

TESIS DOCTORAL



Instituto Universitario de Investigación y
GESTIÓN FORESTAL SOSTENIBLE
Universidad de Valladolid-INIA



Germinación y crecimiento de *Acacia senegal* (Linne), *Acacia seyal* (Del) y *Boswellia papyrifera* (Del)



Amelework Kassa Merine

Palencia 2013



UNIVERSIDAD DE VALLADOLID

INSTITUTO UNIVERSITARIO DE INVESTIGACIÓN Y GESTIÓN
FORESTAL SOSTENIBLE

TESIS DOCTORAL:

Germinación y crecimiento inicial de *Acacia senegal* (Linne), *Acacia seyal* (Del.) y *Boswellia papyrifera* (Del.)

Presentada por AMELEWORK KASSA MERINE para optar al grado de doctora por la Universidad de Valladolid

Dirigida por

Dr. FELIPE BRAVO OVIEDO
Dr. RICARDO ALÍA MIRANDA

Palencia, España

Mayo 2013



UNIVERSIDAD DE VALLADOLID

INSTITUTO UNIVERSITARIO DE INVESTIGACIÓN Y GESTIÓN
FORESTAL SOSTENIBLE

TESIS DOCTORAL:

Germinación y crecimiento inicial de *Acacia senegal* (Linne), *Acacia seyal* (Del.) y *Boswellia papyrifera* (Del.)

Presentada por AMELEWORK KASSA MERINE para optar al grado de doctora por la Universidad de Valladolid

Dirigida por

Dr. FELIPE BRAVO OVIEDO
Dr. RICARDO ALÍA MIRANDA

Palencia, España

Mayo 2013

DEDICATORIA

Muy especialmente a la memoria de mi padre Kassa Merine que siempre había soñado con ver a sus hijos educados, he llegado aquí papi, que dios te tenga en su santa gloria

*A mi madre Etenesh Belayneh,
por darme todo el apoyo del mundo, cuidando a mis hijos y por estar siempre
conmigo en toda mi vida.*

*A mis hijos Kaleb, Abigya y Sofia, que son el eje fundamental en mi vida, y que por
ellos he llegado al final de esta etapa.*

*A mis hermanos Seyouem, Shibeshi, Yayehyirad, Yonas y Frehiwot Kassa por estar
ahí en cada uno de los momentos importantes de mi vida, su comprensión, su apoyo y
su cariño han sido de manifiesto para continuar en este largo camino.*

ÍNDICE

RESUMEN.....	1
ABSTRACT.....	3
INTRODUCCIÓN.....	5
Los bosques Africanos en zonas áridas y semiáridas	5
Los bosques y el sector forestal en Etiopía	7
Dinámica forestal y problema para el desarrollo de estos bosques	13
Objetivos de la tesis.....	19
Referencias.....	21
Anexo	27
<i>CAPÍTULO I. Morfología de semillas y germinación de tres especies arbóreas africanas: Boswellia papyrifera, Acacia senegal y Acacia seyal bajo condiciones de sequía</i>.....	29
Resumen	29
Introducción	30
Material and métodos	35
Resultados.....	42
Discusión	48
Conclusiones	51
Referencias.....	52
Anexo I. Análisis de morfología	56
Anexo II. Probabilidad de germinación.....	57
Anexo III. Regresión logística	57
Anexo IV. Modelo Gompertz	58
<i>CAPÍTULO II. Influencia de altas temperaturas en la germinación de semillas de las especies Acacia senegal y Acacia seyal procedentes del África Sub-Sahariana (Etiopía)</i>.....	61
Resumen	61
Introducción	62
Material and métodos	64
Resultados.....	66
Discusión	73
Conclusiones	76
Referencias.....	78
Anexo I. Modelo mixto	81
Anexo II. Probabilidad de germinación.....	85
<i>CAPÍTULO III. Efectos del riego, tipo de sustrato y edad en el desarrollo y crecimiento de Acacia senegal y Acacia seyal procedentes del África Sub-Sahariana (Etiopía)</i>.....	87
Resumen	87
Introducción	89
Material and métodos	93
Resultados.....	101
Discusión	115
Conclusiones	119
Referencias.....	120
Anexo	128
Anexo Tablas	129
Anexo Figuras.....	133
CONCLUSIONES GENERALES.....	145

<i>LISTA DE TRABAJOS ORIGINALES</i>	<i>147</i>
<i>AGRADECIMIENTOS</i>	<i>149</i>

RESUMEN

Los bosques secos y bosques de *Acacia* africanos están desapareciendo debido a condiciones ambientales severas y a impactos antropogénicos como el incremento poblacional y de la demanda de tierras agrícolas, lo que ha llevado a una fuerte deforestación y a un empobrecimiento del suelo. Entre los factores ambientales más influyentes en la vegetación de estas zonas áridas y semiáridas de África se encuentran la aridez relativa, la precipitación y la disponibilidad de humedad en el suelo lo que retroalimenta los efectos de los procesos de cambio global descritos. El conocimiento del proceso de germinación, crecimiento y desarrollo de las principales especies arbóreas de las zonas áridas y semiáridas de África son prerequisites fundamentales para evitar su sobre-explotación y degradación, así como para promover la restauración de la cubierta vegetal, y la conservación de los recursos hídricos y edáficos. El género *Acacia* tiene un gran potencial para mejorar la cubierta arbórea en tierras áridas y semiáridas debido a la capacidad de las especies de este género para resistir el estrés por sequía, y también por los múltiples bienes y servicios que se pueden obtener de estos árboles como por ejemplo forraje de alto contenido proteico para el ganado, fuente de madera y productos no maderables (gomas, resinas y compuestos farmacéuticos), para las comunidades humanas locales, provisión de sombra y cercas, y para mantener la fertilidad del suelo a través de la fijación de Nitrógeno. Otro género muy importante ambiental, económica y socialmente es el género *Boswellia*. Por ejemplo, *Boswellia papyrifera* (Del) es la especie productora principal del incienso de mayor calidad.

El desarrollo de esta tesis doctoral se enfoca a varios aspectos básicos para el uso de las especies estudiadas en proyectos de restauración forestal. Los objetivos de esta tesis doctoral fueron: 1) estudiar la germinación de tres especies importantes de zonas áridas de Etiopía: *Acacia senegal* (Linne), *Acacia seyal* (Del) y *Boswellia papyrifera* simulando el estrés hídrico mediante Polietilen-glicol; 2) estudiar el efecto de diferentes choques térmicos, caracterizados por 4 temperaturas y 3 tiempos de exposición, en la germinación de semillas de *Acacia senegal* y *Acacia seyal*; 3) evaluar el efecto de dos regímenes de riego (12 mm/m² aplicados semanal o quincenalmente durante la duración del ensayo) y dos tipos de sustrato (pobre o local y rico en nutrientes o comercial) en el desarrollo inicial de plántulas de *Acacia senegal* y *Acacia seyal*. Se utilizaron diferentes métodos estadísticos basados principalmente en el análisis de varianza y la regresión logística.

Por un lado, los resultados indicaron que el estrés hídrico es un factor clave que influye de forma negativa sobre la germinación de las dos especies de *Acacia*, aunque no es un factor limitante. En el caso de *Boswellia papyrifera*, la nula germinación de la especie en el experimento llevado a cabo, sugiere la necesidad de hacer un estudio más detallado para conocer la existencia de otros factores secundarios que influyen en dicho proceso, como por ejemplo la dormición. En las dos especies de *Acacia* la mayor proporción de semillas germinadas fue observada con el choque térmico de 90°C de temperatura y 5 minutos de exposición, y se observó que la probabilidad de germinación decrecía conforme aumentaba la temperatura. Aún así, la germinación fue superior al 80%. Por otro lado, el análisis del crecimiento inicial de plantas de las dos especies de *Acacia* indicó que a pesar del efecto contrastado que ejerció el tipo de sustrato en el desarrollo de las plantas, la frecuencia de riego pareció ser más determinante en el efecto del sustrato y las diferencias entre las especies. El mejor crecimiento de las plantas se observó en el sustrato rico en nutrientes y riego semanal. Este crecimiento fue diferente entre las especies, donde *A. senegal* creció más en diámetro y *A. seyal* en altura. El peor crecimiento se observó con el sustrato local, pobre en nutrientes, y riego quincenal, aunque no se observaron muchas diferencias con plantas cultivadas con sustrato local y riego semanal y plantas con sustrato rico en nutrientes y riego quincenal. Los resultados indican diferencias inter-específicas en morfología y producción de biomasa que dependen de la disponibilidad de agua y nutrientes en el suelo, así como diferencias en el potencial hídrico en el xilema. Estos resultados sugieren diferencias en el potencial de adaptación de las especies a cambios climáticos severos o a cambios estacionales en el microclima o disponibilidad de recursos edáficos, en las zonas donde habitan. Finalmente, podemos decir que los resultados de esta tesis contribuyen al mayor conocimiento de la ecología de estas especies y podrían contribuir al desarrollo de programas de producción de planta y restauración y reforestación en zonas áridas con suelos degradados.

ABSTRACT

African dry forests and *Acacia* savanna woodlands have tended to disappear due to severe environmental conditions and anthropogenic impacts such as human population increase and increased land demand for crops, which have resulted in deforested areas and poor and unfertile soils. On the other hand, relative aridity, precipitation and water availability in the soil are among the most important environmental factors influencing vegetation in arid and semiarid lands of Africa and fostering degradation processes. So, knowledge on the germination process, and on the initial growth and development of forest species from arid and semiarid lands of Africa, is a key point to avoid their over-exploitation and degradation, as well as for promoting vegetation cover restoration and for water and soil resources conservation. The genus *Acacia* has great potential for the improvement of tree cover in arid and semi-arid lands due to their drought stress resistance abilities and generation of different goods and services such as fodder for animals, sources of wood and non-wood products (e.g. gums, resins and pharmaceuticals) for the local human communities, provision of shade and live fencing, and in maintaining soil fertility through nitrogen fixation. Another very important environmentally, economically and socially genus is *Boswellia*. For example *Boswellia papyrifera* (Del) is the principal producer species of incense of higher quality. In order to achieve knowledge adequate to foster the use of these species in restoration projects, the main objectives of this thesis were: 1) to study germination of three important species of arid zones of Ethiopia: *Acacia senegal* (Linne), *Acacia seyal* (Del) and *Boswellia papyrifera*, simulating water stress through polyethylene glycol (?); 2) to study the effect of different thermal shocks, defined by 4 temperatures and 3 exposition times, on the germination of *Acacia senegal* and *Acacia seyal* seeds; 3) to evaluate the effect of two watering frequencies (12 mm/m² watered weekly or fortnightly through the whole essay) and two types of substrate (poor-nutrient or local, and rich-nutrient or commercial substrate) on the initial growth and development of *Acacia senegal* and *Acacia seyal* seedlings. Different statistical methods were used, but basically they consisted on analyses of variance and logistic regression models.

On one hand, results showed that water stress is a key factor which influences negatively on *Acacia* seeds germination. However, it was not a limiting factor. In the case of *Boswellia papyrifera*, just very few seeds (four from X) germinated during our essay. Thus, this suggests the necessity of studying other secondary factors that may influence more on the seeds germination, such as dormancy. On the other hand, the higher proportion of germinated seeds in both *Acacia* species was observed with the thermal shock of 90°C and 5 minutes of

exposure. It was also observed that germination probability decreased along with the temperature increment. However, germination percentages were higher than 80% in both species. Finally, the initial growth and development analysis of both *Acacia* species showed that despite the contrasted effect of substrate on growth, watering frequency appeared to be more determinative on seedling development and inter-species differences. The best seedling performance was observed in those cultivated with rich-nutrient substrate and weekly watering frequency. Seedling development varied according to the species; *A. senegal* grew more in stem basal diameter while *A. seyal* grew more in stem height. The worst (in comparison with the best treatments) seedling performance was observed in those seedlings cultivated with poor-nutrient substrate and fortnightly watering frequency. Results also show inter-specific differences in morphology and biomass production which depend on the soil water and nutrients, as well as differences in water potential. This suggests that there may be differences in adaptation potential to climate change or adaptation to seasonal changes in soil water and nutrients availability, in the zones where these species naturally grows. Finally, it is able to say that this thesis's results contribute to a better knowledge of these species ecology, which could contribute to the development of reforestation and/or restoration programs, and plant production programs, in arid and semiarid lands with degraded soils.

1. INTRODUCCIÓN

1.1 Los bosques Africanos en zonas áridas y semiáridas

La riqueza biológica constituye uno de los rasgos más importantes. De los bosques africanos Ocho de 34 puntos calientes (*hotspots*) de la biodiversidad mundial se encuentran en África, donde un caso especial es el Cuerno de África (Assessment, 2005). Entre estos ocho puntos destacan los ecosistemas de tierras secas que son las predominantes en varios países de la región (Lemenih, 2009).

Los ecosistemas de tierras secas son muy heterogéneos e incluyen diversos biomas, como zonas áridas, praderas, sabanas, bosques secos y zonas costeras. Una fuerza importante impulsora de la diversificación biológica en el entorno de las tierras secas es la relativa aridez (Bonkougou, 2000). Las distintas zonas se diferencian debido a la topografía, la geología y a las variaciones en los factores más limitantes como el agua y los nutrientes del suelo.

A nivel mundial las tierras secas tienen un inmenso valor científico, económico y social. Son hábitat y fuente de sostenibilidad de alrededor de un cuarto de la población. Se estima que estos ecosistemas cubren un tercio de la superficie total y la mitad de este área está en uso económicamente productivo (Bonkougou, 2000). Una gran parte de los bosques en zonas áridas y semiáridas de África están desapareciendo debido a deforestación que reduce la biodiversidad de los bosques, incrementa la emisión de los gases del efecto invernadero y reduce los stocks de carbono, tanto en la biomasa como en el suelo (Amacher et al., 2009). Estos aspectos aceleran el cambio climático, que retroalimenta el proceso de deforestación, hasta el punto de que el aumento de temperatura ligado al cambio climático está llevando a los organismos de estos ecosistemas a su límite de tolerancia (IPCC, 1997). La creciente deforestación en esta zona del planeta está potenciando la aparición de frecuentes sequías e inundaciones. África sufre cada año los efectos del cambio climático y la amenaza que representa sobre especies animales y vegetales en peligro de extinción que se encuentran ha aumentado de forma considerable durante las últimas décadas.

Las causas de la deforestación son diversas pero cabe destacar el aumento de la población, la pobreza, las migraciones a las zonas forestales, el incremento de la red de carreteras en las zonas forestales, la falta de desarrollo de un sistema legal de propiedad y control de las actividades en los bosques, la presión para obtener tierras para la agricultura de exportación, así como el subsidio de este tipo de agricultura, la corrupción y la inestabilidad

política (Deacon, 1994; Barbier and Burgess, 2001a; Barbier and Burgess, 2001b; Contreras-Hermosilla., 2002). Estos factores se mezclan con distinta intensidad en muchas regiones sometidas a procesos de deforestación intensa (Amacher et al., 2009). La deforestación se relaciona también con la conversión de los bosques a tierras agrícolas, cortas comerciales no controladas adecuadamente, cortas ilegales y recolección de leñas (Amacher et al., 2009).

La implementación de métodos de gestión forestal sostenible basados en el conocimiento científico adecuado es fundamental, junto la reducción de la pobreza y la estructuración de los gobiernos locales, para detener los procesos de deforestación que tienen consecuencias muy graves en los países en desarrollo. En estos países, la economía se basa en el uso (en algunos casos en la explotación) de los recursos naturales. Para implementar estos métodos es esencial comprender los factores que influyen en la regeneración de las especies presentes en estas zonas. Estos son, entre otros, las escasas y variadas precipitaciones, las sequías recurrentes pero impredecibles que pueden persistir durante varios años, las altas temperaturas, la fertilidad del suelo, niveles de salinidad altos, la presión de los herbívoros, los incendios y las características biológicas propias de las especies.

A nivel mundial, el 60% de tierras secas (*drylands*) esta degradado, causando una pérdida económica anual de 42 billones de dólares. Así, la degradación continuada de estas tierras es una amenaza principal a las especies de la zona, a sus funciones ecológicas y al bienestar humano (Bonkoungou, 2000). El tipo de bosque más extendido en África Oriental es el bosque de sabana y el matorral, que representa el 62,9% del área total de la subregión y que proporciona hábitat para una alta diversidad de fauna (FAO, 2003). En Etiopía, cubren el 20% del área total. Dentro de la sabana, los bosques de *Acacia* ocupan el 11% del área total del país (incluyendo Eritrea), presentando una alta diversidad de plantas y animales, que constituyen ecosistemas muy frágiles afectados por sobreexplotación y por una inadecuada gestión (Argaw et al., 1999).

1.2 Los bosques y el sector forestal en Etiopía

La información de los bosques y de los recursos forestales en Etiopía, al igual que en otros países africanos, es muy limitada. Este hecho es considerado por organismos como la FAO como el principal impedimento para planificar e implementar una gestión forestal adecuada. Durante las últimas décadas se ha producido una drástica reducción de la cubierta forestal en Etiopía. La información sobre los bosques de Etiopía es muy variada. Al comienzo de los años cincuenta del siglo pasado, los bosques densos cubrían el 16% de la superficie total del país mientras que en la década de los 90's esta cifra se han reducido a un 2,7% (Million, 2001). En el año 1990 la cubierta forestal etíope era de 4.996 miles de hectáreas y en el año 2000 de 4.593 miles de hectáreas (FAO, 2003), ocupando las plantaciones 216 miles de hectáreas. Por otro lado, estas cifras muestran que la superficie forestal etíope por persona es una de las más bajas de todo el continente africano (0,0574ha/persona).

Los bosques altos existentes se hallan en las partes menos pobladas y de difícil acceso del sur y suroeste del país. La mayoría de los bosques son inaccesibles por la ausencia de caminos y por el abrupto relieve montañoso (FAO, 2010), pero anualmente se pierde por la deforestación el 0,2 % de la superficie forestal (Forestry Research Directoriat, 2000; Million, 2001), y aproximadamente 2,000 millones de toneladas de suelo. Entre las principales causas de la deforestación se encuentran el incremento de la población y por tanto la gran demanda de tierras agrícolas, las talas para construcción y para combustible (leña y carbón vegetal), el sobrepastoreo y los incendios provocados. El sector energético de Etiopía depende fuertemente de la madera como combustible. Según FAO (2003) se estimó un consumo de madera para combustible para el año 1990 de 77.597 miles de m³, para 2000 de 98.985 miles de m³, y se estimaron unos consumos para 2010 de 116.057 miles de m³ y para el 2020 de 133.156 miles de m³. Esto indica la importancia de la demanda y la necesidad de suministro de madera para combustible en las áreas rurales.

Por otro lado, Etiopía posee entre 6.500 y 7.000 especies de plantas (Sormessa et al., 2004). Aunque no hay datos concretos, se cree que algunas especies podrían estar en peligro de extinción (Argaw et al., 1999). La alta biodiversidad de esta zona, y en especial de sus bosques secos, es clave, dado que no solo tiene una alta importancia ecológica, sino que también es relevante su valor social y económico.

Según la definición Forestal de la FAO, los bosques en Etiopía se pueden clasificar en 6 grandes grupos (Kelbesa and Girma, 2011) (1) **bosques de Acacia-Commiphora** (*Small-*

leaved deciduous forests) dominados por especies del género *Acacia* y *Commiphora*, distribuidas al sur y parte central del Valle del Rift; (2) **rodales de bambú** en los que dominan las especies *Arundinaria alpina* y *Oxytenanthera abyssinica*; (3) **bosques caducifolios de hoja ancha** (*Broad-leaved deciduous forests*) dominados por especies de los géneros *Combretum* y *Terminalia*, (4) **bosques verdes secos montanos** (*Dry evergreen montane forest*) que son formaciones complejas dominadas por *Juniperus procera*, *Olea europea* spp. *cuspidata* y *Podocarpus falcatus* entre otras especies, (5) **bosques húmedos montanos** (*Moist montane forests*) que están caracterizados por masas de mezclas de frondosas como *Pouteria adolfi-friederice*, *Pouteria altissima* y *Olea welwitschii* y *Podocarpus falcatus* (como curiosidad cabe indicar que parte de este bosque se considera el centro de diversidad salvaje de *Coffea arabica*) y, finalmente, (6) **bosques tropicales de zonas bajas** (*Lowland semi evergreen tropical forest*) que presenta un alto nivel de endemismos muchos de los cuales están en peligro de extinción.

En las tierras áridas y semiáridas se encuentra la sabana africana que está compuesta por especies del reino florístico paleotropical o etiópico y que se divide en dos grandes tipos: la sabana sudanesa que es la que se encuentra en Etiopía y la sabana zambeziana o miombo (Zida, 2007). La sabana sudanesa ocupa aproximadamente 5,25 millones km² y se extiende desde Senegal hasta las tierras altas etíopes. En este tipo de sabana la vegetación es muy variable en cuanto estructura pero se caracteriza por presentar una baja riqueza específica, árboles dispersos en zonas en las que dominan pastos resistentes a condiciones climáticas desfavorables ya que estos sistemas sufren una estación seca que dura entre 6 y 7 meses con una precipitación media anual entre 700 y 1.200 mm (Zida, 2007). Como consecuencia de todo lo anterior, junto a otros factores, estas zonas son muy sensibles a los incendios. La sabana sudanesa está catalogada como ecosistema en peligro por el Fondo Mundial para la Conservación.

Hay diversas especies de este tipo de sabana, tanto de plantas como de animales, que son una valiosa fuente de ingresos, y que proporcionan empleo, alimentos, forraje, madera, medicinas, refugio además de presentar valores culturales (Dalle et al., 2005; Lemenih, 2009). Debido a esto, cada dos o tres años del 25 al 50% del área total sufre diversas perturbaciones antropogénicas (Zida, 2007), como incendios, pastoreo y cortas no controladas que son agravadas por los efectos de las poblaciones humanas, que determinan los patrones de vegetación en la sabana sudanesa limitando la regeneración y desarrollo de nuevas plántulas de especies arbóreas (Zida, 2007).

Los *bosques de hojas pequeñas y caducas* se encuentran distribuidos en la parte sur y central del Valle del Rift y sur del país, con altitudes desde 1.000 hasta 1.900 metros sobre el nivel del mar (m.s.n.m.). Este tipo de bosque se caracteriza por agrupar especies de hojas pequeñas y resistentes a la sequía aunque varían entre las zonas. Las especies predominantes en este tipo de bosque son del género *Acacia* como las especies *Acacia tortolis*, *A. seyal*, *A. senegal*, *A. etbaica*, *A. sibiriana*, *A. mellifera*, *A. drepanolobium*; del género *Commiphora* como las especies *Commiphora africana*, *C. myrrha*, *C. fluviflor*, *C. habessinica*, *C. Paoli*, *C. crenulata*, *C. boranensis*, *C. guidotti*, *C. erythraea*, *C. schimperi*, *C. ogadensis*, *C. rostrata*, *C. serrulata*, *C. gileadensis*, *C. hildebrandtii*, *C. erosa*, *C. cyclophylla*, *C. corrugada*; del género *Boswellia* como las especies *Boswellia microphila*, *B. neglecta*, *B. rivae* o *Balanite aegyptica*; y las especies *Maytenus senegalensis* y *Zizipus mucronata* (Lemenih and Mekonnen, 2011). Muchas de estas especies (en especial las de los géneros *Acacia*, *Boswellia* y *Commiphora*) generan ingresos importantes tanto a las poblaciones rurales como a la economía del país, proporcionando leña y carbón vegetal, gomas arábicas, resinas, incienso y mirra. Dichos productos son exportados a más de 40 países de todo el mundo (Lemenih and Mekonnen, 2011). Estos bosques están muy degradados tanto por causas naturales, como por causas asociadas a las actividades humanas.

Los *rodiales de bambú* están compuestos por especies que tienen diversos usos, como conservación del suelo, reducción de la deforestación y de la degradación de la tierra, secuestro del carbono atmosférico, valor estético, fuente de alimento, construcción de viviendas tradicionales, fabricación de muebles, industrias, etc. En Etiopía se encuentran dos especies endémicas de bambú (*Oxytenanthera abyssinica* y *Arundinaria alpina*) que cubren 850.000 ha y 130.000 ha, respectivamente (Kelemwork, 2011). Su rápido crecimiento y rebrote, y la presencia de rizomas y la buena estructura de raíces, ayudan a la recuperación de las tierras degradadas y a la protección del suelo. Además, el crecimiento rápido de su copa genera una alta producción de oxígeno. Otra de las ventajas de bambú es que no necesita una atención especial, es de crecimiento muy rápido y se regenera de forma simple. El bambú puede ser una especie adecuada para combatir el calentamiento global como otras especies de leñosas en términos de capacidad del secuestro de carbono, pero a diferencia de otras especies leñosas todavía no forma parte de proyectos como los MDL (mecanismo de desarrollo limpio) (Kelemwork, 2011). La biomasa de la parte radicular de bambú puede llegar a ser del 50% del total de la planta, por lo tanto la producción en biomasa y carbono es de 7 a 30 veces mayor que otras especies forestales de crecimiento rápido (Kelemwork, 2011).

Los *bosques caducifolios de hoja ancha* están presentes al Noroeste, Oeste y Suroeste del país y alrededor del Valle del Rift, en altitudes que oscilan entre los 400 y 1.900 m.s.n.m. Las máximas temperaturas registradas en este tipo de bosque (35-40°C) se alcanzaron cerca de la depresión de Afar, que está clasificada como zona semidesértica y desértica. Estos tipos de bosque comprenden varios tipos de vegetales (Lemenih and Mekonnen, 2011) y también se consideran zonas pastorales. En estos bosques se encuentran presentes 35 especies de árboles forestales pertenecientes a 16 familias (las más frecuentes son la de las familias *Fabaceae* y *Combretaceae*). Se obtienen dos productos principales con un alto valor económico: el incienso que se obtiene de las especies del género *Boswellia* y gomas Arábigas y la goma Talha, que se obtienen de las especies del género *Acacia*. Conjuntamente estos productos aportan del 1 al 1,5% del PIB del país (Tadesse et al., 2002). Estas especies también sirven como fuente de alimento para el ganado. Sus flores son preferidas para la producción de miel y su madera se utiliza como combustible y para la construcción de implementos agrícolas, postes o cercos. La madera de estas especies es resistente al ataque de insectos. Además, son plantas medicinales, especies protectoras del suelo y sus hojas son fuentes de estiércol, entre otras cosas. Estos bosques se caracterizan por presentar especies de baja regeneración y una estructura de poblacional anormal, como la especie del género *Boswellia*.

Durante 1990-2000 en el Este de África el crecimiento del PIB medio de los países fue aproximadamente el 2,8%. Por tanto, las aportaciones económicas a escala nacional, pueden verse desde distintos ángulos, como la generación de empleo, los ingresos de divisas a través de la exportación, así como la contribución indirecta a otros sectores de la economía, especialmente la agricultura. Los productos forestales no maderables forman parte integral de la economía de los países de África oriental y desempeñan un papel muy importante en la vida cotidiana de sus habitantes.

Los bosques etíopes son fuente de diversos productos forestales no maderables de alto valor, principalmente las gomas, resinas, alimentos silvestres como la miel, frutas, semillas, hojas, bambú y plantas medicinales cuya recolección representa el principal medio de subsistencia de la población rural (Lemenih and Teketay, 2004; Eshete et al., 2005), que depende de estos productos en cuanto a fuentes de alimentación, tanto humana como para la ganadería, los usos medicinales, las gomas, las resinas y los materiales de construcción. Estos productos comerciales, en determinado porcentaje, satisfacen las necesidades de dichas poblaciones rurales, proporcionando empleo (principalmente a las mujeres). Dentro de estos productos forestales no maderables también destacan la resina, el incienso, la mirra, las gomas

arábigas y la goma Talha que aportan del 1 al 1.5% del PIB del país (Tadesse et al., 2002). En el cuerno de África el uso del incienso tiene varios usos tradicionales, medicinales (ceremonia religiosa y del café) y, además, es un producto importante en el mercado internacional (Rijkers et al., 2006).

El uso de gomas e incienso es una actividad muy antigua en África, especialmente en Etiopía que fue y sigue siendo uno de los principales productores y exportadores de estos productos (Tadesse et al., 2004; Lemenih et al., 2007; Yebeyen et al., 2009). Estas gomas naturales se obtienen de diferentes especies autóctonas de los géneros *Acacia*, *Boswellia* y *Commiphora* (Tadesse et al., 2004; Lemenih et al., 2007; Yebeyen et al., 2009). De estos tres géneros existen 60 especies que se encuentran distribuidas en las regiones áridas del territorio con un área total cubierta por ellas de 2,9 millones de hectáreas en todo el país.

El género *Acacia* agrupa especies productoras de gomas como la goma arábica que se obtiene de la especie *A. senegal* (Linne) y la goma Talha que se extrae de *A. seyal* (Del). Estas dos especies pertenecen a la subfamilia mimosoidea que es la segunda con mayor número de especies dentro del género. En año 1988, el once por ciento de las zonas áridas de Etiopía estaban cubiertas por varias especies del género *Acacia*. Estas zonas, que también se conocen por la diversidad de plantas y animales. Estas zonas constituyen un ecosistema frágil que puede ser afectado drásticamente por la sobreexplotación y la mala gestión (Argaw et al., 1999). Las especies de *Acacia* generalmente son árboles de hasta 15 m de altura, con troncos torcidos y copas aplastadas. Son especies de alta capacidad adaptativa a las condiciones ambientales erráticas como la baja precipitación, una intensa radiación solar y los fuertes vientos. La goma arábica se usa como estabilizador en diversos tipos de industria, como la alimentaria, farmacéutica, textil o química y en imprentas (Lemenih et al., 2004; Tadesse et al., 2007b; Yebeyen et al., 2009). La goma Talha se utiliza como estabilizador en las industrias no alimentarias. La madera de las especies de *Acacia* es muy apreciada por las poblaciones rurales como combustible, lo que puede ocasionar una extracción no sostenible de este recurso maderero. También se utiliza en restauración ecológica, funcionando como especie nodriza al permitir que otras especies puedan establecerse bajo su dosel.

