y la productividad total. No obstante las diversas teorías que explican, las propiedades ecológicas de las comunidades o de los ecosistemas siguen siendo polémicas (Enquist y Niklas, 2001; Pfisterer y Schmid, 2002).

La distribución de abundancia en una comunidad de plantas, describe cómo son divididas entre especies raras y comunes los individuos. Una distribución normal, implica que una comunidad puede contener muchas especies comunes y relativamente pocas especies raras, lo que está relacionado con una comunidad en equilibrio (Christian, 2001; Pachevsky *et al.*, 2001; Per-Anders *et al.*, 2006).

El deterioro de suelo por pérdida de la cubierta vegetal, produce la simplificación y fragmentación de la estructura del paisaje. Tales disturbios crean barreras de dispersión para muchas especies, poniendo en peligro su persistencia (Vos y Optam, 1993). Tamaños poblacionales pequeños asociados al aislamiento de pequeños parches de hábitats y cambios en las relaciones ecológicas, asociadas con un incremento de bordes de los hábitats (Murcia, 1995); la pérdida de la biodiversidad debido a la fragmentación de la estructura del paisaje ha sido estudiada por diversos autores, revelando un fuerte impacto tanto en la dinámica de las comunidades locales como en la biodiversidad de las mismas. La pérdida de la biodiversidad constituye no sólo un problema para el

equilibrio de los ecosistemas, también afecta a las comunidades humanas regionales que utilizan los recursos naturales como una forma de subsistencia.

2.5. Influencia del fuego en las comunidades vegetales

En bosques tropicales y templados los regímenes del fuego afectan las interacciones del sotobosque con las especies dominantes y la composición florística en su conjunto, en ese sentido el estudio de las estructuras y el reemplazo de plantas madre son importantes para ampliar el conocimiento sobre la diferenciación de la dinámica y los rasgos de regeneración en los bosques, considerando la influencia de factores como la altitud, la competencia de especies y los disturbios naturales. La densidad del sotobosque está a expensas de las diferencias en las frecuencias del fuego (Tozer y Bradstock, 2002; Cruz-Rodríguez y López-Mata, 2004; Pollmann, 2004).

La variación de la temperatura es muy brusca a lo largo de las pendientes, conforme la altitud aumenta en las regiones montañosas de todo el mundo, razón por la que este factor puede ser decisivo para la producción de frutos y semillas, que permiten el establecimiento de nuevas poblaciones de plantas en dichas pendientes a través de su diseminación por aves (Baret *et al.*, 2004). Los estudios de germinación de especies nativas son de vital importancia, ya que nos permiten obtener información valiosa para la recuperación de la vegetación natural (Robles *et al.*, 2002).

Las condiciones post-fuego ponderan la regeneración en exceso de especies colonizadoras, las islas de bosque no quemadas y los bosques de galería son puntos de origen de semillas para la recuperación post- fuego; sin embargo los fuegos muy recurrentes reducen el tamaño y la densidad de fragmentos de bosque no quemados y acaban rápidamente con la vegetación sobreviviente, agotando las posibilidades para la recuperación de especies primarias del bosque. Los ecosistemas pueden resistir el cambio y funcionar ante la perturbación o, si el cambio ocurre, presentar resistencia regresando a su estado original después de la perturbación (Reyes y Casal, 2004).

2.6. Aspectos relevantes de la germinación de semillas

La germinación de semillas con latencia física, es promovida por la escarificación física o química. Por ejemplo las semillas de las leguminosas suelen presentar semillas de cubiertas duras e

impermeables que impiden la germinación hasta que las cubiertas son erosionadas por un agente externo (Baskin y Baskin, 1998), aunque algunas especies pueden tener altas tasas de germinación desde el momento de su liberación del fruto (Pérez-García *et al.*, 1995).

No todas las especies tienen semillas que se incorporen al banco de semillas. En general, las semillas de tamaño pequeño son las que forman bancos de semillas persistentes en el suelo. Probablemente el tamaño pequeño les ayude a que se entierren, ya que pueden deslizarse más fácilmente en los diminutos resquebrajamientos del suelo. Entre las especies que característicamente forman parte del banco de semillas están las malas hierbas que acompañan a los cultivos. En cambio, las especies de árboles del bosque y sobre todo de las selvas, rara vez forman bancos de semillas. Las semillas germinan apenas caen, la plántula detiene su crecimiento y permanece latente hasta que aparezcan condiciones que le permitan crecer y reproducirse (Contreras y Vivas, 1995).

La principal forma de propagación de las leguminosas es por semilla; sin embargo, muchas semillas viables son incapaces de germinar inmediatamente después de madurar, aunque se les coloque en condiciones favorables, característica denominada latencia o germinación diferida, y una de las causas es la impermeabilidad del tegumento (Corral *et al.*, 1990). Aparentemente la latencia es un mecanismo de supervivencia ante la presencia de determinadas condiciones climáticas: temperaturas muy bajas, alternancias de épocas secas y húmedas y climas desérticos (Cruz y Takaki, 1983), entre otros factores. En su ambiente natural, las semillas son consumidas por ratones y por venados y el paso a través del tracto digestivo de estos animales en condiciones naturales efectúa la escarificación química (Wozniak, 2000).

2.7. Importancia del género *Lupinus* en la fertilidad de suelos

Las secreciones de las raíces contribuyen a la formación de un mecanismo importante de adaptación al consumo de fósforo, por que la planta puede cambiar su microambiente y afectar la disponibilidad de fósforo en la rizosfera. Las diferencias en absorción de P por las diferentes especies vegetales pueden también estar relacionadas con la capacidad de la planta para modificar el pH de la rizosfera, por medio de diferentes mecanismos como la liberación de protones, que la acidifican (Gardner y Parbery, 1983; Römheld y Marschner, 1986). Las diferencias en absorción de nitrógeno, fósforo y potasio también están relacionadas con la capacidad de la planta para modificar el pH de la rizosfera,

por medio de mecanismos como la liberación de protones, que la acidifican (Marschner *et al.*, 1987; Zoysa *et al.*, 1998).

Esto se atribuye a la capacidad de la planta para exudar ácidos orgánicos, entre ellos citrato a través de sus raíces proteoideas (Marschner *et al.*, 1987; Wink, 1994), cuya presencia y abundancia se correlaciona con la concentración de P en el suelo (Gardner *et al.*, 1982). En el suelo, este ácido orgánico favorece la disponibilidad del fósforo retenido en las fracciones lábiles y no lábiles (Braun y Helmke, 1995), dejándolo disponible para la planta. Pese a que *L. albus* esta adaptado a suelos ácidos, también puede crecer en suelos ligeramente básicos. Dinkelaker *et al.*, (1989) ha encontrado que esta especie, creciendo en un suelo calcáreo y deficiente en P, tiene la capacidad de bajar el pH de la rizosfera de 7.5 a 4.8 y que la cantidad de citrato liberado por las plantas es de 1 g por planta, que representa alrededor del 23 % del peso seco.

Por otra parte evaluaciones a base de roca fosfórica en Carolina del Norte demostraron que *L. albus* y *L. angustifolius* pueden disolver mas del 70 % de roca alrededor de las raíces (Hinsinger y Gilkes, 1995). *L. montanus* y algunas otras especies del género, se utilizan en América del Sur y en Guatemala, para incrementar la fertilidad y como agentes mejoradores de los suelos en plantaciones forestales, por su capacidad para la fijación de nitrógeno (Caicedo y Peralta, 2001).

2.8. Importancia del efecto nodriza en la sobrevivencia de especies forestales

El fenómeno del nodricismo ha sido descrito en varias regiones del mundo para plantas anuales y perennes que se protegen a si mismas bajo un dosel de perennes. No obstante la universalidad del proceso, el número de especies que tienden a establecerse de esta manera, y las causas, no han sido estudiados en profundidad (Castro *et al.*, 2006). Algunas hipótesis han considerado la relevancia del micro hábitat bajo el dosel de plantas, incluyendo las modificaciones producidas por los arbustos en el suelo, así el efecto nodriza permite el ocultamiento, protección mecánica, protección ante factores meteorológicos extremos, aprovisionamiento de agua y de nutrientes (Dr. Rodríguez-Trejo, Comunicación personal, 2008). Las condiciones micro climáticas que se presentan a la sombra de una planta nodriza se reflejan en la supervivencia de plántulas de las especies asociadas (Calderón *et al.*, 2004). Así, la protección de la plántula contra la radiación podría ser crucial en su supervivencia (Valiente *et al.*, 1991).

Por otro lado la acumulación de semillas tiende a ser mayor al pie de las plantas en comparación con ambientes abiertos; esto puede deberse a que las semillas son llevadas a estos lugares por animales, agua o el viento. Las semillas y plántulas camufladas por otras plantas tienden a sobrevivir en mayor número que las plantas que crecen en áreas abiertas, ya que la protección de la plántula contra la radiación solar podría ser crucial en su supervivencia (Valiente y Ezcurra, 1991). Godínez y Valiente (1998) reportan que las nodrizas incrementan el nitrógeno del suelo, modificando las tasas de crecimiento y germinación, y aumentando la probabilidad de supervivencia de las plántulas. Sin embargo, las piedras que se encuentran con frecuencia en ecosistemas áridos, pueden reemplazar la función de las plantas nodrizas sin interferir con la radiación que luego requiere la planta adulta (Reyes *et al.*, 2002).

2.9. Conclusiones de la revisión de literatura

Las especies del género *Lupinus*, no están lo suficientemente estudiadas en México, ello se debe entre otros factores a los sitios en donde crecen, esto dificulta su estudio, sin embargo las plantas de este género, colonizan sitios erosionados o degradados por diferentes causas, entre ellas la agricultura, la ganadería y la extracción de madera, esta colonización permite que otras especies de plantas puedan crecer en estos sitios, permitiendo su recuperación y un incremento en la biodiversidad florística con el paso del tiempo, este proceso se debe a que los lupinos tienen la capacidad de transformar elementos minerales no disponibles en el suelo a formas disponibles, lo que les permite incrementar la fertilidad del suelo.

Por otra parte la distribución del género *Lupinus*, está asociado a factores de tipo genético, tanto en las poblaciones silvestres como a nivel de individuo que permiten que las plantas respondan a cambios ambientales (variación en la temperatura y cambios de humedad) y que colonicen diferentes ambientes en su medio natural, por otra parte los disturbios naturales como el fuego, también influyen en la distribución natural, ya que las semillas de estas plantas al no tener competencia pueden colonizar más rápidamente estos sitios, otro de los factores importantes que afectan la dispersión de las semillas son los consumidores naturales, entre ellos ratones, venados, aves entre otros, que escarifican las semillas a su paso por el tracto digestivo aumentando su germinación y en consecuencia su dispersión y la capacidad de colonización.

El uso de las especies nativas del género *Lupinus* en la agricultura y en la silvicultura puede representar una reducción importante en el uso de fertilizantes inorgánicos y contribuir de esta manera al desarrollo de actividades productivas sustentables, reduciendo no solo el impacto al ambiente, sino que pueden coadyuvar a la recuperación de ecosistemas degradados. Finalmente, es importante profundizar en estudios que permitan conocer el efecto de nodrizaje de algunos arbustos sobre especies forestales de importancia comercial o ecológica.

3. Objetivo general

a) Estudiar la distribución altitudinal del género *Lupinus* en la ladera oriental del volcán Tlalóc, estado de México, identificar las especies y caracterizar los suelos en los que crecen, evaluar el potencial de *Lupinus* para incrementar nutrientes en el suelo y para aumentar la calidad de las plantas asociadas.

3.1. Objetivos específicos

a) Estudiar la distribución geográfica y altitudinal e identificar las especies del género *Lupinus* en la ladera oriental del volcán Tlalóc, estado de México.

b) Caracterizar los suelos en los sitios de mayor incidencia de plantas de *Lupinus* y estudiar el crecimiento de *Lupinus montanus* en campo.

c) Evaluar el efecto de tratamientos pregerminativos en semillas de *Lupinus*, a base de escarificación mecánica, química y calor.

d) Determinar si algunas especies de *Lupinus* afectan la disponibilidad de nutrientes en el suelo y mejoran la calidad de planta de *Abies religiosa* y *Pinus hartwegii*.

e) Evaluar el efecto nodriza de *Lupinus montanus* en la sobrevivencia de *Abies religiosa* y *Pinus hartwegii* en base a distancias entre plantas.

4. Hipótesis general

Existen diversas especies de *Lupinus*, que crecen en la ladera oriental del volcán Tlalóc, las cuales siguen un patrón altitudinal y se distribuyen en un amplio margen de condiciones edáficas, e incrementan la fertilidad de los suelos y la calidad de plantas asociadas a ellas.

4.1. Hipótesis específicas

- a) Las diferentes especies de *Lupinus* siguen un patrón altitudinal en la ladera oriental del volcán Tlalóc.
- b) Las especies de *Lupinus*, se distribuyen en el volcán Tlalóc, en una gran variedad de condiciones edáficas en términos de materia orgánica, fósforo y potasio.
- c) El tratamiento de escarificación química, es más eficiente que los tratamientos de escarificación mecánica y de calor en semillas.
- d) Las especies de *Lupinus* originan una mayor disponibilidad de nutrientes en el suelo y por lo tanto influyen en el contenido nutrimental de *Abies religiosa* y *Pinus hartwegii*.
- e) El efecto nodriza de *Lupinus montanus* sobre *Abies religiosa* y *Pinus hartwegii* es inversamente proporcional a la distancia entre plantas.

5. Planteamiento general del trabajo

Debido a la escasa información sobre el género *Lupinus* en la ladera del Tlalóc, la metodología se estableció partiendo de aspectos generales como la distribución e identificación de especies, identificándose en estas etapas preguntas específicas a responder como sería el caso de la identificación taxonómica, la evaluación de aspectos nutrimentales, la resistencia de semillas al fuego, entre otras, la metodología se puede resumir de la siguiente manera.

La investigación dio inicio en el mes de Febrero del 2006 y concluyó en Marzo del 2008.

Primero, se conoció la distribución geográfica del género y las características principales de los suelos en los que se desarrolla.

Segundo, se identificaron las especies que se encuentran presentes, tanto en áreas cultivadas, como en áreas sometidas a algún tipo de perturbación (extracción de madera o fuego) y se seleccionó la especie más representativa, en cada sitio, se calculó la población dominante, donde se tomaron datos de crecimiento.

Tercero, en poblaciones de *Lupinus leptophyllus*, *Lupinus montanus* y *Lupinus versicolor* localizadas entre los 2815 y 3640 msnm, se eligieron 100 plantas al azar para cada una de las especies, contabilizándose las semillas que podrían ser liberadas por las plantas al suelo, con base en el potencial de producción de semillas, donde se consideró la totalidad de semillas producidas por planta, sin importar si eran viables, vanas o presentaban daños por depredadores o factores ambientales (Bramlett *et al.*, 1977). Posteriormente se determinó la eficiencia de producción de semillas por planta.

Cuarto, Se probaron diferentes estrategias de escarificación de semillas, para determinar las mejores, simulando, daños mecánicos, influencia del fuego y el consumo de semillas por depredadores y su paso por el tracto digestivo de éstos; por otra parte, se evaluó el potencial de *L. montanus* y *L. leptophyllus* para afectar la concentración de nutrientes en el suelo y el efecto de *L. versicolor* en la calidad de plantas de *Abies religiosa* y de *Pinus hartwegii*, además se evaluó el efecto nodriza de *L. montanus* en ambas especies forestales.

Quinto, se realizó un muestreo de suelo, considerando tres submuestras (20*20*30 cm), recolectadas en forma aleatoria y se obtuvo una muestra compuesta para cada sitio en que se encontró una especie diferente de *Lupinus*, estas muestras fueron llevadas al laboratorio, para el análisis de algunas características fisicoquímicas.

El trabajo consta de tres capítulos, mismos que se describen a continuación.

Capítulo 1: Distribución altitudinal del género *Lupinus* en la ladera oriental del Tlalóc en Sierra Nevada, México. Se presentan resultados sobre la distribución geográfica del género *Lupinus* en la ladera oriental del Cerro Tlalóc en Sierra Nevada, en el estado de México, donde se observa la presencia de islas biogeográficas de estas plantas, en un rango altitudinal que comprende desde los 2815 a los 3640 msnm, siempre en asociación directa a eventos de perturbación o modificación del ecosistema, pudiéndose apreciar diferentes áreas y superficies colonizadas por estas plantas, así como algunas características del suelo y de las poblaciones de *Lupinus* por sitio, y el incremento en altura y diámetro en plantas de una población de *L. montanus*, creciendo en un bosque de *P. hartwegii*, sometido a afectaciones por fuego.

Capítulo 2: Ecología de semillas de *L. leptophyllus*, *L. montanus* y *L. versicolor*. Se presentan resultados sobre el potencial y la eficiencia de producción de semillas en *L. leptophyllus*, *L. montanus* y *L. versicolor* en suelos cultivados y bosques abiertos sometidos a perturbación, en altitudes superiores de 2800 msnm, y el efecto de tratamientos de escarificación mecánica, química y de calor en la germinación de las semillas.

Capítulo 3: Influencia del género *Lupinus* en la fertilidad de suelos y en el contenido nutricional de especies forestales. En este capítulo se presentan resultados sobre la importancia de *L. montanus* y *L. leptophyllus* para fijar carbono y solubilizar nitrógeno, fósforo y potasio no disponible a formas disponibles por las plantas en un suelo andosol, y el como su presencia permite mejorar la calidad de plantas de *A. religiosa* y de *P. hartwegii* bajo condiciones de invernadero, así como aumentar la sobrevivencia en campo de plantas de *A. religiosa* y de *P. hartwegii*, por efecto nodriza de *L. montanus* en condiciones naturales.

5. Literatura citada

- Ainouche, A. and R. J. Bayer 1998.** American Journal of Botany: Phylogenetic relationships in *Lupinus* (Fabaceae: Papilionoideae) based on internal transcribed spacer sequences (ITS) of nuclear ribosomal DNA [Online] Available: <http://www.amjbot.org/cgi/content/full/86/4/590> Accessed April 30, 2008.
- Barrientos, D. L., A. B. Montenegro, I. N. Pino 2002.** Evaluación de la fijación simbiótica de *L. albus* y *L. angustifolius* en un andisol vilcun del Sur de Chile. Terra Latinoamericana 20: 39-44.
- Baskin, C. C. and J. M. Baskin 1998.** Seeds Ecology. Biogeography and evolution of dormancy and germination. Academic Press San Diego 666 p.
- Baret, S., M. Sandrine, T. Le Bourgeois and D. Strasberg 2004.** Altitudinal variation in fertility and vegetative growth in the invasive plant *Rubus alceifolius* poiret (Rosaceae) In: Reunion Island. Plant Ecology 172: 265-273.
- Benítez, B. G. 1986.** Árboles y flores del Ajusco. MAB-IE-MHNCM. México 183 p.
- Bermúdez, T. K., N. Robledo, J. Martinez, A. Tei and M. Wink 1999.** Biodiversity of the genus *Lupinus* in Mexico pp 6-29 In: Lupin, an ancient Crop for the New Millennium. Proceedings of the 9th International Lupin Conference. E. Van Santen, M. Mink, S. Weissmann y P. Roemer (eds) 20-24 June. Klink, Muritz, Germany.
- Bramlett, D. L., W. E. Belcher Jr., L. G. Debarr, D. G. Hertel, P. R. Karrfalt, W. C. Lantz, T. Miller, D. K. Ware and O. H. Yates III 1977.** Cone Analysis of Southern Pines a Guidebook. USDA Forest Service. General Technical Report 13 Southeastern Forest Experiment Station, Asheville, North Carolina and Southeastern Area 18 p.
- Braum, S. M. and P. A. Helmke 1995.** White lupin utilizes soil phosphorus that is unavailable to soybean. Plant and Soil 176: 95-100.
- Caicedo, C. y E. Peralta 2001.** El cultivo de chocho (*Lupinus mutabilis* S.): fitonutrición, enfermedades y plagas en Ecuador. Boletín Técnico 103. Programa Nacional de Leguminosas. Estación Santa Catalina. INIAP. Quito, Ecuador 59 p.
- Castro, C. V., R. E. Perez, A. C. Stuva 2006.** Survival of *Melocactus peruvianus* Vaupel and *Haageocereus pseudomelanostele* subsp. *aureispinus* (Rauh y Backeberg) Ostolaza. Plants at Umarcata Hill, Chillón River Valler, Lima. Ecología aplicada 5:1-2.
- Calderón, N., A. Ceroni y C. Ostolaza 2004.** Distribución y estado de conservación del Género *Haageocereus* (Familia Cactaceae) en el departamento de Lima. Perú. Ecología aplicada 3: 17-22.
- Calderón de Rzedowski, G. y J. Rzedowski 2005.** Flora fanerogámica del Valle de México. Comisión Nacional para la Biodiversidad-Instituto de Ecología pp 290-300.

- Contreras, E. V. y R. J. Vivas 1995.** Comportamiento del porcentaje de germinación de semillas de *Leucaena leucocephala* ecotipo San Cristóbal porte bajo, sometidas a dos formas de almacenamiento. *Zootecnia Tropical* 13: 105-112.
- Corral, R., J. M. Pita and F. P. García 1990.** Some aspects of seed germination in four species of *Cistus* L. *Seed Science Technology* 18: 321-325.
- Christian, E. C. 2001.** Consequences of a biological invasion reveal the importance of mutualism for plant communities. *Nature* 413: 635-639.
- Cruz-Rodríguez, J. A. and L. Lopez-Mata 2004.** Demography of the seedling bank of *Manilkara zapota* (L.) Royen, in a subtropical rain forest of Mexico. *Plant Ecology* 172: 227-235.
- Cruz, M. S. and M. Takaki 1983.** Dormancy and germination of seed of *Cloris urthonothon*. *Seed Science Technology* 11: 323-329.
- Daniel, P. W., V. E. Helmes y F. S. Baker 1982.** Principios de Silvicultura 2a. Edición MacGraw-Hill. México 94 p.
- Del Moral, R. and L. R. Rozzell 2005.** Long-term effects of *Lupinus lepidus* on vegetation dynamics al Mount St. Helens. *Plant Ecology* 181:203-215.
- Dinkelaker, B., V. Römheld and H. Marschner 1989.** Citric acid excretion and precipitation of calcium citrate in the rhizosphere of white lupin (*Lupinus albus* L.). *Plant Cell Environment* 12: 285-292.
- Drummond, S. C. 2008.** Diversification of *Lupinus* (Leguminosae) in the western New World: Derived evolution of perennial life history and colonization of montane habitats. *Molecular Phylogenetics and Evolution* (in press).
- Dunn, D. C. 1984.** Cytotaxonomy and distribution of New World Lupin species pp 68-85 In: *Proceedings of the Third International Lupin Conference, La Rochelle, Francia.*
- Enquist, J. B. and K. J. Niklas 2001.** Invariant scaling relations across tree-dominated communities. *Nature* 410: 655-660.
- Furnier, G. R. 1997.** Métodos para medir la variación genética en las plantas pp 23-36 En: J. J. Vargas, B. Bermejo y F. Th. Ledig (eds) *Manejo de Recursos Genéticos Forestales*, Universidad Autónoma de Chapingo, México.
- Gardner, W. K. and D. G. Parbery 1983.** The acquisition of phosphorus by *Lupinus albus* L. I. Some characteristics of the soil/root interface. *Plant and soil* 68: 19-32.
- Godínez, H. and A. Valiente 1998.** Germination an early seedling growth of Tehuacan Valley cacti species: the role of soils and seed ingestion by dispersers on seedling growth. *Journal of Arid Environments* 39: 21-21.

- Gill, N. T. and K. C. Vear 1980.** Agricultural Botany 2a. Edition. Editorial London pp 40-46 In: Gerald Duckworth and Co. Ltd.
- Hamrick, J. L. and M. D. Noveless 1989.** The genetic structure of tropical tree populations. Associations with reproductive biology pp 129-146 In: Bock, J. Linhart, Y. B. (eds). The Evolutionary Ecology of plants. West view Press, Boulder, Colorado.
- Hamrick, J. L., D. Hurawski and J. D. Nason 1993.** The influence of seed dispersal mechanism on the genetic structure of tropical tree populations vegetation. Journal of Vegetation Sciences 107: 281-297.
- Hinsinger, P. and R. J. Gilkes 1995.** Root-induced dissolution of phosphate rock in the rhizosphere of lupins grown in alkaline soil. Aust. Journal Soil Resources 33: 477-489.
- Isely, D. 1998.** Native and Naturalized Leguminosae (Fabaceae) of the United States (Exclusive of Alaska and Hawaii). Monte L. Bean Life Science Museum, Brigham Young University, Provo.
- Jonas, E., E. J. Lawesson and F. Skov 2002.** The phytogeography of Denmark revisited. Plant Ecology 158:113-122.
- Kaye, T. N. and K. Kuykendall 2001.** Effects of scarification, cold stratification on germination of *Lupinus sulphureus* ssp. *Kincaidii*. Seed Science Technology 29: 663-668.
- Kazimierska, E. M. and T. Kazimierski 1995.** Inheritance of light-cream coloration of vegetative plant organs in yellow lupin (*Lupinus luteus* L.). J. Appl. Genet. 36: 137-146.
- Ledig, F. T. 1998.** Genetic variation in *Pinus* pp 51-80 In: Richardson, D. M. (ed). Ecology and biogeography of *Pinus*. Cambridge University Press U.S.A.
- Li, C. 2005.** The Biogeography of Silver Bush Lupine (*Lupinus albifrons*). Geography 316: 1-8
- López-Ballido, L. and M. Fuentes 1986.** Lupin Crop as an alternative source of protein. Advances in Agronomy 40: 239-295.
- Marschner, H., V. Römheld and I. Cakmak 1987.** Root-induced changes of nutrient availability in the rhizosphere. Journal Plant Nutrition 10: 1175-1184.
- Martín, A. S. y M. S. González 2000.** Conservación de Recursos Genéticos de Coníferas en España. Invest. Agr. Recur. For. 2: 151-183.
- Mc.Vaught, R. 1987.** *Lupinus* L. pp 570-571 In: Flora novogaliciana. A descriptive account of the vascular plants of western Mexico. V. Leguminosae. Ann Arbor.
- Meltzer, E. W. and E. Lucke 1984.** The effects of *Lupinus pollyphyllus* Lind in *Abies picea* L. pp 570-571 In: Forest ecosystems. In: Proceeding of the Third International Lupin Conference. La Rochelle, Francia.

Molina, G. J. 1992. Introducción a la Genética de Poblaciones y Cuantitativa. Algunas implicaciones en genotecnia. AGT Editor, S. A. México 349 p.

Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. Trends In: Ecology and Evolution 10: 58-62.

Naganowska, B., B. Wolko, E. Liwinska and Z. Kaczmarek 2003. Nuclear DNA Content Variation and Species Relationships in the Genus *Lupinus* (Fabaceae). Annals of Botany 92: 349-355.

Pachepsky, J. E., W. Crawford, J. L. Bown and G. Squire 2001. Towards a general theory of biodiversity. Nature 410: 923-926.

Peñaloza, E. 1996. El lupino en los sistemas de producción pp 18-26 En: E. Peñaloza y Romero (eds) Serie Carillanca.

Per-Anders, E., U. K. Jansson and M. Nilsson 2006. Forest edge quantification by line intersect sampling in aerial photographs. Forest Ecology and Management 230: 32-42.

Perez-Garcia, F., J. M. Iriondo, M. E. Gonzalez-Benito, L. F. Carnes, J. Tapia, C. Prieto, R. Plaza and C. Perez 1995. Germination studies in endemic plant species of the Iberian Peninsula. Israel Journal of Plan Sciences 43: 239-247.

Pfisterer, B. A. and B. Schmid 2002. Diversity-dependent production can decrease the stability of ecosystem functioning. Nature 416: 84-86.

Pollmann, W. 2004. Regeneration dynamics and life history differences in southern Chilean *Nothofagus* forests: a synthesis. Plant Ecology 174: 353-369.

Ramírez, G. E. O. 2000. Variación de semillas y plántulas de tres procedencias de *Pinus teocote* Schl y Cham. Tesis de Maestría en Ecología Forestal. Instituto de Genética Forestal. Universidad Veracruzana, Xalapa, Veracruz 70 p.

Reyes, O. and M. Casal 2004. Effects of forest fire ash on germination and early growth of four *Pinus* Species. Plant Ecology 175: 81-89.

Reyes, A., E. García and L. López 2002. Cacti-shrub interactions in the coastal desert of northern Sinaloa, México. Journal of Arid Environments 52: 431-445.

Robles, A., B. Allegretty and Passera 2002. *Coronilla juncea* is both a nutritive fodder shrub and useful in the rehabilitation of abandoned Mediterranean marginal farm lad. Journal of Arid Environments 50: 381-392.

Römheld, V. and H. Marschner 1986. Mobilization of iron in the rhizosphere of different plants species. Adv. Plant Nutrition 2: 155-204.

Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa. México 432 p.

Sánchez-González, A. and L. López-Mata 2003. Clasificación y ordenación de la vegetación del norte de la Sierra Nevada, a lo largo de un gradiente altitudinal. Anales del Instituto de Biología UNAM. Serie Botánica 74: 47-71.

Slatkin, F. 1999. Flujo genético en poblaciones naturales pp 51-63 En: Núñez-Farfán y Eguiarte L. (eds). La Evolución Biológica Facultad de Ciencias. Instituto de Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México.

Spurr, S. H. y B. V. Barnes 1982. Ecología Forestal. AGT Editor, S. A. México 245 p.

Sugiyama, S. 2003. Geographical distribution and phenotypic differentiation in populations of *Dactylis glomerata* L. in Japan. Plant Ecology 169: 295-305.

Toft, C. and D. Elliott-Fisk 2002. Patterns of vegetation along a spatiotemporal gradient on shoreline strands of a desert basin lake. Plant Ecology 158: 21-39.

Townsend, A. P. and S. J. Walsh 2001. Remote sensing of forested wetlands: application of multitemporal and multispectral satellite imagery to determine plant community composition and structure in Southeastern USA. Plant Ecology 157: 129-149.

Tozer, M. G. and R. A. Bradstock 2002. Fire-mediated effects of overstorey on plant species diversity and abundance in eastern Australian heath. Plant Ecology 164: 213-223.

Valiente, A., A. Bolongaro, O. Briones, E. Ecurra, M. Rosas, H. Núñez, G. Barnard and E. Vásquez 1991. A Spatial relationships between cacti and nurse shrubs in a semi-arid environment in central Mexico. Journal of Vegetation Science 2: 15-20.

Valiente, A. and E. Ezcurra 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacán Valley, Mexico. Journal of Ecology 79: 961-971.

Vos, C. C. and P. Optam 1993. Patterns and processes pp 1-27 In: a landscape under stress: The study area. En Vos, C.C., Opdam, P. (eds), Landscape Ecology of a Stresses Environment. Chapman y Hall, London.

Willian, R., K. Olesen y H. Barner 1995. La Variación Natural como Base del Mejoramiento Genético Forestal En: Mejoramiento Forestal y Conservación de Recursos Genéticos Forestales. Tomo 1 Serie Técnica. CATIE, Turrialba, Costa Rica 14: 1-17.

Wink, M. 1994. Biological activities and potential application of Lupin alkaloids pp 161-178. In: Advances in Lupin research. Proceeding of the 7th International Lupin Conference. J. M. Neves. Martins y M. L. Beirao Da Costa (Eds.). 18-23 April Evora, Portugal.

Wozniak, J. 2000. Reversing invasion of *Lupinus arboreus*, (yellow bush lupine) an invasive species of northern California sand dune communities. [www. hort.agri.umn.edu/h5015/00papers/wozniak.htm](http://www.hort.agri.umn.edu/h5015/00papers/wozniak.htm).

Zobel, B. y J. Talbert 1988. Técnicas de Mejoramiento Genético de Árboles Forestales. Editorial Limusa, S. A. México 545 p.

Zoysa, A. K. N., P. Loganathan and M. J. Hedley 1998. Phosphate rock dissolution and transformation in the rhizosphere of tea (*Camelia chinensis* L) compared with other plant species. European Journal Soil Science 49: 477-486.

CAPITULO I

DISTRIBUCIÓN ALTITUDINAL DEL GÉNERO *Lupinus* EN LA LADERA ORIENTAL DEL TLÁLOC EN SIERRA NEVADA, EDO DE MÉXICO

1.1. Introducción

Las especies de *Lupinus* están ampliamente distribuidas en el mundo, sin que se sepa con certeza su origen evolutivo; no obstante, diversos autores han postulado diferentes centros de origen (Ruiz *et al.*, 2006; Walker *et al.*, 2003) consideran que el género *Lupinus* se originó en Norteamérica. Pero otros autores como Dunn (1984) y Peñaloza (1996 citado por Barrientos, *et al.*, 2002) consideran que su origen fue Sudamérica. Los reportes para México señalan que la mayor cantidad de especies de *Lupinus* se localizan en la región central de México, en el Eje Neovolcánico, en el cruce de la Sierra Madre Oriental y la Sierra Madre Occidental.

Las especies del género han sido estudiadas desde diferentes perspectivas, entre ellas: Disponibilidad de P y N en suelos bajos en nutrientes (Polile *et al.*, en prensa) y como fitorremediadoras en suelos contaminados (Eshan *et al.*, 2007; De la Cruz-landero *et al.*, 2008). La abundancia, distribución y ciclo de vida de poblaciones de plantas nativas están influenciados por factores climáticos que marcan las diferencias a lo largo de las pendientes altitudinales, en ese sentido se ha descubierto que la reducción en abundancia está relacionada con la temperatura media de verano y temperaturas bajas antes de la llegada de la temporada del invierno (Sugiyama, 2003).

La vegetación natural esta cambiando constantemente por las actividades humanas y el cambio en factores climáticos (Jalilvand *et al.*, 2007; Jonas *et al.*, 2002; Toft y Elliott-Fisk, 2002; Townsend y Walsh, 2001), por lo cual es importante que los estudios biogeográficos sobre la distribución y clasificación de la flora nativa involucren también información ambiental, lo que se espera proporcione datos más precisos sobre la distribución natural de especies nativas (Jonas *et al.*, 2002; Toft y Elliott-Fisk, 2002; Townsend y Walsh, 2001).

El fuego tiene una participación y una influencia periódica importante sobre muchos ecosistemas de Norte América. La composición de especies en estos ecosistemas ha pasado inevitablemente por la selección natural como consecuencia de la regularidad de los incendios durante su historia,

por ello la vegetación puede estudiarse en base a su adaptación a las condiciones de fuego (Moore, 1978). La movilización de elementos por el fuego por tanto, contribuye al incremento de nutrientes en los ecosistemas adyacentes. Allí el resultado es, una adición de nutrientes junto a los precipitados y polvo hacia los ecosistemas circundantes (Moore, 1978).