Por otro lado, el género *Boswellia* es muy conocido por su alta producción de incienso. Las especies de este género se encuentran distribuidas en lugares de altas pendientes y zonas rocosas de África subsahariana, que se extiende desde el norte de Nigeria hasta las tierras altas de Etiopía y Eritrea (Rijkers et al., 2006). En Etiopía se encuentran 6 especies del género *Boswellia* cada una de las cuales produce un tipo de incienso distinto. *Boswellia papyrifera*

(Del), que es la especie más importante en la producción de incienso y que se distribuye en el norte de Etiopía (como los bosques de Abergele, región de Tigray y Metema en la región de Amhara) donde se obtiene el incienso de primer grado que también se llama Incienso Tigray. En el este de Etiopía, en la región de Ogaden (cerca la frontera con Somalia), están presentes masas forestales de *B. ogadensis* (Vollesen), *B. riveia* (Engl.) y *B. microphyla* (Chiov) de las que se obtienen el incienso Ogaden que es de buena calidad pero no comparable con el incienso Tigray. Finalmente en la región Borena (suroeste de Etiopía) se obtiene el incienso Borena a partir de la especie *B. neglacta* (S. Moore) (Worku et al., 2011). En conjunto, la producción potencial de incienso de Etiopía es de 300 mil toneladas pero el 90% del incienso para la exportación se obtiene de *Boswellia papyrifera* (Tadesse et al., 2007a). De esta última especie se utiliza su madera para postes, fabricación de cajas de cerillas, tableros, etc. Sus hojas proporcionan alimento para el ganado durante la época de sequía y las flores son una buena fuente de néctar para las abejas. Por eso, la miel que se recoge en esta zona es muy apreciada por la población. Las hojas, corteza y la raíz se utilizan en medicinas tradicionales (Ogbazghi et al., 2006). En conjunto, las especies de *Boswellia* se utilizan en programas de reforestación o en programas de regeneración, pero su uso se ve limitado por la dificultad de obtener plantas de calidad (relacionados con la germinación, métodos de cultivo en vivero, etc.). Generalmente, las dificultades en el proceso de instalación y crecimiento de las plantaciones en campo, podría ocasionar que estas especies se encuentren en peligro de extinción en un futuro próximo.

En Etiopía la plantación forestal se practicó por primera vez en el año 1894/95, cuando el emperador Menelik (1868-1907) introdujo una especie arbórea del género *Eucalyptus* de rápido crecimiento para superar la escasez de leña. En el año 1970 estaban cubiertas por plantaciones de *Eucalyptus* (FAO, 2011) alrededor de 15.000 hectáreas en Addis Abeba y 76 hectáreas en otras regiones. En la actualidad, las plantaciones forestales incluyen plantaciones industriales y urbanas administradas por el Gobierno, así como los bosques comunitarios y las repoblaciones destinadas a la protección de cuencas hidrográficas. La tasa de plantación anual planificada es de aproximadamente 2.000 ha, que representan tan sólo alrededor del 1% de la superficie que se deforesta anualmente.

Las especies dominantes en las plantaciones industriales que actualmente cubren 250.000 ha son los géneros *Eucalyptus*, y *Cupressus* (59% y 26%, respectivamente), seguidas de *Juniperus procera* (6%), especies del género *Acacia* (5%), *Pinus patula* (2%) y otras especies (3%) que incluyen aquellas que producen productos forestales no maderables.

La gestión de los bosques que contienen estas últimas han contribuido a la mejora ecológica, económica y social del país aunque no hay informaciones concretas (Lemenih and Teketay, 2004). En términos de distribución regional, Oromia tiene la mayor proporción de plantaciones (52%), seguida de la región de Amhara (22%). Las plantaciones urbanas son aquellas que se efectúan alrededor de los centros urbanos con el fin de satisfacer el consumo propio: por ejemplo, leña, material de construcción, aperos agrícolas. Las especies más comunes que se plantan tanto en las urbanas como forestales son las del género *Eucalyptus* (construcción y leña), leguminosas (alimento del ganado y sombra), árboles frutales, especies protectoras del suelo. Dada la gran importancia de los productos que aportan estas especies, este tipo de plantaciones cada día se ven más promovidas por las poblaciones rurales. Los Bosques de la Comunidad son plantaciones administradas por comunidades locales. Pueden estar orientados a la protección o la producción (leña, postes, construcción, etc.), y las especies principales son *Eucalyptus globulus* y *Eucalyptus camaldulensis*.

1.3 Dinámica forestal y problemas para el desarrollo de estos bosques

En ecosistemas de bosques secos tropicales, la regeneración, definida como el proceso mediante el cual las plantas se propagan por vía sexual y vegetativa (Zida, 2007), asegura la sostenibilidad y la utilización de los bosques. Este proceso está determinado por la influencia de varios factores como la formación vegetal, la geografía, el tipo de especie y las perturbaciones (Paluche, 2005). La regeneración sexual implica varios estados en el ciclo vital de las plantas, como la maduración de las semillas, proceso muy importante debido a que la abundancia de las semillas está muy relacionada con el éxito de la regeneración (Rodríguez, 2011).

La regeneración es el proceso principal para la gestión sostenible de los bosques de zonas tropicales y bosques secos en todo el mundo. La utilización de estos bosques solo es posible si existe una regeneración adecuada. Dicha regeneración es afectada por varios factores como la sequía, los incendios forestales, la tala masiva, el pastoreo o las condiciones ambientales (Lemenih and Mekonnen, 2011). La escasa disponibilidad de agua en el suelo es el principal factor limitante del crecimiento, la composición y la distribución de las especies arbustivas en las zonas áridas y semiáridas (Gebrekirstos et al., 2006a; Singh and Singh, 2006; Li et al., 2008; Scogings and Mopipi, 2008). La germinación es la primera etapa de regeneración mediante la cual las plantas se establecen. Este proceso está afectado por varios factores como la sequía. El conocimiento de la dinámica de la germinación de *A. senegal*, A.

seyal y *B. papyrifera* es muy escaso, a pesar de que se considera el principal impedimento en el manejo de dicho proceso y el establecimiento de nuevas plántulas en los viveros forestales.

La información sobre el desarrollo inicial de las especies *Acacia* en zonas áridas y semiáridas, especialmente en el África Sub-Sahariana, es igualmente escasa. Pero son los factores citados anteriormente (sequía, pastoreo, tala excesiva, etc.) los que parecen influir más, en la actualidad, en el establecimiento y crecimiento de nuevas plántulas de las especies vegetales de estas zonas, que podría ocasionar que estas especies de *Acacia* se encuentren en peligro de extinción y que podría implicar que en un futuro la población humana local se vea más afectadas aún por la regresión de estas especies.

Existen estudios sobre estas especies que abordan la estimación de la producción en biomasa, pero mayoritariamente se centran en los bosques secos del miombo (sabana Zambeziana), siendo muy pocos los de la sabana Sudanesa (Eshete and Stahl, 1998).

Las especies de *Acacia* poseen muchas características útiles que se adaptan a una amplia gama de ambientes templados-cálidos y tropicales, incluidos los lugares áridos y salinos y los suelos fértiles y ácidos (Brockwell et al., 2005), pero cuando se cultivan en sustratos que contienen suficientes nutrientes y materia orgánica adecuada, al igual que otras especies, pueden crecer con mucha facilidad. Estas especies, a diferencia de otras, también crecen bien en sustratos pocos fértiles, aunque su crecimiento no puede compararse con el de las plantas crecidas bajo condiciones adecuadas. Esto nos indica la adaptabilidad de estas especies en condiciones desfavorables de clima. Un ejemplo de este son las especies *Acacia senegal* y *Acacia seyal*, Las dos especies son fijadoras de nitrógeno, evitadoras de sequía y caducas, y que difieren en su distribución ecológica a pesar de que pueden coexistir (Hedberg and Edwards, 1989; Bekele et al., 1993; Gebrekirstos et al., 2006b). *A. senegal* crece como matorral o árbol hasta 10-15 m, y es dominante en ambientes rocosos y arenosos. Habita entre 500-1700 m de elevación con una precipitación media anual que varía entre 500-1000 mm. *A. seyal* crece como árbol hasta 9 m y generalmente habita en suelos alcalinos que se inundan estacionalmente, con una precipitación media anual que varía entre 250-1000 mm, zonas de ribera y con poca pendiente, entre 0-2100 m de elevación y una temperatura que varía entre 22-30 °C (Argaw et al., 1999; Gebrekirstos et al., 2006b).

Por otro lado, en estos paisajes, si la cantidad anual de lluvias desciende por debajo de los 500 mm, la vegetación natural viene determinada por el tipo de suelo (Walter, 1997). En condiciones de estrés hídrico, el crecimiento, la producción y la supervivencia se ven

fuertemente reducidos, principalmente por el déficit de nutrientes que implica la escasez de agua (Temes, 1986; Chapin, 1991). Las especies de *Acacia* son especies fijadoras de nitrógeno. El nitrógeno es uno de los macronutrientes más importantes en la nutrición vegetal. Se encuentra con mayor cantidad en la parte foliar y frutos de las plantas, constituyendo más de la mitad del nitrógeno total presente en una planta (Binkley, 1993).

La disponibilidad de nutrientes para las plantas es el resultado de la interacción de varios factores; entre ellos se encuentran el microclima, la calidad química de la materia orgánica, el estado químico general del suelo y la actividad de los microorganismos y otros animales y plantas (Binkley, 1993). Por otro lado, el aumento de la temperatura y humedad ambiental influye de forma negativa en el desarrollo de las plantas en condiciones de estrés hídrico por la alta transpiración. Estos factores también intervienen en las variables de biomasa, donde, en condiciones climáticas secas, la asignación de biomasa en las diferentes partes de las plantas, se ve afectada por la disponibilidad de agua, lo que conlleva a la reducción de inversión en la parte aérea y un aumento en la producción de la parte radicular (Li et al., 2011).

Otro de los factores que intervienen tanto en la germinación como el desarrollo de las nuevas plántulas es el fuego. El fuego es una de las perturbaciones más importantes en los ecosistemas forestales afectando a numerosos procesos y cambios de comunidades vegetales en todo el mundo (Danthu et al., 2003; Dayamba et al., 2008; Zald Harold et al., 2008). La incidencia del fuego en la comunidad vegetal depende de sensibilidad de las especies y de las características adaptativas que posean, las cuales les permiten resistir o recuperarse del fuego. También afecta a varios aspectos evolutivos de las plantas como son a la germinación, a la dispersión de semillas, al establecimiento de plántulas, a la mortalidad, la producción en biomasa (Dayamba et al., 2008). Este fenómeno es muy común en las Sabanas de África. La continua incidencia del fuego ha provocado que las especies forestales presenten diferentes adaptaciones al fuego. Durante un incendio, las plantas y sus semillas son expuestas a diferentes intensidades de temperatura en función de la densidad de vegetación, la humedad relativa (ambiental y/o del suelo) y la intensidad del viento, entre otros factores (Gashaw and Michelsen, 2002; Nuñez et al., 2003). Esta intensidad puede ser favorable o desfavorable, dañando o acelerando el proceso de la germinación de las semillas. Por otra parte les obliga a que entren en el período de dormición. Las semillas de la mayoría de las especies de la Sabana se caracterizan por la presencia de la cubierta dura e impermeable que actúa como barrera en la absorción de agua y la difusión de oxígeno hacia el embrión (Zida, 2007) y les

permite sobrevivir en condiciones desfavorables de clima (o en incendios) (Gashaw and Michelsen, 2002; Danthu et al., 2003).

El conocimiento de la germinación de estas especies después de un incendio es muy limitado. Tras un incendio es muy importante conocer la característica de germinación de semillas de las especies. La germinación y la dormición de las semillas de las distintas especies dependen de muchos factores, como la humedad, la luz y la temperatura. La dormición en estas especies es el resultado de la presencia de una cubierta dura e impermeable de las semillas que actúa como barrera en la absorción de agua y difusión del oxígeno en el embrión. En condiciones naturales, esta barrera se ve interrumpida por altas temperaturas, incendios y por ingestión de herbívoros y aves (Zida, 2007). Mediante la simulación de estos fenómenos naturales se han probado varios métodos de escarificación para romper dicha dormición como la inmersión en agua caliente, con ácido sulfúrico o la escarificación mecánica.

La restauración de los bosques degradados y de las zonas deforestadas es clave para una recuperación de las condiciones de vida de un gran número de habitantes en zonas rurales. Sin embargo esta labor de restauración de ecosistemas zonas áridas presenta numerosos desafíos. En particular, una fuerte y estacional aridez, rachas de viento fuerte, precipitación baja y errática, que obstaculizan el establecimiento de nueva vegetación después de la perturbación (Commander et al., 2009).

Existen estudios relacionados con las especies productoras de incienso. La dinámica poblacional y los factores que afectan a la dinámica poblacional, como el pastoreo, o el cultivo en las tierras también se ha estudiado (Gebrehiwot et al., 2002; Eshete et al., 2005; Abiyu et al., 2006; Moges and Kindu, 2006; Lemenih et al., 2007). Aparte de estos factores que afectan a la dinámica poblacional de las especies importantes, hay que sumar otros factores como el método, la frecuencia y el número de veces que se ha resinado, que influyen en la producción y gestión alternativa de la especie *Boswellia papyrifera* (Tadesse et al., 2004; Abiyu et al., 2006; Rijkers et al., 2006). La interacción de estos factores junto con la expansión de tierras agrícolas, el pastoreo y la degradación del medio ambiente también han influido directamente en la producción de semillas viables. Otros autores también observaron la influencia de la infestación por insectos e incendios en la regeneración de esta especie (Gebrehiwot et al., 2002; Eshete et al., 2005; Abiyu et al., 2006; Negussie et al., 2008).

El potencial de producción forestal se ha ido reduciendo cada año debido a los factores antes mencionados, y se han realizado algunos estudios, relacionados con la regeneración y la supervivencia de los regenerados y de las plantaciones practicando mecanismos protegiendo las zonas degradadas del contacto humano y pastoreo, reduciendo la frecuencia de resinación de cada individuo (Gebrehiwot *et al.*, 2002; Moges and Kindu, 2006) y que observaron regeneración y supervivencia mayor en áreas protegidas. El conocimiento de la regeneración de esta especie es un factor limitante en el establecimiento de nuevas plántulas en el área de reforestación, donde en el año 1999 y 2000 en la región de Tigray se observó una baja supervivencia (del 4,5% y 8,7% respectivamente). Esta supervivencia se debe al bajo conocimiento sobre la biología y el manejo selvícola de esta especie que incluye la época de recolección de las semillas, el manejo en el vivero, la selección de zonas apropiadas para plantación y el manejo tras la plantación (Gebrehiwot *et al.*, 2002).

La mayoría de las especies leguminosas presentan unas semillas con cubierta impermeable que interviene en el proceso de la germinación, por lo tanto, existen algunos estudios con varios métodos de escarificación para romper la dormición y acelerar el proceso de la germinación. (Teketay, 1996; Argaw *et al.*, 1999), observaron una mayor germinación de las semillas tratadas con ácido sulfúrico y con el método de escarificación mecánica. Estos métodos de escarificación estimularon germinaciones significativamente altas para la especie *A. seyal* en comparación con las semillas no tratadas, pero en el caso de la especie *A. senegal* no se observaron diferencias significativas entre las semillas tratadas y no tratadas.

Sanchez-Bayo y King (1994) estudiaron el desarrollo inicial en distintas temperaturas y diferentes tipos de suelo de varias especies de *Acacia*, entre ellas *A. seyal* procedente de la parte oeste de Etiopía clasificada como zona árida. Observaron que *A. seyal* mostró mejor crecimiento en suelos que contienen mejor humedad y temperaturas mayores de 25°C, aunque crece bien también en condiciones de estrés.

Es muy importante una buena regeneración y desarrollo de estas especies para la sostenibilidad de la especie y de sus producciones. A pesar de que los productos que se obtienen de las especies de *Acacia* son muy importantes y utilizados en varias industrias, son pocos los estudios relacionados con este tema. (Yebeyen *et al.*, 2009) han realizado estudios sobre la calidad de gomas arábicas, observando una calidad buena en las gomas obtenidas de la especie *A. senegal* procedente de la zona sur-oeste de Etiopía y que cumplen con todos los requisitos que debe cumplir la mejor calidad de goma en cuanto a la composición química. Por otro lado también se han hecho estudios relacionados con la clasificación del tipo de

goma y el ingreso que genera a nivel poblacional, donde (Lemenih et al., 2004) observaron que en la región este del país (frontera con Somalia) se recogen 5 tipos de gomas naturales que incluye gomas arábicas y goma Talha. Estos 5 productos en conjunto representan el 23% del ingreso anual por familia en esta región, siendo superados solo por los ingresos procedentes de la ganadería.

2. OBJETIVOS DE LA TESIS

El objetivo principal de esta tesis doctoral es estudiar la germinación y el desarrollo inicial de las plantas y los factores que limitan dichos procesos para un manejo adecuado y así incrementar el potencial de producción de las especies *Acacia senegal*, *Acacia seyal* y *Boswellia papyrifera*, que son muy valiosas tanto para la economía nacional etíope como para la población rural. Los resultados ofrecen la información necesaria para el manejo de estas especies (Figura 1).

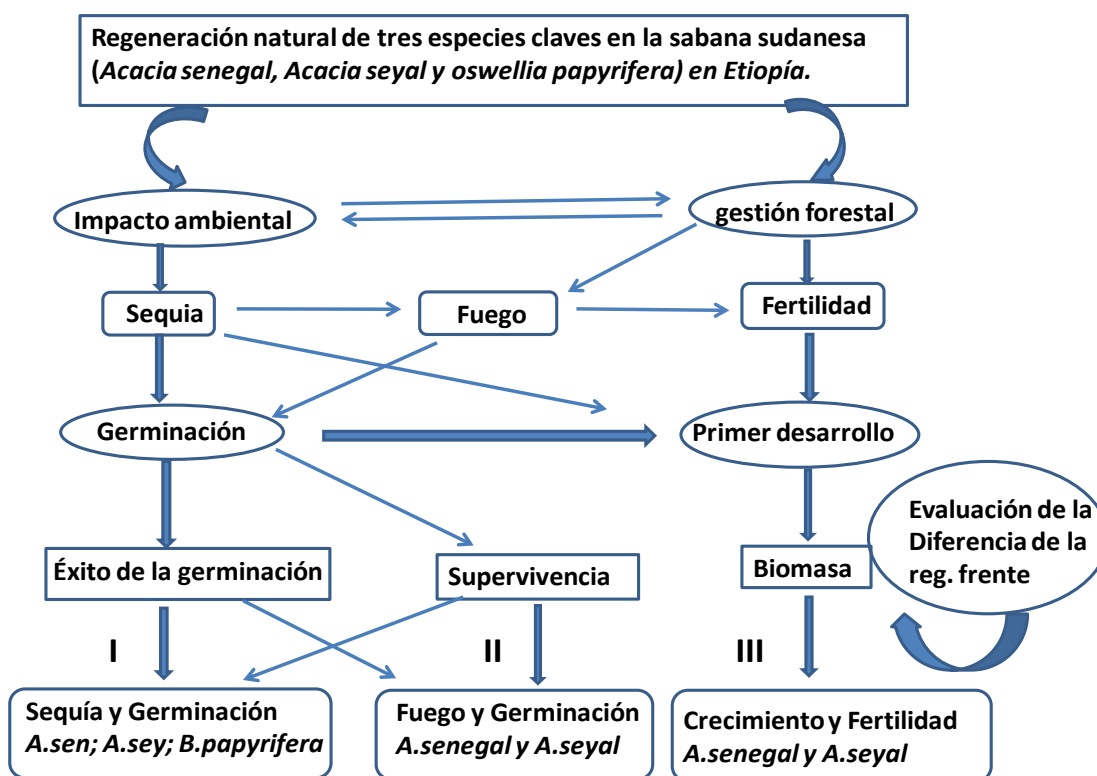


Figura 1. Relación entre los principales factores analizados

La información obtenida se centra en la germinación de tres especies arbóreas de los géneros *Acacia* (*Acacia senegal* y *Acacia seyal*) y *Boswellia* (*Boswellia papyrifera*), y el crecimiento inicial de las dos especies del género *Acacia* en las zonas áridas y semiáridas del África Sub-Sahariana.

El primer capítulo de esta memoria de tesis doctoral se centra en el impacto diferentes grados de estrés hídrico en la germinación de *A. senegal*, *A. seyal* y *B. papyrifera*.

El segundo capítulo estudia experimentalmente la germinación bajo diferentes intensidades del choque térmico, caracterizados por diferentes tiempos de exposición y un rango de temperaturas. Se espera obtener tasas de germinación altas porque las semillas de estas especies poseen una cobertura impermeable y se prevé que el fuego estimulé la germinación de dichas semillas.

Por último, el tercer capítulo aborda la biología y el comportamiento de plántulas de las dos especies de *Acacia* frente al efecto del tipo de sustrato y la frecuencia del riego.

3. REFERENCIAS

- Abiyu, A., Vacik, H., Glatzel, G., 2006. Population Viability Risk Management applied to *Boswellia papyrifera* (Del.) Hochst in North-eastern Ethiopia. *Journal of the drylands* 1(2), 98-107.
- Amacher, G.S., Ollikainen, M., Koskela, E., 2009. Economic of forest resources., 424.
- Argaw, M., Teketay, D., Olsson, M., 1999. Soil seed flora, germination and regeneration pattern of woody species in an *Acacia* woodland of the Rift Valley in Ethiopia. *Journal of Arid Environments* 43, 411–435.
- Assessment, Millennium Ecosystem, 2005. *Ecosystems and Human Well-being: Desertification Synthesis*. World Resources Institute, Washington, DC 20002.
- Barbier, E., Burgess, J., 2001b. Tropical Deforestation, Tenure Insecurity and Unsustainability. *Forest Science* 47, 497-509.
- Barbier, E., Burgess, J. , 2001a. The Dynamics of Tropical Deforestation. *Journal of Economic Surveys* 15, 413-433.
- Bekele, A., Birne, T., Tengnas, B., 1993. *Useful Trees and shrubs for Ethiopia: Identification, propagation and management for Agricultural and pastoral Communities*. RSCU SIDA, Nairobi, Kenya.
- Binkley, D., 1993. *Nutrición Forestal. Prácticas de manejo*.
- Bonkougou, G. Eduard, 2000. Biodiversity in drylands: Challenges and Opportunities for Conservation and Sustainable use. In: Maryam-Naimir-Fuller (Ed.). *The United Nations Development Programme/Global Environmental Facility*, p. 20.
- Brockwell, John., Searle, Suzette D., Jeavons, Alison C., Waayers, Meigan., 2005. Nitrogen Fixation in *Acacias*: an Untapped Resource for Sustainable Plantations, Farm Forestry and Land reclamation. Australian Centre for International Agricultural Research}.
- Commander, L.E., Merritt, D.J, Rokich, D.P, Dixon, K.W. , 2009. Seed biology of Australian arid zone species: Germination of 18 species used for rehabilitation. *Journal of Arid Environments* 73, 617–625.
- Contreras-Hermosilla., 2002. *Law Compliance in the Forestry Sector- an overview*. In, Washington DC, USA.

- Chapin, F.S., 1991. Integrated Responses of Plants to Stress. *BioScience* 41, N° 1, 29-36.
- Dalle, T.G., Mass, B.L., Isselstein, J., 2005. Plant Biodiversity And Ethnobotany of Borana Pastoralists in Southern Oromia, Etjhiopia 1. *Economic Botany* 59(1), 43-65.
- Danthu, P., Ndongu, M., Diao, M., Thiam, O., Sarr, A., Dedhiou, B., Vall O.M, A, 2003. Impacto of bush fire on germination of some West African acacias. . *Forest Ecology and Management* 173, 1-10.
- Dayamba, S.D, Tigabu, M, Sawadogo, L, Oden, P. C, 2008. Seed germination of herbaceous and woody species of the Sudanian savanna-woodland in response to heat shock and smoke. *Forest Ecology and Management* 256, 462–470.
- Deacon, R. , 1994. Deforestation and the rule of law in a cross section of countries. *Land Economics*. 70, 414-430.
- Eshete, A., Teketay, D., Hulten, H., 2005. The socio-economic importance and status of populations of *Boswellia papyrifera* (DEL) HOCHST. In *Northern Ethiopia: The case of North Gonder Zone*. *Forests, Tree and Livelihoods* 15, 55-74.
- Eshete, G., Stahl, G, 1998. Function for multi-phase assessment of biomass in acacia woodland of the Rift Valley of Ethiopia. *Forest Ecology and Management* 105, 79-90.
- FAO, 2003. Forestry outlook study for Africa. Subregional report - East Africa. In: *African development bank, E.c., Food and Agricultural organaization of th united nations. (Ed.), Overview of Forests and Forestry. Forest and tree resources*, p. 70.
- FAO, 2010. Guidelines on sustainable forest management in drylands of sub-Saharan Africa. *Arid Zone Forests and Forestry*. In, Rome, p. 58.
- FAO, 2011. Eucalyptus in East Africa, Socio-economic and environmental issues. In: Dessie, G., Erkossa, T. (Eds.), *Eucalyptus in East Africa. Socio-economic and environmental issues*
Forest Management Division, Rome, p. 42.
- Forestry Research Directoriat, EARO, 2000. *Forest Research Strategic Plan*. In, Addis Abeba, p. 108.
- Gashaw, M., Michelsen, A., 2002. Influence of heat shock on seed germination of plants from regularly burnt savanna woodlands and grasslands in Ethiopia. *Plant Ecology*. 159, 83–93.

- Gebrehiwot, K., Muys, B., Haile, M., Mitloehner, R., 2002. *Boswellia papyrifera* (Del.) Hochst: a tropical key species in northern Ethiopia. In, International Agricultural Research for Development, Witzhausen.
- Gebrekirostos, A., Teketay, D., Fetene, M., Mitlöchner, R., 2006a. Adaptation of five co-occurring tree and shrub species to water stress and its implication in restoration of degraded lands. *Forest Ecology and Management* 229, 259–267.
- Gebrekirostos, Aster, Teketay, Demel, Fetene, Masresha, Mitlöchner, Ralph, 2006b. Adaptation of five co-occurring tree and shrub species to water stress and its implication in restoration of degraded lands. *Forest Ecology and Management* 229, 259-267.
- Hedberg, I., Edwards, S., 1989. *Flora of Ethiopia*. Institute of Systematic Botany. University of Uppsala, Sweden.
- IPCC, 1997. Impactos regionales del cambio climático:. In: Watson, R.T., Zinyowera, M.C., Moss, R.H., Dokken, D.J. (Eds.), *Evaluación de la vulnerabilidad*. Grupo Intergubernamental de expertos sobre el cambio climático, p. 27.
- Kelbesa, E., Girma, A., 2011. Forest types in Ethiopia. Status, Potential Contributions and Challenges. In, Addis Ababa, p. 153.
- Kelemwork, S., 2011. Forest Types in Ethiopia, Status, Potential and Challenges. In: Emsermu., K., Abenet, G. (Eds.), *Bamboo Forests of Ethiopia*, Addis Ababa, pp. 41-52.
- Lemenih, M., Abebe, T, Olsson, M, 2004. Gum and resin resources from some *Acacia*, *Boswellia* and *Commiphora* species and their economic contributions in Liban, Southeast Ethiopia. *Journal of Arid Environments* 56, 149–166.
- Lemenih, M., 2009. Current and Prospective economic contribution of the Forestry Sector in Ethiopia. In, *Ethiopian Forestry at crossroad, the need for Stronger Institution.*, Addis Ababa.
- Lemenih, M., Feleke, S., Tadesse, W., 2007. Constraints to smallholders production of frankincense in Metema district, North-western Ethiopia. *Journal of Arid Environments* 71 393–403.
- Lemenih, M., Mekonnen, Z., 2011. Forest Types in Ethiopia. Status, Potential and challenges. In: Kelbesa, E., Girma, A. (Eds.), *Combretum-Terminalia broad-leaved Deciduous Forests*, Addis Ababa, pp. 53-77.

- Lemenih, M., Teketay, D., 2004. Natural gum and resin resources: opportunity 23 to integrate production with conservation of biodiversity, control of desertification and adapt to climate change in the drylands of Ethiopia. In, Addis Ababa, pp. 37–49.
- Li, F, Bao, W, Wu, N, You, C, 2008. Growth, biomass partitioning, and water-use efficiency of a leguminous shrub (*Bauhinia faberi* var. *microphylla*) in response to various water availabilities. *New Forests* 36, 53–65.
- Li, Fang-Lan, Bao, Wei-Kai, Wu, Ning, 2011. Morphological, anatomical and physiological responses of *Campylotropis polyantha* (Franch.) Schindl. seedlings to progressive water stress. *Scientia Horticulturae* 127, 436-443.
- Mengistu, K., 2002. Tropical Secondary Forest Management in Ethiopia. In: FAO (Ed.), Tropical Secondary Forest Management in Africa: Reality and Perspectives. FAO - EC LNV - GTZ - ICRAF - CIFOR, Nairobi.
- Million, B., 2001. Forestry Outlook Studies in Africa, Ethiopia. In.
- Moges, Y, Kindu, M, 2006. Effects of fencing and ground cultivation on natural regeneration of *Boswellia papyrifera* in Metema Wereda, Ethiopia. *Journal of the Drylands* 1(1), 45-51.
- Negussie, A, Aerts, R, Gebrehiwot, K, Muys, B, 2008. Seedling mortality causes recruitment limitation of *Boswellia papyrifera* in northern Ethiopia. *Journal of Arid Environments* 72, 378–383.
- Nuñez, M^a. R, Bravo, F, Calvo, L, 2003. Predicting the probability of seed germination in *Pinus sylvestris* L. and four competitor shrub species after fire. *Ann. For. Sci.* 60 75–81.
- Ogbazghi, W., Bongers, F., Rijkers, T., Wessel, M., 2006. Population structure and morphology of the frankincense tree *Boswellia papyrifera* along an altitude gradient in Eritrea. *Journal of the Drylands* 1(1), 85-94.
- Paluche, 2005. The influence of the pattern of trees on forest floor vegetation and silver fir (*Abies alba* Mill.) regeneration in uneven-aged forest. *Forest Ecology and Management* 205, 283-298.
- Rijkers, T., Ogbazghi, W., Wessel, M., 2006. The effect of tapping for frankincense on sexual reproduction in *Boswellia papyrifera*. *Journal of Applied Ecolog* 43, 1188–1195.

- Rodríguez, G.E., 2011. Natural regeneration of *Pinus pinaster* Ait. in Mediterranean forests. In, Instituto universitario de Investigación y Gestión Forestal Sostenible. Universidad de Valladolid, Palencia, Spain, p. 258.
- Sanchez-Bayo, F, King, GW, 1994. Ecological factors affecting the early development of seedlings of three *Acacia* species from Ethiopia. *South African Journal of Plant and Soil* 11, 147-149.
- Scogings, P.F., Mopipi, K., 2008. Effects of water, grass and N on responses of *Acacia karroo* seedlings to early wet season simulated browsing: Leaf N, fibre and tannin concentration. *Journal of Arid Environments* 72, 1666-1674.
- Singh, B, Singh, G, 2006. Effects of controlled irrigation on water potential, nitrogen uptake and biomass production in *Dalbergia sissoo* seedlings. *Environmental and Experimental Botany* 55, 209–219.
- Sormessa, T., Teketay, D., Demissew, S., 2004. Ecological study of the vegetation in Gamo Gofa zone, southern Ethiopia. *Tropical Ecology* 45(2), 209-221.
- Spong, B.D., 2008. A Decision Framework for the Implamentation of Appropriate Logging Practices in Developing Contries: Case Study- Ethiopia. In. Oregon State University, Oregon, p. 144.
- Tadesse, W., Desalegn, G. , Alia, R. , 2007a. Natural gum and resin bearing species of Ethiopia and their potential applications. *Sistemas y Recursos Forestales*. 16(3). 211-221.
- Tadesse, W., Desalegn, G., Alia, R., 2007b. Natural gum and resin bearing species of Ethiopia and their potential applications. 16(3), 211-221.
- Tadesse, W., Feleke, S., Eshete, T., 2004. comparative study of traditional and new tapping methods on frankincense yield of *boswellia papyrifera*. *Ethiopian Journal of Natural Resources.*, 287-299.
- Tadesse, W., Teketay, D., Lemenih, M., Fitwi, G., 2002. Review and Synthesis on The State of Knowledge of *Boswellia* species and Commercialization of Frankincense in the Dry land of Eastern Africa. In: FAO, E., FORENESSA. (Ed.), Addis Ababa.
- Teketay, D, 1996. Germination ecology of twelve indigenous and eight exotic multipurpose leguminous species from Ethiopia. *Forest Ecology and Management* 80, 209-223.

- Temes, S.B., 1986. Fertilización Forestal. Xunta de Galicia, Conxerxeria de Agricultura. Departamento Forestal de Zonas Húmedas, Lourizán-Pontevedra.
- Thornton, P.K., Jones, P.G., Owiyo, T., Kruska, R.L., Herrero, M., Kristjanson, P., Nortenbaert, A., Bekele, N., Omolo, A., 2006. Mapping Climate vulnerability and poverty in Africa. In: Orindi, V., Otiende, B., Ochieng, A., Bhadwal, S., Anantram, K., Nair, S., Kumar, V., Kulkar, U. (Eds.). The International Livestock Research Institute (ILRI), Kenya, Nairobi, p. 171.
- Walter, H., 1997. Zonas de vegetación y clima, Barcelona.
- Worku, A, Alemu, A, Tadesse, W., 2011. Overview of research achievements and gaps on dryland forest of Ethiopia: The case of gum resin bearing resources. In: Worku, A., Animut, G., Kassa, H., Sintayehu, M., Tadesse, W., Gebru, Y. (Eds.), Research and Development in Dryland Forests Ethiopia. Forum for Environment, Addis Ababa, p. 176.
- Yebeyen, D., Lemenih, M., Feleke, S., 2009. Characteristics and quality of gum arabic from naturally grown *Acacia senegal* (Linne) Willd. trees in the Central Rift Valley of Ethiopia. *Food Hydrocolloids* 23, 175–180.
- Zald Harold, S.J., Gray Andrew, N., North, M., Kern Ruth, A., 2008. Initial tree regeneration responses to fire and thinning treatments in a Sierra Nevada mixed-conifer forest, USA. *Forest Ecology and Management* 256, 168–179.
- Zida, D, 2007. Impact of Forest Management Regimes on Ligneous Regeneration in the Sudanian Savanna of Burkina Faso. In, Department of Forest Genetics and Plant Physiology. Swedish University of Agricultural Sciences, Umeå.

4. ANEXO

Etiopía: Rasgos biofísicos

Etiopía, ocupa la mayor parte del cuerno de África, y se encuentra ubicada entre 3° - 5° N de latitud y 33° - 48° de altitud, con una superficie de 1.104.300 km², (ocupa por tamaño la cuarta posición entre los países africanos y la vigésimo primera en el mundo) limita al Norte con Eritrea, al Sur con Kenia, al Este con Somalia y Djibouti, y al Oeste con Sudán (Fig. 1). Etiopía. Por el área ocupa el cuarto puesto en superficie de África, y el 21 del mundo. La población de Etiopía supera los 80 millones (con una tasa de aumento anual del 2,5%) y es el país más poblado del África subsahariana y el segundo de África tras Egipto. El 85% de la población Etíope trabaja en el sector primario (agricultura, ganadería, silvicultura y pesca) que general el 50% del producto interior bruto (PIB) del país (Mengistu, 2002).

Etiopía muestra una gran diversidad fisiográfica con un gran rango de altitudes ya que se pueden encontrar lugares que se encuentra a más de 100 m bajo el nivel del mar y hasta 4.500 m sobre el nivel del mar (Spong, 2008). Etiopía también se conoce como el techo de África, pues presenta nueve cimas que superan los 4,000 metros de altura y once por encima de los 3.000 metros. La montaña más alta (Ras Dashen) alcanza los 4.620 metros, pero también se encuentra una de las depresiones más acusadas de la Tierra (Danakil, con el volcán Dallol en su seno), a 116 metros bajo el nivel del mar, y que a su vez se considera el lugar más cálido del mundo, con la temperatura media anual más alta del planeta. La cueva más grande de África también se localiza en Etiopía (Sof-Omar). La meseta central etíope, con una elevación media de 2.000 msnm, ocupa más de la mitad de la superficie del país. Se consideran tierras altas a las que superan los 1.500 msnm y bajas a las que están por debajo de esta cota. Estas dos zonas presentan grandes diferencias tanto en condiciones ambientales (climáticas, vegetación y tipos de suelo) como en las aspectos sociales, económicas y culturales.

Etiopía presenta cinco grandes grupos de climas, que se clasifican según la altitud y la temperatura media anual:

- Wurch (clima muy frío o alpino): aquellas regiones que se encuentran por encima de los 3.200 msnm, con una temperatura media por debajo de los 10 °C.
- Dega (clima frío): comprende las regiones con una altitud entre los 2.300 y 3.200 msnm, con temperatura media entre 10 y 15 °C

- Weyina Dega (clima templado): abarca regiones entre los 1.500 y 2.300 msnm, con temperatura media entre 15 y 20 °C.
- Kola (clima cálido): comprende regiones entre los 500 y 1.500 m de altitud, con temperatura media entre 25 y 30 °C.
- Bereha (clima desértico): propio de regiones de altitud inferior a 500 m, con temperatura media entre 30 y 40 °C.

Las precipitaciones están igualmente relacionadas con la altitud. En regiones por encima de los 2.500 msnm se registran precipitaciones anuales de 1.400 a 1.800 mm; entre los 1.800 y los 2.500 msnm se registran precipitaciones de 1.000 a 1.400 mm; la precipitación baja a unos 600 mm en regiones con altitud entre 600 y 1.800 metros; por último, esta precipitación desciende por debajo de los 200 mm anuales en las zonas con altitud inferior a los 600 metros.

En la mayor parte del territorio las épocas secas se extienden entre Octubre a Mayo, y las épocas de lluvia entre Junio y Septiembre, pero algunas zonas tienen un corto período de lluvias entre Febrero y Mayo (Spong, 2008). Etiopía es uno de los países africanos más vulnerables al cambio climático. (Thornton *et al.*, 2006) lo catalogan, en una escala de mayor a menor vulnerabilidad frente al cambio climático, como el séptimo país africano con mayor riesgo asociado a este proceso.



Puedo soportar el estrés hídrico

CAPÍTULO I. Morfología de semillas y germinación de tres especies arbóreas Africanas *Boswellia papyrifera*, *Acacia senegal* y *Acacia seyal* bajo condiciones de sequía

RESUMEN

Etiopía tiene varias especies de *Acacia*, *Boswellia* y *Commiphora* distribuidas en zonas áridas y que son productoras, respectivamente, de goma arábiga, incienso y mirra, que se usan principalmente en industrias alimentarias, farmacéuticas, cosméticos, detergentes, textiles y ceremonias religiosas. En este trabajo se estudia la tasa y el patrón de germinación de *Boswellia papyrifera*, *Acacia senegal* y *Acacia seyal* bajo diferentes condiciones de estrés hídrico. Las semillas utilizadas proceden de rodales naturales del noroeste y sureste de Etiopía y fueron sometidas durante 45 días a un ensayo del estrés hídrico con cuatro niveles de potencial hídrico (0, -4, -8 y -12 bares) alcanzado mediante diferentes concentraciones de Polietilenglicol 6000. El ensayo se realizó a temperatura constante (30°C) y con fotoperíodo de 12 h de luz y 12 de oscuridad. La correlación de las variables morfológicas de las especies de *Acacias* son las mismas que las variables de la especie de *Boswellia*, también se pudo comprobar que el estrés hídrico influye de forma negativa en los procesos de germinación de las especies *Acacia*. Los resultados servirán para orientar los trabajos de regeneración forestal en Etiopía bajo las previsibles condiciones climáticas futuras.

Palabra clave: *Acacia*, *Boswellia*, Etiopía, germinación, sequía

1. INTRODUCCIÓN

En los años 80 y 90, 21 países de África (entre ellos Etiopía) se vieron afectados seriamente por la sequía. La agricultura de estos países depende de la calidad de las estaciones de lluvias lo que hace que ese continente sea especialmente vulnerable al cambio climático (IPCC, 1997). La creciente deforestación influye de forma importante en las frecuentes sequías e inundaciones en África y en la amenaza de especies animales y vegetales en peligro de extinción

Los productos forestales no maderables forman parte de la economía y desempeñan un papel muy importante en la vida cotidiana de varios países del este de África, siendo Etiopía un buen ejemplo. El 85% de la población y el 50% del producto interior bruto (PIB) del país dependen de la agricultura (Mengistu, 2002).



Figura 1. Mapa de Etiopía (Ministerio de Agricultura de Etiopía, 2000)

Etiopía tiene un gran rango de altitudes desde 100 m bajo el nivel del mar hasta más de 4500 m sobre el nivel del mar (Spong, 2008). Arbitrariamente, el límite para clasificar y diferenciar las tierras altas de las bajas es de 1500 m sobre el nivel del mar, estas dos zonas presentan grandes diferencias tanto en condiciones climáticas, vegetación y tipos de suelo como en los aspectos sociales, económicas y culturales (FAO, 2003; Spong, 2008). La precipitación anual en las tierras altas varía entre 800-2200 mm, y en las tierras bajas entre 200 mm y 800 mm. En la mayor parte del territorio la época seca se extiende entre Octubre y

Enero, y la época de lluvia entre Junio y Septiembre, pero algunas zonas tienen un corto período de lluvias entre los meses de Febrero y Mayo (Spong, 2008). Las temperaturas están influenciadas por la altitud, latitud, humedad y viento (Teketay and Bekele, 2002). La temperatura media de las tierras altas es de 16°C y la de las tierras bajas es de 31°C.

La información de los bosques y recursos forestales en Etiopía es muy limitada, lo que se considera el principal impedimento para planificar e implementar una gestión forestal adecuada (FAO, 2003). Algunos datos históricos indican que el 66% del área total del país estaba cubierto por bosques, incluyendo las sabanas. Al comienzo de los años cincuenta los bosques densos cubrían el 16% de la superficie total del país, esta cifra se redujo a 3.6% al principio de los años 1980 y en los años 1990 tan solo el 2.7% (Forestry Research Directoriat, 2000; Bekele and Berhanu, 2001). En el año 1992 los bosques en Etiopía ocupaban 27.5 millones de hectáreas (Forestry Research Directoriat, 2000). Según FAO (2003) en el año 2000 las plantaciones forestales ocupaban una superficie de 216,000 ha. La deforestación va en aumento y se calcula que cada año se pierden 40,000 ha de la cubierta forestal. La pérdida de suelo debido a la deforestación y actividades agrícolas se ha estimado en más de 1.9 a 3.5 billones de toneladas al año (100Mg/ha/año) (Forestry Research Directoriat, 2000; Mengistu, 2002). Como consecuencia, la capacidad productiva de las tierras altas disminuye anualmente un 1-2 % (Forestry Research Directoriat, 2000). Las principales causas de la deforestación son la pobreza, una gran tasa de crecimiento demográfico, un bajo nivel económico y las situaciones ambientales. Ello ocasiona una gran demanda de tierras para el cultivo y pastos, así como, madera para la construcción, utensilios agrícolas, leñas y combustible entre otros usos. Según (Forestry Research Directoriat, 2000) el 85% de la energía proviene de la biomasa, fundamentalmente leñas (el estiércol y los residuos agrícolas representan menos de una sexta parte). Aunque no hay datos concretos, se cree que algunas especies podrían estar en peligro de extinción (Argaw et al., 1999).

Las zonas secas en Etiopía representan más de 65% del total área, entre las vegetaciones de estas zonas se encuentran especies productoras de productos forestales no maderables (PFNM) que juegan un papel importante a nivel nacional e internacional tanto económico como ecológicamente (Moges and Kindu, 2006) y estos PFNM intervienen en la vida diaria y en el bienestar de millones de personas en todo el mundo.

Etiopía es uno de los países africanos que tiene varias especies de *Acacia*, *Boswellia* y *Commiphora* que son utilizados, respectivamente, para la producción de goma naturales, incienso y mirra. En el país se encuentran más de 60 especies forestales productoras de

resinas naturales. El área total cubierto por especies productoras de resinas naturales se estima en 2.9 millones de hectáreas en todo el país, con una producción potencial de 300,000 toneladas métricas (Tadesse et al., 2004; Lemenih et al., 2007; Tadesse et al., 2007; Yebeyen et al., 2009). La población rural depende de estos productos obteniendo alimento, medicinas, materiales de construcción etc. Éstos productos comerciales en determinado porcentaje satisfacen las necesidades de dichas poblaciones, proporcionando empleo (principalmente a las mujeres) e ingresos considerables. Algunos productos forestales no maderables, como el bambú, gomas naturales, los aceites aromáticos y las plantas medicinales también contribuyen al desarrollo económico del país (Lemenih et al., 2007). Estos PFNM (resina, incienso, mirra, gomas arábicas y goma talha, etc.) aportan de 1 al 1.5% del PIB del país (Tadesse et al., 2002). En el cuerno de África el uso del incienso tiene varios usos tradicionales, medicinales y es un producto importante en el mercado internacional (Rijkers et al., 2006), en Etiopía el uso de gomas naturales con fines comerciales es una antigua actividad, que ha sido y sigue siendo uno de los principales productores y exportadores de gomas naturales que tienen varias aplicaciones industriales, incluyendo la industria alimentaria.

El género *Acacia* pertenece a la sub-familia mimosoidea (la segunda más grande del género en la familia Leguminosa) y presenta cerca de 1350 especies. Estas especies se encuentran distribuidas por todas las zonas tropicales y templadas cálidas del mundo, en Australia, América, África y Asia (Al-Assaf et al., 2007). En Etiopía el género *Acacia* se encuentra distribuido en las regiones secas, rocosas, áridas y semiáridas del país (Figura 2). En el año 1988 el 11% de las zonas áridas de Etiopía estaban cubiertas por especies de *Acacia*. Actualmente estas zonas constituyen un ecosistema frágil que está afectado drásticamente por la sobreexplotación y mala gestión (Argaw et al., 1999). Las especies de *Acacia* generalmente son árboles de hasta 15 m de altura, con troncos torcidos y copas aplastadas, son especies de alta capacidad adaptativa a condiciones ambientales erráticas y de baja precipitación, así como a una intensa radiación solar y fuertes vientos. Su madera es muy apreciada por las poblaciones rurales como fuente combustible, lo que puede ocasionar una extracción no sostenible de este recurso maderero. Estas especies también se utilizan en la restauración ecológica como especie nodriza al permitir que otras especies puedan establecerse bajo su dosel. Dentro de este género se encuentran especies productoras de goma arábica, que se obtiene principalmente de *Acacia senegal* (Linne) y se usa como estabilizador en las industrias alimentarias y en las industrias farmacéuticas (para preparación de medicinas, bebidas y licores, cosméticos, detergentes, cremas y perfumes, pinturas y

adhesivos) y en imprentas e industrias textiles (Lemenih et al., 2004; Tadesse et al., 2007; Yebeyen et al., 2009). La goma talha que se obtiene de la especie *Acacia seyal* se utiliza como estabilizador en las industrias no alimenticias.



Acacia senegal

Acacia seyal



Figura 2. Bosques de Acacia en Etiopía

El género *Boswellia* incluye especies productoras de incienso. Las especies de éste género se encuentran distribuidas en zonas áridas y semiáridas junto con las *Acacias*, en lugares de altas pendientes y zonas rocosas y que se extiende desde el norte de Nigeria hasta las tierras altas del éste de Eritrea y Etiopía (Rijkers et al., 2006). La especie *Boswellia papyrifera* (Del) Hoschst, pertenece a la familia Burserácea. Es un árbol de hasta 12 m de altura y que se caracteriza, por presentar una corteza lisa y de color blanquecino a marrón pálido y pelado por fuera en grandes copos de pergamino, Se encuentra distribuida de forma natural en las regiones secas del África subsahariana (Ogbazghi et al., 2006), en Etiopía es abundante en la parte noroeste del país, en las regiones de Tigray y Amhara (Abergele & Metema) (Figura 4), Su madera se utiliza para postes, para la fabricación de cajas de fósforos, tableros etc. Las hojas proporcionan forraje para los ganados durante la época de sequía y las

Los objetivos de este trabajo son los siguientes:

- Caracterización morfológica de la semilla de las tres especies.
- Estudiar la germinación de las tres especies (*Acacia senegal*, *Acacia seyal* y *Boswellia papyrifera*) bajo distintos niveles de disponibilidad de agua.
- Analizar las curvas de germinación y la probabilidad de germinación bajo diferentes intensidades y tiempo de exposición de la sequía.

2. MATERIAL Y MÉTODOS

2.1. Especies de estudio: material vegetal

Las especies estudiadas son: *Boswellia papyrifera*, *Acacia seyal* y *Acacia senegal*, características de zonas áridas y semiáridas (Tabla 1). Las semillas de estas especies fueron facilitadas por el Instituto de Investigación Forestal nacional de Etiopía y fueron conservadas en cámara fría a 6 °C hasta el momento en el que se inició el experimento.

Las semillas de *A. seyal* y *A. senegal* son originarias de la región suroeste de Etiopía (Langan y Shala) en la región Este de Shewa en Etiopía, y que se clasifica como zona semiárida (Tabla 2, Figura 4). La vegetación de estas zonas se caracteriza por presentar abundantes especies leguminosas, principalmente la especie *Acacia seyal*, *Acacia senegal* y *Acacia tortolis*, *Dichrostachys cinerea*, *Balanitis aegyptica* y otros arbustos importantes, así como herbáceas. La precipitación media de la zona es de 600 mm y las temperaturas medias de las máximas y mínimas son de 28 y 13.8°C (Eriksson et al., 2003). Las semillas de *B. papyrifera* fueron obtenidas de Abergele (Tigray), que es una de las regiones más importantes en la producción de incienso de esta especie (tabla 2).



Figura. 4. Procedencia de las tres especies estudiadas. Fuente (Ministerio de Agricultura de Etiopía, 2007)

Tabla 1. Características de las especies estudiadas (Argaw et al., 1999)

Tipo	Hábitat (SNM)	Distribución	Propagación	Usos
<i>Boswellia papyrifera</i>				
Árbol hasta 12 m	950-1800 m, Resistente a la Sequía Pendientes altas	Etiopía-Nigeria- Camerún- Sudan-Uganda- Eritrea	Chad- de tallo	Semillas y estacas Menor calidad de goma, medicina, Palatable, leña, Carbono vegetal, Fertilidad de suelo
<i>Acacia seyal</i>				
Árbol hasta 9/m	0 – 2100/m 250-1000/mm/año 22-30°C Resistente a la Sequía. De crecimiento rápido	Senegal–Sudan Egipto, Somalia – Mozambique	y regeneración natural. 22,000 sem/kg.	Menor calidad de goma, medicina, Palatable, leña, Carbono vegetal, Fertilidad de suelo
<i>Acacia senegal</i>				
Árbol/ Arbusto 10–15/m	500 – 1700/m 500– 1000 mm/año Resistente a la Sequía	Senegal-Eritrea Este – Sur de África	y regeneración natural. 18,000 sem/kg.	Goma, medicina, Palatable, leña, Carbón vegetal, Fertilidad de suelo

Tabla 2. Características geográficas de las zonas de procedencia de las semillas. Fuente (Argaw et al., 1999)

Especie	Zona	Coordenadas Geográficas	Altitud (m.s.n.m.)	P. anual (mm)	T. media, max. y min (°C)
<i>Boswellia papyrifera</i>	Abergele	13°14'-13°42'N 38°38'-39°02'E	1400	650	33
<i>Acacia senegal</i>	Langano	7°26'N-38°47'E	1550	600	13,8 y 28
<i>Acacia seyal</i>	Shala	7°32'N-38°40'E	1570	500-600	13,8 y 28

Nota: P.= Precipitación

2.2. Procedimientos de laboratorio

2.2.1 Morfología de las semillas

Para estudiar los aspectos morfológicos de las semillas, se midieron 200 semillas de cada una de las tres especies estudiadas y se analizaron cinco variables morfológicas (Área, Perímetro, Longitud, Anchura y Elongación (definido como la relación entre la longitud y la anchura de las semillas). Las semillas fueron escaneadas mediante un escáner EPSON EXPRESSION 1640XL a una resolución de 360ppp y se analizaron mediante el programa UTHSCSA de Image Tools Versión 3.0 Análisis (<http://ddsdx.uthscsa.edu/dig/itdesc.html>). Para poder estandarizar las mediciones de las semillas se escaneo un objeto de tamaño conocido (un corte de papel milimetrado) que permite calibrar el resto de las imágenes tomadas en las mismas condiciones.

2.2.2 Germinación

Con el objetivo de estudiar el efecto de la sequía sobre la germinación de cada una de las especies estudiadas, se seleccionaron 400 semillas y fueron desinfectadas siguiendo el protocolo desarrollado por (Villamedina et al., 2007) y que se describe en la tabla 3. Las semillas de la especie *Acacia seyal* fueron sometida a un tratamiento de pre germinación con agua hervida a 100°C y se dejaron durante 24 horas a temperatura ambiente para estimular la germinación (Forestry Research Directoriat, 2000).

Tabla 3. Tratamiento para la desinfección de semillas (Villamedina et al., 2007)

Tratamiento	Tiempo (min.)
Alcohol 70%	2
H ₂ O destilada y estéril	5
2ml hipoclorito cálcico	10
H ₂ O destilada y estéril 3 veces	5

Para simular el estrés hídrico, las semillas fueron puestas a germinar con diferentes concentraciones de Polietilenglicol 6000. Para eso se ensayaron cuatro niveles de potencial hídrico (0 ó control, -4, -8 y -12 bares). Se siguió la metodología propuesta por Michel & Kaufmann (1973) y modificada por Michel (1983) de acuerdo con la siguiente ecuación (Eq.1)

$$[PEG] = \frac{4 - \sqrt{5,16\psi T - 560\psi + 16}}{2,58T - 280} \quad (\text{Eq. 1})$$

Donde,

[PEG]: gramos de Polietilenglicol 6000 por cada gramo de agua

ψ : Potencial hídrico en bares

T: Temperatura en grados Celsius

Para cada combinación de tratamiento y especie se utilizaron 100 semillas distribuidas en cuatro placas Petri de 10 cm de diámetro con 25 semillas cada una, sobre un papel de filtro. Cada cuatro días se cambió la solución y el papel de filtro para mantener el potencial hídrico constante durante todo el experimento y evitar procesos de hiper concentración, según Falleri (1994). Las placas se situaron al azar dentro de una cámara germinadora y el ensayo duró 45 días. Las condiciones para el ensayo de germinación fueron de 30 °C de temperatura y 80 % de humedad relativa constante, y un fotoperíodo de 12 horas de luz y 12 horas de oscuridad. La revisión de la germinación se realizó diariamente. Se consideró que una semilla había germinado cuando la radícula emergió al menos 1 mm del tegumento (Come, 1970). Todas las semillas no germinadas al final del experimento fueron sometidas al ensayo de viabilidad de tetrazolio (2, 3,5-Triphenyl-2H-Tetrazolium ChloridePB al 1%).

2.3. Análisis de datos

2.3.1 Morfología de la semilla.

Se obtuvieron los valores de la media, mínimo, máximo y coeficiente de variación de cada variable analizada. Se obtuvo el coeficiente de correlación de Pearson entre las variables (procedimiento CORR de SAS, SAS Institute Inc, 2004).

2.3.2 Disponibilidad de agua y germinación

Para analizar la influencia de la especie y el estrés hídrico sobre el número de semillas germinadas al final de los 45 días, se realizó un análisis de varianza según el modelo factorial (Eq.2):

$$Y_{ijk} = \mu + \beta_i + \delta_j + \beta\delta_{ij} + \varepsilon_{ijk} \quad (\text{Eq. 2})$$

Donde,

Y_{ijk} : Porcentaje de semillas germinadas de la especie j bajo el tratamiento de estrés hídrico i .

μ : Efecto de la media general

β_i : Efecto del estrés hídrico ($i=1$ a 4)

δ_j : Efecto de la especie ($j=1$ a 3)

$\varepsilon_{ijk} \rightarrow N(0, \sigma^2)$

Las diferencias que se revelaron significativas, entre los factores individuales, fueron analizadas mediante el test de Tukey-Kramer. Además se analizó gráficamente la interacción entre la especie y el estrés hídrico. El análisis se realizó mediante el GLM de SAS (SAS, 2010).

2.3.3 Probabilidad de germinación

Para modelizar la probabilidad de germinación se utilizaron modelos logísticos independientes para cada una de las especies con el objeto de determinar si las variables explicativas permitían predecir la probabilidad de germinación de las especies estudiadas. Como variables explicativas candidatas se empleo la intensidad del estrés hídrico (expresado a través del potencial hídrico en MPa), la especie considerada (tratada como una variable categórica) y la interacción entre estas dos variables. El modelo logístico se expresa como (Eq.3).

$$p = \frac{1}{1 + e^{-z}} \quad (\text{Eq.3})$$

Donde p en nuestro caso es la probabilidad de germinación y z es una función lineal que contiene las variables explicativas consideradas y sus diferentes transformaciones. Los

coeficientes de la función z se obtienen mediante máxima verosimilitud y se expresan de la siguiente forma.

$$z = \mu + \beta + \delta_l + \gamma + \beta \delta_l + \delta_l \gamma + \beta \gamma + \beta \delta_l \gamma + \varepsilon$$

Donde,

μ = es la media

β = el efecto del tratamiento

δ_l = el efecto de la especie

γ = el efecto del tiempo

$\beta \delta_l$ = el efecto del tratamiento por la especie

$\delta_l \gamma$ = el efecto de la especie por el tiempo

$\beta \gamma$ = el efecto del tratamiento por el tiempo

$\beta \delta_l \gamma$ = el efecto del tratamiento por la especie y por el tiempo

ε = el error

Los modelos han sido seleccionados utilizando el cambio en el valor de $-2 \log$ (verosimilitud) entre el modelo con y sin variables explicativas (Hosmer & Lemeshow 1989). Partiendo de los resultados de la regresión logística se analizó la probabilidad de la germinación gráficamente para cada especie en un tiempo determinado, para cada tratamiento. Los modelos fueron analizados mediante el programa Proc Logistic de SAS (SAS, 2010). El valor del área bajo la característica de funcionamiento de la curva del receptor (ROC) (curva ROC) fue utilizado para estimar la precisión de los modelos ajustados.

2.3.4 Análisis de curvas de germinación

Con el objeto de modelizar las curvas de germinación se seleccionó la función de Gompertz ya que este modelo cumple con las principales características deseables en este tipo de curvas como son la presencia de asíntota, punto de inflexión, comportamiento lógico y significado biológico de sus parámetros. La expresión es la siguiente (Eq. 4):

$$N = c * e^{-e^{b(t-m)}} \quad (\text{Eq. 4})$$

Donde N es el número de semillas germinadas al cabo del tiempo t (en días tras la siembra), c es el valor predicho del número total de semillas germinadas al cabo del experimento, 45 días (la asíntota de la curva), b representa la máxima tasa de germinación estandarizada mediante el valor de la asíntota ($b=N \text{ max}/c$) y m es el valor de t que corresponde con el punto de inflexión es decir el momento en que la tasa de germinación diaria es máxima.

Para cada unidad experimental (placa Petri) se ajustó una curva mediante regresión no lineal. Los parámetros iniciales (c, m y b) se estimaron de acuerdo con el procedimiento propuesto por (Notivol et al., 2007) y que se basa en la optimización de la suma de los cuadrados de los residuos minimizados mediante el algoritmo de Levenberg-Marquadt (Wolfram, 1999). Las curvas se ajustaron mediante el Proc Lin de SAS (SAS, 2010). Para comprobar la precisión del modelo se calculó para cada ajuste el valor de pseudo- R^2 .

A partir de la curva se obtuvieron otras tres variables que representan diferentes momentos de la curva: t10, t50 y t90 (inicio, intermedio y finalización de la germinación). Estas variables representan el tiempo preciso para alcanzar el porcentaje de la germinación indicado (por ejemplo, t50, tiempo para alcanzar el 50% de la germinación total) y se calcula mediante la expresión siguiente (Eq. 5).

$$t_i = m - \frac{\ln(-\ln(i/10))}{b} \quad (\text{Eq. 5})$$

Finalmente la influencia de la especie, el tratamiento de estrés hídrico y su interacción sobre las diferentes variables estimadas (c, b, m, t10, t50 y t90) fueron analizadas mediante un análisis de varianza siguiendo el modelo ya descrito (Ecuación 2) y utilizando el PROC GLM de SAS (SAS, 2010).