La quema de pastizales y bosques tropicales, modifica la composición y la estructura del bosque. Las especies comunes de árboles, sufren la mortalidad total más grande pero las clases poco frecuentes son probablemente extinguidas a nivel local. Incluso años después de ser quemado, el bosque no indica pruebas de recuperación de especies desaparecidas. Por tanto son pocas las posibilidades para recuperar especies ya que el fuego de superficie, reduce los bancos de semillas hasta en un 85 % en la capa orgánica y 60 % en los 1.5 centímetros superiores de suelo, mientras que la floración y fructificación de árboles y de plantas en general y cerca del bosque quemado también disminuyen (Cochrane, 2003).

Las condiciones post-fuego ponderan la regeneración en exceso de especies colonizadoras, las islas de bosque no quemadas y los bosques de galería son puntos de origen de semillas para la recuperación post- fuego; sin embargo los fuegos recurrentes reducen el tamaño y la densidad de fragmentos de bosque tropical no quemados y acaban rápidamente con la vegetación sobreviviente, agotando las posibilidades para la recuperación de especies primarias del bosque. Los ecosistemas pueden resistir el cambio y funcionar ante la perturbación o, si el cambio ocurre, presentar resistencia regresando a su estado original después de la perturbación. De acuerdo con la hipótesis de biodiversidad, la resistencia y la elasticidad incrementan la abundancia de especies, porque estas pueden expresar un rango más grande de reacciones a la perturbación ambiental. Esto incrementa la probabilidad de que se presenten algunas especies colonizadoras que antes no se presentaban o bien estaban presentes pero con pocos individuos o en forma suprimida y que al abrirse claros en el bosque se presenten condiciones edafoclimáticas adecuadas para su establecimiento y posterior desarrollo de poblaciones más amplias (Cochrane, 2003).

Los incendios forestales son uno de los factores más importantes que provocan las perturbaciones en los ecosistemas y en las especies mundialmente, después del fuego, los ambientes abiertos son cubiertos por una capa más o menos densa de ceniza, que puede afectar tanto la germinación como los procesos de desarrollo de plántulas (Reyes y Casal, 2004). Las semillas viables disponibles

para la potencial germinación e incorporación de nuevas plantas constituyen el banco de semillas (Baskin y Baskin, 1998). La variación en los mecanismos que regulan la germinación, tanto dentro y entre especies, ha sido interpretada como una adaptación a condiciones de hábitat específicos en condiciones locales y regionales (Meyer y Kitchen, 1994; Meyer *et al.*, 1995). La germinación de semillas es un proceso crucial para el establecimiento de plántulas y su supervivencia en la naturaleza (Venable y Brown, 1988). En este sentido la selección natural ha favorecido los mecanismos por los que los bancos de semillas responden a esas condiciones ambientales que son adversas para el desarrollo de plántulas después del inicio de la germinación (Venable y Brown, 1988).

En estudios recientes sobre clasificación y ordenación de la vegetación en Sierra Nevada, Sánchez-González y López-Mata (2003) reportaron *L. montanus*, como especie única formando parte de la estructura de la vegetación herbácea, asociada a diferentes ecosistemas presentes en esta unidad fisiográfica. Sin embargo, otros autores (Gill y Vear, 1980) han encontrado diversas especies silvestres de *Lupinus* creciendo y desarrollando poblaciones en pendientes y faldas de lugares montañosos que crecen y se adaptan bien a altitudes que oscilan desde el nivel del mar hasta los 4000 metros (Salem *et al.*, 2007; Philips *et al.*, 2002), las cuales no resisten heladas prolongadas. En las regiones montañosas de todo el mundo la variación de la temperatura (gradiente adiabático) es muy brusca a lo largo de las pendientes, conforme la altitud aumenta, razón por la que este factor puede ser decisivo para la producción de frutos y semillas, que permiten el establecimiento de nuevas poblaciones de plantas en dichas pendientes a través de su diseminación por aves (Baret *et al.*, 2004). Los estudios de especies nativas son de vital importancia, ya que nos permiten obtener información valiosa para la recuperación de la vegetación natural (Robles *et al.*, 2002).

Con base en lo anterior y considerando el escaso conocimiento sobre la distribución geográfica del género *Lupinus* en la ladera Oriental del Tlalóc, en esta parte del estudio se presentan resultados respecto a la presencia de islas biogeográficas de estas plantas, en un rango altitudinal que comprende desde los 2800 a los 3700 msnm, siempre en asociación directa a eventos de perturbación o modificación del ecosistema. Pudiéndose apreciar diferentes áreas y superficies colonizadas por estas plantas, así como algunas características del suelo y de las poblaciones de *Lupinus* por sitio.

1.2. Materiales y métodos

El área de estudio se localiza en la ladera oriental de la Sierra Nevada en el Estado de México en el cerro Tláloc, entre los 19° 23' 43" y 19° 28' 37" latitud norte y entre los 98° 42' 51" y 98° 48' 12" longitud oeste en un rango altitudinal de 2815-3640 msnm. El presente estudio se basa en muestreos a través de recorridos en el área entre los meses de Agosto de 2006 a Agosto de 2007, buscando sitios con presencia de *Lupinus*.

Se localizaron siete poblaciones de *Lupinus* creciendo bajo condiciones ecológicas diversas: en parcelas bajo cultivos anuales (*Zea maiz*, *Hordeum Vulgare* y *Canavalia ensiformis*), en áreas perturbadas por extracción de árboles, en apertura natural del dosel y en áreas perturbadas por incendios forestales. Los sitios fueron georeferenciados ubicando las coordenadas geográficas para conocer la distribución de las diferentes poblaciones, así como su rango altitudinal.

Para la clasificación de las especies de *Lupinus*, se utilizaron las claves taxonómicas generadas más recientemente para el Valle de México (Calderón de Rzedowski, 2005). Además se realizaron consultas a expertos de diferentes herbarios nacionales (Instituto de ecología, UNAM, Colegio de postgraduados, Universidad Autónoma de Chapingo) para corroborar la correcta identificación de los ejemplares encontrados.

Se realizó un muestreo de suelo, considerando tres submuestras (20*20*30 cm.), recolectadas en forma aleatoria y se obtuvo una muestra compuesta para cada uno de los siete sitios en que se encontraron poblaciones importantes de especies diferentes de *Lupinus*, estas muestras se colocaron en bolsas de polietileno de 4 Kg, mismas que fueron llevadas al laboratorio de física de suelos del programa de edafología del CP, para el análisis de las características fisicoquímicas (textura, densidad aparente, humedad gravimétrica, pH, porcentajes de materia orgánica, nitrógeno, fosforo y potasio).

En una población de *L. montanus* dentro de un bosque de *P. hartwegii*, se trazaron dos parcelas (100 * 100 metros) cubriendo diferentes grados de pendiente (baja, intermedia y alta), dividiéndose posteriormente estas parcelas en cuatro subparcelas de 50*50 metros, donde en 25 plantas para dos de estas subparcelas tomadas al azar para cada una de las parcelas (50 plantas por parcela, 100 plantas en total), en esta parte de la investigación se consideró la demografía de la

población en base a altura y diámetro, así que se consideraron 5 clases de altura (5-25 cm, 25-50 cm, 50-75 cm, 75-100 cm, + de 100 cm), para evaluar las variables de altura y diámetro de planta (con cinta métrica y regla de 2 m), para altura de planta, tamaño y número de ramas (si las tuvieron), longitud de inflorescencia, tamaño, número de vainas y de semillas por vaina.

El diseño experimental que se utilizó fue completamente al azar con cuatro repeticiones, El análisis estadístico se llevo a cabo con el programa Statistica (versión 2003), El modelo utilizado fue el siguiente:

$$Y_{ij} = \mu + \alpha_i + \epsilon_{ij}$$

Donde:

μ = Media general

α_i = Efecto del i-ésimo tratamiento (con efectos fijos)

ϵ_{ijk} = Error experimental

1.3. Resultados y discusión

En el cuadro 1.1 se muestran la altitud y en la figura 1.1 la ubicación geográfica de las cinco especies del género *Lupinus* identificadas en el área de estudio. Como puede apreciarse, algunas comparten espacios entre sí, aún cuando solo existan individuos aislados de cada una de ellas, por otra parte, las especies de *Lupinus* se encuentran creciendo en sitios con pendientes que van desde el 2% hasta alcanzar inclinaciones de 73% en sitios accidentados y difícil acceso. Las especies que se reportan en este trabajo fueron encontradas en altitudes de 2815-3640 msnm.

1.3.1. Características fisicoquímicas del suelo en el área de estudio

Los suelos en los que se distribuye el género *Lupinus* en el sitio de estudio van desde suelos francos a migajón-arenosos y migajón-arcillo-arenosos. Donde las diversas características químicas de los suelos aparentemente están relacionadas con la presencia de las diversas especies reportadas en este trabajo (cuadro 1.1). Así por ejemplo, el pH oscila entre 6.2 a 6.9 en promedio, notándose que *Lupinus* sp¹ y *L. versicolor* se encuentran en los suelos con valores mas altos de 6.9 y 6.7 respectivamente y que *L. montanus*, *L. potosinus* y *L. uncinatus* se presentan en los sitios con los suelos con valores de pH más bajos de 6.2 y 6.3, los suelos donde se encuentra el género por

tanto son ligeramente ácidos (figura 1.2). El análisis de varianza mostró que para los niveles de pH en el suelo, existen diferencias significativas ($p < 0.05$) donde al menos uno de ellos es diferente, lo mismo que la prueba de comparación de medias y mínimas diferencias significativas.

Cuadro 1.1. Especies encontradas en el área de estudio, así como las coordenadas geográficas y altitud en donde se localizaron, además se presentan algunas de las características más relevantes del suelo.

Especies	Altitud msnm	Latitud Norte	Longitud Oeste	pH	M. O. %	N %	P mg kg ⁻¹	K cmol g ⁻¹
<i>Lupinus</i> sp ¹	2815	19° 26' 33.2''	98° 46' 10.9''	6.9	0.84	0.09	5.13	2.92
<i>L. uncinatus</i>	2932-2994	19° 26' 59.2''	98° 46' 33.4''	6.3	3.32	0.13	14.7	1.46
<i>L. leptophyllus</i>	2981-3029	19° 26' 43.8''	98° 46' 16.8''	6.6	3.92	0.17	8.18	1.84
<i>L. versicolor</i>	3016-3257	19° 26' 21.8''	98° 45' 43''	6.7	7.07	0.23	7.52	1.09
<i>Lupinus</i> sp ²	3056	19° 26' 37.3''	98° 45' 46.2''	6.4	6.95	0.18	7.48	1.02
<i>L. montanus</i>	3450-3556	19° 26' 06.5''	98° 45' 11.1''	6.2	8.91	0.27	4.82	0.91
<i>L. potosinus</i>	3610-3640	19° 26' 19.9''	98° 44' 42.4''	6.3	4.15	0.14	8.46	0.98

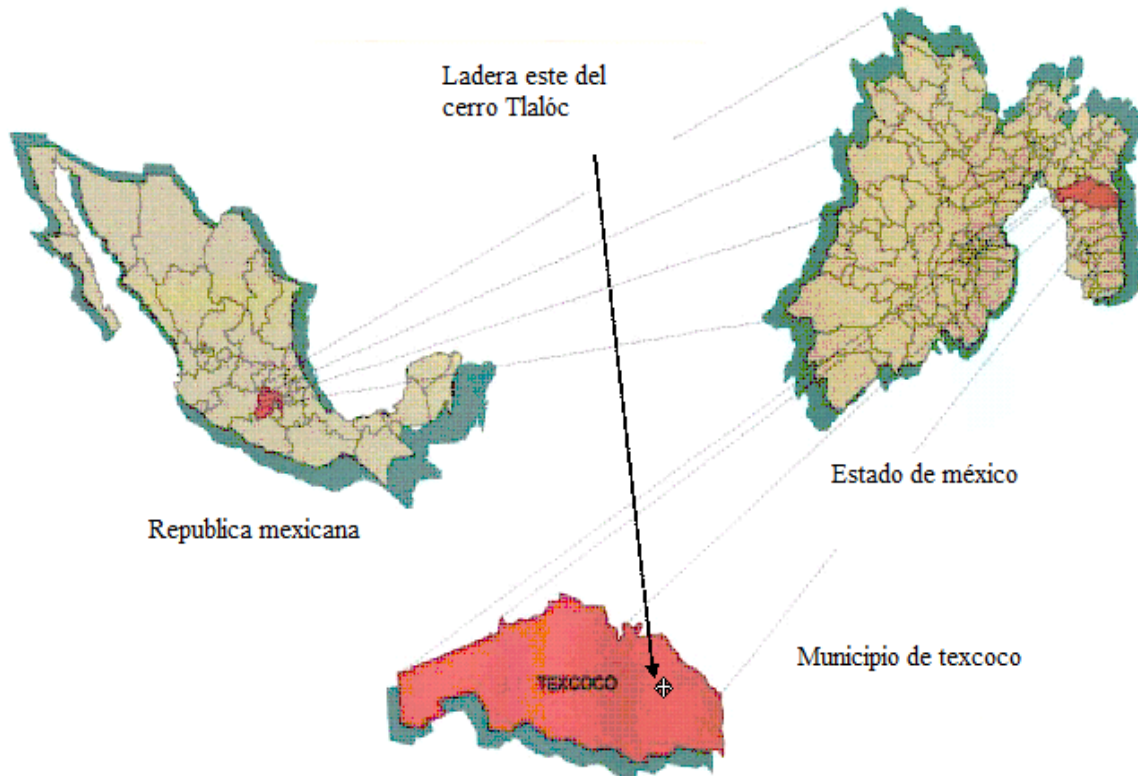


Figura 1.1. Localización del área de estudio: en el gradiente altitudinal trazado, se aprecian distintas formaciones vegetales entre ellas, zonas de cultivo, bosques de encino, pino-encino, oyamel y pino.

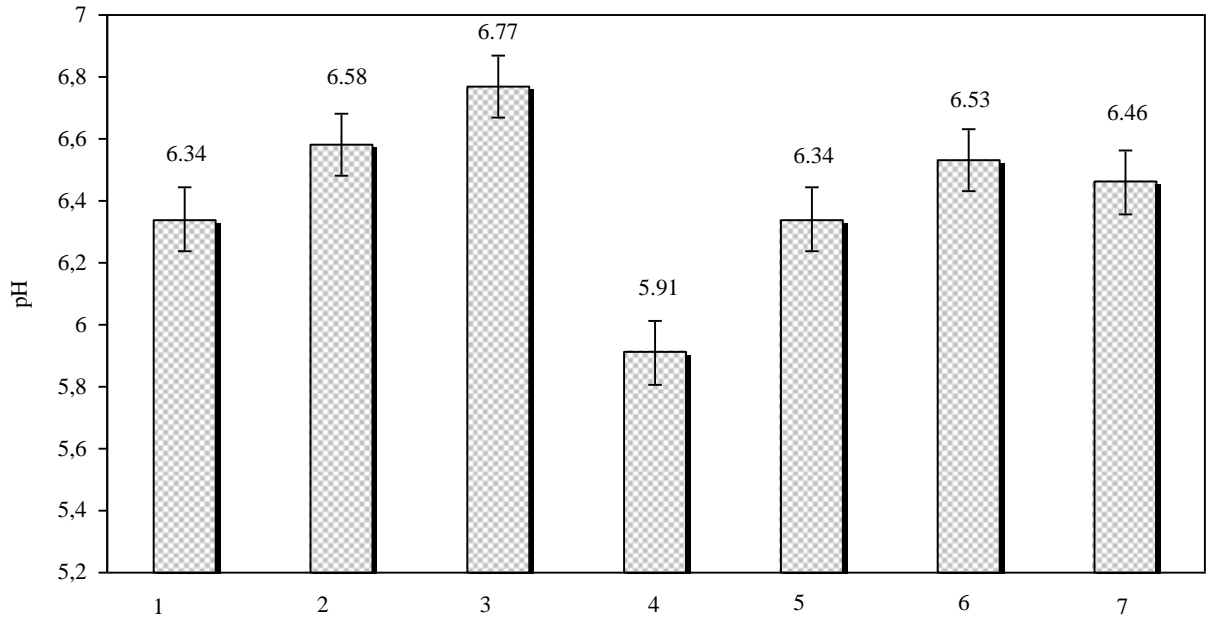


Figura 1.2. Pruebas de comparación de medias y diferencias mínimas significativas para niveles de pH en suelos de siete sitios donde prosperan diferentes especies de *Lupinus*: 1 = *Lupinus* sp¹, 2 = *L. uncinatus*, 3 = *L. leptophyllus*, 4 = *L. versicolor*, 5 = *Lupinus* sp², 6 = *L. montanus*, 7 = *L. potosinus* (n=4).

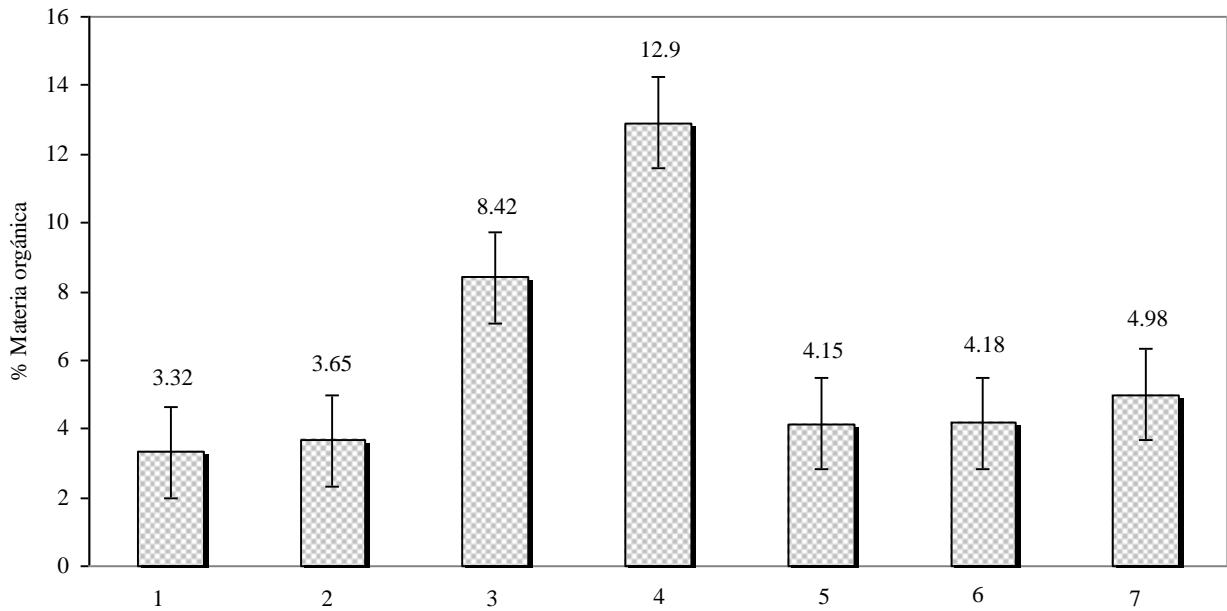


Figura 1.3. Pruebas de comparación de medias y diferencias mínimas significativas para niveles de materia orgánica en suelos de siete sitios donde prosperan diferentes especies de *Lupinus*: 1 = *Lupinus* sp¹, 2 = *L. uncinatus*, 3 = *L. leptophyllus*, 4 = *L. versicolor*, 5 = *Lupinus* sp², 6 = *L. montanus*, 7 = *L. potosinus* (n=4).

El análisis de varianza mostró que para los niveles de materia orgánica en el suelo, existen diferencias significativas ($p < 0.05$) donde al menos uno de ellos es diferente, lo mismo que la prueba de comparación de medias y mínimas diferencias significativas. El contenido de materia orgánica (MO) se encuentra entre 0.84 y 8.9 %, notándose que *L. montanus*, *L. versicolor* y *Lupinus* sp² están localizadas en los sitios con mayores porcentajes de MO y que *Lupinus* sp¹ y *L. uncinatus* se presentan en los suelos con menores porcentajes de MO (figura 1.3).

Por otra parte estos suelos contienen de 0.09 a 0.27 % de nitrógeno total, observándose que el porcentaje de nitrógeno total está en relación directa con el contenido de materia orgánica, razón por la que las especies se encuentran distribuidas en forma similar que para la MO (figura 1.4). El análisis de varianza mostró que para niveles de nitrógeno en el suelo, existen diferencias significativas ($p < 0.05$) donde al menos uno de ellos es diferente, lo mismo que la prueba de comparación de medias y mínimas diferencias significativas.

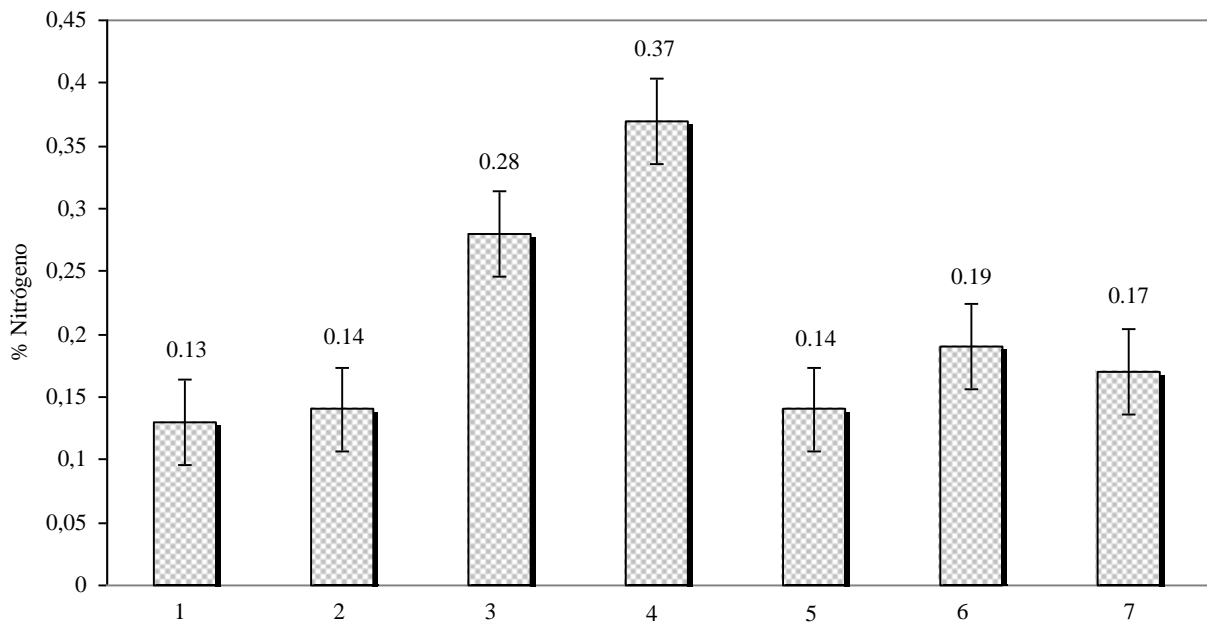


Figura 1.4. Pruebas de comparación de medias y diferencias mínimas significativas para niveles de nitrógeno en suelos de siete sitios donde prosperan diferentes especies de *Lupinus*: 1 = *Lupinus* sp¹, 2 = *L. uncinatus*, 3 = *L. leptophyllus*, 4 = *L. versicolor*, 5 = *Lupinus* sp², 6 = *L. montanus*, 7 = *L. potosinus* (n=4).

El contenido de fósforo (P) oscila entre 4.82 a 14.7 mg kg⁻¹, pudiéndose observar que *L. uncinatus* y *L. potosinus*, se encuentran mejor representados en los sitios con los valores mas altos de P y que *Lupinus* sp¹ y *L. montanus* se localizan en los sitios con los suelos con los valores más bajos de P

(figura 1.5). El análisis de varianza mostró que para los niveles de fósforo en el suelo, existen diferencias significativas ($p < 0.05$) donde al menos uno de ellos es diferente, lo mismo que la prueba de comparación de medias y mínimas diferencias significativas.

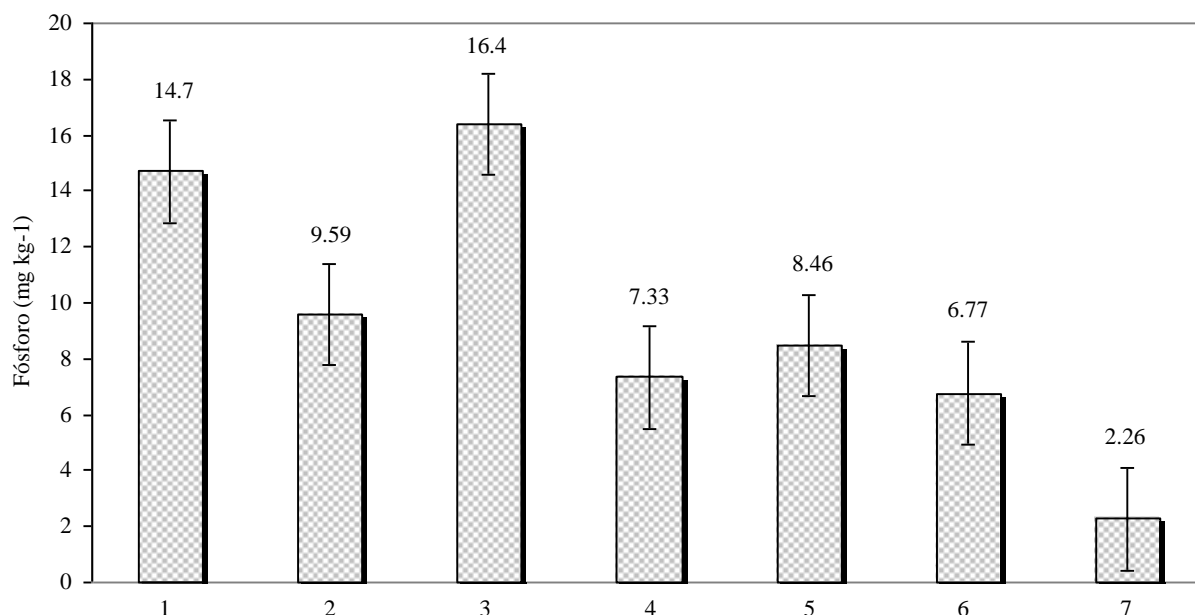


Figura 1.5. Pruebas de comparación de medias y diferencias mínimas significativas para niveles de fósforo en suelos de siete sitios donde prosperan diferentes especies de *Lupinus*: 1 = *Lupinus* sp¹, 2 = *L. uncinatus*, 3 = *L. leptophyllus*, 4 = *L. versicolor*, 5 = *Lupinus* sp², 6 = *L. montanus*, 7 = *L. potosinus* (n=4).

El análisis de varianza mostró que para niveles de potasio en el suelo, existen diferencias significativas ($p < 0.05$) donde al menos uno de ellos es diferente, lo mismo que la prueba de comparación de medias y mínimas diferencias significativas. En el caso del potasio (K) los valores se encuentran entre los 0.81 y 2.92 cmol g⁻¹, observándose con bastante claridad cómo *Lupinus* sp¹, se encuentra en el sitio con los suelos con los valores más altos y que *L. montanus* está asociado a los suelos con los valores más bajos de K respectivamente (figura 1.6).

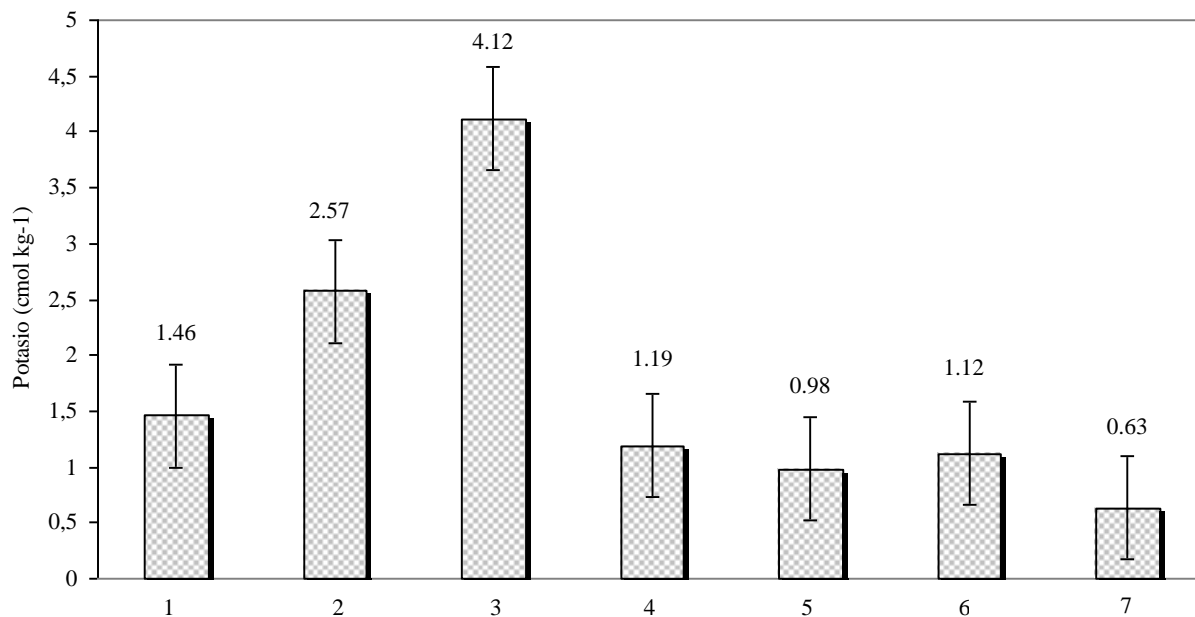


Figura 1.6. Pruebas de comparación de medias y diferencias mínimas significativas para niveles de potasio en suelos de siete sitios donde prosperan diferentes especies de *Lupinus*: 1 = *Lupinus* sp¹, 2 = *L. uncinatus*, 3 = *L. leptophyllus*, 4 = *L. versicolor*, 5 = *Lupinus* sp², 6 = *L. montanus*, 7 = *L. potosinus* (n=4).

Como puede observarse, el pH está en relación directa con el contenido de materia orgánica y el contenido de nitrógeno, en tanto que la disponibilidad de fósforo y de potasio es mayor en los sitios con menor contenido de nitrógeno, respectivamente.

Estas características de suelos indican que las especies del género *Lupinus* crecen en suelos deficientes en N, P y K ligeramente ácidos. Las especies están bien adaptadas a las condiciones climáticas y edáficas de la zona incluyendo suelos con diferente contenido de NPK y materia orgánica, lo que está relacionado con los tipos de ecosistemas encontrados y que presentan grados diferentes de intervención (incendios forestales, tala de árboles, pastoreo de ganado y áreas de cultivo) (Jonas *et al.*, 2002; Reyes y Casal, 2004). El suelo en el área de estudio con presencia de *Lupinus* está formado principalmente por tepetates y andosoles, donde las características físico-químicas de los suelos son diferentes, diferencias que se hacen más evidentes conforme los grados de las pendientes son mayores. Estos resultados coinciden con lo reportado por diversos autores sobre la distribución del género en el mundo (Dinkelaker *et al.*, 1995; Gardner *et al.*, 1982).

1.3.2. Especies de *Lupinus* encontradas

Lupinus leptophyllus Schlecht & Cham. Se le encuentra en cultivos entre los 2981-3029 msnm, y en pendientes de 2-30%, exactamente en la frontera de las parcelas cultivadas y donde se localiza *L. uncinatus*. Llega hasta los 3170 msnm en bosques de *Abies religiosa*. Es una planta anual, de vida corta, tallos con médula sólida, de más de 1 m de alto, erectos o ramificados, estipulas moradas, de 5 a 12 mm de largo, pecíolos de 4 a 8 cm de largo, foliolos de las hojas mas grandes de 6 a 8 (se encontraron hasta 10 en este estudio), de 4.5-8 cm de largo, de 9-15 mm de ancho, ápice agudo, flores esparcidas, ápice plumoso, que desaparece con la edad, flores moradas, con alas blanquecinas, los frutos son vainas pilosas de 4-5 cm de largo, de 8-9 mm de ancho, conteniendo de 26 a 98 vainas por planta, y de 2 a 9 semillas maduras por vaina, florece a partir de los últimos días de Enero, las primeras semillas maduras (oscuras a café obscuro) aparecen en Marzo (figura 1.7).



Figura 1.7. Flores, hojas y semillas de *L. leptophyllus* Schlecht & Cham.

Lupinus montanus HBK. Aún, cuando esta especie se le puede encontrar en orillas de caminos desde los 3100 m de altitud, es en altitudes que oscilan entre los 3450-3556 msnm en bosques de *Pinus hartwegii* con pendientes de 15-73% donde se encuentran sus poblaciones más densas. Esta especie está reportada en la literatura entre los 2500-4100 msnm, rango altitudinal entre los que se

encuentra en nuestra área de estudio y es la especie que aparentemente se encuentra mas difundida, formando colonias compactas de hasta 10 hectáreas o más, sobre todo en bosque de *P. hartwegii* sometido a perturbación por el uso del fuego. Las plantas de esta especie son de perennes a anuales o bianuales, de más de 1 5 m de alto, tallos huecos, y ancho de 4 a 15 mm, estipulas de 3 a 10 cm de largo, foliolos de 10 a 14 (en el estudio hasta 17 foliolos), ápice agudo, flores verticiladas, moradas, flores más grandes que otras especies, ápice plumoso, pedúnculo floral grueso, en ocasiones bifurcado. Sus frutos son vainas de 4 a 5 cm de largo y de 9 a 10 mm de ancho, conteniendo de 45-73 de vainas por planta, de 3-9 semillas maduras moteadas a negras por vaina, florece a finales de Mayo (figura 1.8).



Figura 1.8. Flores, hojas y semillas de *L. montanus* H. B. K.

Lupinus potosinus Rose. Es una planta rara, que crece en forma aislada en altitudes de 3610-3640 msnm y pendientes de 5-17%, en bosques perturbados de *P. hartwegii* y en orillas de caminos, mide menos de 45-75 cm de alto, con pubescencia en el tallo, ligeramente ramificado, pecíolos de 5-7 cm de largo con 5 a 7 foliolos, vainas pubescentes con abundancia de pelos, de 3-4 cm de largo, de 15 a 35 vainas y de 4-7 semillas por vaina, las flores son pequeñas azules y alas blancas en la punta, florece de Mayo a Agosto (figura 1.9).



Figura 1.9. Flores, hojas, foliolos y vainas conteniendo semillas de *L. potosinus* Rose.