3. RESULTADOS

3.1. Morfología de las semillas

Las características morfológicas medidas para las semillas de las tres especies estudiadas, como se pueden observar en la tabla 4, son muy distintas. Las semillas de la especie *Acacia senegal* se caracterizan por ser mas redondas que las semillas de la especie *Acacia seyal* (Figura 5), como indican todos los valores de las variables excepto la elongación que son mayores en la especies *Acacia senegal* que en *Acacia seyal*. Las semillas de especie *Boswellia papyrifera* tienen una forma muy distinta a las semillas de las especies de *Acacia*.



Figura 5. (a) *Acacia seyal*, (b) *Acacia senegal*, (c) *Boswellia papyrifera*

El análisis de correlación entre las variables morfológicas nos muestra que para las tres especies todas las variables están altamente correlacionadas, excepto el área y perímetro con la elongación (Tabla 5).

3.2. Germinación

El ensayo de germinación duró 45 días, al final del cual se obtuvieron los porcentajes de germinación recogidos en la tabla 6. El porcentaje de germinación de *Acacia senegal* fue mayor (66.25%) que *Acacia seyal* (36.25%). *Boswellia papyrifera* no germinó (el porcentaje de germinación medio fue de 0%) y por tanto fue excluida del análisis posterior. El test de viabilidad aplicado a las semillas no germinadas demostró que en *Acacia senegal* las semillas que no germinaron no eran viables al final del ensayo, mientras que en el caso de las especies de *Acacia seyal* el 50% y *Boswellia papyrifera* el 6% fueron viables (Figura 6) (4% de semillas de la especie *Boswellia* no fueron viables, el 40% estaban vacías y el 50% presentaba larvas dentro de las semillas).



Figura 6. Test de viabilidad con Tetrazolium

Tabla 4. Características morfológicas estudiadas de las semillas de *Acacia senegal*, *Acacia seyal* y *Boswellia papyrifera* (n=200 semillas de cada especie)

		Especies		
		<i>Acacia senegal</i>	<i>Acacia seyal</i>	<i>Boswellia papyrifera</i>
Área (mm)	Med ± std	53.12 ± 10.67	22.4 ± 4.51	20.49 ± 4.94
	Min – Max	30.00 – 80.13	12.40 -34.80	8.14 – 38.43
Perímetro (mm)	Med ± std	27.58 ± 2.93	18.38 ± 1.86	20.35 ± 2.99
	Min – Max	20.53 – 34.87	13.65 -22.93	14.84 – 32.07
Longitud (mm)	Med ± std	8.76 ± 0.95	6.77 ± 0.77	6.77 ± 1.1
	Min - Max	6.70 – 10.83	4.80 – 8.90	4.00 – 10.04
Ancho (mm)	Med ± std	7.67 ± 0.82	4.01 ± 0.49	4.83 ± 0.72
	Min - Max	5.29 – 9.68	2.73 – 5.29	3.00 – 6.90
Elongación (mm)	Med ± std	1.14 ± 0.07	1.69 ± 0.18	1.42 ± 0.25
	Min – Max	1.02 – 1.46	1.18 – 2.16	1.01 – 2.36
Peso (g) 100 semilla		8.62	5.18	1.26
Nº semillas/Kg		11,600	19,305	79,365

Nota: Med= media; Min= Mínimo; std= Desviación estándar

El test de Tukey-Kramer reveló que existen diferencias significativas entre los niveles extremos de tratamientos hídricos. La tasa de germinación frente al estrés hídrico para el tratamiento testigo (0 MPa) es la mayor de todos los tratamientos (71.5%), mientras que el tratamiento más intenso (-12 MPa), resultó en la tasa de germinación más baja (30.5%). Los tratamientos intermedios (-4 y -8 MPa) mostraron una respuesta intermedia entre los dos tratamientos extremos (60% y 43% respectivamente). No existen diferencias entre los tratamientos más intensos (-12 y -8 MPa) ni entre los niveles de sequía más bajos (-4 y 0 MPa), Tampoco se han detectado diferencias significativas entre los tratamientos intermedios (-8 y -4 MPa). El porcentaje de la germinación para cada una de las especies de *Acacia* disminuyó conforme aumenta la intensidad del estrés hídrico (Figura 7). En la Figura 8 se

incluyen estos porcentajes respecto al valor obtenido en el control. Se observa que *Acacia seyal* no disminuye su porcentaje hasta un valor de -8 MPa, de forma más rápida que en *Acacia senegal*.

Tabla 5. Correlación de las variables de las semillas de las tres especies estudiadas

<i>Acacia senegal</i> (sobre la diagonal) / <i>Acacia seyal</i> (bajo la diagonal)					
	Área	Perímetro	Largo	Ancho	Elongación
Área		0.947 <.0001	0.948 <.0001	0.931 <.0001	0.051 ns
Perímetro	0.970 <.0001		0.928 <.0001	0.881 <.0001	0.100 ns
Largo	0.884 <.0001	0.939 <.0001		0.812 <.0001	0.329 <.0001
Ancho	0.865 <.0001	0.769 <.0001	0.564 <.0001		-0.279 <.0001
Elongación	-0.102 ns	0.059 ns	0.347 <.0001	-0.569 <.0001	
<i>Boswellia papyrifera</i>					
Área					
Perímetro	0.98 <.0001				
Largo	0.963 <.0001	0.987 <.0001			
Ancho	0.971 <.0001	0.966 <.0001	0.932 <.0001		
Elongación	-0.051 ns	0.022 ns	0.140 0.0410	-0.199 0.0036	

Tabla 6. Porcentaje de semillas germinadas para cada especie y tratamiento

Nivel del estrés hídrico (MPa)	% de semillas germinadas por tratamiento		
	<i>Acacia senegal</i>	<i>Acacia seyal</i>	<i>Boswellia papyrifera</i>
0	99	44	0
-4	74	46	0
-8	57	29	0
-12	35	26	0
Total	66.25	36.25	0.00

El análisis de varianza en la germinación muestra que existen diferencias significativas entre las tres especies, así como entre el potencial hídrico (o sequía) y la interacción entre estos dos factores (Tabla 7).

Tabla 7: Análisis de la varianza del efecto de la especie y el potencial hídrico sobre la germinación

Factor	gl	Suma de cuadrados	F	p-valor
MODELO	7	17,230.00	11.19	<0.0001
Especie	1	7,200.00	32.73	<0.0001
Stress Hídrico	3	7,882.00	11.94	<0.0001
Interacción	3	2,148.00	3.25	0.0392
ERROR	24	22,510.00		

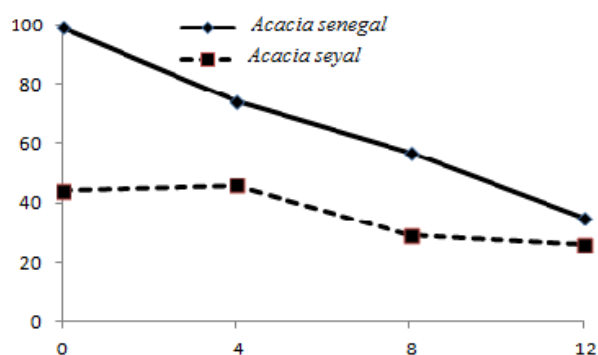


Figura 7. Porcentaje de semillas germinadas para cada especies y tratamiento

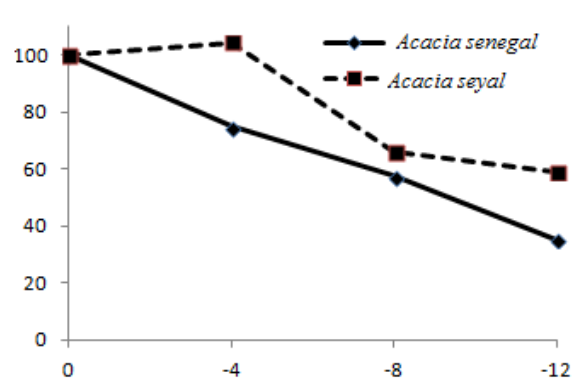


Figura 8. Porcentaje de semillas germinadas para cada especie y tratamiento respecto al control

3.3. Curva de germinación

Los valores de los parámetros relacionados con las curvas de germinación se muestran en la tabla 8. La germinación en las dos especies es un proceso muy rápido (Figura 9) para una curva ajustada en *Acacia senegal* -4. Así, a los 4.55 días en *Acacia senegal*, y 4.33 en *Acacia seyal* se ha alcanzado el 90% de la germinación total obtenida (a partir de los 20 días no se observó ninguna semilla germinada). Existen valores negativos en algunas de las variables, que están relacionados con ésta rápida germinación ocurrida durante los primeros días. Estos valores tienen un escaso significado biológico.

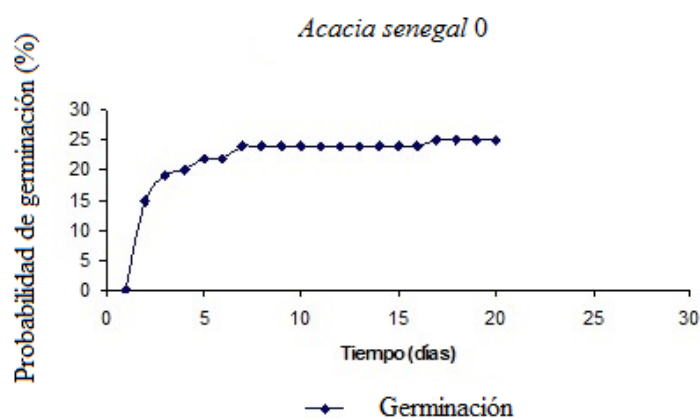


Figura 9: Curva de germinación ajustada

Tabla 8. Valores descriptivos para las distintas variables derivadas de la curva de germinación de cada unidad experimental

Var.	<i>Acacia senegal</i>				<i>Acacia seyal</i>			
	Med	Des.	Máx	Mín	Med	Des,	Máx	Mín
c	16.84	6.56	25.15	6.00	8.81	4.00	15.28	2
b	2.79	5.79	17.75	0.15	3.32	4.51	14.64	6.31
m	0.11	3.53	3.19	-10.38	2.42	0.50	3.19	1.16
t10	-1.53	4.82	2.32	-14.59	1.71	0.92	2.89	-0.76
t50	0.83	3.01	3.58	-8.53	2.73	0.52	3.63	2.00
t90	4.55	2.15	8.73	0.96	4.33	1.79	9.55	2.32
R ²	93.79	8.38	100	69.69	94.81	7.12	100	74.36

Nota: c = valor predicho del número total de semillas germinadas al cabo del experimento, 45 días (la asíntota de la curva); b= máxima tasa de germinación estandarizada mediante el valor de la asíntota ($b \approx N_{max}/c$) y m = valor de t que corresponde con el punto de inflexión es decir el momento en que la tasa de germinación diaria es máxima.

El análisis de ANOVA para el porcentaje de la germinación alcanzado en los distintos tiempos, muestra que no fueron significativas las variables independientes en las dos especies. Es decir, las dos especies responden de forma similar al estrés hídrico en la germinación en cuanto al tiempo necesario para iniciar, alcanzar el máximo de germinación diaria, o finalizar el proceso de germinación (Tabla 9). En el análisis de ANOVA los estimadores de parámetro del modelo Gompertz no fueron significativos, excepto en el caso del valor c (la germinación predicha) y del valor m. En este caso existen diferencias significativas entre especies, y

marginalmente (0.06) en tratamientos, pero en la interacción. *A. senegal* presenta grandes diferencias en m entre tratamientos, no así *A. seyal*.

Tabla 9. Análisis de las variables independientes Gompertz

Variable	Especie	Tratamiento	Interacción	R ²
Germinación	457.53***	162.78***	44.61 n.s	0.76
c	558.18***	131.54 ***	32.64 n.s	0.73
b	2.78 n.s	75.17 n.s	21.7 n.s	0.26
m	35.56	16.34	12.68	0.46
t10	323.71***	47.38	40.59	0.22
t50	0.45	52.62	43.09	0.28
t90	701.82***	719.93***	610.68***	0.21

*** $p < 0.001$ ** $0.01 > p > 0.001$ * $0.05 > p > 0.01$ n.s. $0.05 > p$

Nota: c = valor predicho del número total de semillas germinadas al cabo del experimento, 45 días (la asíntota de la curva); b= máxima tasa de germinación estandarizada mediante el valor de la asíntota ($b \approx N_{\max}/c$); m= valor de t que corresponde con el punto de inflexión es decir el momento en que la tasa de germinación diaria es máxima; t10= el 10% de germinación; t50= el 50% de germinación y t90= el 90% de la germinación.

3.4. Probabilidad de germinación

El resultado de la regresión logística mostró que en la especie *Acacia senegal* todas las variables independientes tienen un efecto significativo sobre la germinación (Tabla 10) sin embargo en el caso de la especie *Acacia seyal* la interacción entre el tratamiento y el tiempo no ejercen influencia significativa sobre la germinación, mientras que el resultado en el resto de las variables independientes son iguales al caso anterior. El valor del área bajo la curva de ROC para la especie *Acacia senegal* fue de $c=0.852$ y para la especie de *Acacia seyal* fue de $c=0.81$, los dos resultados indican que el modelo explica bien los datos utilizados en este análisis.

El resultado del análisis de la regresión logística (Proc Logistic) mostró que, todas las variables explicativas influyen en la germinación diaria de las semillas y que la probabilidad de la germinación de las semillas en función de un tiempo determinado es menor según avance el tiempo, obteniendo tendencias decrecientes en cada tratamiento (Figura 10).

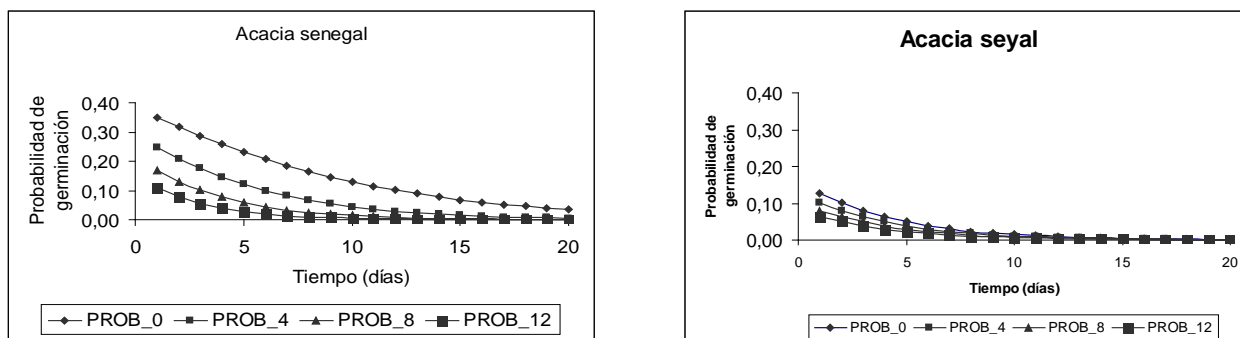


Figura 10: Probabilidad de germinación en función del tiempo para cada tratamiento

Tabla 10: Regresión logística para las especies de Acacia senegal y Acacia seyal bajo condiciones de estrés hídrico

Parámetro	gl	Estimador	Error estándar.	Wald	Pr>chess
<i>Acacia senegal</i>					
Modelo	1	-0,4891	0,1550	9,9559	0,0016
Sequía	1	0,1007	0,0254	15,6682	<,0001
Día	1	-0,1418	0,0385	13,5816	0,0002
Sequía*Día	1	0,0195	0,00660	8,7125	0,0032
<i>Acacia seyal</i>					
Modelo	1	-1,6820	0,2011	69,9480	<,0001
Sequía	1	0,0627	0,0301	4,3302	0,0374
Día	1	-0,2551	0,0391	42,5996	<,0001
Sequía*Día	1	0,000478	0,00577	0,0069	0,9339

4. DISCUSIÓN

En este trabajo se han estudiado la variación morfológica de semilla de tres especies productoras de gomas e incienso y su germinación.

En cuanto a la morfología de semillas, las dos especies de *Acacias* son muy similares, y claramente diferentes de *Boswellia*. Las semillas de *A. senegal* son más grandes que las de *A. seyal*, y los valores del número de semillas por kg son inferiores a los indicados en estudios anteriores (Argaw et al., 1999). Estas diferencias pueden ser debidas al origen del material utilizado, ya que estas especies habitan en diferentes altitudes y condiciones climáticas y que estas condiciones ambientales influyan en la morfología de las semillas (Miller et al., 2002; Mahmood et al., 2005) estudio en las semillas de la especie *Acacia nilótica* en Pakistán, Loha and Tigabu (2008) en las semillas de la especie *Cordia africana*). Según Mahmood (2005) se

demonstró la existencia de diferencias en la morfología de las semillas entre poblaciones de la misma especie y que en el caso nuestro la diferencia en cuanto a la cantidad de las semillas/kg en especies *Acacias* respecto al estudio realizado por Argaw et al., (1999), puede ser debido a esto, ya que las semillas utilizadas en este experimento fueron mas grandes que las utilizadas en el previo estudio realizado, donde las procedencias de las semillas en los dos casos es diferente, con una diferencia de altitud de 100 msnm. En las semillas de la especie *Boswellia papyrifera* la morfología es muy distinta a las de *Acacia*, con semillas pequeñas y abundantes (90,000/kg). Aunque no se conocen datos concretos relacionado con la morfología de las semillas de esta especie, algunos autores demuestran la existencia de diferencia en el aspecto físico según las altitudes y la frecuencia de resinación (Ogbazghi et al., 2006; Rijkers et al., 2006). Todas las variables de las semillas medidas están altamente correlacionadas, y por tanto para estudios posteriores en los que se necesite estimar el tamaño de la semilla, podría utilizarse el peso al ser más sencillo de determinar.

La mayoría de las especies de *Acacia* se caracterizan por tener una cubierta muy dura e impermeable, que provoca una dormición temporal y hace que influya en el proceso de la germinación de las semillas (Masamba, 1994; Teketay, 1996; Argaw et al., 1999; Aref, 2000; Zida, 2007) y han demostrado que es necesario la aplicación de varios métodos para romper la dormición en las semillas de las especies que contienen cubiertas duras. El mejor resultado fue observado con método de escarificación con ácido sulfúrico, método más costoso además de necesitar de muchos cuidados, seguido de la inmersión en agua (ya sea hervida o no) en distintos tiempos según la exigencia de la especie. En este experimento fue necesario aplicar un tratamiento pre germinativo a *Acacia seyal*, para prevenir la dormición que se conoce por la presencia de la cubierta dura de sus semillas y agilizar la germinación. De las especies analizadas la no germinación de la especie *Boswellia papyrifera* puede deberse al origen del material, como se demostró en los estudios de Gebrehiwot et al. (2002), Ogbazghi et al., (2006), y Rijkers et al., (2006). El proceso de resinación influye en la producción de semillas viables de la especie, donde los árboles invierten carbohidratos en la producción del incienso más que en los sistemas reproductivos. Por otra parte el tiempo de almacenamiento de las semillas también tiene un efecto negativo sobre el número de semillas viables (Adam and El Tayeb, 2008) observándose una disminución notable en la germinación de esta misma especie en Sudan.

En el resultado de la prueba con tetrazolium el menor porcentaje de semillas viables (6%) y la no germinación, puede estar relacionado con la intensidad de la resinación de los

árboles y esto a su vez tanto en la calidad como en la cantidad de la producción de semillas viables (Rijkers et al., 2006). Por otra parte aunque no hay estudios previos realizados se puede argumentar la existencia de una dormición en esta especie, pues en un análisis previo realizado en condiciones similares con el mismo lote de semillas la germinación se había iniciado, habiendo germinado el 13% de las semillas en los 18 primeros días del experimento (Kassa et al., 2008 experimento no publicado).

El porcentaje de germinación de la especie *Acacia senegal* es más alto que la especie de *Acacia seyal*, lo que concuerda con los resultados obtenidos por (Teketay, 1996; Argaw et al., 1999; Zida, 2007) y que puede ser debido a la cubierta muy dura de esta última especie. La especie *Acacia seyal* aunque se sometió a un tratamiento de pregerminación el resultado no fue el esperado. Para obtener una germinación mejor es necesario aplicar otros métodos de escarificación o tratamientos más severos como se mostró en el trabajo de Teketay (1996), como la aplicación del Ácido sulfúrico. Por otra parte este menor porcentaje de germinación de *Acacia seyal* (y probablemente de *Boswellia papyrifera*) en condiciones de no-estrés, podría ser debido a la existencia de una barrera que impide la entrada de agua para retrasar la germinación y por tanto, entrarán en un tipo de dormición, lo que concuerda con los estudios realizados por (Gebrekirstos et al., 2006). Algunos autores en sus estudios demuestran que algunas especies leguminosas como por ejemplo las especies *Indigoferas* presentan como característica propia de semillas la presencia de la cubierta muy dura e impermeable y esto actúa como protección del estrés hídrico con poca germinación en condiciones del estrés hídrico, para impedir que el estrés influya en el desarrollo del embrión, ésta estrategia conlleva a la ventaja de que germinen en condiciones de no-estrés (Sy et al., 2001).

En las dos especies de Acacias estudiadas el proceso de germinación es muy rápido. En tan solo 5 días se alcanza más del 90 % de la germinación total. No existen diferencias significativas ni entre especies ni entre tratamientos para los valores de inicio y final del proceso de germinación. Esto podría estar relacionado con el ambiente en el que se va a desarrollar la planta. Bajo condiciones de aridez, estas especies aprovechan las condiciones favorables (humedad y temperatura) para germinar rápidamente y que en algunos estudios se han demostrado que algunas especies leguminosas de la sub-saharianas como las especies del género *Indigofera* (*Indigofera astragalina*, *I. senegalensis* y *I. tinctoria*) el estrés hídrico aunque no es el factor limitante influye de forma negativa en el proceso de germinación (Sy et al., 2001). En cambio en *Pinos* y robles mediterráneos bajo condiciones de aridez, el proceso no es tan rápido dando lugar a una germinación irregular y más extendida en el tiempo

(Bodyak et al., 2003) frente a las especies como *Pinus nigra* o *P. silvestris* que si germinan en plazos muy cortos. La rápida germinación de las semillas en zonas áridas y semiáridas parece ser frecuente como se demostró en el estudio de Travalos (2007) realizado con la especie *Spartium junceum* L, donde la germinación inicio a los 4 días con un 5% y el total fue de 67% a los 18 días del experimento (Travalos et al., 2007).

El resultado de los análisis de la varianza de los modelos estadísticos aplicados en este experimento muestran que en las dos especies de *Acacias* se observa una disminución de la germinación a medida que aumenta el grado del estrés hídrico, mucho más acusado en los tratamientos extremos y en el caso de *Acacia senegal* (reducción del 64.6% en la germinación en el tratamiento a -12 Mpa respecto al control) que en el de *Acacia seyal* (reducción del 40.9% respecto del control). Esto podría estar relacionado con una mayor tolerancia a la sequía en esta última especie, aunque no se relaciona con la precipitación en los lugares de origen en estas especies que son similares lo que concuerda con el trabajo realizado por (Sy et al 2001) en otras especies leguminosas de zonas sub. Sahariana.

El comportamiento de los estimadores de los parámetros del modelo Gompertz, tanto el punto de inflexión como la rapidez del crecimiento al igual que el porcentaje de la germinación en los distintos tiempos estudiados nos indicó que no se observa diferencia significativa entre los parámetros, esto puede haber sido a la uniformidad de la germinación de las semillas (de las dos especies) fue en los primeros días del experimento (Figura 9).

5. CONCLUSIONES

Podemos concluir que el estrés hídrico influye de forma negativa en la germinación de las especies de *Acacia*, aunque no es un factor limitante. La nula germinación obtenida con *Boswellia papyrifera* obliga a un estudio más detallado y profundo, para analizar la influencia ya sea dormición secundaria inducidas, u otros factores intrínsecos que puedan suponer una amenaza para la regeneración de esta especie. Es necesario estudiar el desarrollo inicial de las plántulas y la respuesta a altas temperaturas de las especies de *Acacias* para una gestión adecuada y la posible prevención de la extinción.

6. REFERENCIAS

- Adam, A. A., El Tayeb, A. M., 2008. A Comparative Study of Natural Regeneration of *B. papyrifera* and Other Tree Species in Jebel Marra Darfur; Sudan. *Agriculture and Biological Sciences* 4(1) 94-102.
- Al-Assaf, S., Phillips, G. O., Aoki, H., Sasaki, Y., 2007. Characterization and properties of *Acacia senegal* (L.) Willd. Var. *senegal* with enhanced properties (*Acacia* (sen) SUPER GUMTM): Part 1—Controlled maturation of *Acacia senegal* var. *Senegal* to increase viscoelasticity, produce a hydrogel form and convert a poor into a good emulsifier. *Food Hydrocolloids* 21 319-328.
- Aref, I.M, 2000. Effects of pre-germination treatments and sowing depths upon germination potential of some *Acacia* species. In. *Res. Bult., Res. Cent. Coll. of Agri., King Saud Univ., Saudi Arabia*, pp. 5-17.
- Argaw, M., Teketay, D., Olsson, M., 1999. Soil seed flora, germination and regeneration pattern of woody species in an *Acacia* woodland of the Rift Valley in Ethiopia. *Journal of Arid Environments* 43, 411–435.
- Bekele, M., Berhanu, L., 2001. State of Forest genetic Resources in Ethiopia, on the conservation, management, sustainable utilization and enhancement of forest genetic resources in Sahelian and North-Sudanian Africa. In: FAO, I., ICRAF. (Ed.). *Forest Genetic Resources*. Forestry Department, Ouagadougou, Burkina Faso.
- Bodyak, M., Duruk, H., Tulku, F., Alikoúlu, M., 2003. Effects of Water Stress on Germination in Six Provenances of *Pinus brutia* Seeds from Different Bioclimatic Zones in Turkey. *Turk J Agric For* 27, 91-97.
- Come, D., 1970. *Les obstacles a la germination*, Masson, Paris.
- Eriksson, I., Teketay, D., Granstrom, A., 2003. Responce of Plant Communities to fire in *Acacia* woodland and a dry Afromontane forest, southern Ethiopia. *Forest Ecology and Management* 177, 39-50.
- FAO, 2003. *Forestry outlook study for Africa. Subregional report - East Africa*. In: *African development bank, E.c., Food and Agricultural organaization of th united nations*. (Ed.), *Overview of Forests and Forestry. Forest and tree resources*, p. 70.
- Forestry Research Directoriat, EARO, 2000. *Forest Research Strategic Plan*. In, Addis Abeba, p. 108.

- Gebrehiwot, K., Muys, B., Haile, M., Mitloehner, R., 2002. *Boswellia papyrifera* (Del.) Hochst: a tropical key species in northern Ethiopia. In, International Agricultural Research for Development, Witzhausen.
- Gebrekirostos, A., Teketay, D., Fetene, M., Mitloehner, R., 2006. Adaptation of five co-occurring tree and shrub species to water stress and its implication in restoration of degraded lands. *Forest Ecology and Management* 229, 259–267.
- IPCC, 1997. Impactos regionales del cambio climático:. In: Watson, R.T., Zinyowera, M.C., Moss, R.H., Dokken, D.J. (Eds.), *Evaluación de la vulnerabilidad*. Grupo Intergubernamental de expertos sobre el cambio climático, p. 27.
- Lemenih, M, Abebe, T, Olsson, M, 2004. Gum and resin resources from some *Acacia*, *Boswellia* and *Commiphora* species and their economic contributions in Liban, Southeast Ethiopia. *Journal of Arid Environments* 56, 149–166.
- Lemenih, M., Feleke, S., Tadesse, W., 2007. Constraints to smallholders production of frankincense in Metema district, North-western Ethiopia. *Journal of Arid Environments* 71 393–403.
- Loha, A., Tigabu, M., 2008. Genetic variation among and within population of *Cordia africana* in seed size and germination responses to constant temperature. *Journal of Eucalyptica* 165, 189-196.
- Mahmood, S., Ahmed, A., Hussain, A., Athar, M, 2005. Spatial pattern of variation in populations of *Acacia nilotica* in semi-arid environment. *Journal of Environmental science* 2 (N°3), 193-199.
- Masamba, C., 1994. Presowing seed treatments on four African *Acacia* species: appropriate technology for use in forestry for rural development. *Forest Ecology and Management* 64, 105-109.
- Mengistu, K., 2002. Tropical Secondary Forest Management in Ethiopia. In: FAO (Ed.), *Tropical Secondary Forest Management in Africa: Reality and Perspectives*. FAO - EC LNV - GTZ - ICRAF - CIFOR, Nairobi.
- Miller, J.T., Andrew, R.A., Maslin, B.R., 2002. Towards an understanding of variation in the Mulga complex (*Acacia aneura* and relatives). *Conservation science W. Aust* 4, 19-35.
- Moges, Y, Kindu, M, 2006. Effects of fencing and ground cultivation on natural regeneration of *Boswellia papyrifera* in Metema Wereda, Ethiopia. *Journal of the Drylands* 1(1), 45-51.

- Notivol, E. , García-Gil, M. R. , Alía, R. , Savolainen, O. , 2007. Genetic variation of growth rhythm traits in the limits of a latitudinal cline in Scots pine. *Canadian Journal of Forest Research*. 37(3), 540-551.
- Ogbazghi, W., Bongers, F., Rijkers, T., Wessel, M., 2006. Population structure and morphology of the frankincense tree *Boswellia papyrifera* along an altitude gradient in Eritrea. *Journal of the Drylands* 1(1), 85-94.
- Rijkers, T., Ogbazghi, W., Wessel, M., 2006. The effect of tapping for frankincense on sexual reproduction in *Boswellia papyrifera*. *Journal of Applied Ecology* 43, 1188–1195.
- SAS, Institute Inc., 2010. User's Guide. In, Cary, N.C, USA.
- Spong, B.D., 2008. A Decision Framework for the Implamentation of Appropriate Logging Practices in Developing Contries: Case Study- Ethiopia. In. Oregon State University, Oregon, p. 144.
- Sy, A., Grouzis, M., Danthu, P., 2001. Seed germination of seven Sahelian legume species. *Journal of Arid Environments* 49, 875-882.
- Tadesse, W., Desalegn, G., Alia, R., 2007. Natural gum and resin bearing species of Ethiopia and their potential applications. 16(3), 211-221.
- Tadesse, W., Feleke, S., Eshete, T., 2004. comparative study of traditional and new tapping methods on frankincense yield of *boswellia papyrifera*. *Ethiopian Journal of Natural Resources.*, 287-299.
- Tadesse, W., Kindu., 2005. Natural Gum and Resin resources Database: The case of Ethiopia. In, *Strengthening the production and Quality Control of Gums and Resins in Africa.* .
- Tadesse, W., Teketay, D., Lemenih, M., Fitwi, G., 2002. Review and Synthesis on The State of Knowledge of *Boswellia* species and Commercialization of Frankincense in the Dry land of Eastern Africa. In: *FAO, E., FORENESSA. (Ed.)*, Addis Ababa.
- Teketay, D, 1996. Germination ecology of twelve indigenous and eight exotic multipurpose leguminous species from Ethiopia. *Forest Ecology and Management* 80, 209-223.
- Teketay, D., Bekele, T, 2002. Indicators and Tools for Restoration and Sustainable Management of Forests in East Africa. In. *State of Forest and Forestry Research in Ethiopia.* , Ethiopia.

- Travalos, I.S., Economou, G., Karamanos, A.J., 2007. Seed germination and seedling emergence of *Spartium junceum* L In response to heat and other pre-sowing treatments. *Journal of Agronomy* 6 (1), 152-156.
- Villamedina, I., Perdranzani, H., Sierra de Grado, R., 2007. Respuesta clonal al cultivo in Vitro en *Populusx canescens* (Ait) Sm. Con fines de conservación. In, VII Reunión de la Sociedad de cultivo in Vitro de Tejidos Vegetales, Alcalá de Henaes, Madrid.
- Wolfram, Stephen., 1999. *The Mathematica* Cambridge university press.
- Yebeyen, D., Lemenih, M., Feleke, S., 2009. Characteristics and quality of gum arabic from naturally grown *Acacia senegal* (Linne) Willd. trees in the Central Rift Valley of Ethiopia. *Food Hydrocolloids* 23, 175–180.
- Zida, D, 2007. Impact of Forest Management Regimes on Ligneous Regeneration in the Sudanian Savanna of Burkina Faso. In, Department of Forest Genetics and Plant Physiology. Swedish University of Agricultural Sciences, Umeå.

7. ANEXO I COMANDOS DEL PROGRAMA ESTADÍSTICO SAS UTILIZADOS PARA EL ANÁLISIS DE LA MORFOLOGÍA DE SEMILLAS

```
Proc import out= work.semillas
datafile= "c:\xxxxx/morfologia semillas\seedafr.xls"
dbms=excel replace;
sheet="hoja1$";
getnames=yes;
mixed=no;
scantext=yes;
usedate=yes;
scantime=yes;
run;
```

```
Proc corr data=semillas;
by especie;
var area perimeter length width elongation;
run;
```

```
Proc glm data=semillas;
class especie;
model area = especie;
run;
```

```
Proc glm data=semillas;
class especie;
model perimeter =especie;
run;
```

```
Proc glm data=semillas;
class especie;
model length =especie;
run;
```

```
Proc glm data=semillas;
class especie;
model width =especie;
run;
```

```
Proc glm data=semillas;
class especie;
model elongation = especie;
run;
```

8. ANEXO II. PROBABILIDAD DE GERMINACIÓN

```
Proc import out= work.germ
datafile= "c:\yyyyy\germprob.xls"
dbms=excel replace;
sheet="hoja1$";
getnames=yes;
mixed=no;
scantext=yes;
usedate=yes;
scantime=yes;
run;
```

```
Proc logistic data=germ;
title 'acacias';
class specie;
model germ (event='1')= specie drought specie*drought/expb scale=none
clparm=wald
clodds=pl
rsquare
outroc=roc1;
run;
```

9. ANEXO III. ANÁLISIS DE REGRESIÓN LOGÍSTICA

```
Proc logistic data=semilla descending;
class sp trat;
model germ = sp trat sp*trat/ LACKFIT RSQUARE ;
run;
```

```
data semilla2; set semilla;
if trat="A" then trat2=4;
if trat="B" then trat2=3;
if trat="C" then trat2=2;
if trat="D" then trat2=1;
run;
```

```
Proc logistic data=semilla2 descending;
class sp trat2;
model germ = sp trat2 sp*trat2/ LACKFIT RSQUARE ;
run;
```

10. ANEXO IV: ANÁLISIS DE LAS CURVAS DE CRECIMIENTO, MODELO GOMPERTZ

```
options pagesize=max;
ods pdf file="d:\ZZZZZ\;
ods graphics on;
```

```
proc import out= work.gompertz
datafile= "d:\xxx\yyy\amele\germ.xls"
dbms=excel replace;
range="sheet1$";
getnames=yes;
mixed=no;
scantext=yes;
usedate=yes;
scantime=yes;
run;
```

```
Proc sort data=gompertz;
by placa day;
run;
```

```
Proc means data=gompertz;
var day germ;
output out=gompertz1 min(day)=xmin median(day)=xmed max(day)=xmax
min(germ)=ymin median(germ)=ymed max(germ)=ymax css(germ)=deno;
by placa;
run;
```

```
data gompertz2;
set gompertz1;
do i=1 to _freq_;
retain xmin xmed xmax ymin ymed ymax;
output;
end;
run;
```

```
data gompertz3 (drop=_type_ i);
merge gompertz gompertz2;
c0=2+ymax;
m0=(xmax*log(-log(ymed/(2+ymax)))-xmed*log(-log((1+ymax)/(2+ymax))))
/(log(-log(ymed/(2+ymax)))-log(-log((1+ymax)/(2+ymax))));
b0=-log(-log((1+ymax)/(2+ymax)))/(xmax-m0);
if placa=11 then do;c0=3;m0=2;end;
if placa=16 then do;c0=7;m0=3;end;
if placa=17 then do;c0=9;m0=2;end;
run;
```

```
Proc nlin data=gompertz3 method=marquardt convergeobj=0.01;
model germ = c*c0*exp(-exp(-b*b0*(day-m*m0)));
```

```

parameters c=1 b=1 m=1;
by placa;
output out=gompertz4 sse=nume residual=RE predicted=YP parms=c b m;
run;

```

```

data gompertz5;
set gompertz4;
r2=100*(1-nume/deno);
c=c*c0;
m=m*m0;
b=b*b0;
t5=m-log(-log(0.05))/b;
t10=m-log(-log(0.1))/b;
t50=m-log(-log(0.5))/b;
t90=m-log(-log(0.9))/b;
t95=m-log(-log(0.95))/b;
run;

```

```

Proc gplot data=gompertz5;
title 'Modelo  $y=c*\exp(-\exp(-b*(x-m)))$ ';
symbol1 c=blue;
symbol2 c=black ci=black i=spline;
axis1 label=('GERM');
axis2 label=('DAY');
plot germ*day=1 yp*day=2 / OVERLAY vzero hzero vaxis=axis1 haxis=axis2;
by placa;
run ;

```

```

Proc gompertz6;
set gompertz5;
if day=xmax;
drop day _freq_ xmin xmed xmax ymin ymed ymax deno c0 m0 b0 yp re nume;
run;

```

```

proc export data= work.gompertz6
outfile= "d:\valentin\fbravo\amele\gompertz2.xls"
dbms=excel replace;
sheet="gompertz";
run;

```

```

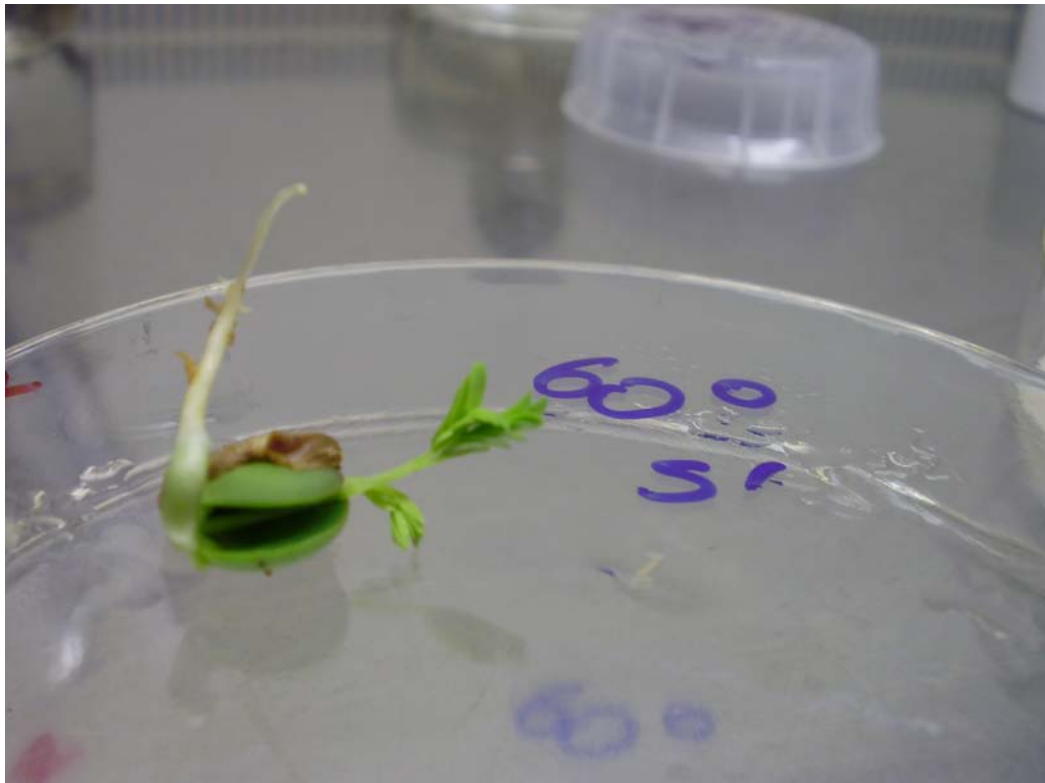
Proc glm data=gompertz6;
class especie trat;
model germ c b m t5--t95=especie|trat;
lsmeans especie|trat/cl pdiff adjust=tukey;
run;

```

```

ods graphics off;
ods pdf close;
quit;

```

Este Choque térmico me viene bien

CAPÍTULO II. Influencia de altas temperaturas sobre la germinación de semillas de las especies *Acacia senegal* y *Acacia seyal*.

RESUMEN

El conocimiento de la germinación de especies leñosas en zonas áridas y semiáridas de África subsahariana después de un fuego es fundamental para establecer prescripciones selvícolas en la gestión forestal. En este trabajo se sometieron a choques térmicos semillas de *Acacia senegal* y *Acacia seyal*, procedentes de Etiopía. Se ensayaron 4 temperaturas (60, 90, 120 y 150°C) y tres tiempos de exposición (1, 5 y 10 minutos), junto con un tratamiento control, resultando un total de 13 tratamientos. La influencia del choque térmico en la germinación de las dos especies se analizó mediante un modelo mixto. Los resultados indican que la germinación, expresada como arcoseno de la raíz cuadrada de la proporción germinativa depende de la especie, choque térmico y su interacción. Al comparar entre choques térmicos, en la especie *A. senegal* los tratamientos de temperaturas inferiores a 90°C presentaron una germinación estadísticamente similar en los tres tiempos de exposición. Por su parte, en *A. seyal* los tratamientos de tiempo de exposición igual a 1 minuto presentaron una germinación similar en las distintas temperaturas estudiadas, salvo en 90°C, donde se obtuvo una germinación significativamente menor. En esta especie, el tiempo de exposición prolongado, 10 minutos, presentó valores de germinación significativamente inferiores. En ambas especies, el aumento en el tiempo de exposición, en temperaturas superiores a 90°C, provocó una disminución en la proporción de semillas germinadas, llegando a ser nula a 150°C. Finalmente, el modelo logístico mostró que la probabilidad de germinación de las dos especies frente a los choques térmicos ensayados en los distintos tiempos de exposición disminuyó conforme aumentaba la temperatura. Esta probabilidad fue inferior al 50% a partir de 90°C si el tiempo de exposición era de 5 minutos y de 60°C si el tiempo de exposición era de 10 minutos. Esta simulación indicaría, que los choques térmicos de tiempos de exposición prolongados ejercen una influencia negativa en la germinación de las semillas de estas especies.

Palabras clave: germinación, *Acacia*, choques térmicos, modelo mixto, modelo logístico

1. INTRODUCCIÓN

El fuego es una de las perturbaciones más importantes de los ecosistemas forestales (Danthu et al., 2003; Savadogo et al., 2007; Dayamba et al., 2008; Zald et al., 2008; Zuloaga-Aguilar. et al., 2011). La respuesta de la vegetación tras un incendio depende de varios factores, como la situación de la especie antes del incendio, la temperatura ambiente y del suelo, la intensidad del fuego, la concentración de ceniza generada, el balance de nutrientes o la población animal asociada a los ecosistemas forestales (Gashaw and Michelsen, 2002; Nuñez et al., 2003).

Los incendios forestales son una amenaza constante en tierras áridas al poner en peligro nichos ecológicos de alta diversidad biológica. Sin embargo, algunos estudios muestran el efecto positivo del fuego en diversos ecosistemas, al observar un aumento de densidad de plántulas tras un incendio (Gashaw and Michelsen, 2002; Villalobos et al., 2002; Walters et al., 2004; Kulkarni et al., 2007). Las zonas áridas se encuentran entre los ecosistemas más frágiles del mundo, ya que presentan sequías periódicas y una creciente sobreexplotación de los recursos del bosque (Malagnoux et al., 2007). Dentro de las tierras áridas y semiáridas, la sabana es un ecosistema forestal comprendido entre bosque cerrado y las praderas o desiertos. La sabana es hábitat y fuente de alimento para la fauna silvestre y doméstica y tiene un interés socioeconómico al congregarse en sus alrededores numerosos núcleos de población.

En África existen 2 zonas con sabana como ecosistema principal, la región Sudanesa y la Zambeziana. La región Sudanesa, en el hemisferio norte, ocupa 5,25 millones km². Se extiende desde Senegal hasta las tierras altas de Etiopía y se caracteriza por ser más abierta y tener pocas especies arbóreas. La región Zambeziana (conocida también como los bosques de Miombo), en el hemisferio sur, ocupa 3,8 millones de km² (Campbell, 1996); (Savadogo, 2007; Zida, 2007); y presenta una densidad de población humana y ganadera menor que la sudanesa. En estas dos zonas se encuentran distribuidas ampliamente varias especies de leguminosas, del género *Acacia*, *Boswellia* y *Comiphora* (Danthu et al., 2003; Eriksson et al., 2003; Kulkarni et al., 2007). Estas especies son muy importantes para las poblaciones rurales y para la economía del país al proporcionar productos forestales maderables como leña, carbón, forraje, madera para la construcción de cercados e implementos agrícolas, y no maderables como gomas naturales, incienso, mirra y medicinas (Loth et al., 2005). Sin embargo, anualmente, entre el 25-50% de la sabana Sudanesa sufre incendios para obtener pastos para la ganadería (Savadogo et al., 2007; Zida, 2007).

En ecosistemas de baja precipitación, como los encontrados en la sabana Sudanesa, es muy importante conocer la biología de las especies y los factores ambientales que influyen en su proceso de germinación para asegurar el establecimiento de las plántulas (Sy et al., 2001; Gashaw and Michelsen, 2002; Zuloaga-Aguilar. et al., 2011). La latencia física es una propiedad muy común en muchas especies de la familia Fabaceae. Numerosas sustancias químicas presentes en la capa de las semillas (lignina, lípidos, etc.) pueden impedir la absorción de agua. Esta estructura anatómica puede ser diferente entre especies de la misma familia y por tanto, podemos encontrar diferencias en la germinación (Venier et al., 2012). Las especies con estas características presentan dormición física como estrategia de supervivencia a condiciones adversas (Danthu et al., 2003).

La latencia física de las semillas se puede interrumpir por varios métodos, como la aplicación de choques térmicos (Eriksson et al., 2003), escarificación (inmersión en agua a temperatura ambiente o caliente, tratamientos con ácido sulfúrico, escarificación mecánica), o mediante la ingestión de herbívoros y aves (Teketay, 1996; Banda et al., 2006; Zida, 2007).

Existen estudios sobre el efecto del choque térmico en la germinación de semillas de especies forestales en zonas áridas de África (Sy et al., 2001; Gashaw and Michelsen, 2002; Danthu et al., 2003; Zida, 2007; Dayamba et al., 2010; Maraghni et al., 2010). De ello, solo Gashaw and Michelsen (2002) estudiaron el efecto del fuego sobre la germinación de las especies *Acacia senegal* y *Acacia seyal* pero, con diferentes procedencia, que fue Sur-Oeste de Etiopía, Gambela. Estos autores estudiaron, distintos métodos de escarificación, el efecto de diferentes grados de temperatura y la influencia del estrés hídrico sobre la germinación de distintas especies de la sabana sudanesa y de zonas áridas.

El objetivo de este trabajo es evaluar el efecto del choque térmico en la germinación de dos especies *Acacia* (*Acacia senegal* y *Acacia seyal*), socioeconómicamente importantes en Etiopía. Los resultados pueden proporcionar información muy útil para la aplicación de una gestión selvícola apropiada tras un incendio forestal.

2. MATERIAL Y MÉTODOS

2.1. Especies estudiadas y su procedencia

Las semillas de las dos especies *Acacia* (*A. senegal* y *A. seyal*) fueron suministrados por el Centro de Investigación Forestal de Etiopía. Proceden de una zona del Valle del Rift, situada a 190 km de Addis Ababa. En concreto, las semillas de *A. senegal* proceden de Langanno (7°26'N-38°47'E) y las de *A. seyal* del Parque Nacional Abijata-Shala (7°32'N - 38°40'E) (Eriksson et al., 2003). Hasta el momento del experimento, las semillas fueron conservadas en frigorífico a temperatura constante (6°C).

2.2. Diseño experimental

Se aplicaron un total de 12 choques térmicos, combinación de 4 temperaturas diferentes (60°C, 90°C, 120°C y 150°C) y 3 tiempos de exposición (1, 5 y 10 minutos). El número total de tratamientos fue 13, al considerar también un tratamiento control o testigo, caracterizado por la ausencia de choque térmico. Se establecieron 4 réplicas de cada tratamiento. Cada unidad experimental constaba de 25 semillas dispuestas en una placa Petri de 9 cm de diámetro rellenas con dos discos de papel de filtro humedecidos con agua destilada y esterilizada. Las placas fueron colocadas aleatoriamente en una máquina germinadora, en condiciones constantes de 30°C de temperatura, 80% de humedad relativa y un fotoperiodo 12 horas de luz y 12 de oscuridad. Se mantuvieron durante 45 días en estas condiciones. Se contó la germinación diariamente y cada tres días se sacaron las semillas germinadas, humedeciendo el papel de filtro. Se consideró que la semilla había germinado cuando la radícula había emergido al menos 2 mm del tegumento (Come, 1970).

De los conteos realizados en cada placa Petri se determinaron la germinación acumulada, como número de semillas germinadas a lo largo del experimento, y la proporción de semillas germinadas, como la germinación acumulada respecto del total (25). La proporción de semillas germinadas se transformó en arcoseno de la raíz cuadrada de la proporción de semillas germinadas, transformación muy común en este tipo de experimentos para estabilizar las varianzas (Sabin and Stafford, 1990; Nuñez et al., 2003; Herrero et al., 2007). Después de la aplicación del choque térmico, las semillas de *A. seyal* fueron sometidas a un tratamiento de agua hervida durante 24 horas con el objetivo de romper la dormición. Al finalizar el experimento, se evaluó la viabilidad de las semillas no germinadas mediante un test de viabilidad, contando las semillas vivas y muertas después de sumergirlas en una solución de Tetrazolium (Paynter and Dixon, 1990).

2.3. Análisis estadístico

Se llevó a cabo un análisis de la varianza mediante un modelo mixto para analizar la germinación en función de la especie, el choque térmico y la interacción entre ambos. El factor especie presentó dos niveles (*Acacia Senegal* y *Acacia seyal*) y el factor choque térmico presentó 13 niveles (temperatura y tiempo de exposición: 60-1,60-5,60-10,...,150-10 y Control). El modelo presentó la siguiente expresión (Eq. 1):

$$y_{ijk} = \mu + \alpha_i + \beta_j + \alpha\beta_{ij} + \varepsilon_{n(ijk)} \quad (\text{Eq. 1})$$

Donde:

y_{ijk} → Arcoseno de la raíz cuadrada de la proporción germinativa en la especie i con el choque térmico j en la réplica k , donde $i=1,2$; $j=1, 2, \dots, 13$; y $k=1,2,3,4$.

μ → El efecto de la media general.

α_i → El efecto del factor especie i , donde $i=1,2$ (1= *A. senegal*; 2= *A. seyal*)

β_j → El efecto del choque térmico j , donde $j=13$ (60°C_1min; 60°C_5min; 60°C_10min; 90°C_1min; 90°C_5min; 90°C_10min; 120°C_1min; 120°C_5min; 120°C_10min; 150°C_1min; 150°C_5min, 150°C_10min; Control [30°C_0]).

$\alpha\beta_{ij}$ → El efecto de la interacción de la especie i y el choque térmico j .

$\varepsilon_{n(ijk)}$ → Error experimental, donde $\varepsilon_{ijk} \rightarrow N(0, \sigma_i^2)$.

El modelo mixto permitió obtener una varianza para cada una de las especies, reduciendo la variabilidad que presentaba este factor. Para comparar los distintos tratamientos entre sí y con el control se utilizaron el test de Tukey (comparación múltiple de tratamientos) y el test de Dunnett (comparación de tratamientos con el control). El número total de observaciones fue de 104, 52 observaciones en cada especie. El ajuste se efectuó mediante el procedimiento Proc Mixed de SAS 9.1 (SAS, 2012).

Se realizó el análisis de los residuales para contrastar la validez de las hipótesis del modelo lineal. Al observar el apuntamiento que presentaban los residuales se reajustó el modelo eliminando aquellos tratamientos en los que la germinación fue nula [tratamientos de 150°C y 5 minutos y 150°C y 10 minutos, en las dos especies] para comprobar que la falta de normalidad de los residuos la ocasionaban estos ceros. El número total de observaciones fue de 88. El análisis de los residuales se efectuó mediante el Proc Univariate de (SAS, 2012).

Posteriormente, en segundo lugar se analizó la probabilidad de germinación mediante un modelo logístico (Ecuación 2, Eq. 2). Las variables explicativas probadas fueron la temperatura, el tiempo de exposición, la temperatura y el tiempo de exposición al cuadrado y

todas las interacciones de estos factores. Las dos especies (*A. senegal* y *A. seyal*), estuvieron presentes en el modelo mediante una variable ficticia. Se probaron un total de 10 modelos, utilizando el método de selección de variables *Stepwise* y *Score*, con criterio de entrada y de salida $\alpha=0,05$. El análisis se realizó mediante el Proc Logistic del paquete estadístico (SAS, 2012).

El modelo logístico presentó la siguiente expresión (Eq. 2).

$$p = \frac{1}{1 + e^{-z}} \quad (\text{Eq. 2})$$

Donde:

p es la probabilidad de germinación y z es una función lineal que contiene las variables explicativas consideradas.

Los coeficientes de la función z se obtienen mediante máxima verosimilitud. La selección del modelo final fue realizada teniendo en cuenta el valor del parámetro $-2 \log$ de la verosimilitud.

3. RESULTADOS

En la especie *Acacia senegal* el valor medio de la proporción de semillas germinadas fue superior a 50% en tratamientos con tiempo de exposición de 1 minuto, independientemente de la temperatura (Figura 1a). En todos los tratamientos de 60°C y 90°C también se cumplió que la proporción media de semillas germinadas fue superior a 50%. A 120°C la proporción disminuyó por debajo de 20% si el tiempo era superior a 5 minutos. Esta proporción fue nula a 150°C tanto en 5 como en 10 minutos. La mayor proporción de semillas germinadas se obtuvo a 90°C y 5 minutos.

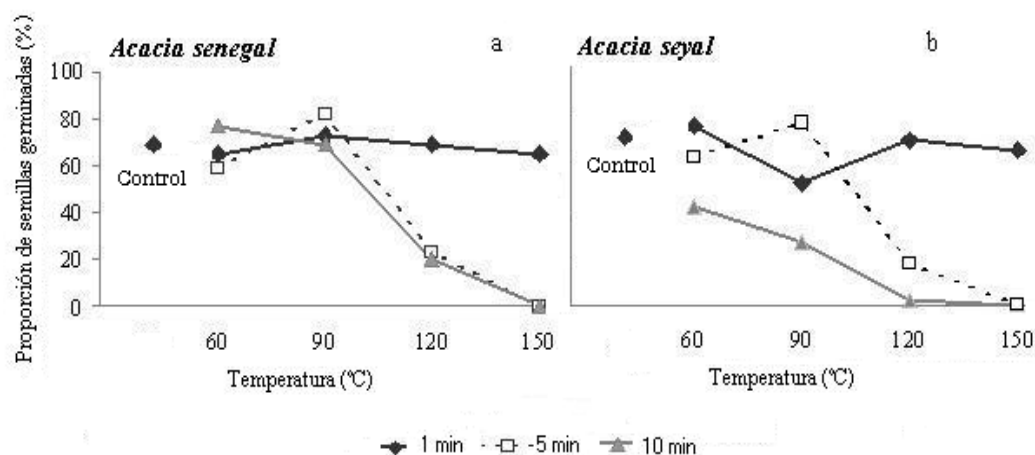


Figura 1. Proporción de semillas germinadas en los distintos choques térmicos en *Acacia senegal* (a, c) y *Acacia seyal* (b).

En la figura 1C se muestra la germinación en *Acacia Senegal* en función del tiempo y temperatura del tratamiento. Para cada punto, se incluye el grupo respecto del control (germinación 70%, Test de Dunnet) y respecto a la comparación entre los tratamientos (test de Tukey). Se marca la región de los tratamientos en los que la germinación disminuye significativamente.

En la especie *Acacia seyal* (Figura 1b) la proporción de semillas disminuyó por debajo de 50% cuando el tiempo de exposición era de 10 minutos en todo el rango de temperaturas estudiado, siendo superior a 50% en tiempo de exposición 1 minuto. A temperatura 150°C y tiempos de exposición 5 y 10 minutos la germinación fue nula. La mayor proporción de semillas germinadas se dio en el tratamiento 90°C y 5 minutos y 60°C y 1 minuto.

El modelo mixto mostró que la proporción germinativa dependía de la especie ($Pr>F=0,0002$), del choque térmico aplicado ($Pr>F<0,0001$) y de la interacción entre ambos factores ($Pr>F=0,0038$). El test del ratio de verosimilitud del modelo nulo mostró que el modelo mixto fue un método estadístico más eficaz que el análisis de la varianza ($Pr>ChiSq=0,0005$). De hecho, la varianza obtenida para la especie *Acacia senegal* (0,0378) fue casi tres veces superior a la obtenida en la especie *Acacia seyal* (0,01206).

En el caso de la especie *Acacia senegal*, el test de Dunnet reveló que, cuando el tiempo de exposición fue 1 minuto, la germinación obtenida fue similar a la obtenida en el tratamiento control en todo el rango de temperaturas estudiadas (Figura 2). En cambio, si el

tiempo de exposición era 5 ó 10 minutos dicha germinación fue menor a la obtenida en el control a temperaturas superiores o iguales a 120°C.

En la especie *Acacia seyal* (Figura 2) con tiempo de exposición de 1 minuto, la germinación en las temperaturas estudiadas fue similar a la obtenida en el control, salvo en el caso de 90°C, donde la germinación disminuyó de forma significativa. En el caso del tiempo de exposición 5 minutos, encontramos una germinación significativamente menor a partir de 120°C. La germinación obtenida a 10 minutos, fue significativamente menor en todo el rango de temperaturas (Figura 2).

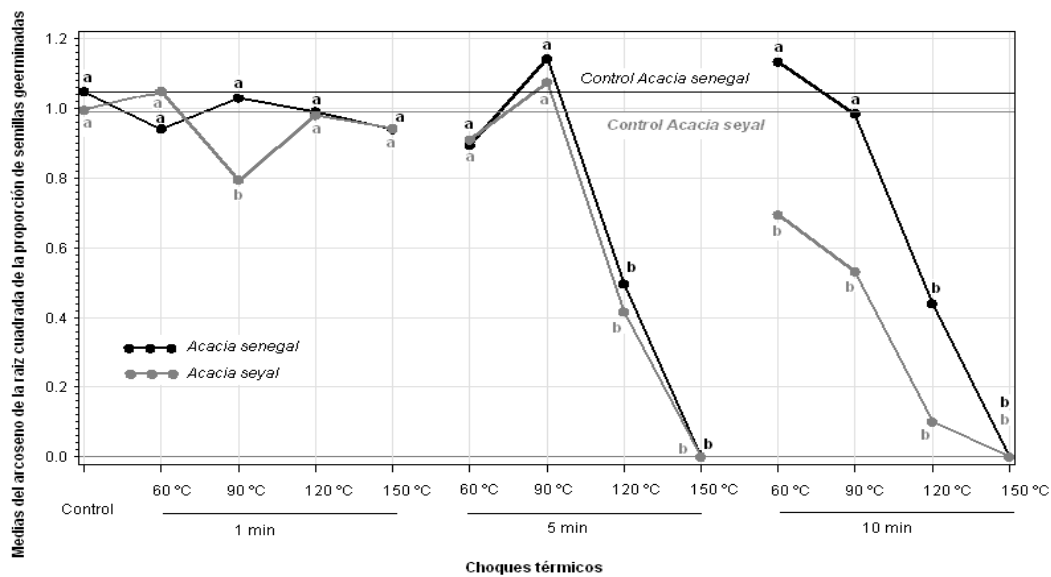


Figura 2. Comparación de la germinación obtenida en los distintos choques térmicos con respecto al control mediante el test de Dunnet

Nota: La letra a indica que la germinación obtenida en el tratamiento es similar al control; la letra b indica que es significativamente diferente.

Por su parte (Figura 3), el test de Tukey reveló que en la especie *Acacia senegal*, las temperaturas inferiores a 90°C presentan una germinación similar (independientemente del tiempo de exposición al que han sido expuestas). Si el tiempo de exposición era 1 minuto, también la germinación es similar a 120°C y 150°C, pero si el tiempo es superior a 1 minuto, la germinación se reduce significativamente, llegando a ser nula a 150°C.

En la especie *Acacia seyal*, encontramos que en tiempo de exposición igual a 1 minuto, la germinación obtenida en las distintas temperaturas fue similar, salvo a 90°C, donde disminuyó de forma significativa. En tiempo de exposición 5 minutos encontramos que la

germinación obtenida a 60°C y 90°C fue significativamente superior a la obtenida a partir de 120°C, siendo nula a 150°C. En el caso de tiempo de exposición igual a 10 minutos, a mayor temperatura, la germinación obtenida fue significativamente menor, llegando a ser nula a 150°C.