Lupinus uncinatus Schlecht. Se localizaron poblaciones densas en parcelas de cultivos y orillas de caminos entre los 2932-2994 msnm y pendientes de 2-23%, se le ha reportado asociada a cultivos y en claros de bosques de coníferas, a 2600-3700 msnm. Es una planta perenne (en este caso se le encontró anual), de más de 1 m de alto, herbácea, de tallos huecos, estipulas de 7 a 9 mm de largo (no siempre), pecíolos de 1.5 a 2.5 cm de largo, foliolos de 5 a 8, de 3 a 4 cm de largo y 6 a 8 mm de ancho, ápices ligeramente agudos, flores esparcidas, ápice plumoso, moradas oscuras, caducas, los frutos son vainas dehiscentes de 4.5 a 5.5 cm de largo, conteniendo de 9 a 49 vainas y de 1 a 7 semillas maduras por vaina, florece a partir del mes de Marzo y las primeras semillas maduras (blanquecinas a cenicientas) aparecen a mediados de Mayo, estas semillas son de tipo recalcitrante, lo cual es raro en este género (figura 1.10).



Figura 1.10. Flores, hojas y semillas de *L. uncinatus* Schlecht.

Lupinus versicolor Sweet. Se le encuentra a 3016-3257 msnm y pendientes de 7 a 21% en orillas de caminos y en bosques perturbados de *Abies*, mide menos de 1 m de alto, con pecíolos de 3 a 3.5 cm de largo y de 6-7 foliolos oblanceolados a obtusos ligeramente vellosos, flores verticiladas, de 32 a 64 vainas por rama y de 4 a 9 semillas por vaina de color café oscuro, florece en los meses de Abril a Agosto (figura 1.11).



Figura 1.11. Flores, hojas, foliolos y semillas de *L. versicolor* Sweet.

*Lupinus sp*¹. Especie rara y poco abundante, crece en orillas de caminos abandonados en altitudes menores de 2815 msnm, plantas de menos de 70 cm de alto, tallos son violáceos, huecos, ramificados, con pecíolos de 3-6 cm y de 6 a 8 foliolos, flores verticiladas, moradas a lilas y con alas ligeramente blanquecinas, florece a partir del mes de Mayo y a finales de Agosto empiezan a aparecer las primeras vainas conteniendo de 4 a 7 semillas pequeñas de color café claro y ligeramente rayadas de café oscuro (figura 1.12).



Figura 1.12. Flores, hojas, foliolos y semillas de *Lupinus sp*¹.



Figura 1.13. Flores, hojas, foliolos y semillas de *Lupinus sp*².

Lupinus sp². Es una especie de rara a escasa, se le encuentra formando una colonia compacta y única de alrededor de 17 individuos a 3056 msnm. En el centro de una colonia grande y compacta de *L. versicolor*. La planta mide alrededor de 80 cm de alto, y tiene de 6 a 9 foliolos, sobre un pecíolo de 5-6 cm de largo, las flores de rosa a lila en las alas con una ligera mancha amarilla en el centro, de 15 a 30 vainas conteniendo de 4-7 semillas moteadas a café oscuro, florece entre Mayo y Agosto en este mes las semillas prácticamente se encuentran en el suelo, aún cuando algunas plantas todavía se encuentren en floración (figura 1.13).

De acuerdo con los resultados obtenidos, las especies de *Lupinus* están distribuidas extensamente en la parte oriental del volcán Tlalóc, en una extensión altitudinal que oscila de 2932 a 3640 metros sobre el nivel del mar, en dos estudios previos del género en el área, sólo han sido reportadas dos especies, *L. uncinatus* (Ehsan *et al.*, 2007) y *L. montanus* (Sánchez-González y López-Mata, 2003). Estos resultados pueden tener relación según Zobel y Talbert (1988), con factores genéticos inherentes a la especie y a los caracteres que estos diferentes alelos codifican en cada individuo dentro de una población, ya que a nivel de especie puede existir mucha o poca variación genética, dada por alelos diferentes.

1.3.3. Crecimiento en altura e incremento en diámetro en plantas de una población de *L. montanus* H.B.K. en un bosque afectado por fuego (estudio de caso)

Los estudios uniespecíficos generan información que al ser específica y detallada ayuda a comprender, algunos de los procesos involucrados en la restricción del hábitat, rareza de las especies vegetales, sin embargo los estudios de la dinámica poblacional en especies arbustivas sigue siendo muy pobres (Kunin y Gaston, 1993). Aspectos como estadios críticos a lo largo del ciclo de vida de las especies, tasas de crecimiento poblacional, tasas de crecimiento específicos de las especies, son enfoques poco explorados (Menges, 1990).

1.3.3.1. Incremento en altura y diámetro

Las plantas de *L. montanus*, pueden alcanzar 36 cm de altura en plantas suprimidas hasta 159 cm. de altura en las que están mejor desarrolladas, sin contar la inflorescencia, es decir, que miden en promedio 107.5 cm a los 160 días de edad, es decir una tasa de crecimiento diario de 0.67 cm por

día (figura 1.14). La longitud de las inflorescencias oscila entre 37 cm a 79 cm en las más largas, pudiendo tener hasta 13 de ellas por planta y 5 inflorescencias en promedio.

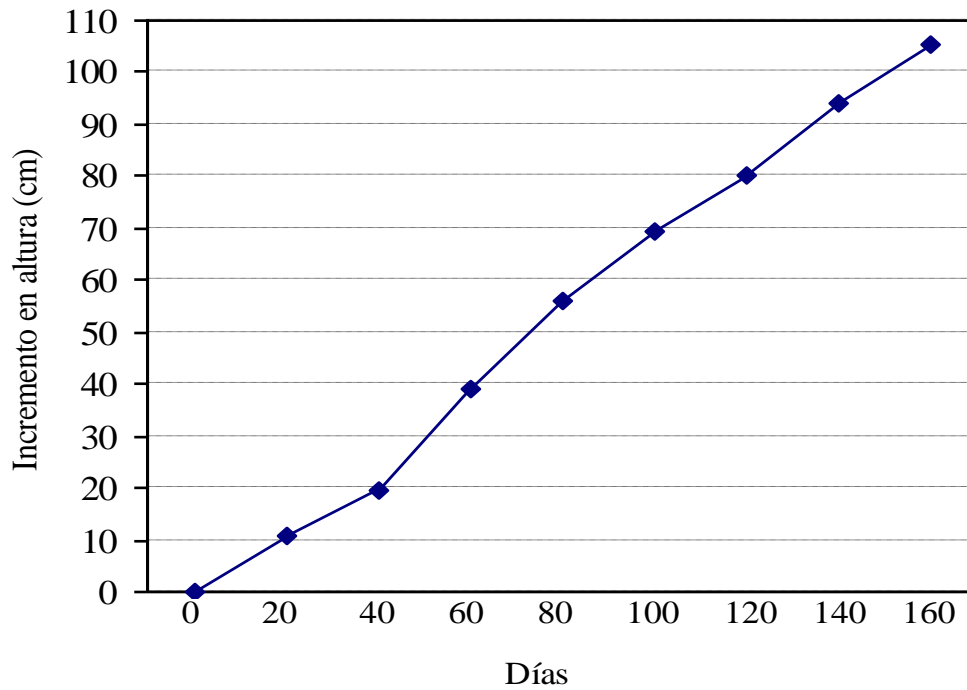


Figura 1.14. Incremento promedio en altura de plantas de *L. montanus*, las plantas miden en promedio 107.5 cm a los 160 días de edad, teniendo una tasa de crecimiento diario de 0.67 cm por día.

Cuadro 1.2. Distribución por clases en altura (cm) de *L. montanus*, la mayor concentración de plantas a 160 días se presenta en las clases 80-100 cm y 120-140 cm (n=4).

Días	Clases de altura (cm)							
	00-20	20-40	40-60	60-80	80-100	100-120	120-140	140-160
0	0	0	0	0	0	0	0	0
20	61	29	10	0	0	0	0	0
40	43	35	16	6	0	0	0	0
60	15	40	22	16	6	1	0	0
80	1	27	27	16	18	11	0	0
100	0	11	28	20	28	20	2	1
120	0	5	22	21	22	23	6	1
140	0	1	13	20	19	21	20	6
160	0	1	4	14	21	16	21	19

La distribución por clases de altura en plantas de *L. montanus* se comportó de la siguiente manera; en la clase de 0-20 cm hubo un mayor porcentaje de plantas en el día 20, la clase de 20-40 cm en el día 60 y para las clases de 40-60 cm y 80-100 cm en el día 100, las clases 60-80 cm y 100 -120 cm en el día 120 y las clases 120-140 y 140-160 cm en el día 160 (cuadro 1.2).

Las plantas de *L. montanus*, incrementan su diámetro y tienen valores de 0.75 cm en las plantas suprimidas hasta 1.25 cm en las plantas mejor desarrolladas en promedio 1.01 cm de diámetro al final de la evaluación de 160 días (figura 1.15). La distribución por clases de diámetro en plantas de *L. montanus* se comporto de la siguiente manera; en las clases de 0-0.2 cm y 0.2-0.4 cm hubo un mayor porcentaje de plantas en el día 20, la clase de 0.4-0.6 en el día 60, la clase 0.6-0.8 en el día 80 y las clases 0.8-1.0, 1.0-1.2, 1.2-1.4 y 1.4-1.6 en el día 160 (cuadro 1.3).

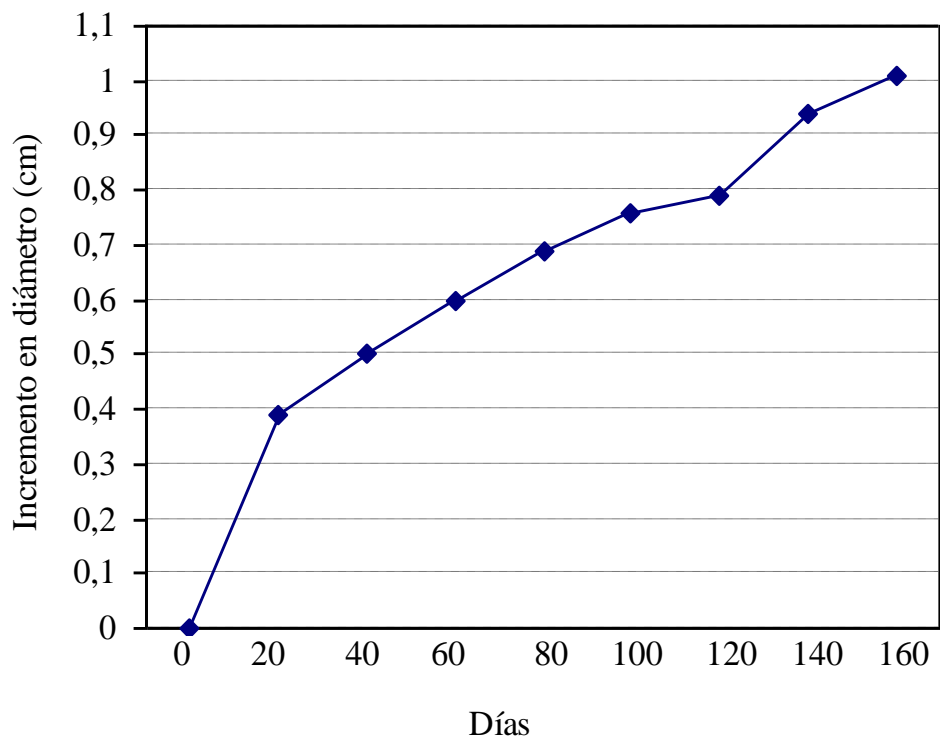


Figura 1.15. Incremento promedio en diámetro de plantas de *L. montanus*, las plantas obtuvieron una media de 1.01 cm de diámetro al final de la evaluación de 160 días.

Cuadro 1.3. Distribución por clases en diámetro (cm) de *L. montanus*, la mayor concentración de plantas a 160 días se presentan en las clases 0.8-1.0 y 1.0-1.2 cm (n=4).

Días	Clases diámétricas (cm)						
	0.0-0.2	0.2-0.4	0.4-0.6	0.6-0.8	0.8-1.0	1.0-1.2	1.2-1.4
0	0	0	0	0	0	0	0
20	11	54	29	6	0	0	0
40	2	33	38	26	1	0	0
60	0	15	44	31	9	1	0
80	0	1	39	38	20	2	0
100	0	0	28	35	30	7	0
120	0	0	19	35	36	10	0
140	0	0	0	25	42	29	4
160	0	0	0	8	46	42	4

El enfoque que se le dio a este experimento, fue el de conocer las tasas de crecimiento de *L. montanus*, como un primer intento para comprender la dinámica poblacional de la especie, su comportamiento en cuanto a crecimiento, durante el periodo de estudio y tener bases que permitan prever el comportamiento de la población a futuro; esto permitirá de acuerdo con Lande (1988) determinar si se amplía o se restringe su rango de distribución con base en estudios futuros.

1.3.3.2. Características fisicoquímicas del suelo en una población de *L. montanus* en relación a la pendiente

En el cuadro 1.4 se observa que la inclinación de la pendiente es un factor importante, que influye en las características físico-químicas del suelo. El suelo tiene una clase textural de migajón arcilloso a franco (cantidades altas de arena y cantidades bajas de arcilla), según su ubicación en la pendiente; la humedad gravimétrica es mayor en la parte más alta, el pH es ligeramente más bajo al igual que el contenido de materia orgánica y de potasio, sin embargo el contenido de fósforo es mayor. Como en este caso se trata de una meseta, ésta puede ser la razón por la que en esta posición el suelo es aparentemente más estable en relación a los otros sitios dentro de la pendiente, lo cual tiene sentido, si se considera que en las posiciones intermedia y baja, se presenta un acarreo de suelo por efecto de las lluvias y en general, los suelos en este sitio aún se encuentran en proceso

de formación. Este proceso, junto con las perturbaciones por fuego, pueden tener relación directa con la presencia de la población mas grande de *L. montanus*, registrada en este estudio.

Cuadro 1.4. Características físicas y químicas del suelo en tres sitios en pendientes de 73 % en una población de *L. montanus*.

Ubicación en pendiente	% Arena	% Limo	% Arcilla	Clase textural	H. Grav	pH Rel 1:2	Da. g cm ⁻³	M. O. %	% N total	P mg kg ⁻¹	K cmol g ⁻¹
Baja	62	29	9	M. A.	6.48	6.00	1.14	10.9	0.29	19.7	0.48
Intermedia	48	39	13	F.	32.6	6.22	0.71	23.1	0.58	13.5	0.44
Alta	44	41	15	F.	40.9	5.97	0.83	10.1	0.29	22.0	0.43

Da. = Densidad aparente, H. grav. = Húmedad gravimétrica, M. A. = Migajon arcilloso, F.= Franco, M. O.= Materia orgánica, N = Nitrógeno, P= Fósforo, K= Potasio.

1.4. Conclusiones

El género *Lupinus*, es uno de los menos estudiados en México, las fronteras ecológicas en las que crecen aún no han sido lo suficientemente exploradas, por ello los resultados obtenidos en la presente investigación al obtener datos relevantes de siete especies creciendo en la parte oriental del Tlalóc en un gradiente de altitud de 2815 a 3640 metros sobre el nivel del mar, representan una contribución importante al conocimiento del género y en la distribución de especies en el área de estudio. Las especies aparentemente, están en un proceso de diversificación biológica, como una respuesta a los procesos de adaptación al cambio climático y a las cambiantes condiciones edáficas de la zona asociadas a las constantes perturbaciones de los ecosistemas (incendios forestales, tala de árboles, y apertura de campos para la agricultura y la ganadería).

1.5. Literatura citada

- Baret, S., M. Sandrine, T. Le Bourgeois and D. Strasberg 2004.** Altitudinal variation in fertility and vegetative growth in the invasive plant *Rubus alceifolius* poiret (Rosaceae) In: Reunion Island. Plant Ecology 172: 265-273.
- Barrientos, D. L., A. B. Montenegro, I. N. Pino 2002.** Evaluación de la fijación simbiótica de *L. albus* y *L. angustifolius* en un andisol vilcun del Sur de Chile. Terra Latinoamericana 20: 39-44.
- Baskin, C. C. and M. J. Baskin 1998.** Seeds. Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination. Academic Press, San Diego 666 p.
- Calderón de Rzedowski, G. and J. Rzedowski 2005.** Flora fanerogámica del Valle de México. Comisión Nacional para la Biodiversidad-Instituto de Ecología A.C. pp. 290-300.
- Cochrane, A. M. 2003.** Fire science for rainforests. Nature 421: 913-919.
- Dunn, D. C. 1984.** Cytotaxonomy and distribution of New World Lupin species pp 68-85 In: Proceedings of the Third International *Lupin* Conference, the Rochelle, France.
- De la Cruz-Landero, N., V. E. Hernández, E. O. Trejo, M. A. L. López, A. T. Santos, E. G. Carrió, A. Alderete-Chávez y M. Eshan 2008.** Respuesta de *L. versicolor* en un suelo contaminado con metales pesados (En prensa).
- Dinkelaker, B., C. Hengeler and H. Marschner 1995.** Distribution and function of proteoid roots and other root clusters. Bot. Act. 108: 183-200.
- Ehsan, M., P. A. Molumeli, V. E. Hernández, A. B. Reyes, J. P. Moreno, M. S. Hernández, E. O. Trejo, D. J. Contreras, A. R. Bello and E. R. Santoyo 2007.** Contamination Time Effect on Plant Available Fractions of Cadmium and Zinc in a Mexican Clay Loam Soil. Journal of Applied Sciences 7: 2380-2384.
- Gardner, W. K., D. G. Parbery and D. A. Barber 1982.** The acquisition of phosphorus by *Lupinus albus* L. II. The effect of varying phosphorus supply and soil type on some characteristics of the soil/root surface. Plant and Soil 68: 33-41.
- Gill, N. T. and K. C. Vear 1980.** Agricultural Botany. Dicotyledonous Crops. 3rd. Edition: Gerald Duckworth and Co. Ltd London pp 40-46.
- Jalilvand, H., Y. Kooch, M. A. Bahamnyar and M. R. Pormajidian 2007.** Ecological Species Groups of Hornbeam Forest Ecosystems in Southern Caspian (North of Iran). Journal of Biological Sciences 7: 1504-1510.
- Jonas, E., E. J. Lawesson and F. Skov 2002.** The phytogeography of Denmark revisited. Plant Ecology 158:113-122.

- Kunin, W. E. and K. G. Gaston 1993.** The Biology of Rarity Patterns, Causes and Consequences. Trends In: Ecology and Evolution 8: 298-301.
- Lande, R. 1988.** Genetics and demography in biological conservation. Science 241: 1455-1460.
- Menges, E. 1990.** Population viability analysis for an endangered plant. Conservation Biology 4: 52-62.
- Meyer, S. E., G. S. Kitchen and L. S. Carlson 1995.** Seed germination timing patterns in intermountain Penstemon (Scrophulariaceae). American Journal of Botany 82: 377-389.
- Meyer, S. E. and G. S. Kitchen 1994.** Life history variation in blue flax (*Linum perenne*: Linaceae): seed germination phenology. American Journal of Botany 81: 528-535.
- Moore, D. P. 1978.** Forest fires. Nature 272: 754.
- Peñaloza, E. 1996.** El lupino en los sistemas de producción pp 18-26 En: E. Peñaloza y Romero (eds) Serie Carillanca.
- Phillips, P. D., I. Yasman, T. E. Brash and P. R. Var Gardingen 2002.** Grouping tree species for analysis of forest data in Kalimantan (Indonesia Borneo). For. Ecol. Manage 157: 207-216.
- Polile, A. M., V. E. Hernández, S. B. Valdez, M. Ehsan, E. O. Trejo, V. M. C. Alcalá, Á. Alderete-Chávez¹ and N. de la Cruz-Landero 2008.** *Lupinus*-invaded pine forest and cultivated scrublands in volcanic ash soils in Mexico: dry-sieved aggregation and macroaggregate instability indices. (En prensa).
- Robles, A. B., Allegretty and Passera 2002.** *Coronilla juncea* is both a nutritive fodder shrub and useful in the rehabilitation of abandoned Mediterranean marginal farm land. Journal of Arid Environments 50: 381-392.
- Reyes, O. and M. Casal 2004.** Effects of forest fire ash on germination and early growth of four Pinus Species. Plant Ecology 175: 81-89.
- Ruiz, L. M. A., M. R. Rodriguez y P. S. Navarro 2006.** Evaluación químico-nutricional de *Lupinus exaltatus* Zucc, Del Nevado de Colima, México, como fuente potencial de forraje. Interciencia 31: 1-7.
- Salem, F. B., M. Tarhouni, B. A. Ouled and M. Neffati 2007.** Impact of Drought on Plant Cover Dynamics in Two Natural Areas of Southern Tunisia. Journal of Biological Sciences 7: 1539-1544.
- Sánchez-González, A. and L. López-Mata 2003.** Clasificación y ordenación de la vegetación del norte de la Sierra Nevada, a lo largo de un gradiente altitudinal. Anales del Instituto de Biología UNAM. Serie Botánica 74: 47-71.
- Stat-soft Inc 2003.** Statistics: User guides. 2325 East 13th Street, Tulsa Ok. 75104. USA

- Sugiyama, S. 2003.** Geographical distribution and phenotypic differentiation in populations of *Dactylis glomerata* L. in Japan. *Plant Ecology* 169: 295-305.
- Toft, C. and D. Elliott-Fisk 2002.** Patterns of vegetation along a spatiotemporal gradient on shoreline strands of a desert basin lake. *Plant Ecology* 158: 21-39.
- Townsend, A. P. and S. J. Walsh 2001.** Remote sensing of forested wetlands: application of multitemporal and multispectral satellite imagery to determine plant community composition and structure in Southeastern USA. *Plant Ecology* 157: 129-149.
- Venable, D. L. and S. J. Brown 1988.** The selective interaction of dispersal, dormancy, and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments. *The American Naturalist* 131: 360-384.
- Walker, L. R., B. D. Clarkson, W. Silvester and B. R. Clarkson 2003.** Facilitation outweighs inhibition in pos-volcanic primary succession in New Zealand. *Journal of vegetation Science* 14: 277-290.
- Zobel, B. y J. Talbert 1988.** Técnicas de Mejoramiento Genético de Árboles Forestales. Editorial Limusa, S. A. México 545 p.

CAPITULO II

ECOLOGÍA DE SEMILLAS DE *Lupinus leptophyllus* Schlecht y Cham. *Lupinus montanus* H.B.K. y *Lupinus versicolor* Sweet.

2.1. Introducción

En este capítulo se presentan resultados sobre la dinámica de un banco de semillas de *L. leptophyllus* Schlecht, *L. montanus* H.B.K. y *L. versicolor* Sweet. en tierras de cultivo y bosques abiertos sometidos a perturbación, en altitudes superiores de 2800 msnm, y el efecto de diferentes tratamientos de escarificación en la germinación de las semillas, lo que permitirá predecir desde el punto de vista de ecología de poblaciones, la capacidad que tienen las especies del género *Lupinus* para ocupar y colonizar espacios abiertos en el bosque sometido a perturbación, no solamente por fuego, sino también debido a otros factores, como es el caso de la deforestación por la extracción de madera y por el uso de estas áreas para pastoreo de ganado vacuno y bovino.

La depredación y remoción de semillas llevada a cabo por animales en los ecosistemas es de gran importancia en algunos procesos como: la colonización, sucesión, regeneración, y establecimiento de nuevos individuos y especies (Mittelbach y Gross, 1984). Entre los mamíferos, los roedores tienen un papel primordial en la depredación de semillas en el bosque (Gill y Marks, 1991; Ostfeld y Canham, 1993; Ostfeld *et al.*, 1997). La depredación de semillas llevada a cabo por roedores puede ser intensa y en relación con los patrones de alimentación de otros herbívoros, puede influenciar el grado, la composición y la invasión de plantas dentro de los ecosistemas. Los patrones de depredación de semillas llevados a cabo por roedores, se pueden predecir basando esta predicción en las preferencias de granivoría exhibidas por roedores en microhábitats particulares (Manson y Stiles, 1998). La depredación de semillas llevada a cabo por aves también resulta de importancia en un ecosistema ya que puede influir en los procesos de sucesión o colonización de plantas. A su vez, puede determinar la presencia de componentes vegetales regulando el establecimiento y crecimiento de determinada especie vegetal (Davidson, 1993).

La fragmentación del hábitat podría inducir a que las plantas generen semillas de menor calidad porque poblaciones pequeñas y aisladas son más propensas a experimentar depresión por endogamia, por aumento en los cruzamientos dentro de la misma planta o entre plantas vecinas usualmente mayormente emparentadas (Henríquez, 2004; Routley *et al.*, 1999). Dentro de las

posibles consecuencias de la depresión por endogamia se encuentra la reducción en la viabilidad, el tamaño o la capacidad germinativa de las semillas producidas, reducción de la calidad de las semillas producidas por las plantas y sus efectos sobre la adecuación biológica, generando semillas de menor calidad porque poblaciones pequeñas y aisladas son más propensas a experimentar depresión por endogamia, por aumento en los cruzamientos dentro de la misma planta o entre plantas vecinas usualmente mayormente emparentadas (Routley *et al.*, 1999). Dentro de las posibles consecuencias de la depresión por endogamia se encuentra la reducción en la viabilidad, el tamaño o la capacidad germinativa de las semillas producidas (Ramsey y Vaughton, 1996).

Por ejemplo, en muchas especies de plantas las semillas más pequeñas generan plántulas de menor tamaño. Esto puede representar una desventaja en sistemas donde la competencia podría determinar una reducción en la adecuación biológica (Silvertown y Charlesworth, 2001). Así, en diversas especies se ha encontrado que las semillas provenientes de poblaciones pequeñas y aisladas presentan menor capacidad germinativa que las semillas provenientes de poblaciones de mayor tamaño y menos aisladas (Bruna, 1999). Sin embargo, en otras especies el tamaño de la población o el grado de aislamiento no afectan la germinación (Mavraganis y Eckert 2001).

Diferentes aspectos de la germinación, se ha documentado en leguminosas cuyas semillas presentan letargo físico, al ser consumidas y liberadas en las excretas de los animales, por ejemplo, *Acacia tortilis* (Linn) (Lamprey, 1967) y *A. nilotica* (Linn.) (Miller, 1995). Sin embargo estos resultados podrían deberse no solo al efecto de los jugos gástricos, también a la masticación parcial y a las altas temperaturas y humedad a que están expuestas las semillas cuando entran en contacto con las heces fecales (Baskin y Baskin, 1998). Además, los roedores, pueden colaborar en la dispersión de las semillas, al depositarlas en micro-sitios sometidos a disturbios y temperaturas altas.

La principal forma de propagación de las leguminosas es por semilla; sin embargo, muchas semillas viables son incapaces de germinar inmediatamente después de madurar, aunque se les coloque en condiciones favorables, característica denominada latencia o germinación diferida, y una de las causas es la impermeabilidad del tegumento (Corral *et al.*, 1990). Aparentemente la latencia es un mecanismo de supervivencia ante la presencia de determinadas condiciones

climáticas: temperaturas muy bajas, alternancias de épocas secas y húmedas y climas desérticos (Cruz y Takaki, 1983), entre otros factores.

La conexión entre la latencia y la persistencia de las semillas en el suelo han sido estudiados recientemente (Thompson *et al.*, 2003). Mientras un mayor número de especies con dormancia de semillas han encontrado condiciones favorables para su germinación en diferentes tiempos, resulta impredecible su distribución (Jurado y Moles, 2003). Existen muchos otros factores que afectan la germinación además de la luz, entre estos destacan la presencia de patógenos, la competencia entre plántulas, predación de semillas, la polinización y la dispersión, también influyen los factores ambientales, sin embargo condiciones adecuadas de temperatura son determinantes para el establecimiento de las plántula (Moles y Westoby, 2004).

No todas las especies tienen semillas que se incorporen al banco de semillas. En general, las semillas de tamaño pequeño son las que forman bancos de semillas persistentes en el suelo. Probablemente el tamaño pequeño les ayude a que se entierren, ya que pueden caber y deslizarse más fácilmente en los diminutos resquebrajamientos del suelo. Entre las especies que característicamente forman parte del banco de semillas están las malas hierbas que acompañan a los cultivos. En cambio, las especies de árboles del bosque y sobre todo de las selvas, rara vez forman bancos de semillas. Las semillas germinan apenas caen, la plántula detiene su crecimiento y permanece latente hasta que aparezcan condiciones que le permitan crecer y reproducirse (Contreras y Vivas, 1995).

La germinación de semillas con latencia física, es promovida por la escarificación física o química. Por ejemplo las semillas de las leguminosas suelen presentar semillas de cubiertas duras e impermeables que impiden la germinación hasta que las cubiertas son erosionadas por un agente externo (Baskin y Baskin, 1998), aunque algunas especies pueden tener altas tasas de germinación desde el momento de su liberación del fruto (Pérez-García *et al.*, 1995).

El fuego podría actuar como un agente de escarificación para especies de *Lupinus*, se considera que la variación en la respuesta a la germinación entre diferentes especies, se debe a la luz y a la diferencia en la cantidad y tipo de fitocromo. Los tratamientos de calor están asociados con incendios forestales, considerando que los incendios forestales son uno de los factores más

importantes que provocan las perturbaciones en los ecosistemas. Después del fuego, los ambientes abiertos son cubiertos por una capa de ceniza, que puede afectar tanto la germinación como los procesos de desarrollo de plántulas (Reyes y Casal, 2004; Rodríguez y Fule, 2003; Meyer y Kitchen, 1994; Meyer *et al.*, 1995).

Los métodos para interrumpir los diferentes tipos de latencia de las semillas son múltiples, entre ellos procedimientos químicos con ácidos o bases, tratamientos mecánicos como frotar las semillas con papel de lija o romper la testa con un objeto cortante, inmersiones en agua, agua caliente, agua oxigenada, tratamientos con temperatura a diferentes tiempos de exposición, almacenamiento en frío, etc. (Tomer y Singh, 1993).

En semillas de *Humboldtiella ferruginea* y *Leucaena leucocephala* se probaron diferentes métodos de escarificación: semillas sin tratar, papel de lija, agua caliente (inmersión durante 5, 10 y 30 minutos) agua a ebullición (inmersión durante 5, 10 y 30 minutos) y H₂SO₄ (5, 10 y 20% embebidas durante 10 minutos). En ambos casos el mejor método fue el tratamiento con H₂SO₄ al 5%. Para *L. leucocephala* los mejores resultados fueron obtenidos cuando éstas se trataron durante 10 minutos con H₂SO₄ al 20% e imbibición con agua caliente durante 30 minutos (Razz y Clavero, 1996; Sánchez-Paz y Ramírez-Villalobos, 2006). Otro estudio similar con *Onobrychis argentea* dio excelentes resultados al aplicar lija o inmersión mediante H₂SO₄ obteniéndose una germinación hasta del 96% (Castro y Romero-García, 2003; Contreras y Vivas, 1995).

Al evaluar la germinación de semillas de *Cratylia argentea* y *Cassia moschata*, luego de recibir una escarificación química con ácido sulfúrico concentrado en inmersión durante 4, 8, 16 y 32 minutos y un tratamiento testigo (sin inmersión). Las semillas de *Cratylia argentea* presentaron un bajo porcentaje de latencia (4 %), baja viabilidad (48 %) y la inmersión en ácido no favoreció la germinación en relación al testigo al causar la muerte de un alto porcentaje de semillas. Para las semillas de *Cassia moschata*, la inmersión de 16 minutos fue suficiente para disminuir la latencia en un 80 %, con un aumento de 64 % en el porcentaje de germinación, 16 % de semillas muertas y mayor desarrollo de las raíces en relación al testigo (Sanabria *et al.*, 2004).

Faria *et al* (1996), encontraron que el mejor método de escarificación para *Clitoria terneata* fue con tratamientos mecánicos de frotación de las semillas con papel de lija durante 15 minutos (66.5%), y en segundo lugar los tratamientos con H₂SO₄ concentrado (53.7 y 64.3 % para

inmersiones de 5 y 10 minutos respectivamente. Pietrosemoli y Mendiri (1997) al estudiar esta misma especie encontraron resultados diametralmente opuestos a Faria y colaboradores, ya que reportan que los mejores tratamientos fueron los químicos a base de H₂SO₄ concentrado con tiempos de exposición de 5 y 8 minutos respectivamente.

Díaz *et al* (1994), al evaluar diferentes tratamientos de escarificación (mecánica, química e inmersión en agua natural) sobre la capacidad germinativa de *Pachecoa venezuelensis* encontraron que la escarificación mecánica fue el medio más efectivo para mejorar la germinación, específicamente utilizaron una licuadora para tratar las semillas y así romper la testa, que por su dureza dificulta la eficiencia germinativa de esta especie en condiciones naturales.

Algunos estudios han tenido la finalidad de establecer los parámetros de temperatura, fotoperíodo y pretratamientos que favorecen la germinación de las semillas de *Mimosa tenuiflora*, así como analizar los mecanismos de dispersión de éstas y la emergencia y establecimiento de plántulas, con fines de propagación y conservación.

Similar a muchos otro taxa de leguminosas, las semillas de *Lupinus leptophyllus*, tienen una germinación baja e irregular que es atribuida principalmente a la impermeabilidad de las semillas al agua (Dehgan *et al.*, 2003; Jurado y Flores, 2005). Se han realizado diversos trabajos probando métodos para superar la latencia física de semillas de *Lupinus*. Las semillas de *L. texensis* a Hook escarificadas con H₂SO₄ por 30-60 minutos mejoran la germinación (Davis *et al.*, 1991). La escarificación de semillas de *L. havardii* S. Wats con ácido durante 120 minutos tuvo como resultado un 100% de germinación (Mackay *et al.*, 1995). Las semillas de *L. perennis* Wats al escarificarse en forma mecánica, tenía el mismo efecto, que la escarificación con ácido durante 45 minutos, pero el remojo en agua durante 24 horas no tuvo efectos positivos (Mackay *et al.*, 1996).

Sin embargo, los métodos de escarificación mejor conocidos para especies de *Lupinus*, no siempre dan altos resultados de germinación. Davis *et al* (1991) observó que en un lote de semillas de *L. texensis* hubo solo 80% de germinación, mientras que en otros lotes de la misma especie se incrementó de 87 % a 95% de germinación. De acuerdo con los protocolos de propagación para *L. versicolor* y *L. sericeus* (Hosokawa, *et al.*, 2001), se observó que la germinación fue de 50 % y 51 a 82 %, respectivamente. Dehgan *et al* (2003) reporta que la escarificación de H₂SO₄ concentrado

durante 90 minutos seguidos por inmersión en agua por 24 horas es el mejor tratamiento para semillas de *L. sericeus* con 42% de germinación. Acosta-Percástegui y Rodríguez-Trejo (2005), reportan mayores porcentajes de germinación para semillas de *L. montanus*, en temperaturas 20/15°C, con escarificación química (ácido sulfúrico) durante 15 minutos, tanto con luz (100%) como sin luz (98%).