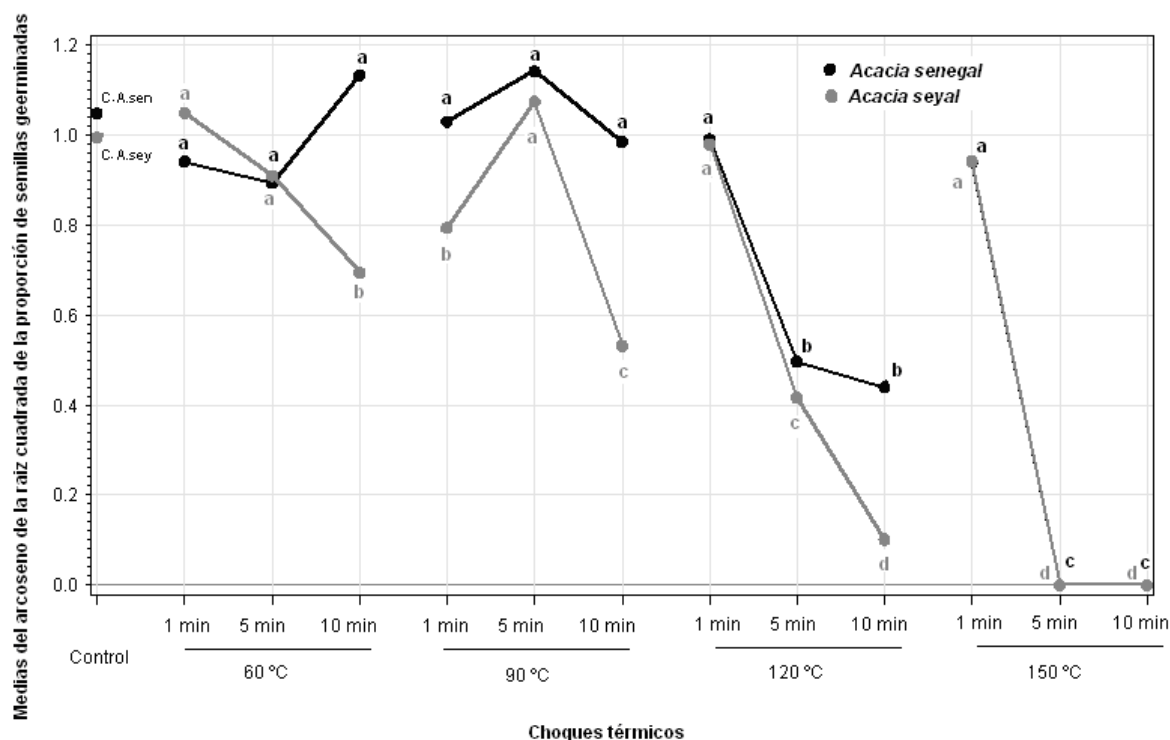


Figura 3. Comparación de la germinación obtenida en los distintos choques térmicos mediante el test de Tukey

Nota: C. A.sen= Control *Acacia senegal* ; C. A. sey = Control *Acacia seyal*

El análisis de los residuales determinó a través del test de Kolmogorov-Smirnov ($Pr > W-Sq < 0,0050$) que se rechazaba la hipótesis nula de normalidad de los residuales. Para poder comprobar si la falta de normalidad de los residuales se producía como consecuencia del elevado apuntamiento por la gran cantidad de ceros de los tratamientos donde la germinación fue nula (Figura 4 a y b), se volvió a ajustar el modelo mixto sin aquellos tratamientos de germinación nula, es decir de temperatura igual a 150°C y tiempo de exposición 5 y 10 minutos en ambas especies. El test resultó no significativo ($Pr > W-Sq > 0,2500$) por lo que se rechazaba la falta de normalidad de los residuales (Figura 4 c y d). Sin embargo, no se vio procedente eliminar los tratamientos de germinación nula debido a que la prueba del Tretazolium reveló que aunque no germinasen semillas en esos tratamientos,

existían semillas viables en el caso de *Acacia seyal* (Figura 5). Por tanto, el ajuste del modelo mixto sin los tratamientos de germinación nula sólo sirvió para conocer la causa de falta de normalidad de los residuales.

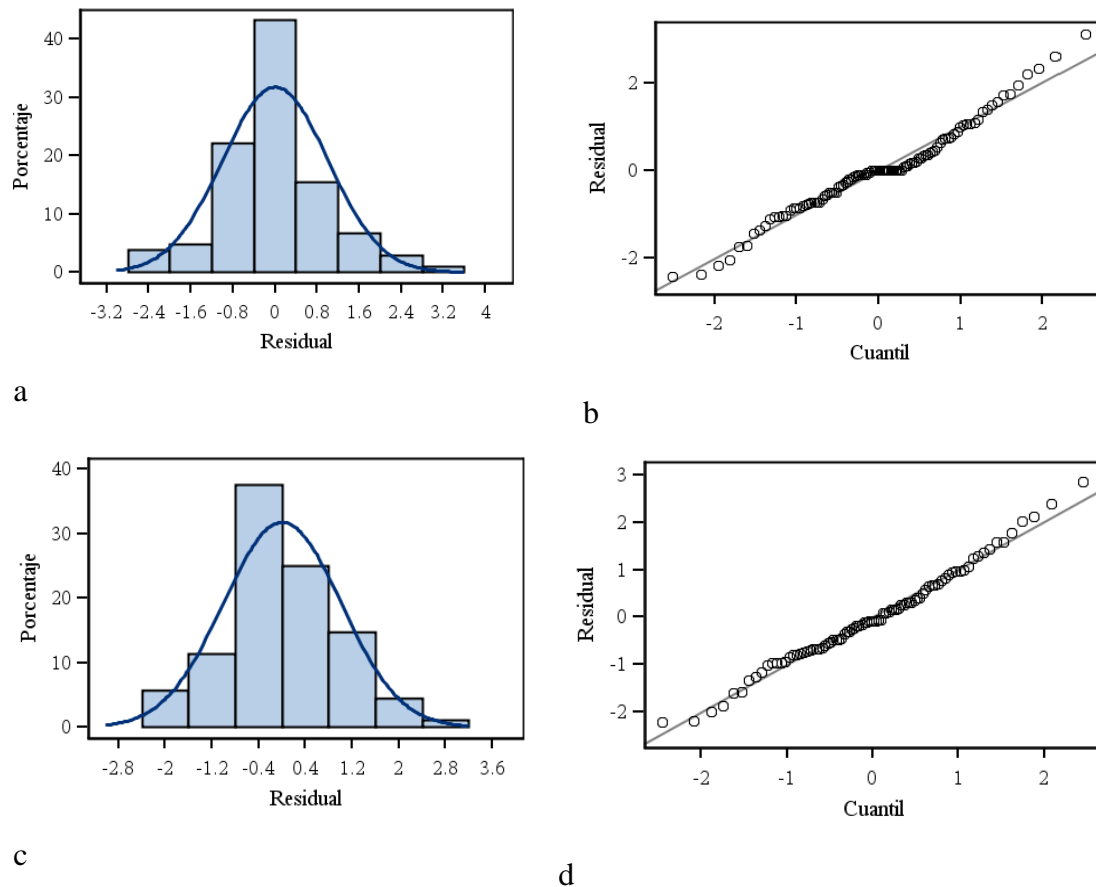


Figura 4. a, b, c, d. Distribución de los residuales en el modelo con todos los tratamientos (a y b) y en el modelo sin los tratamientos de germinación nula (c y d)

Como se observa en la Figura 5, el número de semillas todavía viables tras el choque término fue superior en *Acacia seyal* que en *Acacia Senegal*. Si unimos esta información con la proporción de semillas germinadas en los tratamientos, podemos ver cómo, en *Acacia seyal*, el número de semillas viables hace que en los tratamientos de temperatura inferior a 120°C la germinación de semillas pudiera llegar a ser del 80-90%, sin embargo, en los tratamientos superiores a 120 y 5 minutos, el número de semillas viables que no germinan desciende.

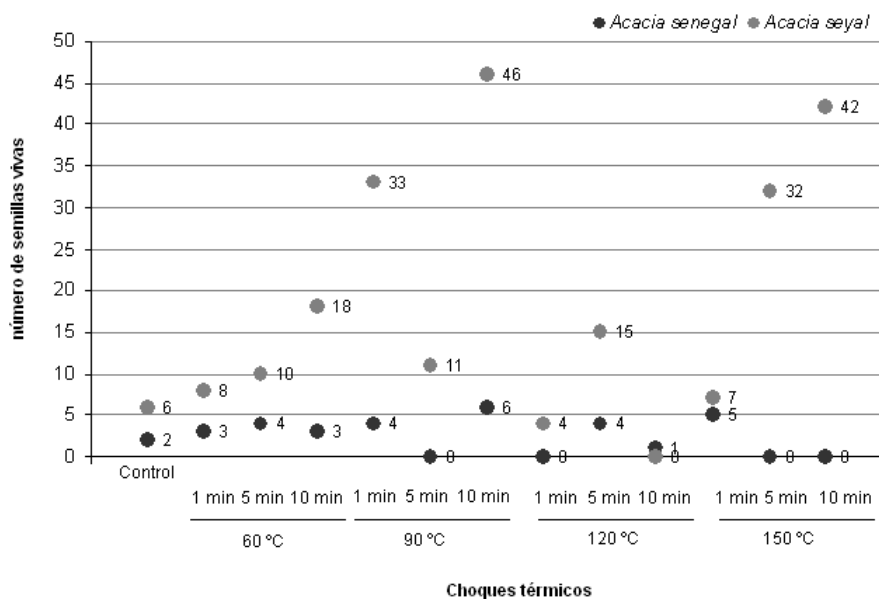


Figura 5. Número de semillas vivas tras la prueba del Tetrazolium en los distintos choques térmicos

El modelo logístico reveló que todas las variables estudiadas y sus interacciones ejercen influencias significativas ($Pr > \text{Chisq} < 0,0001$) (Tabla 1) en la germinación de las especies estudiadas.

Tabla 1. Parámetros del modelo logístico ajustado para las especies *A. senegal* y *A. seyal*

Parámetro	gl	Estimador	Desviación estándar	Índice de Wald	Pr > Chisq
Término independiente	1	1,7362	0,0939	342,0601	<0,0001
temperatura ²	1	-0,00007	6,689E-6	98,0312	<0,0001
tiempo* temperatura	1	-0,00301	0,000181	276,0312	<0,0001
Especie*tiempo*temperatura	1	0,00123	0,000174	50,1441	<0,0001

Nota: gl= grado de libertad.

El modelo final ajustado presentó la siguiente expresión (Eq. 3)

$$\ln\left(\frac{P}{1-P}\right) = 1,7362 - 0,00007T^2 - 0,00301 t \cdot T + 0,00123E \cdot t \cdot T \quad (\text{Eq. 3})$$

donde E: especie (E=0 *Acacia senegal* y E=1 *Acacia seyal*), T: temperatura y t: tiempo de exposición.

Es de destacar en el modelo la presencia de términos cuadráticos en la temperatura, además de la interacción conjunta de la especie con el tiempo de exposición y la temperatura. Según el modelo logístico, en *A. senegal* (Figura 6a), la probabilidad de germinación descende conforme aumenta la temperatura en los tres tiempos de exposición considerados.

Por otra parte, en *A. senegal* (Figura 6a), igualmente encontramos una menor probabilidad de germinación conforme aumenta la temperatura, sin embargo, en tiempo de exposición 10 minutos, esta tendencia decreciente es más acusada que en *A. senegal*. Aunque el comportamiento es homogéneo en ambas especies, en la figura 6b podemos ver que la probabilidad, si el tiempo de exposición es de un minuto, es similar en ambas especies y va disminuyendo hasta un 60% a 120°C. Si aumentamos el tiempo de exposición a 5 minutos, en las dos especies encontramos probabilidades inferiores a 50% a partir de 90°C. En cambio, si el tiempo de exposición es de 10 minutos, las diferencias entre las dos especies comienzan a partir de 60°C, encontrando una probabilidad menor en *A. senegal* a lo largo del rango de temperaturas.

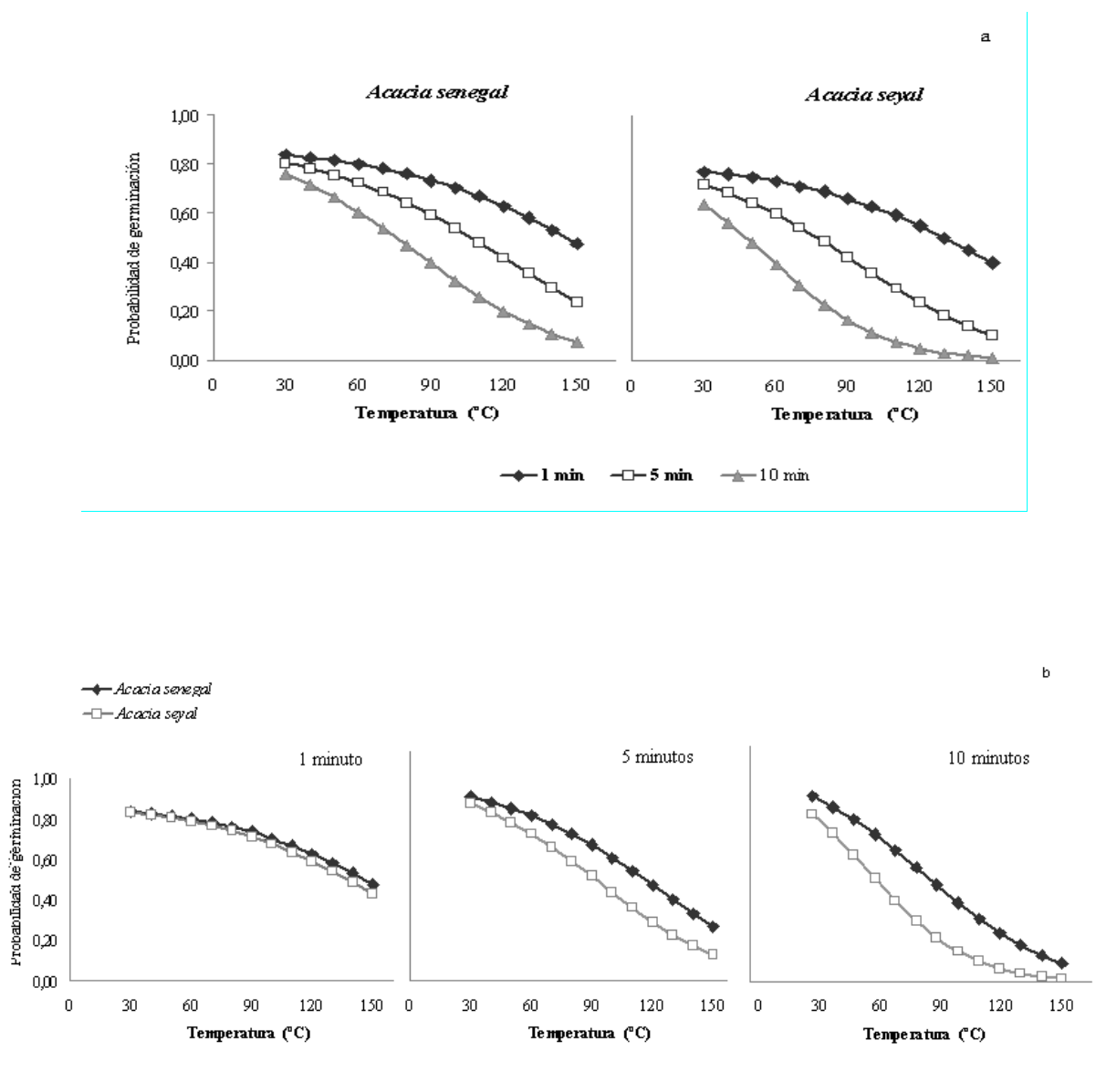


Figura 6 a y b. Probabilidad de germinación en función del choque térmico aplicado en *A. senegal* y *A. seyal*

4. DISCUSIÓN

Los ecosistemas forestales juegan un papel muy importante en zonas áridas y semiáridas en la estabilización de tierras, el control de la desertificación y la provisión de productos forestales maderables y no maderables. Sin embargo, su función productiva y protectora pueden verse amenazadas por perturbaciones naturales, como los incendios, y/o antrópicas (Malagnoux et al., 2007). Por tanto, para un manejo selvícola adecuado, hay que tener en cuenta el efecto de perturbaciones ambientales como el fuego en el proceso de germinación de especies, proceso de vital importancia tanto ambiental como económicamente.

Pocos estudios han evaluado el efecto del fuego en la germinación de especies leguminosas en diferentes ecosistemas. Algunos ejemplos son el realizado por Gashaw and Michelsen (2002) en la sabana sudanesa (Oeste de Etiopía), el de Villalobos et al. (2002) en una zona semi-árida de Argentina, el de Walter (2004) en una zona semi-árida de Sudáfrica, el de Dayamba et al. (2010) en la sabana sudanesa (Burkina Faso), el de Zuluaga-Aguilar et al. (2011) en especies de una zona tropical de México o el de Danthu et al. (2003) en varias especies leguminosas de sabana sudanesa, donde se analizan especies de distinta procedencia y se aporta información sobre el potencial germinativo ante diferentes choques térmicos en diferentes posiciones de semillas.

El fuego puede ser considerando como una herramienta de estímulo en la germinación de semillas (Núñez and Calvo, 2000) que además, puede eliminar al mismo tiempo especies competidoras (Núñez et al., 2003; Zuloaga-Aguilar. et al., 2011). Sin embargo, una intensidad elevada y una exposición prolongada pueden llevar a una menor supervivencia o incluso, a nula germinación (Danthu et al., 2003; Walters et al., 2004; Dayamba et al., 2010; Zuloaga-Aguilar. et al., 2011).

En este trabajo se ha evaluado el efecto de varios choques térmicos sobre la germinación de las especies *Acacia senegal* y *Acacia seyal* procedentes de la sabana sudanesa de la región semi-árida del Suroeste de Etiopía. Nuestros resultados confirman que la proporción de semillas germinadas en estas dos especies fue superior a 50% en todo el rango de temperaturas estudiadas si el tiempo de exposición era de 1 minuto, lo que indicaría, que en un fuego de poca duración, incluso con altas temperaturas, la germinación no se vería afectada. Nuestros resultados coinciden con los publicados por Gashaw and Michelsen (2002)

en especies de *Acacias* procedentes del Oeste de Etiopía para temperaturas superiores a 120°C.

La mayor proporción de semillas germinadas de nuestras especies se produce a 60°C y 90°C de temperatura en los tiempos de exposición 1 y 5 minutos (salvo en *A. seyal* a 90°C y 1 minuto). Estos resultados indicarían el efecto positivo del fuego de poca intensidad en el proceso de germinación de las especies. El test de Dunnet reveló también una ligera mayor germinación, aunque sin diferencias significativas, de las dos especies en estos tratamientos con respecto al tratamiento control.

Este efecto ha sido observado por otros autores en España como Tarrega et al., (1992) en *Genista florida* que observaron una germinación de 90% a temperaturas comprendidas entre 70°C y 100°C, como Núñez y Calvo (2000) en *Pinus sylvestris* con una germinación superior al 50%, como Rivas et al., (2006), que en los rangos de temperatura entre 80 y 110°C y con tiempo de exposición de 5 minutos encontró germinaciones superiores a 40% en *C. striatus*, 80% en *G. berberidea* o en *G. triacanthos* o Herrero et al., (2007) en *Pinus pinaster* con una germinación superior a 50%. Este efecto también ha sido estudiado en otras regiones del mundo por Gashaw and Michelsen (2002) en *A. senegal*, *Desmodium*, *Entada*, *Tamarindus* y *Tylosema* en el Oeste de Etiopía Danthu et al., (2003) en varias especies del genero *Acacia*, o en *Prosopis caldenia* Burk Villalobos et al.,(2002). Existe una clasificación que divide a las especies del género *Acacia* en 2 grupos. El primero, el subgénero *Aculiferum* al que pertenece la especie *A. senegal*, son especies con cubierta blanda de semillas, sensibles a altas intensidades de fuego y tiempo de exposición prolongado. El segundo grupo, el subgénero *Acacia*, se caracteriza por tener especies con semillas de cubierta dura e impermeable, que resisten choques térmicos altos (Danthu et al., 2003). En este sentido el descenso de la germinación en la especie *A. senegal* a partir de 120°C en los tiempos de exposición 5 y 10 minutos y la nula germinación a 150°C, podría estar relacionado con la cubierta de la semilla. Este resultado concuerda con lo observado por Gashaw and Michelsen (2002) en la misma especie, pero con procedencia Oeste de Etiopía, donde hubo una disminución de germinación a partir de 120°C de temperaturas con tiempo de exposición superior a 1 minuto. También coinciden con los resultados obtenidos por Danthu et al., (2003) en la misma especie, pero procedente del Oeste de África, donde la germinación se vio afectada por la posición de las semillas y la intensidad del fuego o con los de Zuloaga-Aguilar et al., (2011) en la especie *Fuchsia encliandra* procedente de México.

Por el contrario, el descenso de germinación observado en el caso de *A. seyal* a partir de 120°C de temperatura y tiempos de exposición 5 y 10 minutos difiere de los resultados obtenidos por Danthu et al., (2003) en el estudio de la misma especie pero con procedencia del Oeste de África ubicada en los latitudes 14°04'N y 16°16'Oeste, que observaron un aumento de germinación en temperaturas superiores a 260°C en semillas con posición entre 50-450cm. Esta diferencia de germinación podría estar relacionada con la procedencia, tipo de dormición o el método de escarificación. Asimismo, cambios en el choque térmico, en la temperatura, en el tiempo de exposición o en el método de escarificación pueden originar otros resultados. Así, Villalobos et al., (2007) observaron un aumento de germinación en la especie *Prosopis caldenia*, que presenta una cubierta dura e impermeable como *A. seyal* pero que fueron sometidas al triple de temperatura y tratadas con ácido sulfúrico (H₂SO₄).

Estas características de las semillas tienen mucha importancia en el proceso evolutivo de una planta en condiciones áridas. El éxito del establecimiento de nuevas plántulas en una comunidad vegetal depende de las estrategias de dispersión de sus semillas y de la supervivencia a largo plazo (Aref, 2000; Gashaw and Michelsen, 2002; Danthu et al., 2003; Eriksson et al., 2003; Zida, 2007). En nuestro trabajo, el test de viabilidad de Tetrazolium mostró una supervivencia mayor de semillas de *A. seyal* tras la aplicación del choque térmico que podría estar relacionado con las características de la cubierta de las semillas. Las causas podrían ser debidas a que las semillas de estas especies necesiten choques térmicos más elevados que los aplicados en este experimento para estimular la germinación o alguna causa relacionada con el tipo de dormición, puesto que Danthu et al., (2003) observaron germinaciones a temperaturas superiores a 260°C.

La combinación de los conocimientos sobre la biología de una especie nos permite comprender las características funcionales y la evolución de una planta en diferentes regiones y ecosistemas (Paula et al., 2009). Con la ayuda de modelos de simulación, se puede simular cambios de composición de una comunidad vegetal debido a diferentes escenarios. En ecosistemas propensos a incendios, los cambios del régimen del fuego pueden ser más relevantes que cambios climáticos (Paula et al., 2009) ya que puede afectar al aspecto biológico, físico y químico de los ecosistemas, dependiendo de la intensidad, de la duración y del grado de destrucción biótica del fuego (Ursinoa and Cristina Rulli, 2010).

Varios modelos de simulación prevén un aumento en frecuencia y severidad de perturbaciones naturales como incendios, vendavales, etc. que se unen a importantes episodios de sequía y aumento general de temperaturas como consecuencia del cambio

climático. En la sabana Sudanesa, además, la intensidad del pastoreo crea heterogeneidad espacial y temporal en la carga de combustible (Savadogo et al., 2007). Los resultados de este estudio nos permiten conocer la respuesta germinativa en distintas simulaciones de fuegos, para diseñar una mejor estrategia selvícola.

El modelo logístico, además, mostró que la probabilidad de germinación de las dos especies estudiadas decrece conforme aumenta la temperatura, siendo más acusado en la especie *A. seyal*, lo que podría estar relacionado con las características físicas de las semillas, pero esta germinación fue superior al 80% en todos los choques térmicos aplicados, lo que indicaría que los choques térmicos practicados favorecen la germinación de estas especies. Este resultado concuerda con los obtenidos por varios autores, donde observaron que la probabilidad de germinación disminuye conforme aumenta la temperatura o el tiempo de exposición, como el de Zuloaga-Aguilar et al., (2011) en especies del género *Acacia*, por Nuñez et al.,(2003) en especies del género *Pinus* (*Pinus sylvestris* y *Pinus halepensis*) o por Herrero et al., (2007) en *Pinus pinaster*.

El modelo logístico también proporcionó información adicional sobre las diferencias entre las especies y la influencia de los diferentes factores considerados en las tasas de germinación. Además, el modelo logístico permite la introducción de los términos cuadráticos en el proceso para comprobar cómo podría afectar a la probabilidad de germinación. En nuestro caso, presentó la temperatura al cuadrado como variable explicativa, que indica el límite asintótico de la capacidad de germinación de estas dos especies.

5. CONCLUSIONES

En este trabajo se ha estudiado la germinación de dos especies de *Acacia* (*A. senegal* y *A. seyal*) procedentes de África sub sahariana tras la aplicación de distintos choques térmicos, caracterizados por cuatro temperaturas (60°C, 90°C, 120°C y 150°C) y tres tiempos de exposición (1, 5 y 10 minutos). En ambas especies, la mayor proporción de semillas geminadas fue observada en el choque térmico de 90°C de temperatura y 5 minutos de exposición. Los resultados indicaron que la germinación, dependía de los factores analizados, especie, choque térmico y su interacción.

En la especie *A. senegal*, los tratamientos de temperaturas inferiores a 90°C presentaron una germinación similar en los tres tiempos de exposición y similar al tratamiento control. Si la temperatura es superior a 120°C y el tiempo de exposición es superior a 1

minuto, obtenemos germinaciones significativamente diferentes al tratamiento control. En *A. seyal*, obtenemos en los mismos tratamientos un descenso significativo en la germinación, igual que en los todos los tratamientos de 10 minutos de tiempo de exposición, independientemente de la temperatura y en el tratamiento de 90°C y 1 min.

Además, el modelo logístico mostró que la probabilidad de germinación de estas dos especies decrecía conforme aumente la temperatura, sobre todo si el tiempo de exposición es de 10 minutos. El modelo presento como variable explicativa la temperatura al cuadrado, que indicaría el límite asintótico de la capacidad de germinación de estas especies y las interacciones tiempo por temperatura y especie*tiempo*temperatura.

6. REFERENCIAS

- Aref, I.M, 2000. Effects of pre-germination treatments and sowing depths upon germination potential of some Acacia species. In. Res. Bult., Res. Cent. Coll. of Agri., King Saud Univ., Saudi Arabia, pp. 5-17.
- Banda, T., Schwartz, M. W., Caro, T., 2006. Effects of fire on germination of *Pterocarpus angolensis*. *Forest Ecology and Management* 233, 116–120.
- Campbell, B., 1996. *The Miombo in Transition: Woodlands and Welfare in Africa*. Center for International Forestry Research, Bogor, Indonesia.
- Come, D., 1970. *Les obstacles a la germination*, Masson, Paris.
- Danthu, P., Ndongo, M., Diao, M., Thiam, O., Sarr, A., Dedhiou, B., Vall O.M, A, 2003. Impacto of bush fire on germination of some West African acacias. . *Forest Ecology and Management* 173, 1-10.
- Dayamba, S. D., Sawadogo, L., Tigabu, M., Savadogo, P., Zida, D., Tiveau, T., Oden, P. C, 2010. Effects of aqueous smoke solution sand heat on seed germination of herbaceous species of the Sudanian savanna-woodland in Burkina Faso.
- Dayamba, S.D, Tigabu, M, Sawadogo, L, Oden, P. C, 2008. Seed germination of herbaceous and woody species of the Sudanian savanna-woodland in response to heat shock and smoke. *Forest Ecology and Management* 256, 462–470.
- Eriksson, I., Teketay, D., Granstrom, A., 2003. Responce of Plant Communities to fire in Acacia woodland and a dry Afromontane forest, southern Ethiopia. *Forest Ecology and Management* 177, 39-50.
- Gashaw, M., Michelsen, A., 2002. Influence of heat shock on seed germination of plants from regularly burnt savanna woodlands and grasslands in Ethiopia. *Plant Ecology*. 159, 83–93.
- Herrero, C., San Martin, R., Bravo, F, 2007. Effect of heat and ash treatments on germination of *Pinus pinaster* and *Cistus laurifolius*
Journal of Arid Environments 70, 540–548.
- Kulkarni, M.G, Sparg, S.G., Staden, J. V, 2007. Germination and post-germination response of Acacia seeds to smoke-water and butenolide, a smoke-derived compound. In, *Journal of Arid Environments*, pp. 177–187.

- Loth, P.E., de Boer, W.F., Heitkonig, I.M.A., Prins, H.H.T., 2005. Germination strategy of the East African savanna tree *Acacia tortilis*. *Journal of Tropical Ecology* 21, 509–517.
- Malagnoux, M., Sène, E.H., Atzmon, N., 2007. Los bosques y el agua. In, *Unasyuva* 229, pp. 24-29.
- Maraghni, M., Gorai, M., Neffati, M., 2010. Seed germination at different temperatures and water stress levels, and seedling emergence from different depths of *Ziziphus lotus*. *South African Journal of Botany* 76 453–459.
- Núñez, M.R., Calvo, L., 2000. Effect of high temperatures on seed germination of *Pinus sylvestris* and *Pinus halepensis*. *Forest Ecology and Management* 131, 183±190.
- Núñez, M^a. R, Bravo, F, Calvo, L, 2003. Predicting the probability of seed germination in *Pinus sylvestris* L. and four competitor shrub species after fire. *Ann. For. Sci.* 60 75–81.
- Paula, S., Arianoutsou, M., Kazanis, D., Tavsanoğlu, Ç., Lloret, F., Buhk, C., Ojeda, F., Luna, B., Moreno, J. M., Rodrigo, A., Espelta, J. M., Palacio, S., Fernández-Santos, B., Fernandes, P. M., Pausas, J. G., 2009. Fire-related traits for plant species of the Mediterranean Basin. *Ecology* 90(5), 1420.
- Paynter, B.H., Dixon, K.W., 1990. Seed viability and embryo decline in *Geleznovia verrucosa* Turcz. (Rutaceae). *Scientia Horticulturae* 45, 149-157.
- Rivas, M., Reyes, O., Casal, M., 2006. Influence of heat and smoke treatments on the germination of six leguminous shrubby species. *International Journal of Wildland Fire*. 15, 73-80.
- Sabin, T.T., Stafford, S.G., 1990. Assessing the Need for Transformation of Response Variables. *Forest Research Laboratory* 20, 31.
- SAS, Institute Inc, 2012. User's Guide. In, Cary, N.C, USA.
- Savadogo, P., L., Sawadogo., Tiveau, T., 2007. Effects of grazing intensity and prescribed fire on soil physical and hydrological properties and pasture yield in the savanna woodlands of Burkina Faso. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 118 80–92.
- Savadongo, P., 2007. Dynamics of Sudanian Savanna-Woodland Ecosystem in Response to Disturbances. In, *Forest Genetics and Plant Physiology*. Umeå, Swedish University of Agricultural Sciences, p. 53.