La ocurrencia de la latencia de las semillas fue descrita por Teofrasto hace 2300 años y quizás se descubrió su importancia para la agricultura hace mas de 8000 años (Bewley, 2003). No todas las plantas poseen latencia en sus semillas lo que sugiere que está asociada a la heterogeneidad del ambiente (Angevine y Chabot, 1979). Los mecanismos de letargo fisiológicos de semillas de *Lupinus* también han sido investigados por Kaye and Kuykendall (2001) obtuvieron una diferencia importante en la germinación máxima de *L. sulphureus* con 95 % en una población y 55 % en otra, bajo escarificación y estratificación fría (4 °C) por 4 y 8 semanas, la combinación de escarificación mas estratificación fría (3 °C) por 30 días es recomendada para *L. sericeus* (Hosokawa, *et al.*, 2001); en contraste Nichols (1934) reporta que la estratificación fría por 71 días no mejoro la germinación en *L. perennis*.

Estudios recientes señalan que la germinación de semillas de *L. montanus* tiene un mayor porcentaje a temperaturas de 15 a 20 °C, sin embargo la intensidad luminosa no es un factor determinante para que esto ocurra, no obstante condiciones adecuadas de sombra, pueden beneficiar la germinación de las semillas a niveles altos de temperatura (Acosta-Percástegui y Rodríguez-Trejo, 2005).

2.2. Materiales y métodos

En el mes de Febrero del 2007, se localizaron poblaciones de *L. leptophyllus* Schlecht, *L. montanus* H.B.K. y *L. versicolor* Sweet, en las laderas del volcán Tlaloc, entre los 2800 y 3556 msnm, se eligieron 100 plantas al azar para cada una de las especies, se contabilizaron las semillas que podrían ser liberadas por las plantas al suelo, con base en el potencial de producción de semillas (1), donde se consideró la totalidad de semillas producidas por planta, sin importar si eran viables, vanas o presentaban daños por depredadores o factores ambientales (Bramlett *et al.*, 1977). Posteriormente se determinó la eficiencia de producción de semillas por planta (2).

$$\text{PPS} = \text{NSD} + \text{NSSD} \quad (1)$$

Donde:

PPS = Potencial de producción de semillas

NSD = Número de semillas desarrolladas

NSSD = Número de semillas subdesarrolladas

$$\text{EPS} = (\text{NSD} / \text{PPS}) (100) \quad (2)$$

Donde:

EPS = Eficiencia de producción de semillas

NSD = Número de semillas desarrolladas

PPS = Potencial de producción de semillas

Una vez obtenidos estos datos, se realizaron diferentes ensayos a efecto de conocer el comportamiento de las semillas bajo distintas condiciones ambientales controladas, tanto a nivel de invernadero como en cámaras de ambiente controlado “Convicon” en laboratorio, utilizando 60 semillas para cada tratamiento, en total 960 de cada una de las especies. Las semillas de *L. leptophyllus*, *L. montanus* y *L. versicolor* pueden ser consideradas como ortodoxas, debido a que tienen larga viabilidad y se almacenan a bajo contenido de humedad. Presentan latencia física y por ello requieren tratamientos de escarificación (puede ser mecánica o química), razón por la que se consideraron diferentes tratamientos, estos fueron: a) escarificación mecánica en condiciones de invernadero, b) escarificación química con ácido sulfúrico H₂SO₄ al 98% en tres tiempos de inmersión 7, 15 y 30 minutos y c) tratamientos de calor a tres temperaturas 80, 110 y 140 °C en tres tiempos de exposición 1, 2 y 5 minutos más sus respectivos testigos. Las semillas se mantuvieron húmedas aplicando una solución de captán al 3% y fueron colocadas en cámaras de germinación a temperaturas de 25 °C durante el día con luz fluorescente y 12 °C por la noche en tiempos de 12 por 12 horas durante 30 días. En todos los tratamientos se determinó el valor germinativo (3) y la energía germinativa (4) (Morales y Camacho, 1985). El diseño experimental que se utilizó fue de bloques completamente al azar con seis repeticiones. Para la variable germinación, de carácter binomial, se usó la transformación arco seno para llevar a cabo los análisis estadísticos (5).

$$VG = GMD/N * A/30 * C^2 \quad (3)$$

Donde:

VG = Valor germinativo

GMD = Germinación promedio diaria acumulada en cada conteo

N = Número de conteos diarios

A = germinación acumulada en cada conteo

30 = Días de evaluación

C^2 = Constante de transformación porcentual
(100/ No. de semillas sembradas)

$$E = (Af + I) (D) \quad (4)$$

Donde:

E = Equivalente

Af = germinación acumulada final

D = % de germinación final expresado en decimales

$$gert = \ar \operatorname{sen} \left(\sqrt{\frac{ger}{100}} \right) \quad (5)$$

Donde:

gert = germinación transformada

ger = germinación

El análisis estadístico se llevo a cabo con los programas Statistica (versión 2003) y SAS (versión 8.0 para microcomputadoras). En este último caso se empleo el procedimiento mixto (PROC MIXED), El modelo utilizado fue el siguiente:

$$Y_{ijk} = \mu + \alpha_i + \beta_j + \epsilon_{ijk}$$

Donde:

μ = Media general

α_i = Efecto del i-ésimo tratamiento (con efectos fijos)

β_j = Efecto del i-ésimo bloque (con efectos aleatorios)

ϵ_{ijk} = Error experimental

2.3. Resultados y discusión

2.3.1. Potencial de producción de semillas

Se evaluaron las variables de número de semillas desarrolladas (NSD), número de semillas subdesarrolladas (NSSD) y potencial de producción de semillas (PPS), para con base a estas variables determinar la eficiencia de producción de semillas (EPS). Como puede observarse en el (cuadro 2.1), la especie que presenta el mayor porcentaje de eficiencia de producción de semillas es *L. versicolor* con 88.9%, seguida por *L. leptophyllus* con 82.9 % y *L. montanus* con 75%, estos valores no están relacionados con la superficie ocupada por cada una de las especies, pero sí con su ubicación en cuanto a altitud en el bosque. En este sentido la causa por la que *L. montanus* presenta uno de los valores más bajos de eficiencia de producción de semillas podría deberse a que crece en las partes más altas de la montaña y por lo tanto está sujeta a fríos más intensos. Por otra parte es posible que las características físico-químicas de los suelos sean fundamentales en la capacidad reproductiva del género, estas características de los suelos se pueden consultar en el capítulo 1 de este trabajo.

Cuadro 2.1. Valores promedios de Número de Semillas Desarrolladas (NSD), Número de Semillas Subdesarrolladas (NSSD), Potencial de Producción de Semillas (PPS) y Eficiencia de Producción de Semillas (EPS) para tres especies de Lupino.

Especie	NSD	NSSD	PPS	EPS %
<i>Lupinus montanus</i>	5.8	1.2	7.0	75
<i>Lupinus versicolor</i>	5.6	0.5	6.2	88.9
<i>Lupinus leptophyllus</i>	4.8	0.8	6.0	82.9

2.3.2. Porcentajes de germinación y eficiencia germinativa

2.3.2.1. Semillas de *L. leptophyllus*, *L. montanus* y de *L. versicolor*, sometidas a tratamiento de escarificación mecánica

Las semillas de *L. leptophyllus*, *L. montanus* y *L. versicolor*, sometidas a escarificación mecánica, respondieron positivamente a este tratamiento. Como puede observarse en la figura 2.1 las

semillas de *L. leptophyllus* con escarificación iniciaron la germinación el día cuatro y se estabilizó el día 14, y aquellas sin escarificar empezaron a germinar el día 5 y las últimas semillas en germinar lo hicieron el día 29, siendo en la especie con la que la escarificación mecánica dio los mejores resultados, 84 % de semillas germinadas contra 48% en las semillas testigo. El análisis de varianza mostró que para el tratamiento de escarificación mecánica existen diferencias altamente significativas ($p < 0.0001$), lo mismo que la prueba de comparación de medias y mínimas diferencias significativas (figura 2.2).

Las semillas de *L. montanus* con escarificación mecánica empezaron a germinar a partir del día cuatro y la germinación se estabilizó el día 14, en tanto que aquellas sin escarificar empezaron el día cuatro pero se estabilizó hasta el día 28, además el tratamiento permitió obtener 70% de germinación contra 34 % en las semillas sin escarificar (figura 2.3). El análisis de varianza mostró que para el tratamiento de escarificación mecánica existen diferencias altamente significativas ($p < 0.0001$), lo mismo que la prueba de comparación de medias y mínimas diferencias significativas (figura 2.4).

Las semillas de *L. versicolor* con escarificación mecánica iniciaron la germinación el día cuatro y se estabilizó el día 13, y las semillas sin escarificar empezaron a germinar hasta el día 20 y las últimas semillas lo hicieron el día 28, obteniendo 62% de germinación en las semillas escarificadas contra un 24% en las semillas testigo (figura 2.5). El análisis de varianza mostró que para el tratamiento de escarificación mecánica existen diferencias altamente significativas ($p < 0.001$), lo mismo que la prueba de comparación de medias y mínimas diferencias significativas (figura 2.6).

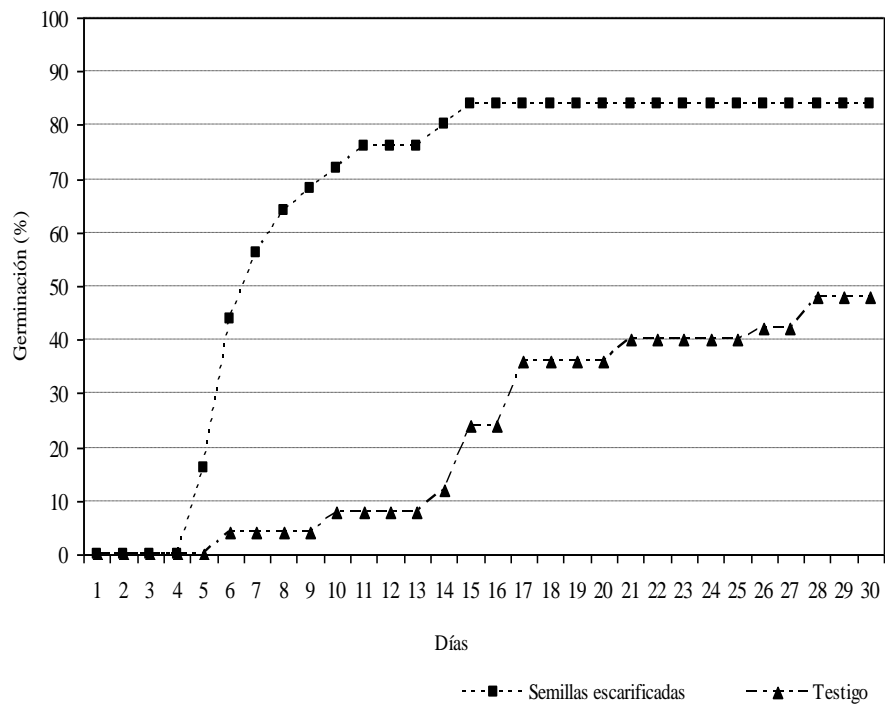


Figura 2.1. Germinación de semillas de *Lupinus leptophyllus* con tratamiento de escarificación mecánica (ruptura de la testa con una navaja) y sin tratamiento a temperatura ambiente (n=6).

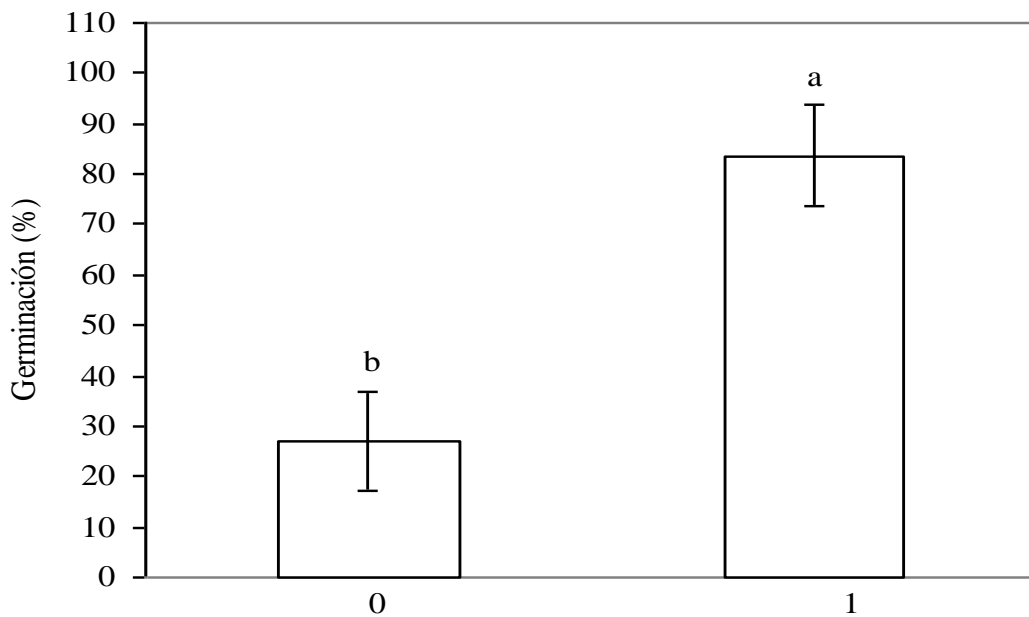


Figura 2.2. Pruebas de comparación de medias y diferencias mínimas significativas en semillas de *Lupinus leptophyllus* sometidas a tratamientos de escarificación mecánica 0 = Testigo, 1= tratamiento.

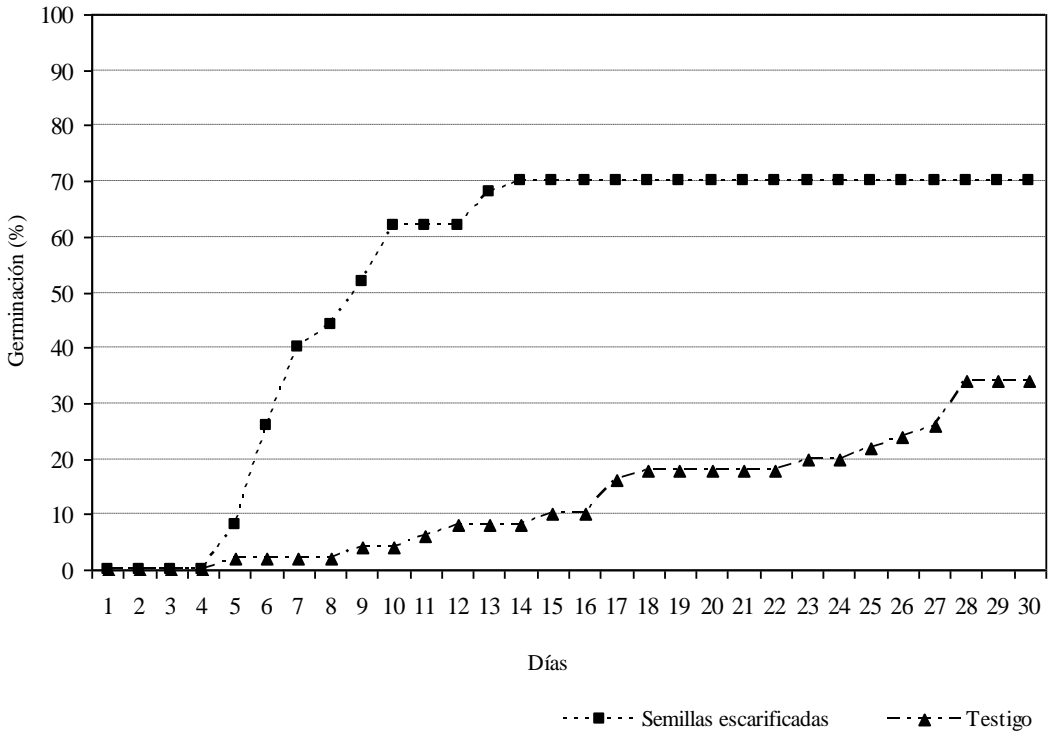


Figura 2.3. Germinación de semillas de *Lupinus montanus* con tratamiento de escarificación mecánica (ruptura de la testa con una navaja) y sin tratamiento a temperatura ambiente (n=6).

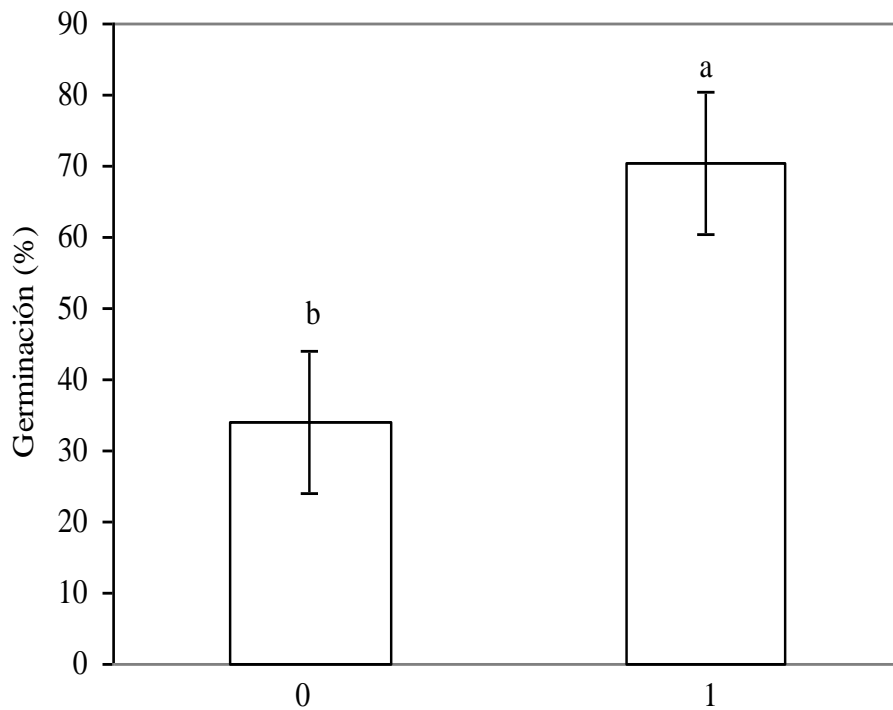


Figura 2.4. Pruebas de comparación de medias y diferencias mínimas significativas en semillas de *Lupinus montanus* sometidas a tratamientos de escarificación mecánica 0 = Testigo, 1= tratamiento.

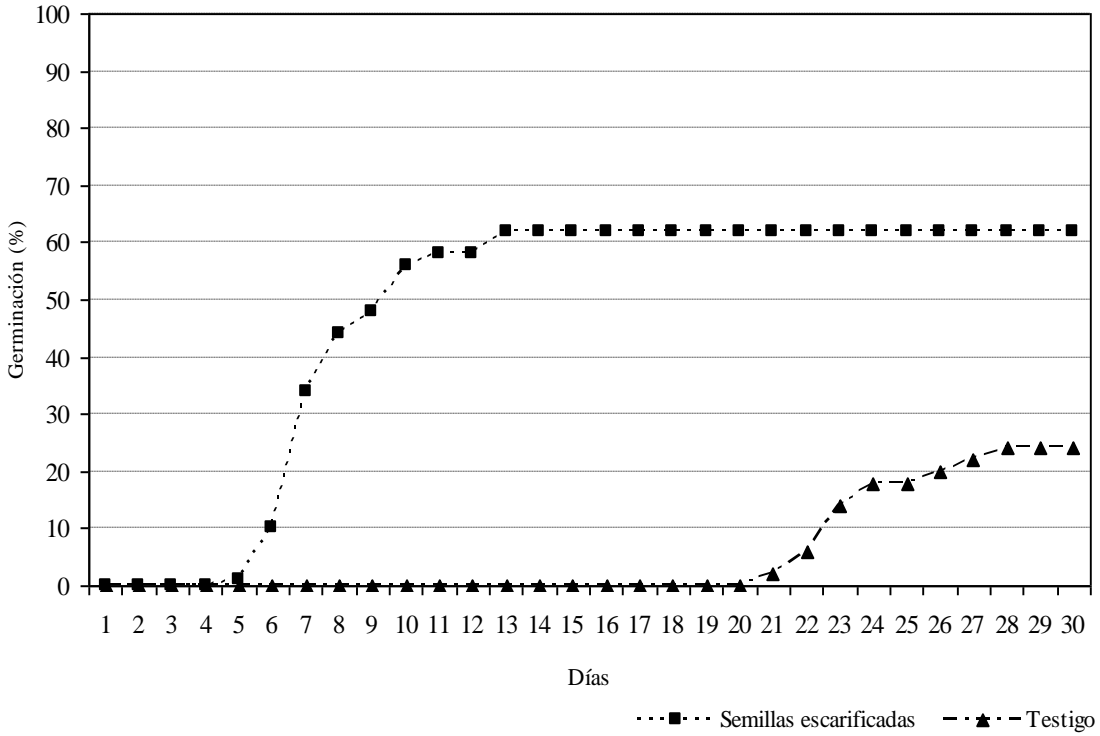


Figura 2.5. Germinación de semillas de *Lupinus versicolor* con tratamiento de escarificación mecánica (ruptura de la testa con una navaja) y sin tratamiento a temperatura ambiente (n=6).

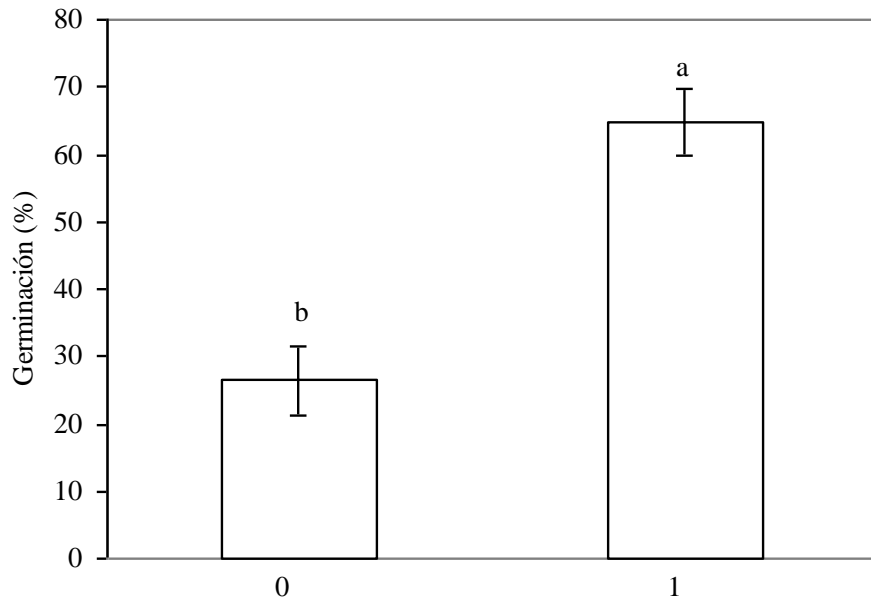


Figura 2.6. Pruebas de comparación de medias y diferencias mínimas significativas en semillas de *Lupinus versicolor* sometidas a tratamiento de escarificación mecánica 0 = Testigo, 1= tratamiento de escarificación.

Los resultados obtenidos muestran que la germinación y la eficiencia germinativa para *L. montanus*, *L. versicolor* y *L. leptophyllus*, se incrementan con la escarificación mecánica, en este sentido, con el tratamiento de escarificación se obtuvieron valores de 70% de germinación y 53.2% de eficiencia germinativa para *L. montanus*, 62% de germinación y 47.2% de eficiencia germinativa para *L. versicolor* y de 84 % de germinación y 63.7% de eficiencia germinativa para *L. leptophyllus*, en tanto que sin el tratamiento se obtuvieron valores de 34% de germinación y 26.2% de eficiencia germinativa para *L. montanus*, 24% de germinación y 18% de eficiencia germinativa para *L. versicolor* y de 60% de germinación y 45.7% de eficiencia germinativa para *L. leptophyllus*.

Los resultados obtenidos muestran que el tratamiento de escarificación mecánica en condiciones de invernadero, régimen de temperatura día/noche $\pm 22/32$ °C, incrementa la germinación, pero el tratamiento, funciono mejor en las semillas de *L. leptophyllus* (84 % de germinación), contra 70 y 62 % en semillas de *L. montanus* y *L. versicolor*, en tanto, que las semillas sin tratar tuvieron porcentajes de 48, 34 y 24 % de germinación, tendencias similares son reportadas por Kaye y Kuykendall (2001) quienes al aplicar tratamientos de escarificación mecánica a semillas de *L. sulphureus*, encontraron que es necesario aplicar escarificación mecánica y estratificación (4 °C por un periodo de 4 a 8 semanas), la mayor germinación fue de 95 % en semillas de una población y 55 % para semillas de otra.

2.3.2.2. Semillas de *L. leptophyllus*, *L. montanus* y de *L. versicolor*, sometidas a tratamientos de escarificación química

En las semillas de las tres especies de *Lupinus* sometidas a inmersión en ácido sulfúrico H₂ SO₄ al 98 % durante 1, 2 y 5 minutos, se obtuvieron los siguientes resultados.

El análisis de varianza mostró que para los tratamientos en H₂SO₄ existen diferencias altamente significativas ($p < 0.0001$) donde al menos uno de ellos es diferente, lo mismo que la prueba de comparación de medias y mínimas diferencias significativas (figura 2.7). Las semillas de *L. leptophyllus* al ser sometidas a la inmersión de H₂SO₄, respondieron positivamente a este tratamiento en todos los casos, pero acorde con la prueba de comparación de medias, fue el tratamiento con la inmersión durante 15 minutos el que dio los mejores resultados (78.3 % de

germinación), seguido de los tratamientos de 30 y 7 minutos con 51.6 y 50 % de semillas germinadas, respectivamente; en tanto que el tratamiento testigo obtuvo tan solo un 28.3 % de germinación. Todas las semillas alcanzaron su germinación máxima entre los días 27 y 29 casi al final del experimento (figuras 2.8 y 2.13).

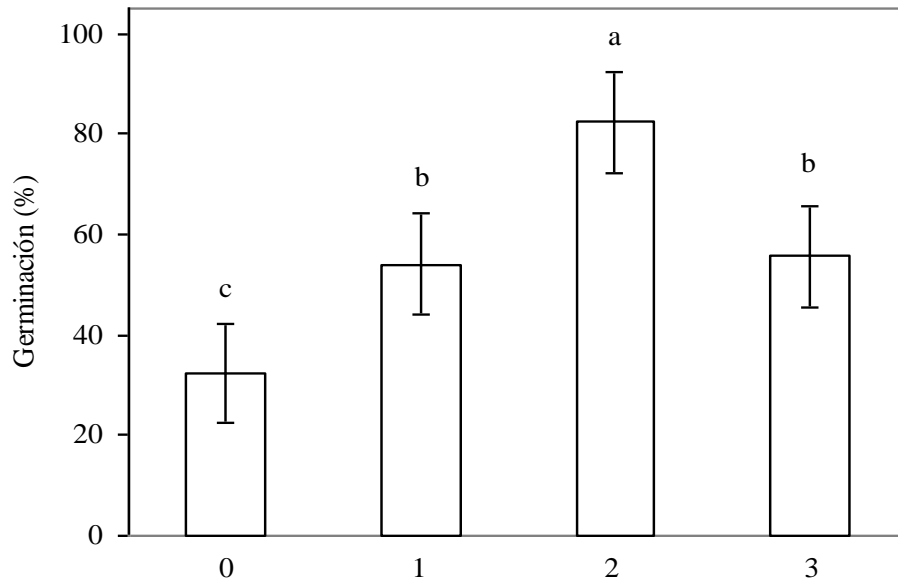


Figura 2.7. Pruebas de comparación de medias y diferencias mínimas significativas en semillas de *Lupinus leptophyllus* sometidas a tratamientos de escarificación química (H_2SO_4) a diferentes tiempos de exposición 0 = Testigo, 1 = exposición por 7', 2 = exposición por 15' y 3 = exposición por 30'.

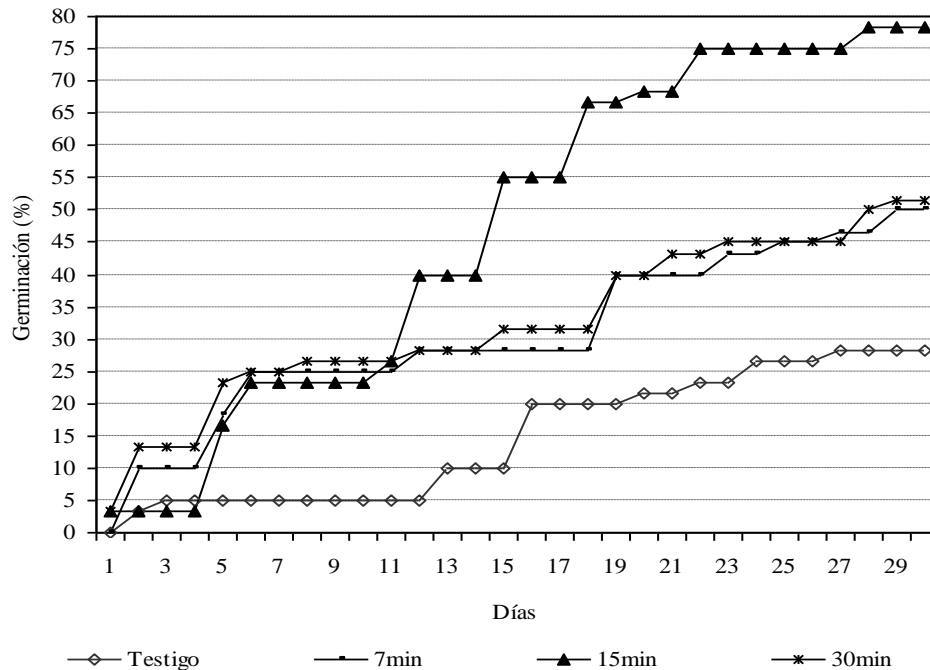


Figura 2.8. Germinación de semillas de *Lupinus leptophyllus* con tratamiento de escarificación química (H_2SO_4) a temperaturas controladas de 25 °C de día y 12 °C noche en tiempos de 12 por 12 horas (n=6).

El análisis de varianza mostró que para semillas de *L. montanus* los tratamientos en H₂SO₄ existen diferencias altamente significativas ($p < 0.0001$) donde al menos uno de ellos es diferente, lo mismo que la prueba de comparación de medias y mínimas diferencias significativas (figura 2.9). Las semillas al ser sometidas a la inmersión de H₂SO₄, respondieron favorablemente en todos los casos, pero en esta oportunidad y en base a las pruebas de comparación de medias, el tratamiento con la inmersión de 30 minutos dio los mejores resultados (98.3 % de germinación), seguido del tratamiento de 7 y 15 minutos que obtuvieron 85 y 60 % de semillas germinadas, contra un 28.3 % de germinación en el testigo. Todas las semillas alcanzaron su germinación máxima entre los días 26 y 29 casi al final del experimento en forma similar que *L. leptophyllus* (figuras 2.10 y 2.13).

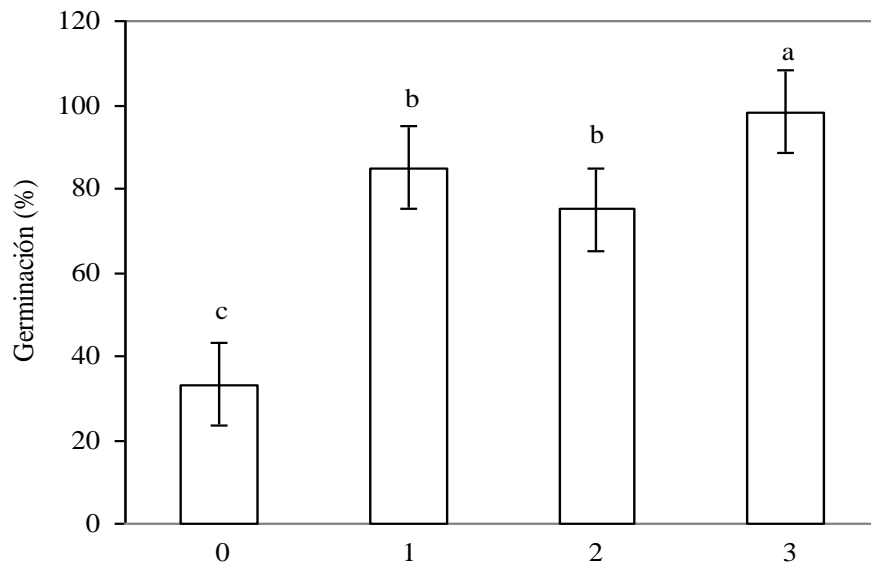


Figura 2.9. Pruebas de comparación de medias y diferencias mínimas significativas en semillas de *Lupinus montanus* sometidas a tratamientos de escarificación química (H₂SO₄) a diferentes tiempos de exposición 0 = Testigo, 1 = exposición por 7', 2 = exposición por 15' y 3 = exposición por 30'.

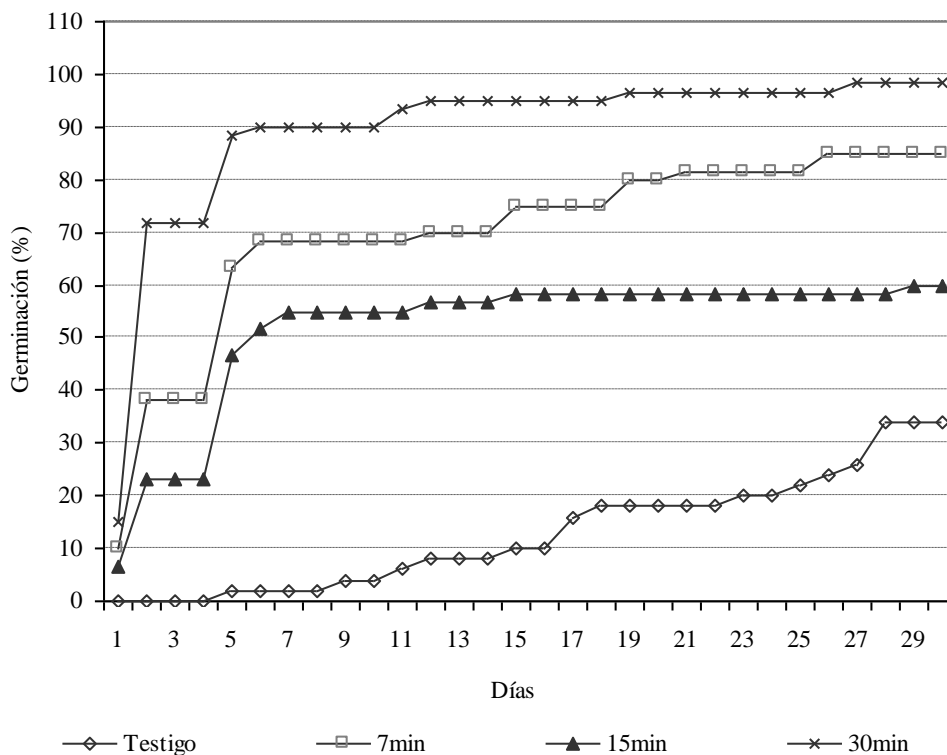


Figura 2.10. Germinación de semillas de *Lupinus montanus* con tratamiento de escarificación química (H₂SO₄) a temperaturas controladas de 25 °C de día y 12 °C noche en tiempos de 12 por 12 horas (n=6).

El análisis de varianza mostró que en las semillas de *L. versicolor*, para los tratamientos en H₂SO₄ existen diferencias altamente significativas ($p < 0.0001$) donde al menos uno de ellos es diferente, lo mismo que la prueba de comparación de medias y mínimas diferencias significativas (figura 2.11). Las semillas de *L. versicolor* al igual que *L. leptophyllus* y *L. montanus* al someterse a la inmersión de H₂SO₄, teniendo como base las pruebas de comparación de medias, respondieron favorablemente, siendo el tratamiento con la inmersión de 30 minutos el que dio los mejores resultados (68.3 % de germinación), seguido de los tratamientos de 7 y 15 minutos en los que la respuesta fue de 61.6 y 51.6 % de semillas germinadas, en tanto, que en el caso del tratamiento testigo se obtuvo 24 % de germinación. Todas las semillas alcanzaron su germinación máxima hasta el día 29 casi al final del experimento (figuras 2.12 y 2.13).

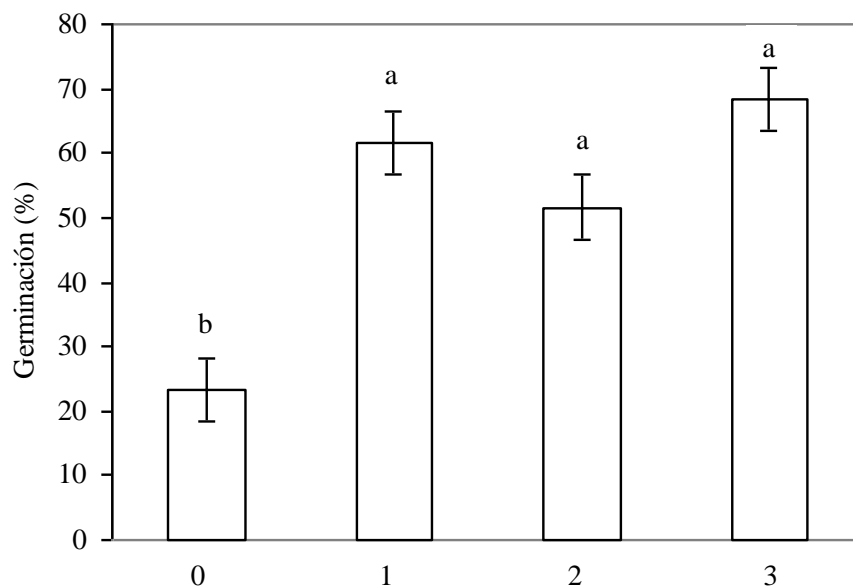


Figura 2.11. Pruebas de comparación de medias y diferencias mínimas significativas en semillas de *Lupinus versicolor* sometidas a tratamientos de escarificación química (H_2SO_4) a diferentes tiempos de exposición 0 = Testigo, 1 = exposición por 7', 2 = exposición por 15' y 3 = exposición por 30'.

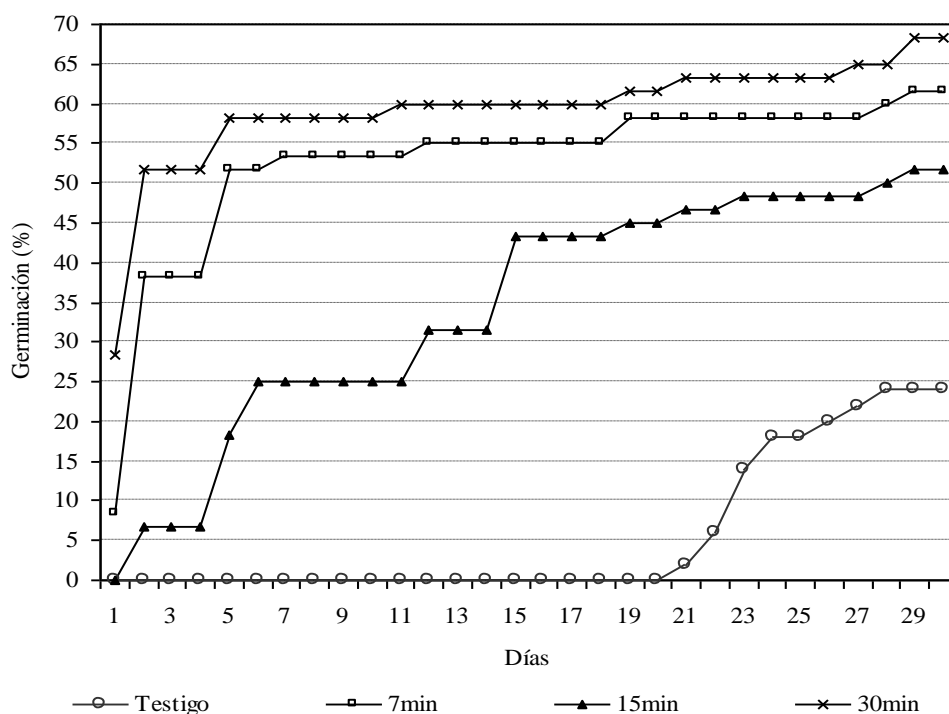


Figura 2.12. Germinación de semillas de *Lupinus versicolor* con tratamiento de escarificación química (H_2SO_4) a temperaturas controladas de 25 °C de día y 12 °C noche en tiempos de 12 por 12 horas (n=6).

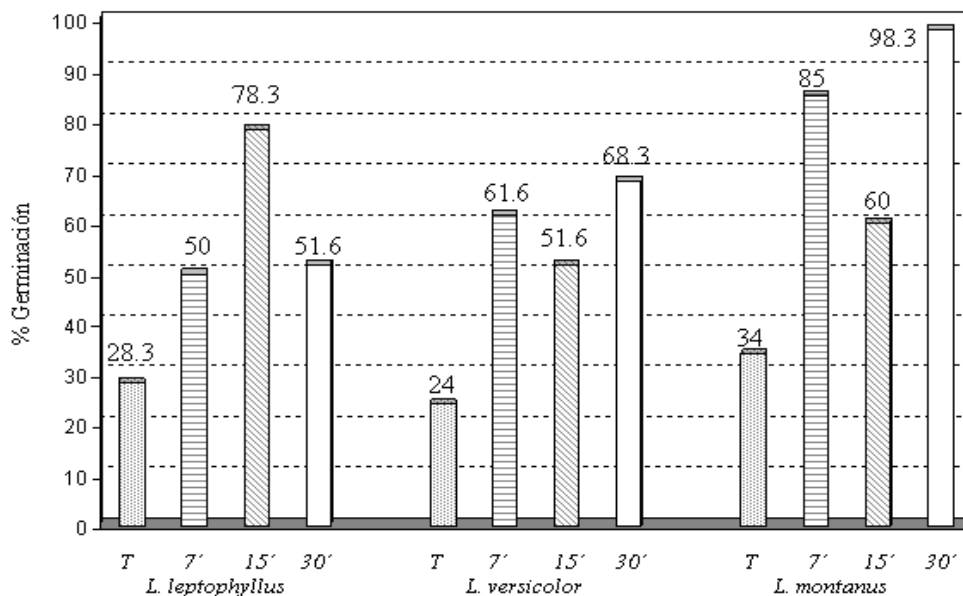


Figura 2.13. Comparativo del comportamiento en la germinación de semillas de *L. leptophyllus*, *L. montanus* y *L. versicolor* con tratamientos de escarificación química (H_2SO_4) y sus respectivos testigos, a temperaturas controladas de 25 °C de día y 12 °C noche en tiempos de 12 por 12 horas.

El tratamiento de escarificación química, en un régimen de temperatura día/noche 15/25 °C, también favorece la germinación en todos los casos, sin embargo, en esta oportunidad, la inmersión en ácido sulfúrico por 7 minutos y 30 minutos funcionaron mejor en *L. montanus* (85 y 98.3 % de semillas germinadas), mientras que *L. versicolor* obtuvo (61.6 y 68.3 %) y *L. leptophyllus* (50 y 51.6 %) para ambos tratamientos; en el tratamiento de inmersión durante 15 minutos, los resultados cambiaron, en esta ocasión, el mayor porcentaje de germinación fue para *L. leptophyllus* (78.3 % de germinación), mientras que *L. montanus* tuvo 60 % y *L. versicolor* 51.6 %; para las semillas sin tratamiento, los porcentajes de germinación para todas las especies fueron siempre menores que las semillas tratadas 34, 28.3 y 24 % de germinación para *L. montanus*, *L. leptophyllus* y *L. versicolor*, respectivamente.

Tendencias similares han sido reportadas por diversos autores para otras especies de *Lupinus*: Acosta-Percástegui y Rodríguez-Trejo (2005), reportan mayor porcentaje de germinación en *L. montanus*, bajo temperaturas de 20/15 °C, con escarificación química (ácido sulfúrico) durante 15 minutos, tanto con luz (100% de germinación) como sin luz (98% de germinación). MacKay *et al* (2001) reportan, como óptima la escarificación química con H_2SO_4 por 60 min de exposición, a

temperaturas día/noche de 18/24 °C para semillas de *L. arboreus*; Las semillas de *L. texensis* escarificadas con H₂SO₄ por 30-60 minutos mejoran la germinación (Davis *et al.*, 1991).

2.3.2.3. Semillas de *L. leptophyllus*, *L. montanus* y de *L. versicolor*, sometidas a tratamientos de calor.

El análisis de varianza mostró que para todos los tratamientos de calor en los diferentes tiempos de exposición, existen diferencias significativas ($p < 0.06$) entre tratamientos donde al menos uno de ellos es diferente, lo mismo que la prueba de comparación de medias y mínimas diferencias significativas (figura 2.14). Las semillas de *L. leptophyllus* sometidas a los tratamientos a 80 °C a uno, dos y cinco minutos de exposición presentaron resultados \leq al tratamiento testigo, sin embargo, en todos los demás tratamientos, de acuerdo con las pruebas de comparación de medias las semillas respondieron positivamente, fueron los tratamientos a 140 °C por dos minutos seguido del tratamiento a 110 °C por dos minutos en los que mejor resultados se obtuvieron (48.3 y 45 % de germinación), todas las semillas alcanzaron su germinación máxima entre los días 26 y 29 casi al final del experimento (figura 2.15).

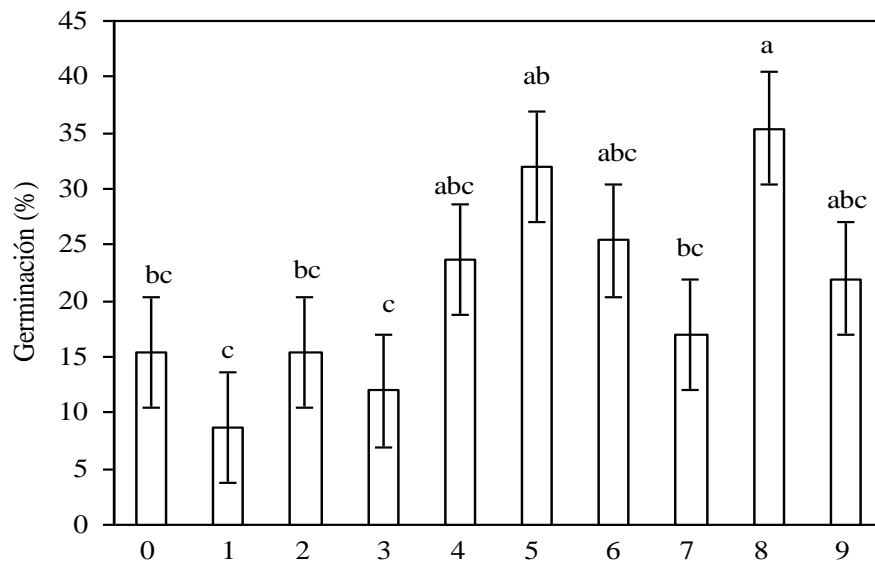


Figura 2.14. Pruebas de comparación de medias y diferencias mínimas significativas en semillas de *Lupinus leptophyllus* sometidas a tratamientos de escarificación por aplicación de calor, a diferentes tiempos de exposición **0** = Testigo, **1** = 80 °C-1', **2** = 80 °C-2', **3** = 80 °C-5', **4** = 110 °C-1', **5** = 110 °C-2', **6** = 110 °C-5', **7** = 140 °C-1', **8** = 140 °C-2', **9** = 140 °C-5'.

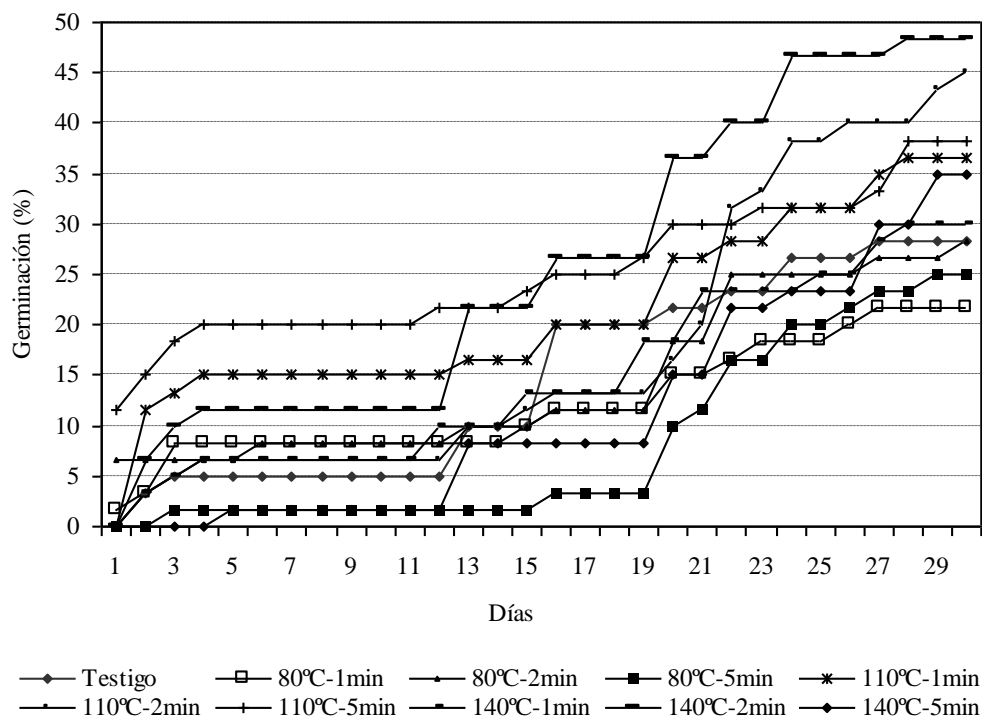


Figura 2.15. Germinación de semillas de *Lupinus leptophyllus* con diferentes tratamientos de calor y tiempos de exposición, a temperaturas controladas de 25 °C de día y 12 °C noche en tiempos de 12 por 12 hora (n=6).

En el caso de las semillas de *L. montanus*, el análisis de varianza mostró que para todos los tratamientos de calor en los diferentes tiempos de exposición, no existen diferencias significativas ($p < 0.05$), lo mismo que en la prueba de comparación de medias y mínimas diferencias significativas (figura 2.16). Pero de acuerdo con las pruebas de comparación de medias, únicamente el tratamiento a 110 °C durante un minuto de exposición, dio un resultado ligeramente superior al testigo (37% de germinación), todos los demás tratamientos presentaron resultados \leq al tratamiento testigo, además todas las semillas alcanzaron su germinación máxima entre los días 27 y 29 casi al final del experimento (figura 2.17).

El análisis de varianza mostró que para todos los tratamientos de calor en los diferentes tiempos de exposición, existen diferencias significativas ($p < 0.06$), lo mismo que la prueba de comparación de medias y mínimas diferencias significativas (figura 2.18). Las semillas de *L. versicolor* de acuerdo con las pruebas de comparación de medias, presentaron resultados más bajos para todos los tratamientos de calor que el tratamiento testigo, sin embargo todas las semillas alcanzaron su

germinación máxima entre los días 27 y 29 casi al final del experimento al igual que *L. leptophyllus* y *L. montanus* (figura 2.19).

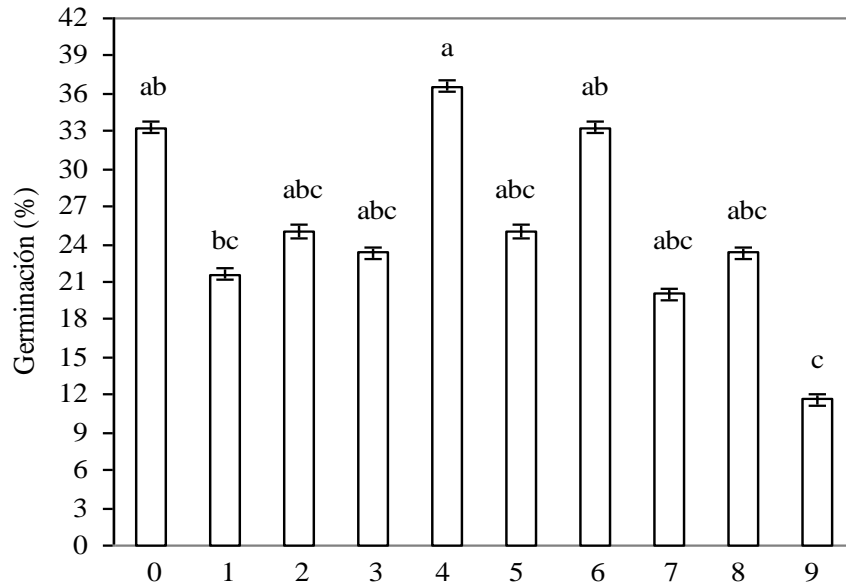


Figura 2.16. Pruebas de comparación de medias y diferencias mínimas significativas en semillas de *Lupinus montanus* sometidas a tratamientos de escarificación por aplicación de calor a diferentes tiempos de exposición 0 = Testigo, 1 = 80 °C-1', 2 = 80 °C-2', 3 = 80 °C-5', 4 = 110 °C-1', 5 = 110 °C-2', 6 = 110 °C-5', 7 = 140 °C-1', 8 = 140 °C-2', 9 = 140 °C-5'.

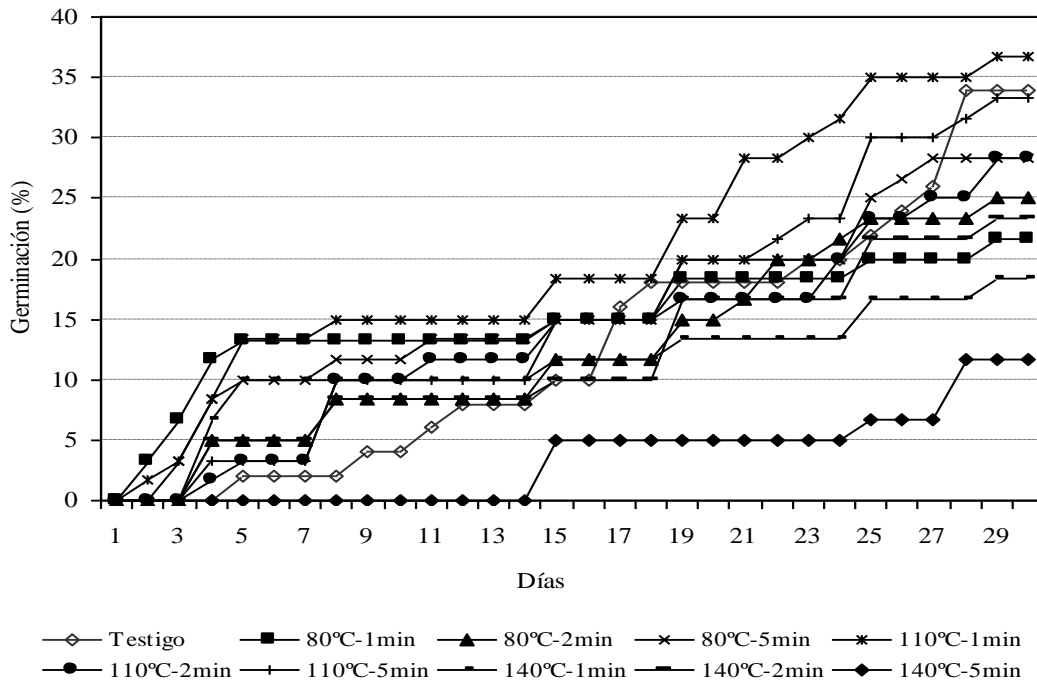


Figura 2.17. Germinación de semillas de *Lupinus montanus* con diferentes tratamientos de calor y tiempos de exposición, a temperaturas controladas de 25 °C de día y 12 °C noche en tiempos de 12 por 12 horas (n=6).

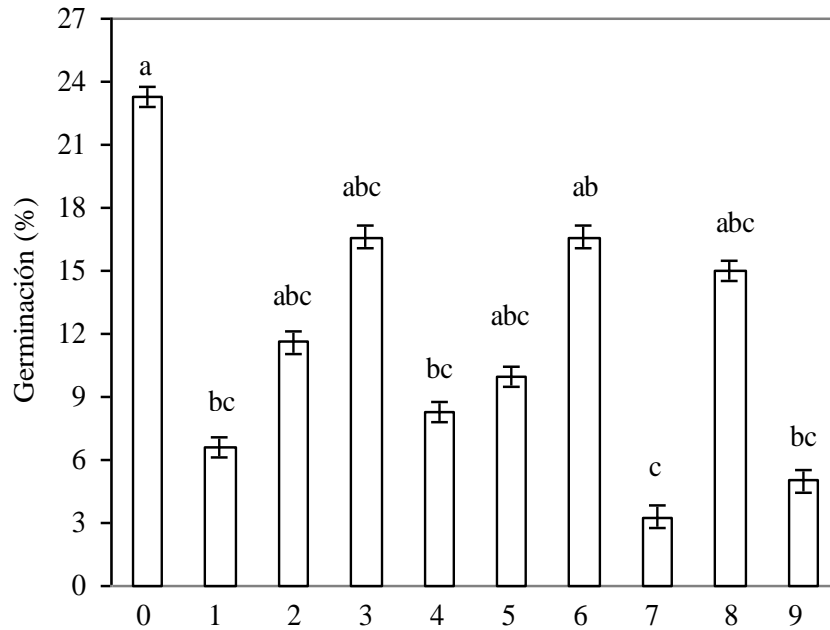


Figura 2.18. Pruebas de comparación de medias y diferencias mínimas significativas en semillas de *Lupinus versicolor* sometidas a tratamientos de escarificación por aplicación de calor a diferentes tiempos de exposición **0** = Testigo, **1** = 80 °C-1', **2** = 80 °C-2', **3** = 80 °C-5', **4** = 110 °C-1', **5** = 110 °C-2', **6** = 110 °C-5', **7** = 140 °C-1', **8** = 140 °C-2', **9** = 140 °C-5'.

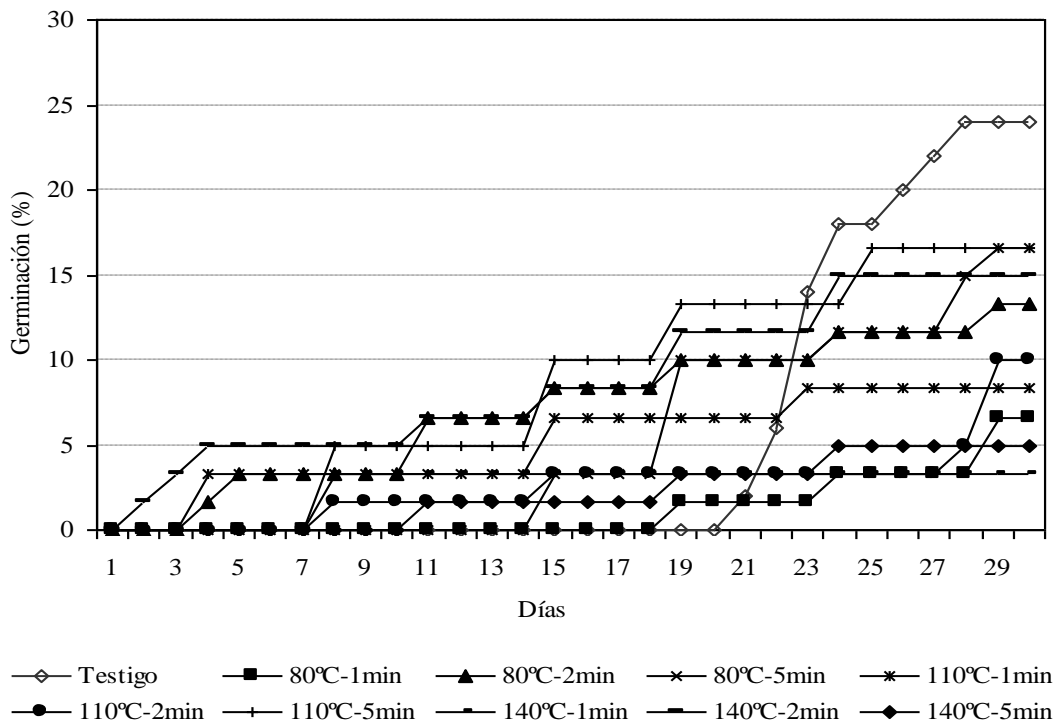


Figura 2.19. Germinación de semillas de *Lupinus versicolor* con diferentes tratamientos de calor y tiempos de exposición, a temperaturas controladas de 25 °C de día y 12 °C noche en tiempos de 12 por 12 horas (n=6).

Cuando se trataron las semillas a base de calor y diferentes tiempos de exposición, en un régimen de temperatura día/noche 15/25 °C, las semillas de *L. leptophyllus* a 80 °C expuestas a uno, dos y cinco minutos presentaron porcentajes de germinación \leq al tratamiento testigo (28.3 % de germinación), por lo que este tratamiento parece no ser suficiente para estimular la germinación, sin embargo, la germinación fue mayor en los demás tratamientos que en las semillas sin tratar para esta especie; las semillas de *L. montanus* expuestas a 110 °C durante un minuto, dio un resultado ligeramente superior al testigo (37 % de germinación) contra 34% en semillas sin tratar, las semillas para todos los demás tratamientos tuvieron porcentajes de germinación \leq al testigo; *L. versicolor*, fue la especie que no respondió bajo ningún tratamiento de calor, por lo que todo parece indicar que este tratamiento no es el adecuado, para inducir la germinación, para este caso en particular, ya que en todos los tratamientos, los porcentajes de germinación fueron menores que las semillas sin tratamiento.

Los tratamientos de calor están asociados con incendios forestales a diferente grado de ceniza, que puede afectar tanto la germinación como los procesos de desarrollo de plántulas (intensidad, partiendo de que los incendios forestales son uno de los factores que provocan más perturbaciones en los ecosistemas. Después del fuego, los ambientes abiertos son cubiertos por una capa de cenizas (Reyes y Casal, 2004; Rodriguez y Fulé, 2003; Meyer y Kitchen, 1994; Meyer *et al.*, 1995).

2.4. Conclusiones

Los tratamientos de escarificación mecánica y química para semillas de *Lupinus leptophyllus*, *Lupinus montanus* germinación de semillas de las tres especies estudiadas; el tratamiento de escarificación a base de calor y *Lupinus versicolor* en general incrementaron los porcentajes de germinación en relación a las semillas sin tratar, por lo tanto, los tratamientos evaluados, son adecuados para incrementar la, es eficiente a temperaturas superiores a 110 °C para *L. leptophyllus*, no así para *L. montanus* y *L. versicolor*.

2.5. Literatura citada

Acosta-Percástegui, J. and D. A. Rodríguez-Trejo 2005. Factors affecting germination and pregerminative treatments of *Lupinus montanus* seeds. *Interciencia* 30: 576-579.

Angevine, W. W. and B. F. Chabot 1979. Seed germination syndromes in higher plants pp 188-206 In: Solbrig, O. T., Jain, S., Johnson, G.B. and Raven, P.H. (eds) *Topics in plant population biology*. Columbia University Press. New York, U.S.

Baskin, C. C. and J. M. Baskin 1998. *Seeds. Ecology. Biogeography and evolution of dormancy and germination*. Academic Press. San Diego 666 p.

Bramlett, D. L., W. E. Belcher Jr., L. G. Debarr, D. G. Hertel, P. R. Karrfalt, W. C. Lantz, T. Miller, D. K. Ware and O. H. Yates III 1977. *Cone Analysis of Southern Pines*. a. Guidebook. USDA Forest Service. General technical Report 13 Southeastern Forest Experiment Station, Asheville, North Carolina and Southeastern Area, State and Private Forestry Atlanta Georgia. 18 p.

Bewley, J. D. 2003. Seeds of hope: seeds of conflict pp 1-10 In: Nicolas G., Bradford K. J., Come D., Curie M. y Pritchard, H.W. (eds) *The biology of seeds: recent research advances* CABI publishing. Wallingford. UK.

Castro, J. y T. Romero-García 2003. Tratamientos promotores de la germinación en tres especies autóctonas del matorral del Sureste ibérico. *Monogr. Fl. Veg. Béticas* 13: 111-116.

Contreras, E. V. y R. J. Vivas 1995. Comportamiento del porcentaje de germinación de semillas de *Leucaena leucocephala* ecotipo San Cristóbal porte bajo, sometidas a dos formas de almacenamiento. *Zootecnia Tropical* 13: 105-112.

Corral, R., J. M. Pita and F. Pérez García 1990. Some aspects of seed germination in four species of *Cistus* L. *Seed Science Technology* 18: 321-325.

Cruz, M. S. and M. Takaki 1983. Dormancy and germination of seed of *Cloris urthonothon*. *Seed Science Technology* 11: 323-329.

Davidson, W. D. 1993. The effects of herbivory and granivory in terrestrial plant succession. *Oikos* 68: 25-35.

Davis, T. D., S. W. George, A. Upadhaya and J. M. Parsons 1991. Improvement of seedling emergence of *Lupinus texensis* following seed scarification treatments. *J. Environ. Horticulture* 9:17-21.

Dehgan, B., G. Jeffrey, S. Norcini, M. Kabat and H. E. Pérez 2003. Effect of Seed Scarification and Gibberellic Acid Treatment on Seedling Emergence of Sky-Blue Lupine (*Lupinus diffusus*). *Journal of Environmental Horticulture* 21:64-67

- Díaz, Y., J. Viera y E. Escobar 1994.** Efecto de diferentes métodos de escarificación sobre la germinación de semillas de *Pachecoa venezuelensis* Burkart. *Agronomía Tropical* 45: 561-570.
- Faria, J., L. García-Aguilar y B. González 1996.** Nota técnica. Métodos de escarificación de cuatro leguminosas forrajeras tropicales. *Revista facultad de Agronomía (LUZ)* 13: 573-579.
- Gill, D. S. and P. L. Marks 1991.** Tree and shrub seedling colonization of old fields in central New York. *Ecology. Monographic* 61:183-205.
- Hosokawa, J., D. Wick and T. Luna 2001** Propagation protocol for production of container *Lupinus sericeus* Push. plants (172 ml containers); Glacier Natl. Park, West Glacier, MT. In: Native Plants Network. <http://www.nativeplantnetwork.org>. Moscow, ID: Univ. of Idaho, College of Natural Resources. For. Res. Nursery.
- Henríquez, 2004.** Efecto de la fragmentación del hábitat sobre la calidad de las semillas en *Lapageria rosea*. *Revista Chilena de Historia Natural* 77: 177-184.
- Jurado, E. and J. Flores 2005.** Is seed dormancy under environmental control or bound to plant traits. *Journal of Vegetation Science* 16: 559-564.
- Jurado, E. and A. T. Moles 2003.** Germination of ferment strategies pp 381-388 In: Nicolas G., Bradford K. J., Come D., Curie M. y H. W. Pritchard (eds) *The biology of seeds: recent research advances*.
- Kaye, T. N. and K. Kuykendall 2001.** Effects of scarification, cold stratification on germination of *Lupinus sulphureus* ssp. *kincaidii*. *Seed Science Technology* 29: 663-668.
- Lamprey, H. F. 1967.** Notes on the dispersal and germination of some tree seeds through the agency of mammals and birds. *East African Wildlife Journal* 5: 179-180.
- MacKay, W.A., T. D. Davis and D. Sankhla 2001.** Influence of scarification and temperature on seed germination of *Lupinus arboreus*. *Seed Science Technology* 29: 543-548.
- Mackay, W. A., T. D. Davis, D. Ankhla and D. E. Riemenschneider 1996.** Factors influencing seed germination of *Lupinus perennis*. *J. Environ. Hort* 14:167-169.
- Mackay, W. A., T. D. Davis and D. Sankhla 1995.** Influence of scarification and temperature treatments on seed germination of *Lupinus havardii*. *Seed Science Technology* 23:815-821.
- Manson, H. R. and E. W. Stiles 1998.** Links between microhábitat preferences and seed predation by small mammals in old fields. *Oikos* 82:37-50.
- Mavraganis, K. and C. G. Eckert 2001.** Effects of population size and isolation on reproductive output in *Aquilegia canadensis* (Ranunculaceae). *Oikos* 95: 300-310.