- Sy, A., Grouzis, M., Danthu, P., 2001. Seed germination of seven Sahelian legume species. *Journal of Arid Environments* 49, 875-882.
- Tarrega, R., Clavo, L., Trabaud, L., 1992. Effect of high temperatures on seed germination of two woody Leguminosae. *Vegetatio* 102, 139-147.
- Teketay, D., 1996. Germination ecology of twelve indigenous and eight exotic multipurpose leguminous species from Ethiopia. *Forest Ecology and Management* 80, 209-223.
- Ursinoa, N., Cristina Rulli, M., 2010. Combined effect of fire and water scarcity on vegetation patterns in arid lands. *Ecological Modelling* 221, 2353-2362.
- Venier, P., Funes, G., García, C. C., 2012. Physical dormancy and histological features of seeds of five *Acacia* species (Fabaceae) from xerophytic forests in central Argentina. *Flora* 207, 39-46.
- Villalobos, A. E., Peláez, D. V., Bóo, R. M., Mayor, M. D., Elia, O. R., 2002. Effect of high temperatures on seed germination of *Prosopis caldenia* Burk. *Journal of Arid Environments* 52, 371-378.
- Villalobos, A. E., Peláez, D. V., Bóo, R. M., Mayor, M. D., Elia, O. R., 2007. Effect of a postfire environment on the establishment of *Prosopis caldenia* seedlings in central semiarid Argentina. *Austral Ecology* 32, 581-591.
- Walters, M., Midgley, J. J., Somers, M. J., 2004. Effects of fire and fire intensity on the germination and establishment of *Acacia karroo*, *Acacia nilotica*, *Acacia luederitzii* and *Dichrostachys cinerea* in the field. *BMC Ecology* 4:3.
- Zald, H.S.J., Gray, A. N., North, M., Kern, R.A., 2008. Initial tree regeneration responses to fire and thinning treatments in a Sierra Nevada mixed-conifer forest, USA. *Forest Ecology and Management* 256, 168-179.
- Zida, D., 2007. Impact of Forest Management Regimes on Ligneous Regeneration in the Sudanian Savanna of Burkina Faso. In, Department of Forest Genetics and Plant Physiology. Swedish University of Agricultural Sciences, Umeå.
- Zuloaga-Aguilar., Susana, Briones., Oscar, Orozco-Segovia, Alma, 2011. Seed germination of montane forest species in response to ash, smoke and heat shock in Mexico. *acta oecologica* 37, 256-262.

ANEXO I. MODELO MIXTO

*importamos los datos;

*cambia la ruta;

PROC IMPORT OUT= glmamele

DATAFILE= "D:\grupo de investigación\amele\Resultado_germinación por placa y semilla.xls"

DBMS=EXCEL REPLACE;

RANGE="Hoja1\$";

GETNAMES=YES;

MIXED=NO;

SCANTEXT=YES;

USEDATE=YES;

SCANTIME=YES;

RUN;

data glmamele;

set glmamele;

drop eliminadas--semilla_viva;

propor=Germinaci_n_Total/25;

asrp=arsin(sqrt(propor));

temp=C_;

tiempo=min;

trata=Tratamiento;

drop min C_;

run;

*1 Con la variable arcoseno de la proporción;

/* ***** */

/* *** ANÁLISIS DE LA VARIANZA-PROCESO MIXED *** */

/* ***** */

*una varianza para cada especie;

*mirar las lsmeans trata*Sp/pddiff adjust Tukey para ver las diferencias entre tratamientos;

*cambia la ruta para el pdf;

ods pdf file="D:\grupo de investigación\amele\mixed_vararsp.pdf";

ods graphics on;

*en este programa miramos todos los tratamientos comparados con el control;

```

proc mixed data=glmamele method=reml plots(only)=(STUDENTPANEL BoxPlot(observed
  fixed subject));
class Sp trata;
model asrp = Sp|trata / outpm=error residual;
repeated / group=Sp;
lsmeans Sp*trata/cl pdiff adjust=Tukey;
lsmeans Sp*trata/pdiff=CONTROL('Ac.sey' 'CONTROL');
lsmeans Sp*trata/ slice=Sp pdiff=CONTROL('Ac.sey' 'CONTROL');
run;
ods graphics off;

*analizamos los residuales;
proc univariate data=error normal;
var studentresid;
histogram / normal;
qqplot;
run;
data error3;
set error;
if abs(studentresid)>3;
run;
proc print data=error3;
run;

*este paso lo hacemos para mirar el test de tukey, todos los tratamientos comparados entre si;
proc sort data=glmamele;
by Sp;
run;
ods graphics on;
proc mixed data=glmamele method=reml plots(only)=(STUDENTPANEL BoxPlot(observed
  fixed subject));
by Sp;
class trata;
model asrp = trata / outpm=error2 residual;
repeated /;
lsmeans trata/ pdiff adjust=tukey;

```

```

lsmeans trata/ pdiff=CONTROL('CONTROL');
run;
ods graphics off;
data armedias;
input trata $ mAsen mAsey;
cards;
aControl      1.0490 0.9959
b60-1         0.9420 1.0502
c90-1         1.0313 0.7949
d120-1        0.9917 0.9808
e150-1        0.9408 0.9428
f60-5         0.8945 0.9107
g90-5         1.1433 1.0755
h120-5        0.4971 0.4168
i150-5        0.0000 0.0000
j60-10        1.1342 0.6949
k90-10        0.9855 0.5320
l120-10       0.4399 0.1007
m150-10       0.0000 0.0000
;
run;

```

```

title 'Interaction sp thermal shock';
proc gplot data=armedias;
axis2 label=( a=90 r=0 'arcsenoraizpropor' );
plot mAsen*trata=1
     mAsey*trata=2
/vref=0 vaxis=0 to 1.2 by 0.2
grid overlay legend=legend1;
symbol1 value=dot height=1 cv=black ci=black width=2 interpol=join;
symbol2 value=dot height=1 cv=grey ci=grey width=2 interpol=join;
*symbol3 value=diamond height=0.5 cv=black ci=black width=2 interpol=join;
*symbol4 value=dot height=0.5 cv=grey ci=grey width=2 interpol=join;
legend1 label=none frame cframe=white cborder=black position=center
value=(justify=center);

```

```
run;
data armedias2;
input trata $ mAsen mAsey;
cards;
aControl      1.0490 0.9959
b60-1         0.9420 1.0502
c60-5         0.8945 0.9107
d60-10        1.1342 0.6949
e90-1         1.0313 0.7949
f90-5         1.1433 1.0755
g90-10        0.9855 0.5320
h120-1        0.9917 0.9808
i120-5        0.4971 0.4168
j120-10       0.4399 0.1007
k150-1        0.9408 0.9428
l150-5        0.0000 0.0000
m150-10       0.0000 0.0000
;
run;
title 'Plot Interaction';
proc gplot data=armedias2;
axis2 label=( a=90 r=0 'arcseнораizpropor' );
plot mAsen*trata=1
mAsey*trata=2
/vref=0 vaxis=0 to 1.2 by 0.2
grid overlay legend=legend1;
symbol1 value=dot height=1 cv=black ci=black width=2 interpol=join;
symbol2 value=dot height=1 cv=grey ci=grey width=2 interpol=join;
*symbol3 value=diamond height=0.5 cv=black ci=black width=2 interpol=join;
*symbol4 value=dot height=0.5 cv=grey ci=grey width=2 interpol=join;
legend1 label=none frame cframe=white cborder=black position=center
value=(justify=center);
run;
ods pdf close;
quit;
```


ANEXO II. PROBABILIDAD DE GERMINACIÓN

```
options pagesize=max;
ods pdf file="D:\grupo de investigación\amele\tesis\logistica\salida29abril.pdf";
ods graphics on;
```

```
PROC IMPORT OUT= WORK.ACACIA
    DATAFILE= "D:\grupo de investigación\amele\tesis\logistica\datosdef.xlsx"
    DBMS=EXCEL REPLACE;
    RANGE="Hoja1$";
    GETNAMES=YES;
    MIXED=NO;
    SCANTEXT=YES;
    USEDATE=YES;
    SCANTIME=YES;
```

```
RUN;
data acacia; set acacia;
germ=Germinaci_n;
temp=C_;
drop F6;
run;
data acacia; set acacia;
if Sp="A.senegal" then CODE=1;
if Sp="A.seyal" then CODE=0;
t2=temp*temp;
minTemp=min*temp;
min2=min*min;
run;
```

```
*comprobaciones;
data acaciasey; set acacia;
if code="0";
run;
proc sort data=acaciasey;
by temp min;
run;
proc means data=acaciasey;
var germ;
by temp min;
output out=cuantossey;
run;
data cuantossey; set cuantossey;
if _STAT_="N";
run;
```

```
data acaciasen; set acacia;
if code="1";
run;
```

```

proc sort data=acaciasen;
by temp min;
run;
proc means data=acaciasen;
var germ;
by temp min;
output out=cuantossen;
run;
data cuantossen; set cuantossen;
if _STAT_="N";
run;

```

```

data acaciasen0; set acaciasen;
if germ=0;
run;

```

```

proc sort data=acaciasen0;
by temp min;
run;
proc means data=acaciasen0;
var germ;
by temp min;
output out=cuantos0asen;
run;
data cuantos0asen; set cuantos0asen;
if _STAT_="N";
run;

```

```

data acaciasey0; set acaciasey;
if germ=0;
run;

```

```

proc means data=acaciasey0;
var germ;
by temp min;
output out=cuantos0asey;
run;
data cuantos0asey; set cuantos0asey;
if _STAT_="N";
run;

```

```

*modelo elegido;
PROC LOGISTIC descending DATA=ACACIA;
  TITLE 'MODELO acacia 1';
  MODEL GERM= t2 mintemp CODE*mintemp
/expb clparm=both clodds=both lackfit rsq /*ctable*/ slstay=0.05 pprob= (0 to 1 by 0.01);
  output out=result_mod14
predicted=prob PREDPROBS=CROSSVALIDATE;;
RUN;

```



Me adapto a varios tipos de suelo

CAPÍTULO III. Efectos del riego, tipo de sustrato y edad en el desarrollo y crecimiento de *Acacia senegal* y *Acacia seyal*

RESUMEN

Los factores ambientales más importantes, que controlan el establecimiento y el crecimiento de las especies de *Acacia* de las sabanas de climas áridos son la precipitación y las propiedades del suelo. Este estudio se llevó a cabo en condiciones de invernadero; con plantas de *Acacia seyal* y *A. senegal* obtenidas a partir de germinación de semillas procedentes de Etiopía. En el ensayo se estudió el efecto de dos frecuencias de riego (semanal/quincenal), dos tipos de sustrato (rico/pobre en nutrientes), el efecto de la especie y la edad de la planta, en la morfología y la producción de biomasa. La pregunta principal fue si había respuestas específicas a las interacciones entre el sustrato y la frecuencia de riego. Se programaron cuatro cosechas y se midieron numerosas variables relativas al vigor, producción de biomasa y estructura foliar, y se comprobó la existencia de diferencias significativas entre los tratamientos. El potencial hídrico se midió en tres cosechas de las cuatro, y se comprobó si había diferencias significativas entre los factores y las especies, aunque utilizando la edad o cosecha como covariable. Finalmente, con plantas de la última cosecha se calculó la acumulación de nutrientes en las hojas, tallo y raíz, y se comprobó la existencia de diferencias significativas entre los tratamientos. Los resultados indicaron que la morfología y la producción de biomasa variaron en función de la edad, y que a pesar del efecto contrastado que ejerció el tipo de sustrato en el crecimiento de las plantas, la frecuencia de riego pareció ser más determinante que el efecto del sustrato y las diferencias entre las especies. El mejor crecimiento de las plantas se observó con en el sustrato comercial y riego semanal. Éste crecimiento fue diferente entre las especies, donde *A. senegal* creció más en diámetro y *A. seyal* en altura. El peor crecimiento se observó con el sustrato pobre en nutrientes y riego quincenal, aunque no se observaron muchas diferencias con plantas cultivadas con sustrato pobre en nutrientes y riego semanal y plantas con sustrato rico en nutrientes y riego quincenal. Los resultados también indicaron diferencias inter-específicas en morfología y producción de biomasa que dependen de la disponibilidad de agua y nutrientes, así como diferencias en el potencial hídrico; lo que sugiere diferencias en el potencial de adaptación de las especies a

cambios climáticos severos o a cambios estacionales en el microclima o disponibilidad de recursos edáficos, en las zonas donde habitan.

Palabras clave: Calidad de planta, Especies de Sabana, Potencial hídrico, Producción de planta, Sustrato comercial, Sustrato local.

1. INTRODUCCIÓN

Los bosques secos africanos y los bosques de *Acacia* están mostrando una tendencia a desaparecer debido a condiciones ambientales severas y a impactos antropogénicos, de forma que sólo quedan pequeños parches dentro del bioma de sabana (Menaut et al., 1995; Zida, 2007). Los bosques de sabana de *Acacia* se encuentran en las partes más secas de los trópicos, a lo largo de la parte central semiárida de Asia, África, Australia y Sudamérica. En Etiopía, los bosques de sabana, caracterizados por tipos de vegetación árida o semiárida, están distribuidos sobre grandes áreas del Valle del Rift en las partes orientales y sur del país, áreas que según lo estimado cubren un 30% de la superficie del país (FAO 1981; (Gebrekirstos et al., 2008). Sin embargo, en los últimos años los bosques de *Acacia* del Valle del Rift han sufrido una regresión importante debido especialmente a una deforestación fuerte (Argaw et al., 1999; Eshete, 2000). La deforestación ha dado lugar a un retardo en el establecimiento natural y supervivencia de plántulas de árboles y arbustos (Argaw et al., 1999). Otros factores que han contribuido a la regresión de los bosques de *Acacia* son los incendios, el incremento de la población humana, el incremento de demanda de tierra para cultivos y el incremento de la actividad de alimentación de la ganadería intensiva (Gebrekirstos et al., 2006). Dentro de este contexto, en Etiopía la superficie de tierra con fines agrícolas ha aumentado a costa de la zona boscosa, mientras que la superficie de tierra degradada ha incrementado principalmente a expensas de tierras agrícolas (cultivos mixtos e intensivos), (Meshesha et al., 2012). Para contrarrestar los efectos de la deforestación y de la degradación de las tierras, se introdujeron en Etiopía diversas especies exóticas (Gebrekirstos et al., 2006). Sin embargo, la falta de conocimiento de la aptitud de las zonas para albergar a las especies condujo al fracaso de la mayoría de los programas de reforestación que se ensayaron (Gebrekirstos, 1998; Gebrehiwot et al., 2005; Gebrekirstos et al., 2006). Además, a pesar de la importancia cultural, económica y social de los bosques de *Acacia* en este país, la falta de conocimiento sobre la biología y ecología de las especies nativas limitaron su uso en nuevos programas de reforestación (Gebrekirstos et al., 2006).

Los ecosistemas de sabana, y por lo tanto los bosques de *Acacia*, están sometidos a periodos alternos de sequía y humedad, se caracterizan por grandes variaciones en la precipitación, temporales y espaciales (Keya, 1997), por lo que son sistemas que se clasifican como tierras áridas o semiáridas (Walker and Noy-Meir, 1982; Otieno et al., 2006). La mayoría de estas áreas reciben cantidades de precipitación que varían entre los 150-500 mm anuales, cayendo generalmente en un periodo de tiempo muy corto (Otieno et al., 2006) por

ejemplo en Kenia dura normalmente unos 60 días (Keya, 1997). Esta es una de las razones por las cuales en zonas secas de climas áridos, la sequía es uno de los principales factores que determinan el éxito del establecimiento, crecimiento y distribución de árboles (Keya, 1997; Engelbrecht and Kursar, 2005; Otieno et al., 2006; Bayala et al., 2009). Por otro lado, en los ecosistemas de sabana, la vegetación natural viene determinada por las propiedades del suelo cuando los valores de precipitación decrecen por debajo de 500 mm (Walter, 1997) Por lo tanto, los factores ambientales más importantes que controlan el éxito de germinación y el subsiguiente establecimiento, crecimiento y distribución de bosques de sabana de *Acacia* de climas áridos podrían ser la cantidad de precipitación y su distribución (Beatley, 1974; Johnston et al., 1990; Veenendaal et al., 1996; Keya, 1997) y la heterogeneidad de la disponibilidad de humedad en el suelo (Fedorenko et al., 1995; Veenendaal et al., 1996; Gebrekirstos et al., 2006; Otieno et al., 2006; Singh and Singh, 2006; Li et al., 2008; Scogings and Mopipi, 2008; Yimer and Abdelkadir, 2011; Traoré et al., 2012; Joubert et al., 2013). El agua no sólo limita el crecimiento y la supervivencia directamente, sino que también influye indirectamente en la respuesta de las plantas a los nutrientes en condiciones de estrés hídrico (Otsus and Zobel, 2004; Song et al., 2010). Se ha indicado que en condiciones de estrés hídrico, el crecimiento, la producción y la supervivencia están fuertemente reducidos, principalmente como resultado de un déficit de nutrientes causado por la carencia de agua (Temes, 1986; Chapin, 1991; Misra and Tyler, 2000; Engelbrecht et al., 2007; Song et al., 2010). También la eliminación de los bosques de sabana de *Acacia* y su conversión en tierras agrícolas, así como el sobrepastoreo, han degradado seriamente la cubierta de la vegetación y la producción primaria. Estas actividades han afectado a la fertilidad del suelo y a su biología en general; han reducido el contenido de nutrientes en el suelo principalmente reduciendo la producción de hojarasca, y han aumentado las tasas de erosión y descomposición de materia orgánica por oxidación (Lugo et al., 1986; Lepsch et al., 1994; Piccolo et al., 1994; Tiessen et al., 1994; Fernandes et al., 1997; Neill et al., 1997; Dominy et al., 2002; Yimer et al., 2007).

Los efectos del suministro de nutrientes y regímenes hídricos en el crecimiento vegetal podrían interactuar significativamente (Hu and Schmidhalter, 2005; Song et al., 2010). Es necesario, entonces, entender los efectos interactivos de los nutrientes y el agua edáficos en el crecimiento de las plantas en sistemas áridos (Hooper and Johnson, 1999; Drenovsky and Richards, 2004; Song et al., 2010). Al mismo tiempo, los excrementos de los animales y los residuos de los cultivos son ampliamente usados para combustible debido a la severa escasez de madera para quemar (Yimer and Abdelkadir, 2011). Por otra parte, en Etiopía, mezclar

tierra con material vegetal compostado y arena, es un método tradicional de elaboración de sustrato para la producción de planta local. En general, la investigación sobre calidad de planta y la predicción del comportamiento en condiciones de campo han recibido muy poca atención en África (Zida et al., 2008).

Las características que definen la calidad de la planta se dividen en atributos materiales que pueden medirse directamente, y que pueden ser morfológicos y fisiológicos, y en atributos respuesta que tratan de predecir su respuesta en el terreno, sometiendo la planta a condiciones que simulan el estrés de plantación (Cerrillo et al., 2003). Por ejemplo, la altura y el diámetro de las plantas están asociados con el vigor competitivo, la capacidad reproductiva y crecimiento en general. La altura también está relacionada con los intervalos de tiempo que generalmente tienen las plantas para crecer después de una perturbación (Cornelissen et al., 2003). También existen equilibrios importantes entre la altura de la planta y la tolerancia o evitación del estrés ambiental (climático o de nutrientes), (Cornelissen et al., 2003). Por otro lado, uno de los atributos fisiológicos más importantes cuando se evalúa la calidad de la planta, es el contenido de nutrientes minerales, ya que un buen balance nutritivo produce una planta de calidad (Cerrillo et al., 2003). La disponibilidad de nutrientes en las plantas es el resultado de la interacción de varios factores; entre ellos se encuentran el microclima, la calidad química de la materia orgánica, el estado químico general del suelo y la actividad de los microorganismos, animales y plantas (Binkley, 1993). Por ejemplo, el estudio comparado de la composición química de la hoja para las diferentes especies que componen una comunidad vegetal nos proporciona una información valiosa sobre su ecología funcional: refleja, por ejemplo la intensidad de la presión selectiva de la herbivoría; permite evaluar el flujo de energía hacia los niveles tróficos superiores (Begon and Harper, 1988); informa sobre el reciclado de nutrientes y carbono. Los patrones de diferencias entre especies ayudan a explicar su separación de nichos y en general, contribuye a la comprensión del funcionamiento de los ecosistemas (Grime et al., 1996; Cornelissen et al., 1999; Valladares et al., 2004; Villar et al., 2004).

El género *Acacia* tiene mucho potencial para mejorar la cubierta arbórea en tierras áridas y semiáridas (Otieno et al., 2006) debido a la capacidad de las especies de este género para resistir el estrés por sequía (Oba et al., 2001; Otieno et al., 2006), y también por los múltiples usos, tales como forraje de alto contenido proteico para el ganado (Wicknes et al., 1996; Nicolini et al., 2010), fuente de madera y productos no maderables (gomas, resinas y compuestos farmacéuticos) para las comunidades locales, provisión de sombra y para cercos

(Wicknes et al., 1996; Otieno et al., 2006; Tadesse et al., 2007; Nicolini et al., 2010), y para mantener la fertilidad del suelo a través de la fijación de Nitrógeno (Belsky, 1984; Belsky et al., 1989; Wicknes et al., 1996; Otieno et al., 2006; Nicolini et al., 2010). El conocimiento de las tasas de crecimiento de las principales especies arbóreas de las zonas áridas y semiáridas son prerequisites fundamentales para evitar su sobre-explotación y degradación (Nicolini et al., 2010).

El principal objetivo de este estudio fue analizar la influencia de dos tipos de sustrato de fertilidad contrastada (sustrato comercial y rico en nutrientes/ local y pobre en nutrientes), y dos frecuencias de riego (12 mm/m² con una frecuencia semanal o quincenal) en la morfología, producción de biomasa en peso seco y acumulación de nutrientes, y en el potencial hídrico en plántulas de *Acacia senegal* (L.) Willd., y *A. seyal* Del., las cuales han mostrado estrategias diferentes de germinación en condiciones de estrés hídrico (Bekele et al., 1993; Kassa et al., 2010). El estudio se centró en el crecimiento temprano (2-5 meses de edad). Las principales preguntas que nos hicimos fueron: si la interacción entre el tipo de sustrato y la frecuencia de riego influiría en el crecimiento, producción en biomasa y concentración de nutrientes en plantas de las dos especies de *Acacia*? Y si se observarían diferencias entre las dos especies? Nosotros esperábamos mayor crecimiento en plantas cultivadas con sustrato rico en nutrientes y frecuencia de riego semanal y menor crecimiento en plantas cultivadas con sustrato pobre en nutrientes y frecuencia del riego quincenal. Pero algunas de las preguntas que aparecen con estas hipótesis son: 1) ¿Determinará la frecuencia de riego el efecto del sustrato en el crecimiento, producción de biomasa y acumulación de nutrientes de las especies?, 2) ¿Cómo afectará y a qué variables? es decir, ¿se verá reducido el efecto del sustrato rico en nutrientes con un mayor estrés hídrico (riego quincenal)?; mientras que ¿podrá el riego semanal mejorar el crecimiento con un sustrato pobre en nutrientes? 3) ¿Cuál de las dos especies será más tolerante (se desarrollará bien) al estrés hídrico y a la poca disponibilidad de nutrientes?

Los resultados podrían contribuir al desarrollo de programas de producción de planta y restauración y reforestación en zonas áridas con suelos degradados, y al mayor conocimiento de la ecología de estas especies a través del estudio del desarrollo y morfología de las plantas en condiciones ambientales diferentes.

2. MATERIAL Y MÉTODOS

2.1. Especies de estudio: material vegetal

En este estudio se han utilizado plantas de *Acacia seyal* y *A. senegal* obtenidas a partir de la germinación de semillas en condiciones controladas en invernadero. Las semillas para el experimento fueron facilitadas por el Centro de Investigación Forestal Nacional de Etiopía, y proceden de las zonas de *Acacia Woodland* del Parque Nacional Abijata-Shala (7°32'-N, 38°40'-E) en el caso de *A. seyal* y en el caso de *A. senegal* de Langan (7°26'N, 38°47'E) (Eriksson et al., 2003) La precipitación media anual de la zona de procedencia de las semillas oscila entre 500 y 600 mm, y las temperaturas máximas y mínimas son 26,9°C y 11,7°C, respectivamente (Argaw et al., 1999). Los suelos de estas zonas son desarrollados sobre el depósito de los lagos, esparcidos por la piedra pómez, con textura gruesa, sumamente alcalinos (pH 7,6-8,2), limosos, franco arcillosos y bastante estériles, que se clasifican como Andosoles por tener una estructura muy débil, con bajo contenido de materia orgánica y deficiencia de algunas sustancias nutritivas, como el fosfato (Argaw et al., 1999).

2.2. Tratamientos de ensayo y condiciones de cultivo

Las semillas fueron conservadas en una cámara fría a 6 °C, desde el momento de la recepción hasta el momento de su germinación, a mediados de abril del año 2010. El estudio fue diseñado para probar el efecto de la especie (*Acacia senegal* y *A. seyal*), el sustrato (Comercial: rico en nutrientes, Local: pobre en nutrientes), y la frecuencia de riego (Ri1: baja, 12 l/m² cada 15 días, Ri2: alta, 12 l/m² cada 7 días), así como la edad de la planta en los atributos morfológicos, producción de biomasa y acumulación de nutrientes (Tabla 1).

Tabla 1. Variables morfológicas, de biomasa y de contenido en nutrientes, medidas en las especies *Acacia seyal* y *Acacia senegal*, y sus unidades

Variable	Nombre	Unidad
Vigor y biomasa total		
H	Altura	cm
D	Diámetro	mm
Ra	Ramas laterales	Número
PST	Peso seco total	g
Estructura foliar		
NHPTP	Número de hojas primarias en el tallo principal	Número
AFM	Área foliar media	cm ²
SLA	Área foliar específico (área foliar/ peso seco de las hojas)	cm ² g ⁻¹
Asignación de biomasa		
LMF	Proporción invertida en hojas (peso seco foliar/ peso seco total)	g g ⁻¹
SMF	Proporción invertida en tallo (peso seco del tallo/ peso seco total)	g g ⁻¹
RMF	Proporción invertida en raíz (peso seco de raíz/ peso seco total)	g g ⁻¹
la Acumulación de nutrientes en partes* de la planta: Raíz, tallo y hojas		
P	Fósforo	%
K	Potasio	%
N	Nitrógeno	%
Mg	Magnesio	%

Tras la germinación las plántulas fueron trasplantadas a bandejas de 48 alvéolos con dimensiones de 5 x 5 cm de lado y 18 cm de profundidad. Para rellenar las bandejas se utilizaron dos tipos de sustratos con fertilidad contrastada y evaluada antes de la puesta en marcha del ensayo (Tabla 2). El sustrato 1 es una mezcla de dos tipos de turba comercial (rubia de 0-10 mm y negra de 0-5 mm) y vermiculita en una proporción de 3:1. El sustrato 2 es un sustrato local preparado imitando la forma en la que se hace en Etiopía a partir de una mezcla de tierra de huerto, compost (material vegetal) y arena, en una proporción 2:1:1, y es mucho más pobre en nutrientes.

Tabla 2. Parámetros físico-químicos, y unidades, de dos tipos de sustrato: comercial y elaborado de forma local

Parámetro	Unidad	Sustrato	
		Comercial	Local
pH		4,45	8,78
N	g/kg	8,30	1,00
P	g/kg	1,50	0,07
K	cmol/kg	10,53	1,59
Ca	cmol/kg	24,60	10,19
Mg	cmol/kg	1,80	1,91
SB		36,93	13,81
Arena	%	ne	83,56
Limo	%	ne	6,28
Arcilla	%	ne	10,16
MO	%	72,05	1,42
CE	mS/cm	0,62	0,15

N: nitrógeno; P: fósforo; K: potasio; Ca: calcio; Mg: magnesio; SB: saturación de bases; MO: materia orgánica; CE: conductividad eléctrica; ne: no existe (Resultados de análisis realizados en el CT ITAGRA (Palencia, Spain).

Para construir los tratamientos de frecuencia de riego del ensayo, primero se estableció una unidad de riego a partir de la precipitación media anual de la zona de procedencia (550 l/m²) de estas especies. La estación lluviosa de la zona de procedencia de estas especies no supera los 6 meses, por lo tanto el cálculo de la cantidad de riego semanal se obtuvo dividiendo la precipitación media anual entre 6 meses (6meses*30días/4semanas=45semanas; 550 litros/45 semanas=12,2l/m²). Como la distribución de las bandejas de este experimento fue 4bandejas/m², entonces 3litros/ Bandeja. El riego 1 consistió en la aplicación de la unidad de riego con una frecuencia quincenal (baja frecuencia; la mitad de la precipitación anual), mientras que el riego 2 consistió en la aplicación de la unidad de riego con una frecuencia semanal (alta frecuencia). El estudio se llevó a cabo en el año 2010 (mayo-septiembre) en un invernadero localizado en la Universidad de Valladolid, en Palencia (42°01'N-4°32'W, 739 masl). Durante todo el experimento la temperatura ambiental y la humedad relativa ambiental fueron registradas dentro del invernadero con un sensor Testo 175-H2. Los valores medio, máximo y mínimo y de la humedad relativa en el ambiente fueron 43%; 84,4% y 8,6% , respectivamente (con su error estándar de 4,82; 1,11 y 2,61). Los valores medios de la temperatura media, máxima y mínima fueron 26°C; 45,13°C y 8,9°C y (con su error estándar de 2,59; 2,25 y 2,77respectivamente). Durante los meses más calurosos

(julio-agosto), las ventanas del techo móvil del invernadero se abrieron todos los días entre las 12:00 y las 19:00.