- Meyer, S. E., G. S. Kitchen and L. S. Carlson 1995.** Seed germination timing patterns in intermountain Penstemon (Scrophulariaceae). *American Journal of Botany* 82: 377-389.
- Meyer, S. E. and G. S. Kitchen 1994.** Life history variation in blue flax (*Linum perenne*: Linaceae): Seed germination phenology. *American Journal of Botany* 81: 528-535.
- Moles, A. and M. Westoby 2004.** What do seedlings die from and what are the implications for evolution of seed size. *Oikos* 106: 193-199.
- Morales, V. G. y F. M. Camacho 1985.** Formato y recomendaciones para evaluar germinación. Tercera Reunión Nacional sobre Plantaciones Forestales. INIF/SARH. Publicación Especial 48: 123-137.
- Miller, M. F. 1995.** *Acacia* seed survival, seed germination and seedling growth following pod consumption by large herbivores and seed chewing rodents. *African J. Ecol* 33: 194-210.
- Mittelbach, G. G. and K. L. Gross 1984.** Experimental studies of seed predation in old fields. *Oecologia* 65: 7-13.
- Nichols, G. E. 1934.** The influence of exposure to winter temperatures upon seed germination in various native American plants. *Ecology* 15: 364-373.
- Ostfeld, R. S. and C. D. Canham 1993.** Effects of meadow vole population density on tree seedling survival in old fields. *Ecology* 74:1792-1801.
- Ostfeld, R. S., R. H. Manson and C. D. Canham 1997.** Effects of rodents on tree invasion of old fields. *Ecology* 78:1531-1542.
- Perez-Garcia, F., J. M. Iriondo, M. E. González-Benito, L. F. Carnes, J. Tapia, C. Prieto, R. Plaza and C. Perez 1995.** Germination studies in endemic plant species of the Iberian Peninsula. *Israel Journal of Plant Sciences* 43: 239-247.
- Pietrosemoli, S. y J. Mendiri 1997.** Respuesta a la escarificación de semillas de *Clitoria ternuata* L. *Arch. Latinoam. Prod. Anim* 5: 28-29.
- Ramsey, Y. M. and G. Vaughton 1996.** Inbreeding depression and pollinator availability in a partially self-fertile perennial herb *Blandfordia grandiflora* (Liliaceae). *Oikos* 76: 465-474.
- Razz, R. y T. Clavero 1996.** Métodos de escarificación en semillas de *Humboldtiella ferruginea* y *Leucaena leucocephala*. *Rev. Fac. Agron (LUZ)* 13: 73-77.
- Rodríguez, D. A. and P. Z. Fulé 2003.** Fire ecology of Mexican pines and a fire management proposal. *Internat. Journal Wildland Fire* 12: 23-37.

Routley, M. B., K. Mavraganis and C.G. Eckert 1999. Effect of population size on the mating system in a self-compatible, autogamous plant, *Aquilegia canadensis* (Ranunculaceae). *Heredity* 82: 518-528.

Reyes, O. and M. Casal 2004. Effects of forest fire ash on germination and early growth of four *Pinus* Species. *Plant Ecology* 175: 81-89.

Sanabria, D., R. Silva-Acuña, M. Oliveros y Manrique 2004. Germinación de semillas de las leguminosas arbustivas forrajeras *Cratylia argentea* y *Cassia moschata* sometidas a inmersión en ácido sulfúrico. *Bioagro* 16: 1-5.

Sánchez-Paz, Y. y M. Ramírez-Villalobos 2006. Tratamientos pregerminativos en semillas de *Leucaena leucocephala* (Lam.) y *Prosopis juliflora* (Sw). . *Rev. Fac. Agron (LUZ)* 25: 22-26.

Silvertown, J. and D. Charlesworth 2001. *Plant population biology*. Blackwell Science, Oxford, United Kingdom. 347 pp.

Thompson, K., R. M. Ceriari, J. P. Bakker and R. M. Bekker 2003. Are seed dormancy and persistence In: soil related *Seed Sciences Res* 13: 97-100.

Tomer, R. and K. Singh 1993. Hard seed studies in rice bean (*Vigna umbelata*). *Seed Science and Technology* 21: 3679-3683.

CAPITULO III

INFLUENCIA DEL GÉNERO *Lupinus* EN LA FERTILIDAD DE SUELOS Y EN EL CONTENIDO NUTRICIONAL DE ESPECIES FORESTALES

3.1. Introducción

Los suelos volcánicos endurecidos, corresponden a depósitos consolidados de cenizas volcánicas, que son mejor conocidos como tepetates. Desde antes de la llegada de los españoles a México, se ha intentado la incorporación de estos suelos a la agricultura, pero uno de los principales problemas para ello, ha sido su grado de fertilidad relativamente baja, principalmente en nitrógeno y fósforo (Polile *et al.*, 2008; Rodríguez *et al.*, 2003). En este estudio, se presentan resultados sobre la capacidad de *L. leptophyllus* y de *L. montanus* para movilizar nitrógeno, fósforo y potasio bajo condiciones de invernadero.

Las secreciones de las raíces contribuyen a la formación de un mecanismo importante de adaptación al consumo de fósforo, por que la planta puede cambiar su microambiente y afectar la disponibilidad de fósforo en la rizosfera. Las diferencias en absorción de P por las diferentes especies vegetales pueden también estar relacionadas con la capacidad de la planta para modificar el pH de la rizosfera, por medio de diferentes mecanismos como la liberación de protones, que la acidifican (Gardner y Parbery, 1983; Römheld y Marschner, 1986; Marschner *et al.*, 1987; Zoysa *et al.*, 1998).

Las transformaciones de los nutrientes entre formas orgánicas e inorgánicas están estrechamente relacionadas, dado que las formas inorgánicas son una fuente para microorganismos y plantas (Boschetti *et al.*, 2001). La existencia de alteraciones en el metabolismo del carbono en raíces proteoideas, explican la cantidad de ácidos exudados por plantas sometidas a deficiencias de fósforo, en ellas una alta proporción del carbono exudado se obtiene por fijación no fotosintética, y esta fijación está asociada con un aumento en la actividad de la enzima fosfoenolpiruvato carboxilasa (Johnson *et al.*, 1994).

El P orgánico está compuesto por varias fracciones que varían desde las fácilmente utilizables por la planta hasta las más resistentes a la mineralización. Puede representar desde un 15 al 80 % del contenido total de P en el suelo, siendo normal encontrar valores entre el 30 y 50 % en muchos

suelos. Cuando se trata de suelos pobres en P, la mineralización de la fracción orgánica, es importante en el reciclado ya que libera fósforo inorgánico a la solución, contribuyendo a mantener niveles adecuados disponibles para las plantas.

Algunos investigadores reportan que la cantidad de P mineralizado en suelos de regiones templadas puede alcanzar valores entre 5 a 20 kg/ha/año, mientras que en los suelos tropicales puede variar desde 67 a 157 kg de P/ha/año. Esto remarca la importancia que puede tener la fracción orgánica del fósforo como fuente disponible para las plantas y lo variable de su rol, en función de las diferentes condiciones de suelo, clima y prácticas de cultivo (Guo *et al.*, 2000).

Las plantas con mayor capacidad para absorber nutrientes catiónicos, como el Ca, pueden acidificar la rizosfera liberando el P disponible (Bekelele *et al.*, 1983). La producción de ácidos orgánicos de bajo peso molecular, exudados por la raíz, es otro mecanismo de acidificación de la rizosfera (Li y Masumoto, 2002). *L. montanus* y algunas otras especies del género, se utilizan en América del Sur y en Guatemala, para incrementar la fertilidad y como agentes mejoradores de los suelos en plantaciones forestales por su capacidad para la fijación de nitrógeno (Caicedo y Peralta, 2001; Mora, 1996; Qifu *et al.*, 1998).

Las especies de *Lupinus* están ampliamente distribuidas en todo el mundo, en el caso particular de México se han señalado cifras cercanas a 110 especies en altitudes desde el nivel del mar hasta los 4000 msnm, distribuidas principalmente en el Eje Neovolcánico (Peñalosa, 1996 citado por Barrientos, *et al.*, 2002). En el valle de México se han reportado 22 especies y al menos dos variedades (Calderón y Rzedowski, 2005). Las leguminosas, familia botánica a la cual pertenecen los lupinos, cumplen una importante función ecológica al brindar condiciones favorables para el desarrollo de organismos en el suelo, mejorando sus propiedades físicas y químicas.

Una de las especies con este mecanismo más estudiadas es el lupino blanco (*L. albus* L.), el cual está adaptado a suelos ácidos, andosoles, derivados de cenizas volcánicas y ha mostrado un buen crecimiento en suelos deficientes en P disponible, dejándolo disponible para su absorción por las plantas (Gardner *et al.*, 1982; Dinkelaker *et al.*, 1989). *L. montanus* y algunas otras especies del género, se utilizan en América del Sur y en Guatemala, para incrementar la fertilidad y como agentes mejoradores de los suelos en plantaciones forestales por su capacidad para la fijación de

nitrógeno (Caicedo y Peralta, 2001). El lupino blanco (*L. albus* L.) está adaptado a suelos ácidos, y ha mostrado un buen crecimiento en suelos deficientes en fósforo disponible (Gardner y Boundy, 1983). Esto se atribuye a la capacidad de la planta para exudar ácidos orgánicos, entre ellos citrato a través de sus raíces proteoideas (Marschner *et al.*, 1987; Wink, 1994), cuya presencia y abundancia se correlaciona con la concentración de P en el suelo (Gardner *et al.*, 1982). En el suelo, este ácido orgánico favorece la disponibilidad del fósforo retenido en las fracciones lábiles (Gardner y Parbery, 1983) y no lábiles (Braun y Helmke, 1995), dejándolo disponible para su absorción por la planta.

Pese a que *L. albus* L. esta adaptado a suelos ácidos, también puede crecer en suelos ligeramente básicos, Dinkelaker *et al* (1989) ha encontrado que esta especie, creciendo en un suelo calcáreo y deficiente en P, tiene la capacidad para reducir el pH de la rizosfera de 7.5 a 4.8 y que la cantidad de citrato liberado por las plantas es de 1 g por planta, que representa alrededor del 23 % del peso seco. Por otra parte, evaluaciones a base de roca fosfórica en Carolina del Norte demostraron que *L. albus* L. y *L. angustifolius* L. pueden disolver más del 70 % de roca alrededor de las raíces (Hinsinger y Gilkes, 1995).

Las secreciones de las raíces contribuyen a la formación de un mecanismo importante de adaptación al consumo de fósforo, por que la planta puede cambiar su microambiente y afectar la disponibilidad de fósforo en la rizosfera. Las diferencias en absorción de P por las diferentes especies vegetales pueden también estar relacionadas con la capacidad de la planta para modificar el pH de la rizosfera, por medio de diferentes mecanismos como la liberación de protones, que la acidifican. Las raíces de plantas vasculares también juegan un papel importante en el ecosistema, ya que contribuyen a la formación de un mecanismo importante de adaptación al consumo de fósforo, porque la planta puede cambiar su microambiente y afectar su disponibilidad en la rizosfera. (Gardner y Parbery, 1983; Römheld y Marschner, 1986; Zoysa *et al.*, 1998).

Alrededor del 95% de las especies de plantas terrestres conocidas establecen una simbiosis. A nivel radical y de forma natural, con hongos en el suelo, simbiosis es conocida como micorriza; aunque existen diferentes tipos de micorrizas, las de mayor importancia para especies forestales son las ectomicorrizas (Smith y Read, 1997; Pérez-Moreno y Read, 2004). La presencia de

ectomicorrizas (EM) es indispensable para el crecimiento normal de las especies de Pináceas (Harley y Smith, 1983).

Desde el punto de vista ecológico las ectomicorrizas mejoran la capacidad de la planta para adquirir nutrientes y agua del suelo, además de darle resistencia y protección contra algunos patógenos (Egerton-Warburton y Griffen, 1995; Van Der Hauden y Sanders, 2002; Whipps, 2004). La asociación micorrízica facilita la absorción de todos los nutrientes minerales, principalmente los de baja movilidad en el suelo como P, Cu y Zn. Estos nutrientes son fuertemente retenidos por las arcillas, por lo que son insolubles para las plantas, pero los hongos son capaces de liberar estos nutrimentos por medio de la acción de fosfatasas ácidas (Jaen, 1992), además estimula la eficiencia fotosintética (Roldan-Fajardo y Barea, 1987). En observaciones de campo, se ha encontrado que algunos productores, utilizan empíricamente especies de *Lupinus* en la producción de pinos de navidad, ya que las plantas asociadas a *Lupinus*, crecen más vigorosas y alcanzan en menos tiempo tallas comerciales.

En este estudio, se analiza como *L. montanus* y *L. leptophyllus* capturan carbono y permiten que nitrógeno, fósforo y potasio pasen a formas disponibles, en un suelo andosol y como afectan la calidad de plantas de *A. religiosa* y de *P. hartwegii* bajo condiciones de invernadero y su importancia en la sobrevivencia en campo de plantas de *A. religiosa* y de *P. hartwegii*, por efecto nodriza de *L. montanus* en condiciones naturales.

3.2. Materiales y métodos

Las plantas de *A. religiosa* y *P. hartwegii*, fueron obtenidas por donación a través de Probosque en el mes de Enero del 2007 y las de *L. versicolor*, fueron colectadas en el mes de Noviembre del 2006 de un bosque natural en Sierra Nevada.

Se realizaron tres experimentos: dos en invernadero y uno en campo. El primero y el segundo se iniciaron en el mes de febrero para evaluar la capacidad de *L. montanus* y de *L. leptophyllus* para fijar carbono y hacer disponibles nitrógeno, fósforo y potasio en el suelo, así como su efecto potencial para modificar las características físicas y químicas de estos suelos, bajo condiciones de invernadero. En el segundo experimento, también en invernadero, se probó el efecto de la asociación de *L. versicolor* en la calidad de planta de *A. religiosa* y *P. hartwegii*. En el tercer experimento, realizado en condiciones naturales en campo, se asoció a *L. montanus* con plántulas de *A. religiosa* y *P. hartwegii* obtenidas a partir de semillas.

Para el primer experimento se colectó un suelo andosol en áreas de cultivo. Se montó un experimento en invernadero utilizando tubos de PVC de 6 pulgadas de diámetro y 40 centímetros de alto, a efecto de evaluar la capacidad de *L. montanus* y de *L. leptophyllus* para fijar carbono y hacer disponibles nitrógeno, fósforo y potasio, así como su efecto potencial para modificar las características físicas y químicas de estos suelos, bajo condiciones de invernadero. Se monitorearon las características del suelo al inicio del experimento, a 80, 120 y 160 días tomando una muestra de 200 g, con una barrena, insertándola con una inclinación de 90 grados hacia la zona de la rizosfera de *L. montanus*. Las muestras de suelo, fueron secadas a la sombra y luego se tamizaron, haciéndolas pasar por una malla de 2 mm de diámetro, seguidamente la muestra se homogeneizó y se envió al laboratorio para analizar las características del suelo y evaluar el efecto de las asociaciones.

Para el segundo experimento se colectaron 546 Kg de suelo en un bosque de *Abies religiosa*, mismo que fue tamizado y secado al sol, tomándose una muestra compuesta que se envió al laboratorio para el análisis de las características fisicoquímicas del suelo. El experimento consistió en 78 macetas de 7 Kg de capacidad cada una en un arreglo aleatorio con 4 tratamientos y 12 repeticiones por tratamiento. Las semillas tanto de *Abies* como de *Pinus* se sembraron el 24 de Febrero del 2007. Las de *A. religiosa* sin ningún tratamiento, fueron sembradas directamente en

las macetas, considerando que las plántulas son muy delicadas y pueden ser sensibles al trasplante; resisten el trasplante, las de *P. hartwegii*, se trataron previamente con agua oxigenada durante seis horas, para aumentar el porcentaje de germinación y reducir la incidencia de patógenos, posteriormente fueron lavadas, dejándose secar, para sembrarlas directamente en las macetas, en tanto que las semillas de *Lupinus versicolor*, se sembraron sin ningún tratamiento para asociarlas con *A. religiosa* y *P. hartwegii*. Se colocaron a germinar el 16 de Abril del 2007 en charolas de germinación y una vez que presentaban 2 hojas verdaderas y a los 20 días de edad se trasplantaron a las macetas que contenían plantas de 60 días de *A. religiosa* y *P. hartwegii*, respectivamente.

Se evaluó el incremento en altura y diámetro en las plantas de *A. religiosa*, *P. hartwegii*, así como la biomasa en peso fresco y peso seco, a los 9 meses de edad, para determinar si *L. versicolor* ayudó al crecimiento de *A. religiosa* y *P. hartwegii* bajo condiciones específicas de invernadero. Las plantas fueron secadas en una estufa a 70 °C, Para determinar el rendimiento de la materia seca de raíces se hizo pasar el suelo de cada unidad experimental por un tamiz de 2 mm, con el propósito de obtener la mayor cantidad de raíces. Éstas se lavaron con agua destilada y se colocaron en bolsas de papel previamente roturadas, para posteriormente secarse en estufa a 65 °C hasta alcanzar peso constante, a efecto de determinar el peso seco en una balanza analítica (Jones y Steyn, 1973). Posteriormente se tomó una muestra vegetal de cada tratamiento y se envió al laboratorio de nutrición del programa de Edafología del CP para determinar su contenido nutrimental.

En tanto que para el tercer experimento las semillas de *A. religiosa* y *P. hartwegii* fueron tratadas con H₂O₂ durante seis horas previo a su siembra, para incrementar el porcentaje de germinación y la posible presencia de patógenos, posteriormente se lavaron con agua destilada para eliminar residuos, se sembraron 90 semillas en tres sitios representativos de las condiciones generales en la Sierra Nevada, seleccionados en base a gradiente altitudinal y se realizó la siembra a tres distancias (10, 40 y 100 cm) de plantas de *L. montanus*, para evaluar, si la presencia de *L. montanus* en función de la distancia, tenía algún efecto en la sobrevivencia de las plántulas de *A. religiosa* y *P. hartwegii*. La siembra se efectuó directamente en campo a una profundidad de dos mm. Las evaluaciones se hicieron a los dos y a los seis meses posteriores a la siembra.

El diseño experimental que se utilizó fue de bloques completamente al azar con cuatro repeticiones y el análisis estadístico se llevo a cabo con el programa Statistica (Stat Sof, versión 2003). El modelo utilizado fue el siguiente:

$$Y_{ijk} = \mu + \alpha_i + \beta_j + \epsilon_{ijk}$$

Donde:

μ = Media general

α_i = Efecto del i-ésimo tratamiento (con efectos fijos)

β_j = Efecto del i-ésimo bloque (con efectos aleatorios)

ϵ_{ijk} = Error experimental

3.3. Resultados y discusión

3.3.1. Efecto de *L. montanus* y *L. leptophyllus* en la fijación de carbono y en la disponibilidad de nitrógeno, fósforo y potasio en el suelo

Las dos especies de *Lupinus* evaluadas en este estudio, presentaron potencial para liberar nutrientes esenciales del suelo a formas disponibles, para ellas mismas o para otras especies que pudiesen eventualmente crecer asociadas a ellas, las evaluaciones se realizaron entre los meses de Abril a Julio, cuando las plantas se encontraban en pleno desarrollo.

En ese sentido puede observarse como ambas especies fijan carbono atmosférico con base en la materia orgánica incorporada al suelo, en 1.37 % *L. montanus* y 1.19 % *L. leptophyllus* como máximo a los 120 días de edad a partir de la emergencia de las plántulas, siendo *L. montanus* ligeramente mas eficiente. Después de esos días ya no son eficientes e incluso estos porcentajes de carbono en el suelo disminuyen considerablemente, esto se puede explicar de acuerdo con Johnson *et al* (1994) por la existencia de alteraciones en el metabolismo del carbono en las raíces de estas especies, que explican entre otros mecanismos la cantidad de ácidos exudados por plantas sometidas a deficiencias de fósforo, en ellas una alta proporción del carbono exudado se obtiene por fijación no fotosintética (figura 3.1). El análisis de varianza mostró que para fijación de carbono, existen diferencias significativas ($p < 0.05$) donde al menos uno de ellos es diferente, lo mismo que la prueba de comparación de medias y mínimas diferencias significativas.

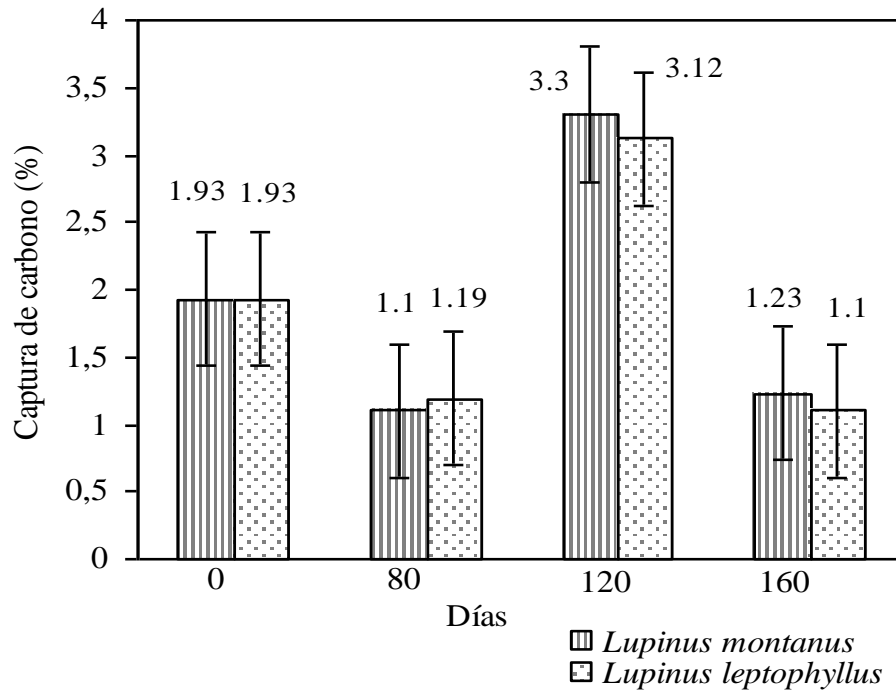


Figura 3.1. Pruebas de comparación de medias y diferencias mínimas significativas para captura de carbono en el suelo, ambas especies capturan carbono en, 3.3 % *Lupinus montanus* y 3.12 % *Lupinus leptophyllus* como máximo a los 120 días de edad, posteriormente este porcentaje disminuye (n=4).

En un inicio se tiene un bajo contenido de N (0.13 %) y alto de MO (3.32%), sin embargo, tanto *L. leptophyllus* como *L. montanus* muestran capacidad de fijar nitrógeno atmosférico como se puede apreciar en (figura 3. 2). El análisis de varianza mostró que para fijación de nitrógeno, existen diferencias significativas ($p < 0.05$) donde al menos uno de ellos es diferente, lo mismo que la prueba de comparación de medias y mínimas diferencias significativas. A los 80 días de edad ambas especies aparentemente utilizan el N disponible en el suelo para desarrollarse, pero su comportamiento cambia a los 120 días incorporando 0.66 % *L. montanus* y 0.65 % *L. leptophyllus* al suelo, para posteriormente volver a utilizar el nitrógeno a los 160 días, disminuyendo sus porcentajes incluso por debajo del contenido inicial en el suelo. Ambas especies aparentemente utilizaron no sólo el nitrógeno fijado, sino también el que ya se encontraba disponible para su propia sobrevivencia, sin diferencias significativas entre ambas. Esto tiene sentido ya que las especies del género *Lupinus*, tienen la capacidad de fijar nitrógeno atmosférico al suelo en forma natural, pero al crecer en suelos empobrecidos de acuerdo con López-Ballido y Fuentes (1986) este mecanismo se activa, en tanto la planta se encuentra en crecimiento, una vez que éste disminuye, también disminuye este mecanismo de incorporación y por tanto la planta empieza a

utilizar el nitrógeno disponible en el suelo, estos resultados tienen relación con la etapa fenológica de las plantas, ya que su crecimiento disminuye cuando empieza el proceso de floración, como en este caso.

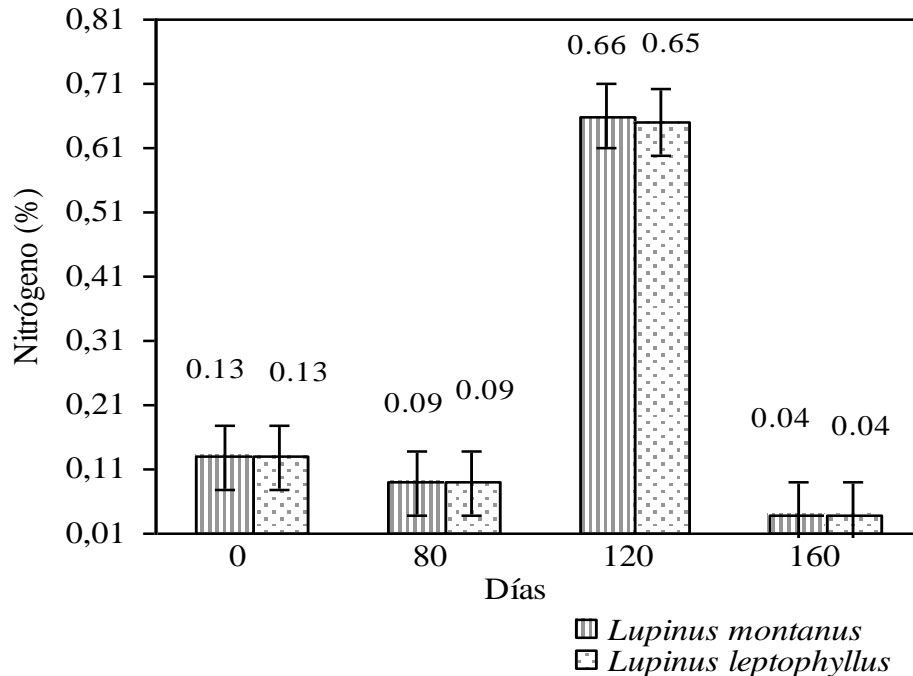


Figura 3.2. Pruebas de comparación de medias y diferencias mínimas significativas para la incorporación de N al suelo, así ambas especies lo incorporan en 0.66 % *Lupinus montanus* y 0.65 % *Lupinus leptophyllus* como máximo a los 120 días de edad, posteriormente este porcentaje baja drásticamente (n=4).

El análisis de varianza mostró que para fósforo, existen diferencias significativas ($p < 0.05$) donde al menos uno de ellos es diferente, lo mismo que la prueba de comparación de medias y mínimas diferencias significativas. En la figura 3.3 se observa que a partir de los 120 días los niveles de fósforo en el suelo se incrementan, disminuyendo a partir de ese periodo, pues los requerimientos de fósforo por la planta se incrementan. Sin embargo, a los 120 días *L. montanus* tiene la capacidad de movilizar alrededor de 42% de fósforo (20.9 mg kg^{-1}) y *L. leptophyllus* cerca del 46 % (22 mg kg^{-1}), considerando el contenido inicial del suelo (14.7 mg kg^{-1}), de acuerdo a estos resultados *L. leptophyllus* es ligeramente más eficiente que *L. montanus*. Finalmente a los 160 días los niveles de fósforo en el suelo se encuentran por debajo del nivel inicial del suelo. El comportamiento de ambas especies, aparentemente está asociado a las secreciones de ácidos orgánicos por las raíces que contribuyen a la formación de mecanismos importantes de adaptación al consumo de P, y a los cambios del microambiente por las plantas que afectan la disponibilidad

de P en la rizosfera. Las diferencias en absorción de P pueden tener relación con la capacidad de la planta para modificar el pH de la rizosfera, por medio de mecanismos como la liberación de protones, que la acidifican (Gardner y Parbery, 1983). Para el caso del fósforo la concentración inicial fue de 14.7 mg kg^{-1} indicando que la cantidad de fósforo disponible en el suelo es relativamente baja (Etchevers *et al.*, 1992).

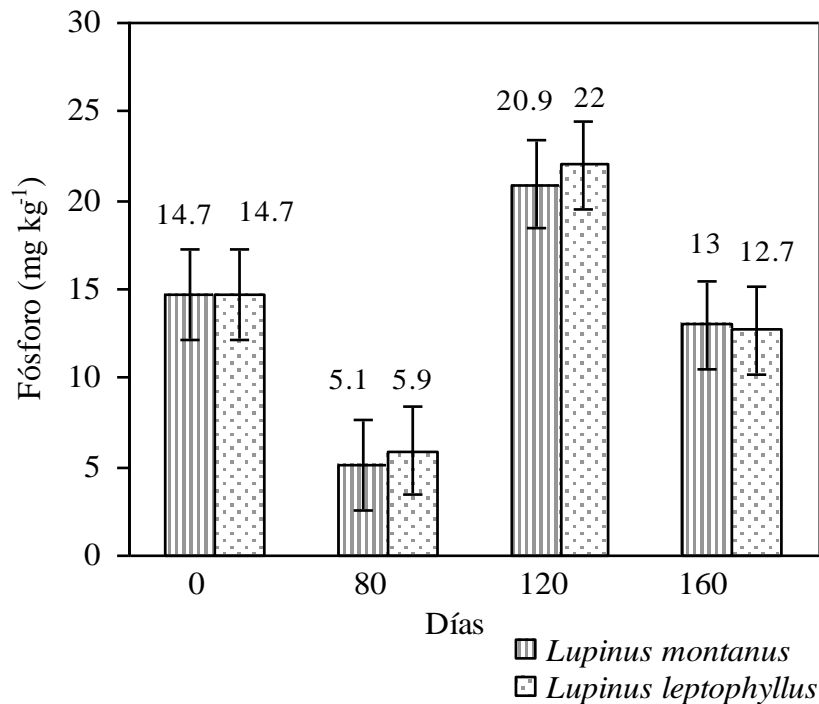


Figura 3.3. Pruebas de comparación de medias y diferencias mínimas significativas para incorporación de P al suelo, *Lupinus montanus* incorpora 20.9 mg kg^{-1} y *Lupinus leptophyllus* 22 mg kg^{-1} como máximo a los 120 días de edad, posteriormente estos valores disminuyen ($n=4$).

El contenido inicial de potasio intercambiable fue de 1.46 cmol g^{-1} . En la figura 3.4 se puede apreciar el incremento del contenido de K en el suelo a partir de 80 días; ambas especies incrementaron la disponibilidad de K, e incluso aún cuando a los 120 y 160 días disminuye siempre se mantuvo en más del 50 % por arriba del contenido inicial de K en el suelo. El análisis de varianza mostró que para potasio, existen diferencias significativas ($p < 0.05$) donde al menos uno de ellos es diferente, lo mismo que la prueba de comparación de medias y mínimas diferencias significativas. La especie que mantuvo mayor disponibilidad de K, fue *L. leptophyllus* con 3.19, 2.53 y 2.39 cmol g^{-1} para 80, 120 y 160 días, en tanto que *L. montanus* incrementó este contenido en 3.04, 2.19 y 2.31 cmol g^{-1} para los mismos tiempos, lo que representa una excelente aportación

de este elemento al suelo si, se considera que inicialmente el suelo contenía 1.46 cmol g^{-1} . Estos resultados aparentemente, están relacionados con la concentración en el suelo y por la capacidad de absorción radical (Borges *et al.*, 2006).

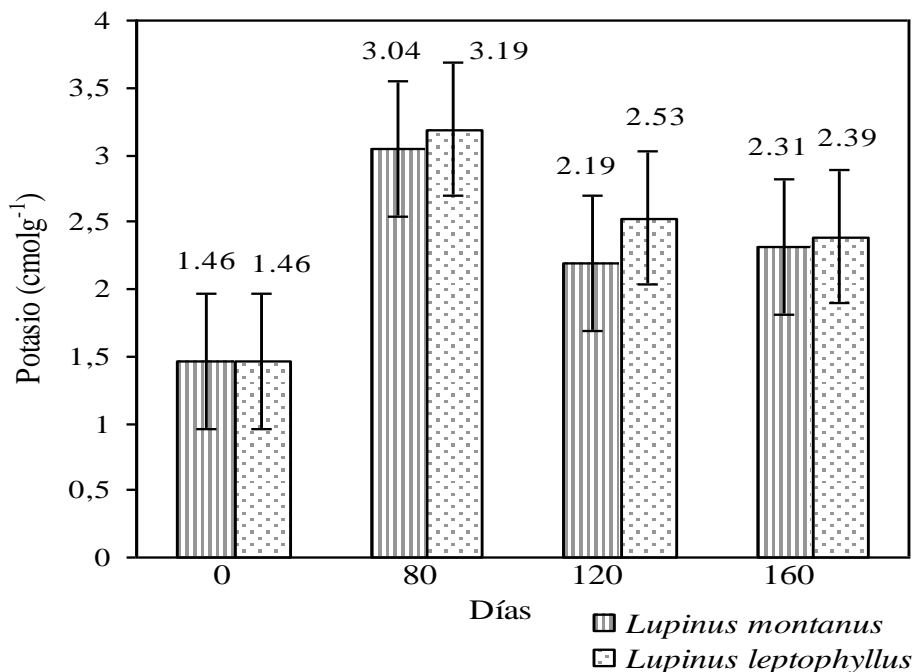


Figura 3.4. Pruebas de comparación de medias y diferencias mínimas significativas para incorporación K en el suelo, *Lupinus montanus* incorpora 3.04 cmol g^{-1} y *Lupinus leptophyllus* 3.19 cmol g^{-1} como máximo a 80 días de edad, posteriormente estos valores disminuyen ligeramente ($n=4$).

El comportamiento de *L. montanus* y *L. leptophyllus* en la captura de carbono y disponibilidad de NPK, podrían tener explicación por la exudación de ácidos orgánicos, lo que coincide con lo que reportan Li y Masumoto (2002), pues las plantas en general exudan ácidos orgánicos por la raíz de bajo peso molecular, como formas de acidificación de la rizosfera. La excreción de ácidos orgánicos por las raíces de *Lupinus*, pudo haber cambiado significativamente las rutas de absorción de los nutrientes de acuerdo a los postulados de Jones y Darrah (1994). La hidrólisis del P por las raíces de *Lupinus*, es otro mecanismo, que podría haberse presentado y tener un papel importante en el incremento de P en el suelo (Borie y Moraga, 1993; Borie *et al.*, 1989; Tadano *et al.*, 1993), y esta puede ser la razón por la que *L. montanus* y *L. leptophyllus* han podido incrementar el contenido de fósforo y de potasio en el suelo.

3.3.2. Efecto de la asociación de *L. versicolor* en la calidad de planta de *A. religiosa* y *P. hartwegii* bajo condiciones de invernadero

Una de las formas para evaluar el desarrollo de las plantas es la altura de éstas, lo cual puede indicar si las condiciones en las que sembraron, son las adecuadas. Al evaluar la altura de plantas de *A. religiosa*, se observó un incremento de 3.94 cm, ya que mientras que las plantas testigo midieron 11.53 cm las plantas con lupino midieron 15.47 cm, esto significa un incremento de más del 25.5 % del crecimiento con respecto al testigo. Para altura de plantas de *P. hartwegii*, se obtuvieron resultados similares, así las plantas asociadas incrementaron su crecimiento de altura en 3.4 cm, ya que mientras que las plantas testigo midieron 11.63 cm las plantas con lupino midieron 15.03 cm, 22.7% más por efecto de la asociación con *Lupinus*. Esta variable se evaluó cuando se separó la parte aérea de la raíz.

La raíz es una parte importante de la planta, ya que tiene diferentes funciones, entre las que destacan: anclaje, absorción de agua y nutrientes, entre otras, al medir esta variable, se encontró, que la raíz de *A. religiosa* asociada a *Lupinus* midió 34.43 cm, mientras que sin este efecto tenía 25.07 cm, lo que representa una diferencia de 27.2 %. Para longitud de raíz de *P. hartwegii*, se obtuvieron resultados con las mismas tendencias, así las plantas asociadas incrementaron su longitud de raíz en 20.54 cm, ya que mientras que las plantas testigo midieron 37.03 cm las plantas con lupino midieron 57.57 cm, 35.7% más por efecto de la asociación con *Lupinus*, el mayor tamaño de raíz para Oyamel y Pino, puede significar que la sobrevivencia sea mayor al momento del trasplante a campo (Pastor, 1999).

La figura 3.5 muestra la relación de la parte aérea y la parte subterránea, para *A. religiosa* y *P. hartwegii* asociados o no con *L. versicolor*. Se observa que la relación parte aérea: raíz fue mayor en las plantas de *A. religiosa* con la presencia de *L. versicolor*, donde la longitud de las raíces fue 18.96 cm más que la parte aérea de las plantas en tanto que sin esta asociación esta diferencia fue de 13.54 cm. La relación parte aérea-raíz fue mayor en las plantas con la presencia de *L. versicolor*, donde la longitud de las raíces midieron 42.54 cm más que la parte aérea de la planta, en tanto que sin esta asociación la diferencia fue de 25.4 cm. La asociación de *L. versicolor* con ambas plantas de *A. religiosa* y de *P. hartwegii*, para la altura y longitud de raíces, presentó un incremento con respecto a el testigo. Existe una relación entre la parte aérea y longitud de raíces,

ya que, las raíces de *A. religiosa* y *P. hartwegii* tuvieron desarrollo diferente, puede mencionarse que el desarrollo de las raíces, pudo estar limitado por el espacio dentro de la maceta y que esta variable es arbitraria, ya que solo fue medida la raíz principal.

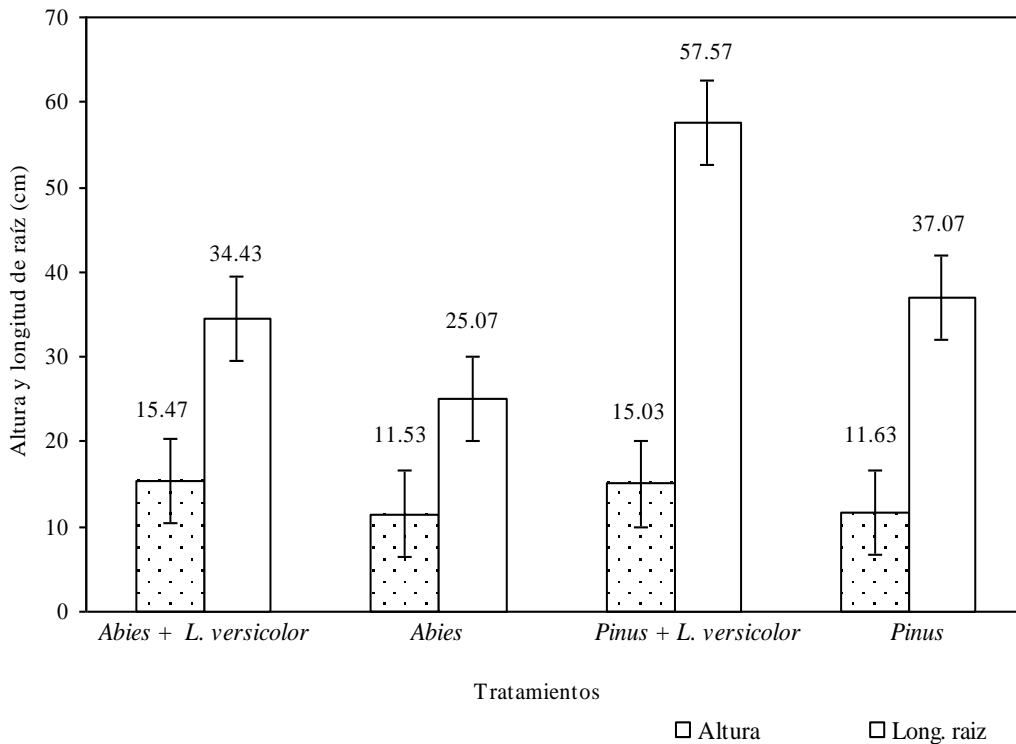


Figura 3.5. Pruebas de comparación de medias y diferencias mínimas significativas para la relación parte área-raíz en *Abies religiosa* y *Pinus hartwegii* por efecto de la asociación con *Lupinus versicolor*. Existe una relación entre la parte aérea y longitud de raíces, ya que, las raíces de *A. religiosa* y *P. hartwegii* tuvieron desarrollo diferente por efecto de la asociación con respecto al testigo (n=4).

La parte aérea de la planta es de vital importancia, debido a que es donde se lleva a cabo la fotosíntesis. Con base en lo anterior se evaluó el rendimiento de biomasa aérea, obteniéndose mayor rendimiento en las plantas de *A. religiosa* y de *P. hartwegii*, que crecieron asociadas a *L. versicolor*, que en las testigo, en ese sentido se obtuvieron los siguientes resultados. Para *A. religiosa* se obtuvo para biomasa aérea, un peso fresco de 1.30 g en plantas asociadas a *L. versicolor* y 0.75 g en plantas testigo, para el rendimiento en peso seco de biomasa aérea se obtuvieron rendimientos de 0.28 en plantas en asociación con lupino y 0.15 g en las plantas testigo. En el caso de *P. hartwegii* se obtuvieron los siguientes resultados para biomasa aérea, un peso fresco de 2.75 g en plantas asociadas y 1.87 g en plantas testigo, para el rendimiento en peso seco de biomasa aérea se obtuvieron rendimientos de 0.56 g en plantas en asociación con lupino y

0.39 g en las plantas testigo (figura 3.6). Por lo tanto podemos señalar que el mayor peso de la parte aérea, tanto fresca como seca, se presentó cuando el oyamel y el pino estuvieron asociados a *L. versicolor*. Estas tendencias indican que el mayor peso aéreo, puede atribuirse a condiciones nutricionales adecuadas y al crecimiento mismo de las plantas (Mendoza y Ramírez, 2001). Puede señalarse que la diferencia fue de más del 50%, entre el peso de la biomasa fresca y seca. Lo que hace suponer que la diferencia es el peso del agua contenido en la parte aérea de las plantas.

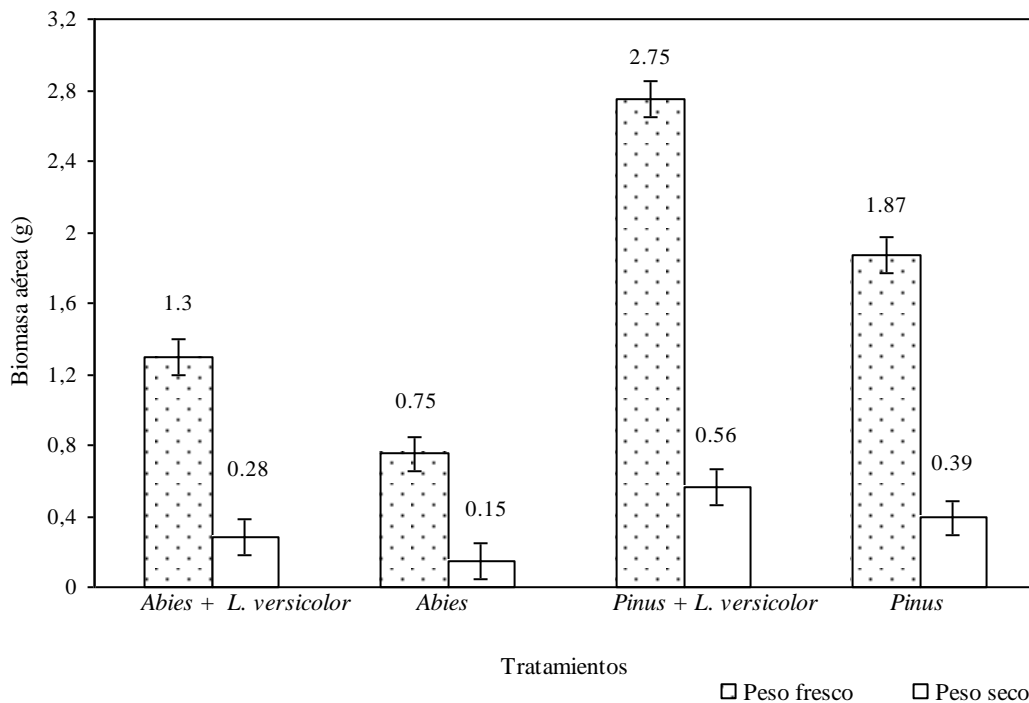


Figura 3.6. Pruebas de comparación de medias y diferencias mínimas significativas para rendimiento de biomasa aérea en plantas de *Abies religiosa* y *Pinus hartwegii* por efecto de la asociación con *Lupinus versicolor* (n=4).

Al evaluar el rendimiento de biomasa de raíces en plantas de *A. religiosa*, se observó que presentaron en su estructura alrededor del 75 % de agua, lo que tiene sentido, ya que el agua es el principal elemento para que la planta pueda absorber y translocar nutrientes a la parte aérea. Los valores encontrados fueron de 0.41 y 0.20 g en peso fresco respectivamente; El rendimiento en peso seco de raíces dieron 0.08 y 0.03 g para plantas asociadas a *L. versicolor* y para las testigo respectivamente. Cuando se evaluó el peso de la biomasa de raíces en *P. hartwegii*, se observaron tendencias similares, encontrándose valores de 1.13 y 0.80 g en peso fresco y pesos en seco de 0.23 g para plantas asociadas y 0.14 g para las plantas testigo (figura 3.7). Las diferencias de más

del 75 % entre el peso fresco y el peso seco en las raíces, para oyamel y pino, hace suponer que la diferencia es el peso del agua contenido en la raíz de las plantas (Grassi *et al.*, 2001).

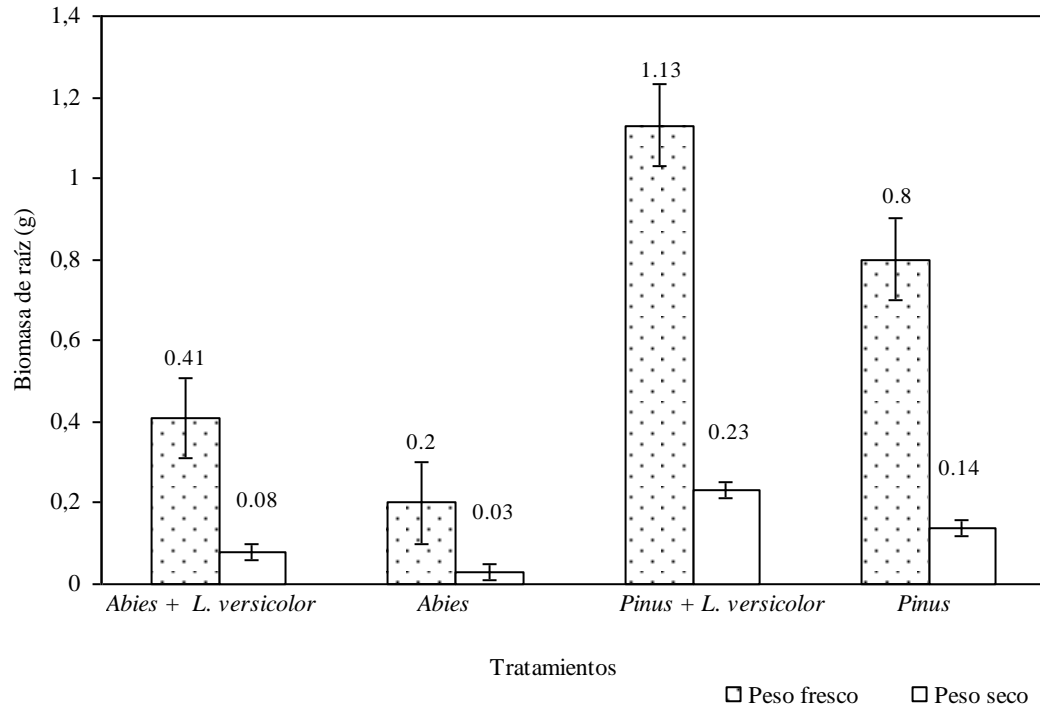


Figura 3.7. Pruebas de comparación de medias y diferencias mínimas significativas para rendimiento de biomasa de raíces en plantas de *Abies religiosa* y *Pinus hartwegii* por efecto de la asociación con *Lupinus versicolor*. Existen diferencias de más del 75 % entre el peso fresco y el peso seco en las raíces, para oyamel y pino, que se atribuyen al peso del agua (n=4).

El efecto de la asociación de *L. versicolor* con plantas de *A. religiosa*, y de *P. hartwegii* representó un incremento importante en el contenido nutrimental de las plantas para ambas especies. Así para *A. religiosa* en todos los nutrientes evaluados la concentración fue mayor para todos los casos en las plantas asociadas a *L. versicolor* que en las plantas testigo, de tal forma que el contenido de P se incrementó en 830.4 ppm, este resultado es importante, ya que el P es uno de los elementos principales para la nutrición de las plantas, debido a que participa en la fotosíntesis y respiración (Sena, 2004); el K se incremento en 1445 ppm, estos resultados están relacionados con la concentración en el suelo y por la capacidad de absorción radical (Borges *et al.*, 2006), esta capacidad de absorción aumento con la presencia de *Lupinus*; el Ca en 2178.6 ppm; el Mg en 925.7 ppm; el Fe en 39.8 ppm; el Cu en 1.57 ppm; el Zn en 10.3 ppm y el Mn en 23.7 ppm en relación a las plantas testigo (figura 3.8).

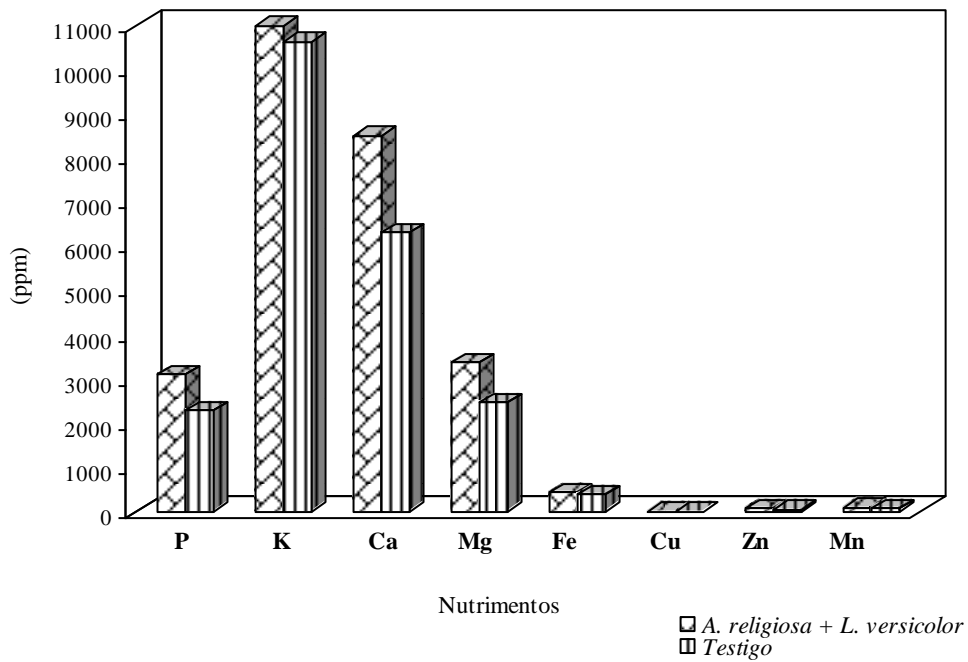


Figura 3.8. Contenido nutrimental en plantas de *Abies religiosa* por efecto de la asociación con *Lupinus versicolor*. Para *Abies religiosa* en todos los nutrientes evaluados la concentración fue mayor en las plantas asociadas a *Lupinus versicolor* que en las plantas testigo (n=4).

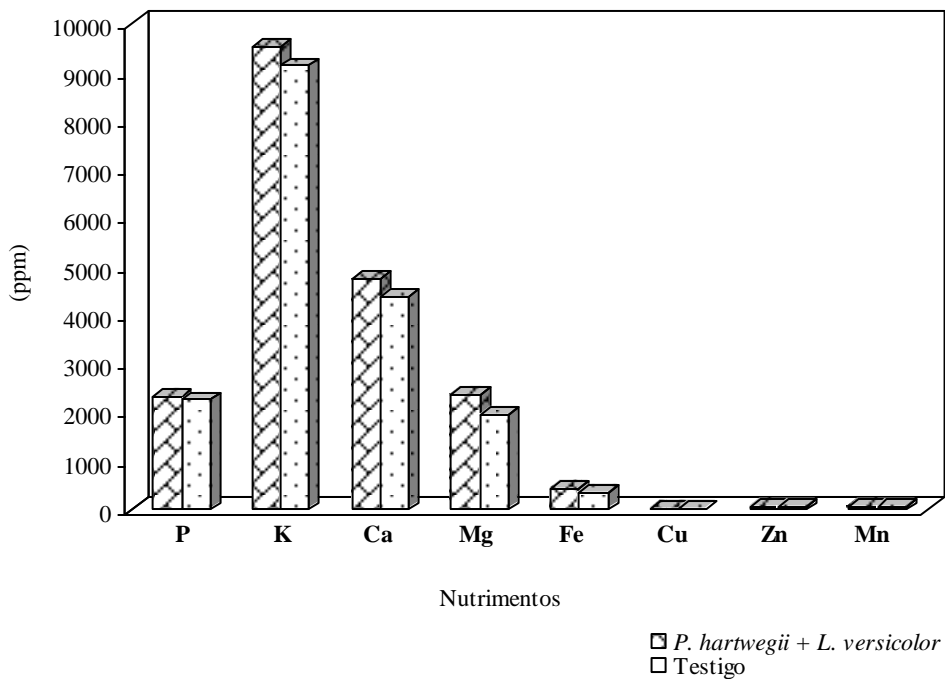


Figura 3.9. Contenido nutrimental en plantas de *Pinus hartwegii* por efecto de la asociación con *Lupinus versicolor*. El contenido de todos los nutrientes evaluados mostró la misma tendencia que en *Abies religiosa* (n=4).

Para *P. hartwegii*, el contenido de todos los nutrimentos evaluados mostró la misma tendencia que en *A. religiosa*, para todos los casos en las plantas asociadas a *L. versicolor* su concentración fue mayor que en las plantas testigo, exceptuando el contenido de Fe con 86.33 ppm. Así, el contenido de P se incrementó en 68.7 ppm, el K en 396.4 ppm, el Ca en 382.9 ppm, el Mg en 422.6 ppm, el Cu en 0.51 ppm, el Zn en 0.23 ppm y el Mn en 8.5 ppm, en relación a las plantas testigo (figura 3.9).

El efecto de la asociación de *L. versicolor* con plantas de *A. religiosa*, y de *P. hartwegii* representó un incremento importante en el contenido nutrimental de las plantas para ambas especies, bajo condiciones de invernadero, lo que permite señalar que las especies de *Lupinus* mejoran la calidad de planta y su resistencia a situaciones de estrés (Peñuelas y Ocaña, 2000), mejorando la calidad fisiológica de las plantas (Peñuelas, 2001; South, 2000).

3.3.3. Efecto de la asociación de *L. montanus* en la sobrevivencia de *A. religiosa* y *P. hartwegii* en condiciones naturales

Las plantas de *A. religiosa* sembradas a 10 cm de distancia de *L. montanus* a los dos meses de su siembra tuvieron una sobrevivencia de 35.5%, en tanto que a 40 cm solo sobrevivió el 18.8% y a 100 cm de distancia sólo hubo una sobrevivencia de 10%; en tanto que a los seis meses, los porcentajes de sobrevivencia disminuyeron drásticamente a 17.7, 11.1 y 6.6 %, respectivamente, aparentemente con base en estos resultados la sobrevivencia de las plantas de *A. religiosa*, aumenta conforme la distancia de la siembra es más corta y decrece al aumentar esta distancia de siembra y con la edad de planta (cuadro 3.1).

Esto puede deberse en parte a que *A. religiosa* es una especie tolerante a la sombra, es decir, la requiere para poder establecerse. Además de lo anterior, los beneficios de una mejor nutrición por estar cerca del arbusto, también son importantes. La tendencia encontrada también deja ver que aparentemente no hay una competencia fuerte entre *L. montanus* y las plántulas de *A. religiosa*. Todos estos factores dejan ver la ventaja de nodrizamiento que impone *Lupinus* al oyamel.

Las plantas de *P. hartwegii* presentaron un comportamiento similar que *A. religiosa*, de tal forma que las plantas sembradas a 10 cm de distancia de plantas de *L. montanus* a dos meses de su siembra tuvieron una sobrevivencia de 32%, en tanto que a 40 cm sólo sobrevivió el 12 % y a 100

cm de distancia sólo el 4.4 %; mientras que a los seis meses de edad, la sobrevivencia fue de 18.8, 7.7 y 2.2 % para 10, 40 y 100 cm de distancia de siembra. Aparentemente con base en estos resultados la sobrevivencia de las plantas de *P. hartwegii*, también aumenta conforme la distancia de la siembra es más corta y decrece al aumentar esta distancia de siembra, así como la edad de la planta (cuadro 3.1).

Cuadro 3.1. Sobrevivencia de plantas de *Pinus hartwegii* y *Abies religiosa* por efecto nodriza de plantas de *Lupinus montanus* en campo (n=180).

<i>Especie</i>	Distancia de siembra (cm)	2 meses (%)	6 meses (%)
<i>P. hartwegii</i>	10	32 c	18.8 b
	40	12 ab	7.7 a
	100	4.4 a	2.2 a
<i>A. religiosa</i>	10	35.5 c	17.7 b
	40	18.8 b	11.1 ab
	100	10 ab	6.6 a

En este caso se trata de una especie intolerante a la sombra, por lo que la mejor sobrevivencia se puede relacionar con las mejores condiciones nutrimentales (Dr. Rodríguez-Trejo, Comunicación Personal, 2008), Godínez y Valiente (1998) reportan que las plantas nodriza disminuyen la radiación solar e incrementan el nitrógeno del suelo modificando las tasas de crecimiento aumentando la probabilidad de sobrevivencia de las plántulas.

En ambas especies, la protección ante temperaturas extremas, viento e incluso el ocultamiento, pudieron aportar a la tendencia de mayor sobrevivencia al aumentar la cercanía con *L. montanus*. Lo anterior tiene sentido, si se considera que las semillas y plántulas camufladas por otras plantas tienden a sobrevivir en mayor número que las plantas que crecen en áreas abiertas (Valiente y Ezcurra, 1991). A nivel de campo, aparentemente existe un efecto nodriza de *L. montanus*, en la sobrevivencia de plantas *A. religiosa* y de *P. hartwegii* en las primeras etapas de su desarrollo, de acuerdo con estas tendencias, este efecto de nodrizaje decrece con la edad de las plantas.

3.4. Conclusiones

L. montanus y *L. leptophyllus*, presentan potencial para la captura de carbono a los 120 días de edad, sin embargo la especie más eficiente fue *L. montanus*. En el contenido de N en el suelo, ambas especies se comportan en forma similar. Sin embargo, es notorio que a 120 días de edad son más eficientes, ya que antes y después de ese tiempo, existe un consumo importante de este elemento por ambas especies; este comportamiento aparentemente está asociado no solamente a la temperatura del suelo, la humedad, aireación y pH, sino que la edad y la etapa fenológica de las plantas juegan un papel importante en los mecanismos de desnitrificación.

Las tendencias encontradas dan indicios, de que, aparentemente existe un efecto nodriza de *L. montanus*, en la sobrevivencia de plantas *A. religiosa* en las primeras etapas de su desarrollo. Esto puede deberse en parte a que *A. religiosa* es tolerante a la sombra, la requiere para establecerse, además, los beneficios de una mejor nutrición por estar cerca del arbusto, también son importantes. La sobrevivencia de plántulas deja ver que aparentemente no hay una competencia fuerte entre *L. montanus* y las plántulas de *A. religiosa*. Todos estos factores dejan ver la ventaja de nodrizamiento que impone *Lupinus* al oyamel. En el caso de *P. hartwegii*, se trata de una especie intolerante a la sombra, por lo que la mejor sobrevivencia puede estar relacionada con las mejores condiciones nutrimentales.

3.5. Literatura citada

Barrientos, D. L., A. B. Montenegro, I. N. Pino 2002. Evaluación de la fijación simbiótica de *L. albus* y *L. angustifolius* en un andisol vilcun del Sur de Chile. *Terra Latinoamericana* 20: 39-44.

Bekelele, T., B. J. Cino, P. A. I. Ehlert, A. A. V. Der Maas and A. V. Diest 1983. An evaluation of plant born factors promoting the solubilization of alkaline rock phosphates. *Plant and Soil* 75: 361-378.

Borges, G. L. and J. Chuc 2006. Cinética de la absorción de potasio por las raíces de chile habanero (*Capsicum chinense* Jacq.). *Agrociencia* 40: 431 - 440.

Borie, F. and F. Moraga 1993. Phosphatase activity associated with roots of four lupin cultivars. Proc pp 2-18 In: VII International Lupin Conference, Evora Portugal.

Borie, F., H. Zunino and L. Martinez 1989. Macromolecule P-associations and inositol phosphates in some Chilean volcanic soils of temperate regions. *Common. Soil Sci. and Plan annal* 20: 1881-1894.

Boschetti, N. G., C. E. Quintero, R. A. Benavides y L. Giuffre 2001. Destino del fósforo proveniente de diferentes fuentes de fertilizante fosfatado en suelos de la provincia de Entre Ríos. *Revista Científica Agropecuaria, FCA, UNER* 5: 23- 30.

Braum, S. M. and P. A. Helmke 1995. White lupin utilizes soil phosphorus that is unavailable to soybean. *Plant and Soil* 176: 95-100.

Caicedo, C. y E. Peralta 2001. El cultivo de chocho (*Lupinus mutabilis* S.): fitonutrición, enfermedades y plagas en Ecuador. *Boletín Técnico* 103. Programa Nacional de Leguminosas. Estación Santa Catalina. INIAP. Quito, Ecuador 59 p.

Calderón de Rzedowski, G. and J. Rzedowski 2005. Flora Fanerogámica del Valle de México. Comisión Nacional para la Biodiversidad-Instituto de Ecología A.C. pp. 290-300.

Dinkelaker, B., V. Römheld and H. Marschner 1989. Citric acid excretion and precipitation of calcium citrate in the rhizosphere of white lupin (*Lupinus albus* L.). *Plant Cell Environment* 12: 285-292.

Egerton-Warburton, L. and B. Griffen 1995. Differential responses of *Pisolithus tinctorius* Isolates to Aluminium in vitro. *Can. J. Bot* 73: 1229-1233.

Etchevers, B., H. L. Cruz, A. J. Mares y C. Zebrowski 1992. Fertilidad de los tepetates. I. Fertilidad actual y potencial de los tepetates de la vertiente occidental de la Sierra Nevada (México) *Terra* 10: 379-384.

- Gardner, W. K., D. G. Parbery and D. A. Barber 1982.** The acquisition of phosphorus by *Lupinus albus* L. II. The effect of varying phosphorus supply and soil type on some characteristics of the soil/root interface. *Plant and Soil* 68:33-41.
- Gardner, W. K. and D. G. Parbery 1983.** The acquisition of phosphorus by *Lupinus albus* L. I. Some characteristics of the soil/root interface. *Plant and soil* 68: 19-32.
- Gardner, W. K. and K. Boundy 1983.** The acquisition of phosphorus by *Lupinus albus* L. IV. The effect of interplanting wheat and white lupin on the growth and mineral composition of the two species. *Plant and Soil* 70: 391-402.
- Godínez, H. and A. Valiente 1998.** Germination and early seedling growth of Tehuacan Valley cacti species: the role of soils and seed ingestion by dispersers on seedling growth. *Journal of Arid Environments* 39: 21-21.
- Grassi, F. M., A. Antunes, A. Alves y V. Torcinelli 2001.** Efeito de diferentes substratos no crescimento de mudas de limonero “cravo” até o ponto enxertia. *Laranja Cordeirópolis* 22:157-166.
- Guo, F., R. S. Yost, N. V. Hue, C. I. Evensen and J. A. Silva 2000.** Changes in phosphorus fractions in soils under intensive plant growth. *Soil Sci. Soc. Am. J* 64: 1681-1689.
- Harley, J. L. and S. E. Smith 1983.** Mycorrhizal symbiosis. Academic Press, New York 605 p.
- Hinsinger, P. and R. J. Gilkes 1995.** Root-induced dissolution of phosphate rock in the rhizosphere of lupins grown in alkaline soil. *Aust. J. Soil Res* 33: 477-489.
- Jaen, C. D. 1992.** Efecto de los hongos ectomicorrízicos, ácido giberélico y de la fertilización N, P, K sobre el crecimiento y fructificación de fresa (*Fragaria x ananassa* Duch) cv Chandler. Tesis de Maestría, Colegio de Postgraduados. Fruticultura, México 118 p.
- Johnson, J. F., D. L. Allan and C. P. Vance 1994.** Phosphorus stress-induced proteoid roots shows altered metabolism in *Lupinus albus*. *Plant Physiology* 104: 657-665.
- Jones, D. L. and P. R. Darrah 1994.** Role of root derived organic acids in the mobilization of nutrients from the rhizosphere. *Plant and Soil* 106: 247-257.
- Jones, J. B. Jr. and W. J. A. Steyn 1973.** Sampling, Handling and Analyzing Plant Tissue Samples pp 249 In: Walsh, L. M. and J. D. Beaton (eds) *Soil Testing and Plant Analysis*. SSSA Inc. Publ. Madison, WI.
- Li, X. F., J. F. Ma. and H. Matsumoto 2002.** Aluminium-induced secretion of both citrate and malate in rye. *Plant and Soil* 242: 235-243.
- López-Ballido, L. and M. Fuentes 1986.** Lupin Crop as an alternative source of protein. *Advances in Agronomy* 40: 239-295.

- Marschner, H., V. Römheld and I. Cakmak 1987.** Root-induced changes of nutrient availability in the rhizosphere. *J. Plant Nutr* 10: 1175-1184.
- Mendoza, B. y R. Ramírez 2001.** Influencia de los hongos micorrízicos arbusculares sobre la producción de materia seca y absorción de fósforo por plantas de maíz fertilizadas con roca fosfórica. XV Congreso Latinoamericano de la Ciencia del suelo. Cuba.
- Mora, S. 1996.** Antecedentes del lupino de hoja angosta (*Lupinus angustifolius*) en la décima región, En: Avances de investigación del lupino. Serie Carillanca 51: 9-17.
- Pastor, J. N. 1999.** Utilización de sustratos en vivero. *Terra* 17:231-235.
- Peñaloza, E. 1996.** El lupino en los sistemas de producción pp 18-26 En: E. Peñaloza y Romero (eds) Serie Carillanca.
- Peñuelas-Rubira, J. L. 2001.** El Centro Nacional de Mejora "El Serranillo": diez años buscando la calidad de la planta forestal para las actuaciones en ámbito mediterráneo pp 3-5 En: III Congreso Forestal Español, Granada.
- Peñuelas-Rubira, J. L. y L. Ocaña-Bueno 2000.** Cultivo de plantas forestales en contenedor, 2ª Edición. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación y Ediciones Mundi-Prensa, Madrid 145 p.
- Perez-Moreno, J. y J. D. Read 2004.** Los hongos ectomicorrízicos lazos vivientes que conectan y nutren a los árboles en a naturaleza. *Interciencia* 29: 239-247.
- Polile, A. M., V. E. Hernández, S. B. Valdez, M. Ehsan, E. O. Trejo, V. M. C. Alcalá, Á. Alderete-Chávez and N. De la Cruz-Landero 2008.** *Lupines*-invaded pine forest and cultivated scrublands in volcanic ash soils in Mexico: dry-sieved aggregation and macroaggregate instability indices. (En prensa).
- Qifu, M., N. Longnecker, N. Emery and C. Atkins 1998.** Growth and yield in *Lupinus angustifolius* are depressed by early transient nitrogen deficiency. *Austr. J. Agric. Res* 49: 811-819.
- Rodríguez, T. S., Ma. Del C. C. Gutiérrez, M. C. Hidalgo and C. A. O. Solorio 2003.** Tepetates of the Western Hillside of Cerro Tláloc: Saprolicite, Without Pedologic Induration Weathering of Tepetates and Volcanic Ashes and Their Influence on the formation of Andisols. *Terra Latinoamericana* 22: 11-21.
- Roldan-Fajardo, B. E. y J. M. Barea 1987.** Micorrizas V-A en árboles y arbustos. Trabajos recopilados pp 229-246 In: Anales de Edafología Agrobiología. España.
- Römheld, V. and H. Marschner 1986.** Mobilization of iron in the rizosphere of different plants species. *Adv. Plant Nutr* 2: 155-204.

- Sena, J. O. A., C. A. Labate y E. J. B. N. Cardoso 2004.** Caraterização fisiológica da redução de crescimento de mudas de citros micorrizadas em altas doses de fósforo. *Revista Brasileira de ciencia do solo* 28:827-832.
- South, D. B. 2000.** Planting morphologically improved pine seedlings to increase survival and growth, Report No. 1. Alabama Agricultural Experiment Station (Auburn University), Auburn (Alabama) 17 p.
- Smith, S. E. and D. J. Read 1997.** *Micorrhizal symbiosis*. Academic Press. Cambridge 605 p.
- Stat-soft Inc 2003.** *Statistics: User guides*. 2325 East 13th Street, Tulsa Ok. 75104. USA
- Tadano, T., K. Ozawa, H. Sakai, M. Osaki and H. Matsui 1993.** Secretion of acid phosphatase by the roots of crop plants under phosphorus- deficient conditions and some properties of the enzyme secreted by lupin roots. *Plan and Soil* 155/156: 95-98.
- Valiente, A. and E. Ezcurra 1991.** Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacán Valley, Mexico. *Journal of Ecology* 79: 961-971.
- Van Der Hauden, M. G. A. and I. R. Sanders 2002.** *Micorrhizal Ecology*. Ecological Studies 157. Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York 469 p.
- Whipps, J. M. 2004.** Prospects and limitations for mycorrhizas in biocontrol of root pathogens. *Canadian Journal Botanic* 82: 1198-1227.
- Wink, M. 1994.** Biological activities and potential application of Lupin alkaloids. pp 161-178. In: *Advances in Lupin research*. Proceeding of the 7th International Lupin Conference. J. M. Neves. Martins y M. L. Beirao Da Costa (Eds.) 18-23 April. Evora, Portugal.
- Zoysa, A. K. N., P. Loganathan and M. J. Hedley 1998.** Phosphate rock dissolution and transformation in the rhizosphere of tea (*Camelia chinensis* L) compared with other plant species. *European Journal Soil Science* 49: 477-486.

DISCUSION GENERAL

El *Lupinus*, es un género monofilético, de acuerdo con Roskov *et al* (2005), comprende 250-275 especies, de plantas herbáceas y arbustivas. Drummond (2008), hace una compilación del origen de *Lupinus*. Gladstones (1998) considera que alrededor de 12 especies son originarias de la regiones mediterráneas y del norte de África; Planchuelo-Ravelo (1984); Planchuelo y Dunn (1984), señalan que 24 especies se originaron en Sur-América oriental, mientras que Isely (1998), señala que 8 especies provienen de Norte-América oriental; sin embargo Riggins y Sholars (1993), consideran que 88 especies son endémicas de las montañas rocosas y pendientes del pacifico de Norte América occidental; en tanto que Hughes y Eastwood (2006); Jacobsen y Mujica (2006), consideran que su centro de origen está en la región andina de Bolivia, Ecuador y Perú, ya que en ellas se encuentra la mayor variabilidad genética de Sur América con alrededor de 83 especies.

Para las regiones altas de México y América central, no se reportan cifras exactas, ya que mientras que Sousa y Delgado (1998) consideran 39 especies; Bermúdez *et al* (1999), señalan 110 especies solo para México, de las cuales 22 especies y dos subespecies crecen en el Valle de México de acuerdo con Calderón y Rzedowski (2005).

Las diferencias entre las especies mediterráneas y las de América, están bien definidas, de acuerdo con Plitman (1981), las especies mediterráneas, se caracterizan por presentar caracteres fenotípicos definidos, ser plantas anuales y herbáceas, tienen como máximo cinco foliolos, semillas grandes y no existe hibridación inter específica, crecen solo en áreas perturbadas con clima subtropical; mientras que las especies americanas, como señala Planchuelo (1999, 2000), presentan una amplia variación fenotípica y pueden ser anuales, perennes o ambas, tienen más de cinco foliolos, las semillas son usualmente de color marrón y pequeñas, existe hibridación interespecífica, se desarrollan en vegetación primaria, en áreas perturbadas y en climas tropicales, subtropicales y alpinos.

La sistemática del género *Lupinus* es complicada debido al número de especies descritas y por lo tanto, la dificultad para su identificación no había permitido la correcta tipificación de las especies en la ladera oriental del volcán Tlalóc, las especies de *Lupinus*, no son fáciles de encontrar debido a la alteración del hábitat, lo que de acuerdo con Hughes y Eastwood (2006), podría explicar que

la mayor diversificación reportada en este estudio, este por encima de los 3000 metros de altitud, como una respuesta evolutiva, que según Ulloa y Jorgensen (2004), esta correlacionada con la colonización de montañas altas por *Lupinus* originarios de Norte y Sur América (Herrera, 2001; Drummond, 2008).

Hasta ahora se consideraban solo dos especies del género *Lupinus* en la ladera oriental del volcán Tlalóc, *L. montanus* Sánchez-González y López-Mata (2003) y *L. uncinatus* Ehsan *et al* (2007). No obstante, en este trabajo, se encontraron siete especies de *Lupinus*, en altitudes que oscilan de 2815 a 3640 msnm sobre el nivel del mar. Resultados similares han sido encontrados en Perú, por Palacios *et al* (2004) en alturas que fluctúan entre 2800 a 3900 msnm.

Los factores, que podrían estar afectando la taxonomía de *Lupinus*, es que la mayoría de las especies conocidas de América, según Stepkowski *et al* (2007); Ozen y Aka (2007; Ionara y Schifino-Wittmann (2006), se caracterizan, por tener un complejo grado de dificultad taxonómica, ya que su descripción esta basada de acuerdo con Abdel-Kader y Bayer (1999), en caracteres morfológicos incompletos, que complican la separación de especies.

Los resultados obtenidos, coinciden con Planchuelo y Perissé (2006), quienes consideraron, al igual que en este trabajo, la morfología de las vainas como una característica que correlacionada con otros caracteres de la planta, permiten la diferenciación entre especies. Las especies encontradas, están adaptadas a las condiciones climáticas y edáficas de la zona, que coincide con Jacobsen y Mujica (2006), que señalan que las especies del género tienen amplia diversidad genética con gran variabilidad en la arquitectura de la planta, caracteres dados por el polimorfismo que se presenta a causa de la diversidad de regiones geográficas en las que se desarrollan, pudiéndose encontrar especies herbáceas y arbustivas o combinaciones de estas formas biológicas, de acuerdo con Planchuelo y Fuentes (2001); Ceska (2000).

En cuanto a las condiciones edáficas en las que se desarrollan las especies de *Lupinus* reportadas en este estudio, los resultados obtenidos, coinciden con lo reportado por Ravelo y Planchuelo (2003, 2006), quienes al estudiar la aptitud agroecológica de las pampas argentinas, encontraron que los requerimientos para el cultivo de *L. albus*, corresponden a suelos francos y franco arenosos, con pH entre 4.6 y 7.0, incluyendo suelos con diferente contenido de NPK y materia

orgánica, lo que está relacionado de acuerdo con Jonas *et al* (2002); Reyes y Casal (2004), con los tipos de ecosistemas encontrados, los grados de perturbación y sus posibles causas (incendios forestales, tala de árboles, pastoreo de ganado y áreas de cultivo). El suelo en el área de estudio con presencia de *Lupinus* esta formado principalmente por tepetates y andosoles, derivados de depósitos sedimentarios de cenizas volcánicas, que producen suelos con características físico-químicas diferentes, diferencias que se hacen más evidentes conforme los grados de las pendientes son mayores, estos resultados coinciden con lo reportado por Teneb *et al* (2004) sobre la distribución del género en el mundo.

L. montanus se encuentra en un área que ha sido sometida a perturbación por incendios forestales en un bosque uniespecífico de *P. hartwegii*. La clase en altura (80-100 cm) de *L. montanus* es la mejor para incremento de biomasa a los 100 días de edad, en tanto que la clase diamétrica (0.8-1.0 cm) es mejor a 160 días de edad, esto nos permite predecir que entre los 100 y 160 días de edad *L. montanus*, tiene mayor aporte de biomasa al ecosistema. El aspecto de crecimiento, abordado en este trabajo, es una contribución al conocimiento de la dinámica poblacional de ésta especie, lo que de acuerdo con Lande (1988) puede servir de base para conocer en lo sucesivo el comportamiento de esta población de *L. montanus* por encontrarse en un área que ha sido sometida a perturbación por incendios forestales en un bosque uniespecífico de *P. hartwegii*.

El tratamiento de escarificación mecánica en semillas de *L. leptophyllus*, *L. montanus* y *L. versicolor*, en condiciones de invernadero, régimen de temperatura día/noche \pm 22/32 °C, incrementa la germinación, pero el tratamiento, funciona mejor en las semillas de *L. leptophyllus* (84 % de germinación), contra 70 y 62 % en semillas de *L. montanus* y *L. versicolor*, en tanto que las semillas sin tratar tuvieron porcentajes de 48, 34 y 24 % de germinación.

El tratamiento de escarificación química en semillas, en un régimen de temperatura día/noche 15/25 °C, también favorece la germinación en todos los casos, sin embargo, en esta oportunidad, la inmersión en ácido sulfúrico por 7 minutos y 30 minutos funcionaron mejor en *L. montanus* (85 y 98.3 % de semillas germinadas), mientras que *L. versicolor* obtuvo (61.6 y 68.3 %) y *L. leptophyllus* (50 y 51.6 %) para ambos tratamientos; en el tratamiento de inmersión durante 15 minutos, los resultados cambiaron, en esta ocasión, el mayor porcentaje de germinación fue para *L. leptophyllus* (78.3 % de germinación), mientras que *L. montanus* tuvo 60 % y *L. versicolor* 51.6

%; para las semillas sin tratamiento, los porcentajes de germinación para todas las especies fueron siempre menores que las semillas tratadas 34, 28.3 y 24 % de germinación para *L. montanus*, *L. leptophyllus* y *L. versicolor*, respectivamente.

Los tratamientos de escarificación mecánica y química para semillas de *L. leptophyllus*, *L. montanus*, *L. versicolor* en general incrementaron los porcentajes de germinación en relación a las semillas sin tratar, por lo tanto, los tratamientos evaluados, son adecuados para incrementar la germinación de semillas de las tres especies evaluadas; el tratamiento de escarificación a base de calor, es eficiente a temperaturas superiores a 110 °C para *L. leptophyllus*, no así para *L. montanus* y *L. versicolor*.

Tendencias similares han sido reportadas por diversos autores para otras especies de *Lupinus*: Acosta-Percástegui y Rodríguez-Trejo (2005), reportan mayor porcentaje de germinación en *L. montanus*, bajo temperaturas de 20/15 °C, con escarificación química (ácido sulfúrico) durante 15 minutos, tanto con luz (100% de germinación) como sin luz (98% de germinación). MacKay *et al* (2001) reportan, como óptima la escarificación química con H₂SO₄ por 60 min de exposición, a temperaturas día/noche de 18/24 °C para semillas de *L. arboreus*; Kaye y Kuykendall (2001) encontraron que en *L. sulphureus*, es necesario aplicar escarificación mecánica, la mayor germinación fue de 95 % en semillas de una población y 55 % para semillas de otra. Las semillas de *L. texensis* escarificadas con H₂SO₄ por 30-60 minutos mejoran la germinación (Davis *et al.*, 1991), mientras que para semillas de *L. elegans*, el mejor tratamiento de escarificación es a base de H₂SO₄, durante 30 minutos de exposición (Alvarado-Sosa *et al.*, 2007).

Cuando se trataron las semillas a base de calor y diferentes tiempos de exposición, en un régimen de temperatura día/noche 15/25 °C, las semillas de *L. leptophyllus* a 80 °C expuestas a uno, dos y cinco minutos presentaron porcentajes de germinación \leq al tratamiento testigo (28.3 % de germinación), por lo que este tratamiento parece no ser suficiente para estimular la germinación, sin embargo, la germinación fue mayor en los demás tratamientos que en las semillas sin tratar para esta especie; las semillas de *L. montanus* expuestas a 110 °C durante un minuto, dio un resultado ligeramente superior al testigo (37 % de germinación) contra 34% en semillas sin tratar, las semillas para todos los demás tratamientos tuvieron porcentajes de germinación \leq al testigo; *L. versicolor*, fue la especie que no respondió bajo ningún tratamiento de calor, por lo que todo

parece indicar que este tratamiento no es el adecuado, para inducir la germinación, para este caso en particular, ya que en todos los tratamientos, los porcentajes de germinación fueron menores que las semillas sin tratamiento.

Los tratamientos de calor están asociados con incendios forestales, partiendo de que los incendios forestales son uno de los factores que provocan más perturbaciones en los ecosistemas. Después del fuego, los ambientes abiertos son cubiertos por una capa de ceniza, que puede afectar tanto la germinación como los procesos de desarrollo de plántulas, de acuerdo con Reyes y Casal (2004); Rodríguez y Fulé (2003).

El comportamiento de *L. montanus* y *L. leptophyllus* en la captura de carbono y variación en disponibilidad de NPK, podrían tener explicación por la exudación de ácidos orgánicos, de acuerdo con Li y Masumoto (2002), dado que las plantas en general exudan ácidos orgánicos por la raíz, como formas de acidificación de la rizosfera. La excreción de ácidos orgánicos por las raíces de *Lupinus*, pudo haber cambiado significativamente las rutas de absorción de los nutrientes de acuerdo a los postulados de Jones y Darrah (1994). La hidrólisis del P por las raíces de *Lupinus*, es otro mecanismo, que podría haberse presentado en el incremento de P en el suelo de acuerdo con Borie y Moraga, (1993; Tadano *et al* (1993), y esta puede ser la razón por la que *L. montanus* y *L. leptophyllus* han podido incrementar el contenido de fósforo y de potasio en el suelo.

El efecto de la asociación de *L. versicolor* con plantas de *A. religiosa*, y de *P. hartwegii* representó un incremento importante en el contenido nutrimental de las plantas para ambas especies, bajo condiciones de invernadero, lo que coincide con Peñuelas y Ocaña (2000), que señalan que los *Lupinus* incrementa la calidad de planta y le dan resistencia bajo situaciones de estrés, mejorando la calidad fisiológica de las plantas de acuerdo con Peñuelas (2001); South (2000); Maknickienė y Razukas (2007).

A nivel de campo, aparentemente existe un efecto nodriza de *L. montanus*, en la sobrevivencia de plantas *A. religiosa* y de *P. hartwegii* en las primeras etapas de su desarrollo, de acuerdo con estas tendencias, este efecto nodriza decrece con la edad de las plantas. Esta tendencia, coincide con lo que señalan autores como Godínez y Valiente (1998) y Valiente y Ezcurra (1991), que señalan que las plantas nodriza favorecen la sobrevivencia de las plántulas.

Literatura citada

Abdel-Kader, A. and R. J. Bayer 1999. Phylogenetic Relationships in *Lupinus* (Fabaceae: Papilionoideae) Based on internal transcribed spacer sequences (ITS) of nuclear ribosomal DNA1 American Journal of Botany 86: 590–607.

Acosta-Percástegui, J. and D. A. Rodriguez 2005. Factors affecting germination and pregerminative treatments of *Lupinus montanus* seeds. Interciencia 30: 576-579.

Alvarado-Sosa, P., A. Blanco-Garcia and R. Lindig-Cisneros 2007. Test of alternative nursery propagation conditions for *Lupinus elegans* kunth plants and effects on field survival. Revista Fitotecnia Mexicana 30: 201-204.

Bermúdez, T. K., N. Robledo, J. Martinez, A. Tei and M. Wink 1999. Biodiversity of the genus *Lupinus* in Mexico pp 6-29 In: Lupin, an ancient Crop for the New Millennium. Proceedings of the 9th International Lupin Conference. E. Van Santen, M. Mink, S. Weissmann y P. Roemer (eds) 20-24 June. Klink, Muritz, Germany.

Borie, F. and F. Moraga 1993. Phosphatase activity associated with roots of four lupin cultivars. Proc pp 2-18 In: VII International Lupin Conference, Evora Portugal.

Calderón de Rzedowski, G. and J. Rzedowski 2005. Flora Fanerogámica del Valle de México. Comisión Nacional para la Biodiversidad-Instituto de Ecología A.C. pp. 290-300.

Ceska, A. 2000. Notes on the geographic distribution and taxonomy of *Lupinus sulphurous ssp kincaidii* (Fabaceae): Watch for it in your neighbourhood.

Davis, T. D., S. W. George, A. Upadhaya and J. M. Parsons 1991. Improvement of seedling emergence of *Lupinus texensis* following seed scarification treatments. J. Environ. Hort 9:17-21.

Drummond, S. C. 2008. Diversification of *Lupinus* (Leguminosae) in the western New World: Derived evolution of perennial life history and colonization of montane habitats. Molecular Phylogenetics and Evolution (in press).

Ehsan, M., P. A. Molumeli, V. E. Hernández, A. B. Reyes, J. P. Moreno, M. S. Hernández, E. O. Trejo, D. J. Contreras, A. R. Bello and E. R. Santoyo 2007. Contamination Time Effect on Plant Available Fractions of Cadmium and Zinc in a Mexican Clay Loam Soil. Journal of Applied Sciences 7: 2380-2384.

Gladstones, J. S. 1998. Distribution, origin, taxonomy, history and importance. In: Gladstones, J.S., Atkins, C.A., Hamblin, J. (Eds.), Lupins as Crop Plants: Biology, Production and Utilization. CAB International, Oxon 1–39.

Godínez, H. and A. Valiente 1998. Germination an early seedling growth of Tehuacan Valley cacti species: the role of soils and seed ingestion by dispersers on seedling growth. Journal of Arid Environments 39: 21-21.

- Herrera, J. 2001.** The Variability of Organs Differentially Involved in Pollination and Correlations of Traits in Genisteae (Leguminosae: Papilionoideae). *Annals of Botany*. 88:1027-1037.
- Hughes, C. E. and R. Eastwood 2006.** Island radiation on a continental scale: exceptional rates of plant diversification after uplift of the Andes. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 103: 10334–10339.
- Ionara, C. F., and M. T. Schifino-Wittmann 2006.** New chromosome numbers, meiotic behaviour and pollen fertility in American taxa of *Lupinus* (Leguminosae): contributions to taxonomic and evolutionary studies. *Botanical Journal of the Linnean Society*.150; 229–240.
- Isely, D. 1998.** Native and Naturalized Leguminosae (Fabaceae) of the United States (Exclusive of Alaska and Hawaii). Monte L. Bean Life Science Museum, Brigham Young University, Provo.
- Jacobsen, S. E. and A. Mujica 2006.** El tarwi (*Lupinus mutabilis* Sweet.) y sus parientes silvestres. *Botánica Económica de los Andes Centrales* 458-482.
- Jonas, E., E. J. Lawesson and F. Skov 2002.** The phytogeography of Denmark revisited. *Plant Ecology* 158:113-122.
- Jones, D. L. and P. R. Darrah 1994.** Role of root derived organic acids in the mobilization of nutrients from the rhizosphere. *Plant and Soil* 106: 247-257.
- Kaye, T. N. and K. Kuykendall 2001.** Effects of scarification, cold stratification on germination of *Lupinus sulphureus* kincaidii. *Seed Sci. Technol* 29: 663-668.
- Lande, R. 1988.** Genetics and demography in biological conservation. *Science* 241: 1455-1460.
- Li, X. F., J. F. Ma. and H. Matsumoto 2002.** Aluminium-induced secretion of both citrate and malate in rye. *Plant and Soil* 242: 235-243.
- MacKay, W. A., T. D. Davis and D. Sankhla 2001.** Influence of scarification and temperature on seed germination of *Lupinus arboreus*. *Seed Sci. Technol* 29: 543–548.
- Maknickienė, Z. and A. Razukas 2007.** Narrow-leaved forage lupine (*Lupinus angustifolius* L.) breeding aspects. *Žemes Okio Mokslai*14: 27–31.
- Ozen, F. and G. E. Aka 2007.** A New Record for the Flora of Turkey: *Lupinus angustifolius* L. subsp. *reticulatus* (Desv.) Coutinho (Fabaceae). *International Journal of Natural and Engineering Sciences* 1: 33-35
- Palacios, V. A., S. M. Demetrio, C. L. Espinosa, M. M. Herrera, C. C. Huamancaja 2003.** Obtención de alcohol a partir de la malta de *Lupinus mutabilis* (TARWI). Proyecto de investigación. Universidad Nacional del Centro del Perú 27p.

- Planchuelo, A. M. and P. Perissé 2006.** New finding in seed coat morphology in relation with *Lupinus* taxonomy and phylogeny. In: E. Van Santen y G. D. Hill (eds). Where Old and New World Lupins Meet: 35-40. ISBN 0-96476-165-1.
- Planchuelo, A. M. and E. Fuentes 2001.** Taxonomic Evaluation and New Combinations in the *Lupinus gibertianus*- *L. linearis* Complex (Fabaceae). *Novon* 11: 442-450.
- Planchuelo, A. M., 2000.** Endangered species of wild lupins in South America. In, van Santen, E., M. Wink, S. Weissmann, and P. Röemer (Eds). *Lupin, an Ancient Crop for the New Millenium*: 320-323. *Proceed. 9th Inter. Lupin Conf. Klink/Müriz, 20-24 June, 1999.* ISBN 0-86476-123-6.
- Planchuelo, A. M., 1999.** Biodiversity of lupins in South America. In G. Hill, *A crop for the Next Century. Proc. VIII Int. Lupin Conf*: 394-400. Lincoln Univ., New Zealand. ISBN 0-86476-118-X
- Planchuelo, A. M., D. B. Dunn 1984.** The simple leaved lupines and their relatives in Argentina. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 71: 92-103.
- Planchuelo-Ravelo, A. M. 1984.** Taxonomic studies of *Lupinus* in South America. In: *Proceedings of the III International Lupine Congress, La Rochelle, France* 40-54.
- Peñuelas-Rubira, J. L. 2001.** El Centro Nacional de Mejora " El Serranillo": diez años buscando la calidad de la planta forestal para las actuaciones en ámbito mediterráneo pp 3-5 En: *III Congreso Forestal Español.*
- Peñuelas-Rubira, J. L. y L. Ocaña-Bueno 2000.** Cultivo de plantas forestales en contenedor, 2ª Edición. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación y Ediciones Mundi-Prensa 145 p.
- Plitmann, U. 1981.** Evolutionary history of the old world Lupines. *Taxon* 30: 430-437.
- Ravelo, A. C. y A. M. Planchuelo 2003.** Aptitud agroecológica de la pradera pampeana argentina para el cultivo del lupino blanco (*Lupinus albus* L.). *Agrisciencia* 20: 35-44.
- Ravelo, A. C. and A. M. Planchuelo 2006.** Evaluation of agroecological conditions for selected cultivars of white lupin (*Lupinus albus* L.) in Argentina. In: Van Santen y G. D. Hill (eds). *Where Old and New World Lupins Meet*: 9.14. ISBN 0-96476-165-1.
- Rodríguez, D. A. and P. Z. Fulé 2003.** Fire ecology of mexican pines and a fire management proposal. *Internat. J. Wildland Fire* 12: 23-37.
- Roskov, Y. R., F. A. Bisby, J. L. Zarucchi, B. D. Schrire, R. J. White 2005.** *ILDIS World Database of Legumes: Draft Checklist, version 10.* CD-ROM. ILDIS, Reading.
- Reyes, O. and M. Casal 2004.** Effects of forest fire ash on germination and early growth of four *Pinus* Species. *Plant Ecology* 175: 81-89.

Riggins, R. and T. Sholars 1993. *Lupinus*. In: Hickman, J.C. (Ed.). The Jepson Manual: Higher plants of California. California University Press, Berkeley 622–636.

Sánchez-González, A. y L. López-Mata 2003. Clasificación y ordenación de la vegetación del norte de la Sierra Nevada, a lo largo de un gradiente altitudinal. Anales del Instituto de Biología UNAM. Serie Botánica 74: 47-71.

Sousa, S. M. y A. Delgado 1998. Leguminosas mexicanas: fitogeografía, endemismo y orígenes. In: Diversidad biológica de Mexico: Orígenes y distribución In: (Instituto de Biología, UNAM. ed.). pp. 449-500.

South, D. B. 2000. Planting morphologically improved pine seedlings to increase survival and growth, Report No. 1. Alabama Agricultural Experiment Station (Auburn University) 17.

Stepkowski, T., E. H. Colin, I. J. Law, T. Markiewicz, D. Gurda, A. Chlebicka and L. Moulin 2007. Diversification of Lupine *Bradyrhizobium* Strains: Evidence from Nodulation Gene Trees. Applied and Environmental Microbiology 73:3254-3264.

Teneb, A. E., A. Lohengrin, A. Cavieres, M. J. Parra y A. Marticorena 2004. Patrones geográficos de distribución de árboles y arbustos en la zona de transición climática mediterráneo-templada de Chile. Revista Chilena de Historia Natural 77: 51-71.

Tadano, T., K. Ozawa, H. Sakai, M. Osaki and H. Matsui 1993. Secretion of acid phosphatase by the roots of crop plants under phosphorus- deficient conditions and some properties of the enzyme secreted by lupin roots. Plant and Soil 155: 95-98.

Ulloa U., C. y P. M. Jørgensen 2004. Árboles y arbustos de los Andes del Ecuador http://www.efloras.org/flora_page.aspx?flora_id=201.

Valiente, A. and E. Ezcurra 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacán Valley, Mexico. Journal of Ecology 79: 961-971.

CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

1. Conclusiones

El género *Lupinus*, es uno de los menos estudiados no solo en México, sino que a nivel mundial existe una fuerte polémica sobre su origen evolutivo y sus áreas de distribución natural, lo que puede atribuirse al hecho de que las fronteras ecológicas en las que crecen, aún no han sido lo suficientemente exploradas, por ello todo parece indicar, que los resultados obtenidos en la presente investigación, representan una importante contribución al conocimiento del género en el estado de México, al obtener datos relevantes de siete especies creciendo en la parte oriental del Tlalóc, en un gradiente altitudinal que oscila entre los 2815 y 3640 msnm sobre el nivel del mar.

Las especies reportadas en este estudio, aparentemente están en un proceso de diversificación biológica que podría atribuirse a cruzas inter-específicas, como una respuesta a los procesos de adaptación causados por el cambio climático y a las cambiantes condiciones edáficas de la zona, asociadas a las constantes perturbaciones de los ecosistemas (incendios forestales, tala de árboles, y apertura de campos para la agricultura y la ganadería).

Las características físicas y químicas de los suelos, en los sitios de mayor incidencia de plantas, tienen amplia variación en términos de materia orgánica, fósforo y potasio, diferencias que se hacen más evidentes, conforme los grados de las pendientes son mayores para cada una de las especies reportadas, estas tendencias permiten señalar que las especies de *Lupinus*, están adaptadas a sitios con características edáficas y altitudinales diversas bien definidas, lo que tiene sentido, si se considera, que son especies silvestres, con caracteres genéticos aparentemente diferentes, diferencias que podrían ser las causales de su adaptación y distribución en el área de estudio, donde las condiciones climáticas, juegan un papel fundamental en la dispersión natural de las especies.

Los tratamientos de escarificación mecánica y química para semillas de *Lupinus leptophyllus*, *Lupinus montanus* y *Lupinus versicolor*, incrementaron los porcentajes de germinación, en relación a las semillas sin tratar, por lo tanto, los tratamientos de escarificación mecánica y química, son adecuados para incrementar la germinación de semillas de las tres especies

estudiadas; el tratamiento de escarificación a base de calor, es eficiente a temperaturas superiores a 110 °C para *L. leptophyllus*, no así para *L. montanus* y *L. versicolor*.

Las tendencias encontradas en este estudio, indican que *L. montanus* y *L. leptophyllus*, presentan potencial para incrementar nutrientes al suelo a una edad de 120 días, sin embargo, la especie más eficiente es *L. montanus*; este comportamiento en ambas especies, aparentemente está asociado no solamente a la temperatura del suelo, la humedad y aireación, sino que la edad y la etapa fenológica de las plantas juegan un papel importante.

Además se encontraron indicios, de que, aparentemente existe un efecto nodriza de *L. montanus*, en la sobrevivencia de plantas *A. religiosa* en las primeras etapas de su desarrollo. Esto puede deberse en parte a que *A. religiosa* es tolerante a la sombra, la requiere para establecerse, además, los beneficios de una mejor nutrición por estar cerca del arbusto, también son importantes. La tendencia encontrada también deja ver que aparentemente no hay una competencia fuerte entre *L. montanus* y las plántulas de *A. religiosa*. Todos estos factores dejan ver la ventaja de nodrizamiento que impone *Lupinus* al oyamel. En el caso de *P. hartwegii*, se trata de una especie intolerante a la sombra, por lo que la mejor sobrevivencia puede estar relacionada con las mejores condiciones nutrimentales.

2. Recomendaciones

Es importante, que se continúen los estudios sobre la distribución e identificación de las especies silvestres de *Lupinus* en México, lo que permitirá enriquecer el conocimiento de este género, en el país y en el mundo, además la colecta del material de herbario debe cubrir preferentemente todas las etapas fenológicas de la planta (incluyendo flores y semillas maduras).

Se deben continuar los estudios sobre la germinación de las semillas, explorando nuevos métodos, que permitan incrementar la eficiencia germinativa, como uno de los aspectos más importantes e influyentes en la dispersión y sobrevivencia de las especies de *Lupinus*.

Deben utilizarse las plantas de este género, para recuperar suelos deficientes en nutrientes, para incrementar el contenido nutricional en especies forestales y como nodrizas para especies de importancia económica.

Este conocimiento, podría permitir a futuro el desarrollo sustentable de cultivos agrícolas a pequeña y mediana escala, así como su uso en la producción en vivero de especies forestales de importancia comercial, o para la restauración de ecosistemas degradados, reduciendo el uso de fertilizantes minerales, costos y en consecuencia el impacto ecológico al ambiente.

ANEXOS

ANEXO I. Diferentes etapas del trabajo de investigación para el capítulo 1.
DISTRIBUCIÓN ALTITUDINAL DEL GÉNERO *Lupinus* EN LA LADERA ORIENTAL DEL
VOLCAN TLÁLOC EN SIERRA NEVADA, EDO DE MÉXICO.



Algunas de las características utilizadas para identificar las especies de *Lupinus* encontradas. Longitud de pecíolos de las hojas, longitud y número de folíolos, presencia o ausencia de pubescencia, número de vainas y de semillas por vaina y longitud de las mismas, entre otras.



Establecimiento de las parcelas de estudio en una población de *L. montanus* asociado a bosques de *P. hartwegii*, trazado de las parcelas y conteo de plantas en cada una de ellas.



Toma de datos en campo (A) Diámetro medido en la base del tallo con la ayuda de un vernier, (B) Altura utilizando una regla graduada de dos metros de longitud.

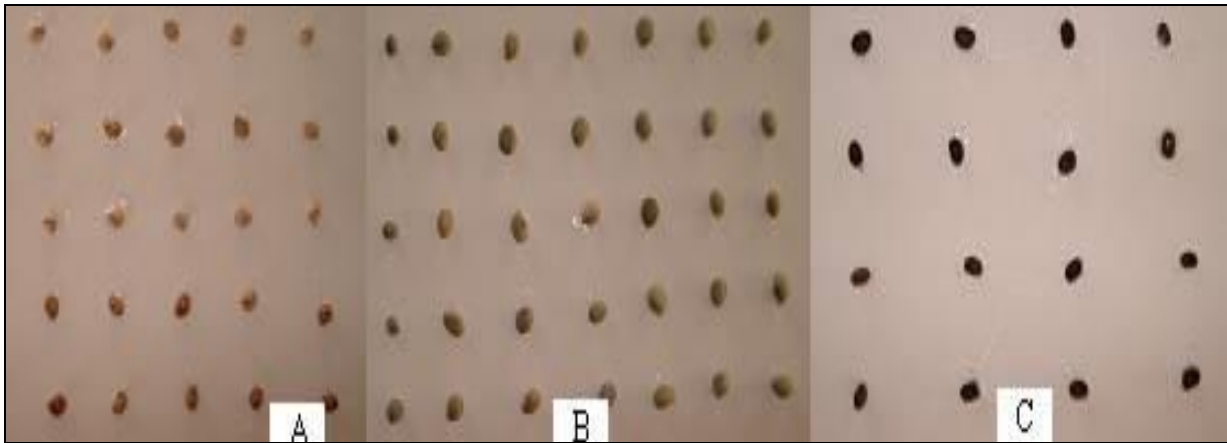


Población de *L. montanus* en un bosque sometido a perturbación por el uso de fuego en los últimos 10 años.

ANEXO II. Diferentes etapas del trabajo de investigación para el capítulo 2.
ECOLOGÍA DE SEMILLAS DE *Lupinus leptophyllus* Schlecht y Cham. *Lupinus montanus*
H.B.K. y *Lupinus versicolor* Sweet.



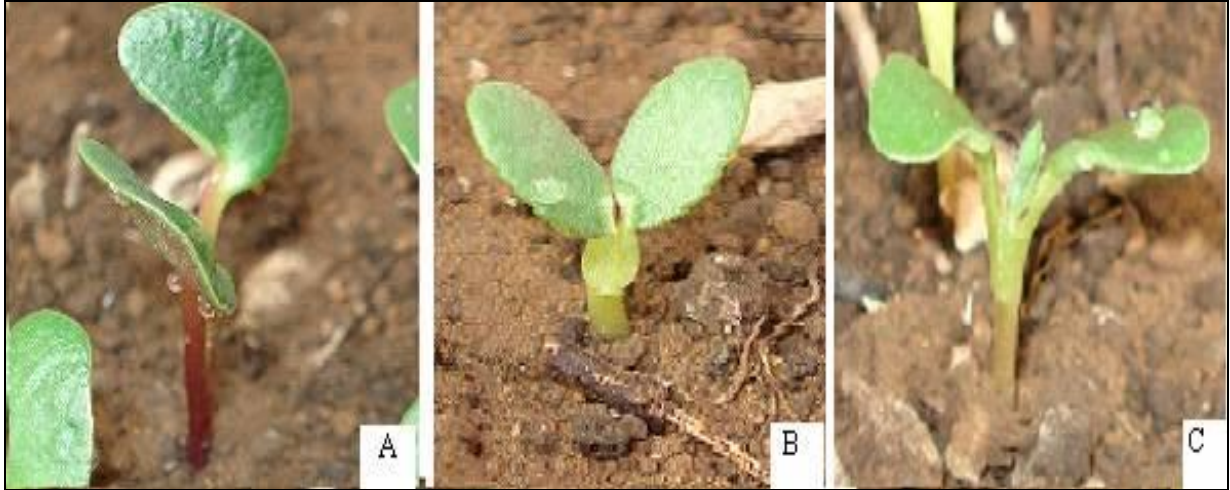
Pruebas de germinación de semillas de *L. leptophyllus*, *L. montanus* y *L. versicolor*, a temperaturas controladas de 25 °C de día y 12 °C noche en tiempos de 12 por 12 horas.



Semillas maduras de las diferentes especies de Lupino (A) *Lupinus montanus*, (B) *Lupinus uncinatus*, (C) *Lupinus versicolor*.



Escarificación mecánica (ruptura de la testa) de las semillas para las pruebas de germinación.



Plántulas con hojas cotiledonares, recién germinadas de (A) *L. leptophyllus*, (B) *L. versicolor* y (C) *L. montanus*.

ANEXO III. Diferentes etapas del trabajo de investigación para el capítulo 3.
INFLUENCIA DEL GÉNERO *Lupinus* EN LA FERTILIDAD DE SUELOS Y EN EL
CONTENIDO NUTRICIONAL DE ESPECIES FORESTALES.

(a) tepetates



(b) andosoles



Colecta de substratos (a) tepetates, (b) andosoles, para las pruebas experimentales de contenido de nutrimentos en el suelo.



Experimento uno, para evaluar captura de carbono y disponibilidad de NPK por efecto de la presencia de *Lupinus leptophyllus* y *Lupinus montanus* en invernadero.



Experimento dos, asociación de *L. versicolor* con plántulas de *A. religiosa* y *P. hartwegii* en invernadero (A) *A. religiosa*, (B) *P. hartwegii*, (C) *L. versicolor*.



Tratamientos pregerminativos en semillas de *Abies religiosa* y *Pinus hartwegii* a base de H_2O_2 durante seis horas, antes de llevarlas a campo.



Montaje del tercer experimento, para evaluar el efecto nodriza de *Lupinus montanus* sobre plantas de *Abies religiosa* y de *Pinus hartwegii* a base de H₂O₂.



Sobrevivencia de *Pinus hartwegii* por efecto nodriza de *Lupinus montanus*. La mayor sobrevivencia se presentó a la menor distancia de siembra (10 cm).



Sobrevivencia de *Abies religiosa* por efecto nodriza de *Lupinus montanus*. En este caso las tendencias fueron similares que para *Pinus hartwegii*.

ANEXO IV. Artículo publicado como parte de los alcances de esta investigación.