2.3. Diseños experimentales y cosechas de plantas

Para la toma de datos se programaron cuatro cosechas: a los 2, 3, 4 y 5 meses tras la siembra. Se seleccionaron dos plantas por especie, riego y sustrato en cada cosecha (64 plantas en total por cosecha). El experimento se estableció usando dos diseños experimentales. El Diseño 1 se mantuvo hasta que se hizo la primera cosecha (en plantas de 2 meses de edad, junio 2010); este diseño consintió en un diseño factorial organizado en parcelas anidadas o *split-plot* con cuatro bloques o réplicas (Figura 1). La especie fue el factor asociado a la principal parcela o unidad (bandeja forestal), mientras que el factor sustrato estuvo asociado con la subparcela (dos sustratos por bandeja). De esta forma hubo 8 plantas por sustrato disponibles para las mediciones (las plantas de los bordes de las bandejas fueron excluidas de estas medidas). Por lo tanto, se trabajó con un total de 256 plantas (8 plantas/subparcela x 2 especies x 2 sustratos x 2 frecuencias de riego x 4 bloques). Las bandejas fueron colocadas dentro de los bloques al azar.

El Diseño 2 (Figura 2) duró el resto del experimento. Después de la primera cosecha, las 6 plantas que quedaron por bandeja, en cada bloque, fueron transplantadas a macetas individuales (16 cm de diámetro, 23 cm de profundidad), las cuales fueron rellenas con el mismo tipo de sustrato. El Diseño 2 consistió en un diseño factorial en parcelas anidadas y con tres bloques. En este caso los factores sustrato y especie estuvieron asociados a la unidad principal: maceta individual, las cuales se distribuyeron al azar dentro de los tres bloques. El factor riego fue asociado al bloque. En cada bloque (2 m²) se distribuyeron 64 plantas con un total de 192 plantas.

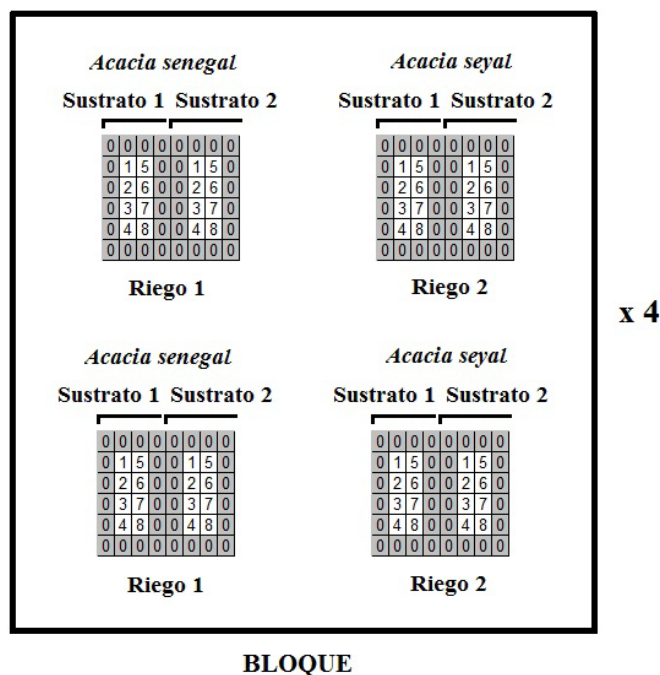


Figura 1. Disposición de uno de los bloques (compuesto por cuatro bandejas forestales) establecidos en el diseño experimental 1, hasta la primera cosecha de las plantas. Sustrato 1 es rico en nutrientes; Sustrato 2 es pobre en nutrientes (ver Tabla 2). Riego 1 aporta 12mm/m^2 con una frecuencia quincenal; Riego 2 aporta 12mm/m^2 con una frecuencia semanal. Las celdas blancas representan alvéolos ocupados por plantas para medir; las celdas grises representan alvéolos ocupados por plantas que no se miden (efecto borde)

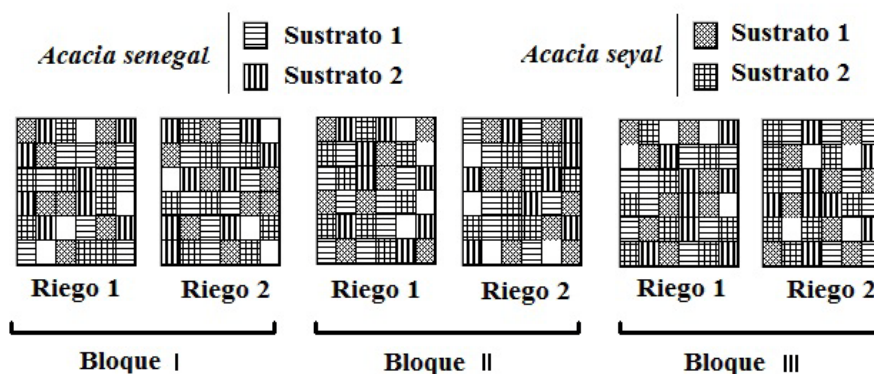


Figura 2. Disposición de los tres bloques del segundo experimento, establecido a partir de la primera cosecha y mantenido hasta el final del experimento. Las celdas representan macetas forestales individuales. Sustrato 1 es rico en nutrientes; Sustrato 2 es pobre en nutrientes (ver Tabla 2). Riego 1 aporta 12mm/m^2 con una frecuencia quincenal; Riego 2 aporta 12mm/m^2 con una frecuencia semanal

2.4. Toma de datos y medición de variables

Antes de la cosecha se midió, al amanecer, el potencial hídrico de la planta en un número variable de 2-4 plantas de entre las elegidas para ser cosechadas. Para ello se utilizó una cámara de presión modelo 1000 MMS Scholander (0-70 bares). Si la presión que se

registra es muy negativa antes del amanecer, esto es una indicación fiable de que la planta tiene muy poca agua disponible (Bowie and Ward, 2004).

Las plántulas cosechadas fueron guardadas en una bolsa con cierre hermético y almacenadas en un congelador (-5°C) hasta la fecha de las mediciones. Una vez en el laboratorio, cada planta se dividió en hojas, tallo (principal y ramas laterales) y raíz. Se midieron diferentes variables morfológicas (Tabla 1). Las características foliares se basaron en las mediciones en 3 hojas primarias del tallo principal (Figura 3) y representativas de la parte superior, media e inferior de la planta. Se escanearon con un escáner EPSON de la marca EXPRESSION 1640XL, y una resolución de 300 ppm. El área foliar media fue estimada con el programa de análisis de imagen (Regent Instrument, 2002).

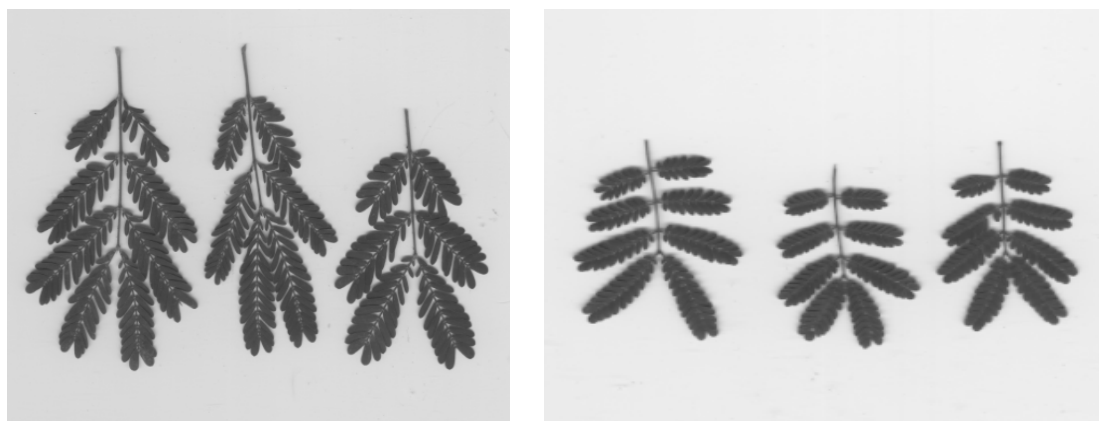


Figura 3 Hojas primarias de una planta de las especies *Acacia seyal* (izquierda) y *Acacia senegal* (derecha)

Posteriormente, todas las partes de las plantas (incluyendo las hojas escaneadas por separado) fueron secadas en una estufa durante 48 horas a 70°C y fueron pesadas con una balanza de precisión (0,001 g). Con el área foliar media de las hojas escaneadas y su peso seco se calculó la superficie foliar específica (SLA). Tras las mediciones del peso seco de las partes de las plantas, se prepararon las muestras (hojas, tallo, raíz) de las plantas de la última cosecha (5 meses de edad, al final del experimento) para el análisis de su contenido en nutrientes (concentración). Tanto en los análisis de nutrientes en suelo, así como en el análisis de contenido en nutrientes de las partes de la planta, la extracción del Nitrógeno (N) se hizo con el método Kjeldahl, el Fósforo (P) con el método Olsen, y las extracciones de Calcio (Ca), Potasio (K), y Magnesio (Mg) se realizaron con acetato amónico. Las determinaciones

se realizaron en el laboratorio de suelos del Centro Tecnológico Agrario y Agroalimentario (Itagra. Ct, Palencia- España).

2.5. Análisis estadístico

En primer lugar, se hizo un análisis exploratorio de las variables para cada especie y cada cosecha y las variables que no cumplieron con el supuesto de normalidad fueron transformadas (logaritmo en base 10 o raíz cuadrada de X+1). Para probar la existencia de diferencias significativas en las variables entre especies, tipos de sustrato, frecuencias de riego y cosecha se emplearon análisis de varianza multifactoriales con modelos lineales generales (GLMs), y las diferencias significativas observadas entre los pares de tratamientos fueron analizadas con el test *post-hoc* de Tukey.

Se hicieron análisis estadísticos separados para los datos obtenidos con cada diseño. El modelo del diseño 1 (Figura 1) es:

$$Y_{ijkl} = \mu + \alpha_i + \beta_j + \tau_{ij} + \gamma_k + \beta\gamma_{jk} + \delta_l + \beta\delta_{jl} + \gamma\delta_{kl} + \beta\gamma\delta_{jkl} + \varepsilon_{ijkl} \quad (\text{Eq. 1})$$

Donde:

Y_{ijkl} es la variable dependiente;

μ la media general;

α_i efecto del bloque;

β_j efecto del riego;

γ_k efecto de la especie;

$\beta\gamma_{jk}$ efecto de la interacción entre el riego y la especie (Ri*Es);

δ_l efecto del Sustrato;

$\beta\delta_{jl}$ efecto de la interacción del sustrato y el riego (Sus*Ri);

$\gamma\delta_{kl}$ efecto de la interacción especie con el sustrato (Es*Sus);

$\beta\gamma\delta_{jkl}$ efecto de las interacción triple entre bloque, la especie y el riego (BI*Es*Ri);

$\tau_{ij} \rightarrow N(0, \omega^2)$ es el error entre bandejas;

y $\varepsilon_{ijkl} \rightarrow N(0, \sigma^2)$ es el error entre plantas.

El modelo del diseño 2 (Figura 2) es:

$$Y_{ijklm} = \mu + \alpha_i + \beta_j + \tau_{ij} + \gamma_k + \delta_l + \gamma\delta_{kl} + \beta\gamma_{jk} + \beta\delta_{jl} + \beta\gamma\delta_{kjl} + \theta_m + \beta\theta_{jm} + \gamma\theta_{km} + \delta\theta_{lm} + \gamma\delta\theta_{klm} + \beta\gamma\theta_{kjm} + \beta\delta\theta_{jlm} + \beta\gamma\delta\theta_{jklm} + \varepsilon_{ijklm} \quad (\text{Eq. 2})$$

Donde:

Y_{ijklm} es la variable dependiente;

μ la media general;

α_i efecto del bloque;

β_j efecto del riego;

γ_k efecto de la especie;

δ_l efecto del sustrato;

$\gamma\delta_k$ interacción de la especie y el sustrato (Es*Sus);

$\gamma\beta_{jk}$ Interacción de la especie y el riego (Es*Ri);

$\beta\delta_{jl}$ interacción del riego y el sustrato (Ri*Sus);

θ_m efecto de la cosecha;

$\beta\theta_{jm}$ interacción del riego y la cosecha (Ri*Cos);

$\gamma\theta_{km}$ interacción de la cosecha y la especie (Cos*Es);

$\delta\theta_{lm}$ interacción del sustrato y la cosecha (Sus*Cos);

$\gamma\delta\theta_{klm}$ interacción triple de la especie, el sustrato y la cosecha (Es*Sus*Cos);

$\theta\gamma\beta_{mkj}$ interacción triple de la cosecha, la especie y el riego (Cos*Es*Ri);

$\beta\delta\theta_{jlm}$ interacción triple del riego, sustrato y la cosecha (Ri*Sus*Cos);

$\beta\gamma\delta\theta_{jklm}$ interacción cuádruple de, la frecuencia del riego, la especie, el sustrato y la cosecha (Ri*Es*Sus*Cos);

$\tau_{ij} \rightarrow N(0, \omega^2)$ es el error entre bandejas;

$\varepsilon_{ijkl} \rightarrow N(0, \sigma^2)$ es el error entre macetas.

Las diferencias en las variables morfológicas y de producción de biomasa inicial (a los 2 meses de edad de las plantas; primera cosecha) se analizaron siguiendo la Eq 1. En el caso de las diferencias en las variables morfológicas y de producción de biomasa a los 3, 4 y 5 meses de edad (cosechas 2, 3 y 4), se analizaron con un GLM en un análisis siguiendo la Eq 2. Las diferencias en potencial hídrico entre especies, tipos de sustrato y frecuencia de riego

se analizaron con un análisis de varianza múltiple o GLM, con la suma de cuadrados del Tipo III. Se utilizó un análisis similar al expresado en la Eq. 2, aunque la edad de las plantas se utilizó como covariable en este análisis, ya que el avance de la mañana y los cambios de temperatura y humedad en el ambiente limitaron la toma de muestras en las primeras horas del amanecer, de forma que el diseño estuvo desbalanceado. Por otra parte, utilizando sólo las plantas cosechadas al final del experimento (cuarta y última cosecha), se comprobó la existencia de diferencias en la acumulación de nutrientes en las diferentes partes de la planta (tallo, hojas y raíz) entre especies, tipos de sustrato y frecuencias de riego. El análisis se realizó con un GLM y un análisis similar al expresado en el Diseño 1. Por último se realizaron Análisis Factoriales por separado para cada especie, y para todas las cosechas (aunque en el texto sólo se presentan las combinaciones más interesantes; mientras que el resto se presenta en el Anexo), con el objetivo de describir la estructura y la relación entre las variables de morfología, foliares y de biomasa con los dos sustratos y riegos. Los análisis estadísticos de las variables morfológicas y de biomasa, y del potencial hídrico se llevaron a cabo con el programa estadístico STATISTICA (Statsoft, 2002), mientras que para el análisis de la concentración de nutrientes en las plantas se utilizó el programa (SAS, 2012).

3. RESULTADOS

3.1. Efectos de las interacciones entre el tipo de suelo, frecuencia de riego y especie en el desarrollo inicial de plantas de *A. senegal* y *A. seyal* de 2 meses de edad.

El análisis múltiple de varianza (GLM) de las variables morfológicas, foliares y de biomasa llevado a cabo con el Diseño experimental 1 (primera cosecha) indicó que las plantas crecieron siempre más con el sustrato rico en nutrientes (Sus 1) y la frecuencia de riego semanal (Ri 2). El análisis también indicó que el crecimiento inicial en altura de las plantas se vio afectado desde pronto y que varió en función de la especie, efecto que a su vez estuvo determinado por el tipo de sustrato y por la frecuencia de riego recibida (interacción triple Sus x Ri x Es, Tabla 3).

Tabla 3: Efectos significativos de los factores: Especie (ES), Sustrato (Su) y Riego (Ri) obtenidos en el análisis de varianza GLM y Diseño 1, en plantas de 2 meses de edad de *Acacia senegal* y *Acacia seyal*. *** $p < 0.001$; ** $p < 0.01$; * $p < 0.05$; ns: no significativa ($p > 0.05$)

Variable	Bloque	Es	Sus	Ri	Es*Sus	Es*Ri	Sus*Ri	Es*Sus*Ri
H	ns	*	***	**	ns	ns	**	*
D	ns	ns	***	*	ns	ns	**	ns
PST	ns	***	***	*	ns	ns	***	ns
NHPTP	ns	ns	***	ns	ns	*	ns	ns
AFM	ns	***	***	*	ns	ns	*	ns
SLA	ns	*	ns	ns	ns	ns	ns	ns
LMF	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
SMF	ns	ns	ns	**	**	ns	ns	ns
RMF	ns	ns	**	*	ns	ns	ns	ns

Variables transformadas (logaritmo en base 10): PST, AFM y SLA. Ver Tabla 1 para conocer el nombre de las variables

Con la frecuencia de riego quincenal (Ri 1), no se observaron diferencias en altura (H) entre especies y la mayor H media se observó en plantas de *A. seyal* con Sus 1. Con esa frecuencia de riego no se observaron diferencias en la H de *A. senegal* entre sustratos (Figura 4), mientras que en el caso de *A. seyal*, la H fue significativamente mayor con el Sus 1. Con la frecuencia de riego semanal (Ri 2), las dos especies crecieron más en altura con el S1; con este riego no se observaron diferencias entre las especies (Figura 4), ni con el Su1 ni con el Su2. El diámetro basal (D) varió en función del tipo de sustrato, cuyo efecto a su vez estuvo determinado por la frecuencia de riego (interacción doble Sus x Ri; Tabla 3). Con ambos tipos de sustratos, el D fue mayor con el riego semanal, Ri 2, y el mayor D se observó en plantas cultivadas con Sus 1 (Figura 5). El D fue mayor en *A. senegal* que en *A. seyal* con el Sus 1, pero no se observaron diferencias en diámetro entre especies con el Sus 2 (Tabla A1 de Anexo). A los 2 meses las plantas aún no habían desarrollado ramas laterales. El peso seco total (PST) o producción de biomasa por planta dependió de la interacción entre sustrato y frecuencia de riego. El PST también varió significativamente entre especies (Tabla 3), siendo mayor en *A. seyal* ($0,78 \pm 0,07$) que en *A. senegal* ($0,51 \pm 0,07$). La frecuencia de riego no influyó en el PST con el sustrato pobre en nutrientes (Sus 2), siendo igual al PST de plantas cultivadas con Sus 1 y riego quincenal (Ri 1). El mayor PST se observó con Su 1 y Ri 2 (Figura 5).

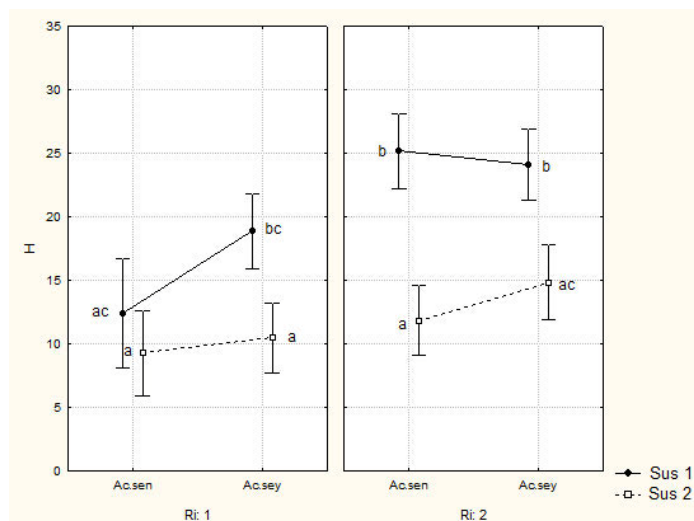


Figura 4. Altura (cm) de plantas de *Acacia* a los 2 meses de edad. Riego 1 aporta 12mm/m² con una frecuencia quincenal; Riego 2 aporta 12mm/m² con una frecuencia semanal; Sustrato comercial (Sus 1) y local (Sus 2),(ver Tabla 2).Las letras indican diferencias significativas entre los valores medios. Las barras representan los intervalos de confianza al 0.95

El número de hojas primarias en el tallo principal (NHPTP) estuvo determinado por el efecto de la interacción entre el riego y la especie (Figura 6), y el efecto simple del sustrato (Tabla 3). El mayor número de hojas primarias se observó en la especie *Acacia senegal*, con el sustrato rico en nutrientes (Sus 1) y riego semanal, Ri 2, (Tabla A1 de Anexo). El menor número de hojas se observó con el sustrato pobre en nutrientes (Sus 2) y riego quincenal (Ri 1). Sin embargo, comparando dentro de sustratos, el riego no influyó en el número de hojas primarias en *A. seyal*. El área foliar media (AFM) varió significativamente en función de la especie (Tabla 3) siendo mayor en *A. seyal*. El AFM también estuvo determinado por el efecto de la frecuencia de riego y por el tipo de sustrato (Figura 6). La frecuencia de riego no influyó en el AFM con el sustrato pobre en nutrientes (Sus 2), siendo igual al AFM de plantas cultivadas con Sus 1 y riego quincenal (Ri 1). Los valores de AFM fueron mayores con Su 1 y Ri 2. La superficie foliar específica (SLA) fue mayor en *A. senegal* (Tabla A1 de Anexo).

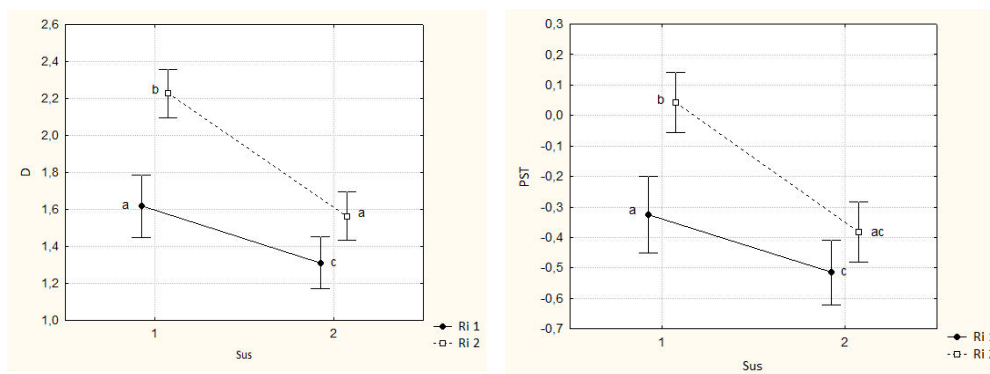


Figura 5. Diámetro basal (D, mm) y peso seco total (PST, g) de plantas de *Acacia* de 2 meses de edad. Riego 1 aporta 12mm/m^2 con una frecuencia quincenal; Riego 2 aporta 12mm/m^2 con una frecuencia semanal; Sustrato comercial (Sus 1) y local (Sus 2), (ver Tabla 2). Las letras indican diferencias significativas entre los valores medios. Las barras representan los intervalos de confianza al 0.95

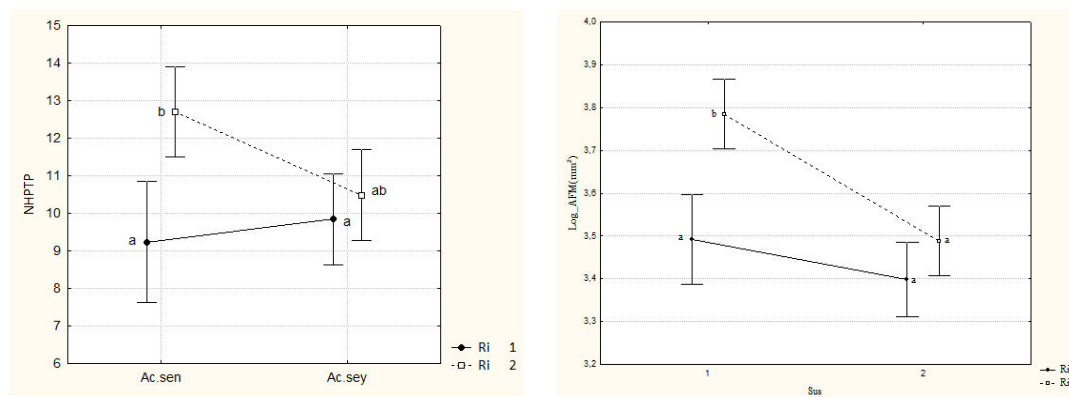


Figura 6. Número de hojas primarias en el tallo principal (NHPTP), y área foliar media (AFM) de plantas de *Acacia* de 2 meses de edad. Riego 1 aporta 12mm/m^2 con una frecuencia quincenal; Riego 2 aporta 12mm/m^2 con una frecuencia semanal; Sustrato comercial (Sus 1) y local (Sus 2), (ver Tabla 2). Las letras indican diferencias significativas entre los valores medios. Las barras representan los intervalos de confianza al 0.95

La inversión de biomasa seca en las hojas (LMF) no se vio afectada por ningún factor ensayado y tampoco varió entre especies (Tabla 3; Figura 7a). Sin embargo, la inversión de biomasa en el tallo (SMF) estuvo determinada por el efecto del sustrato, que dependió a su vez de la especie y del riego (Tabla 3). No se observaron diferencias entre especies con el Sus 1, pero si con el Sus 2, donde el SMF fue significativamente mayor en *A. senegal* (Figura 7a; Tabla A1 de Anexo). Por último, la inversión en biomasa radicular (RMF) varió por un lado en función del sustrato, con mayor inversión en raíz con el Sustrato 2-local (Figura 9a; Tabla

A1 de Anexo), y por otro lado en función de la frecuencia de riego, siendo mayor con la frecuencia quincenal (Ri 1).

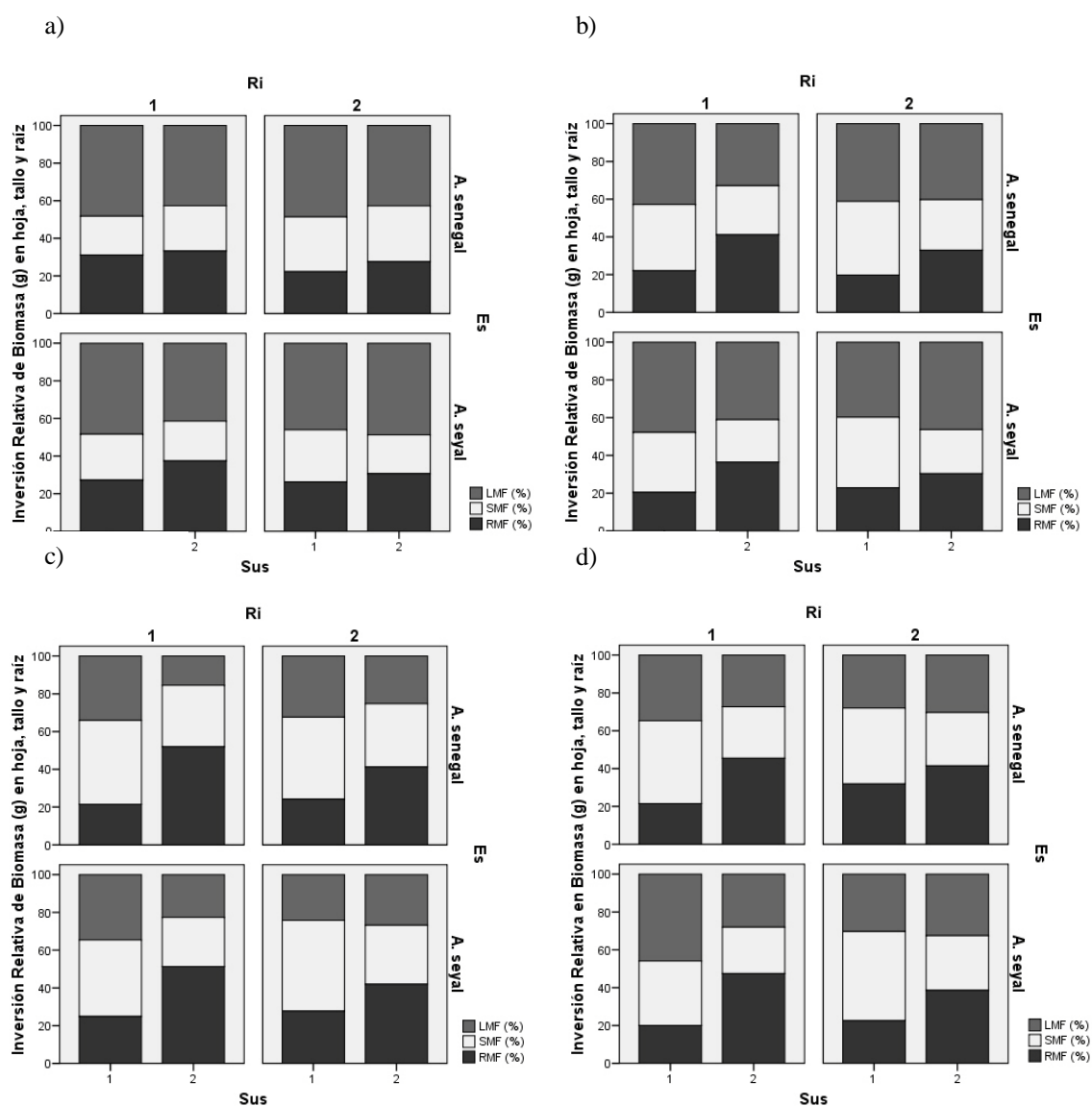


Figura 7. Inversión relativa de biomasa seca en hojas (LMF), tallo (SMF) y raíz (RMF) en plantas de *Acacia senegal* y *A. seyal* de 2 meses de edad (a); 3 meses (b), 4 meses (c) y 5 meses (d). Riego 1 aporta 12mm/m² con una frecuencia quincenal; Riego 2 aporta 12mm/m² con una frecuencia semanal; Sustrato comercial (Sus 1) y local (Sus 2), (ver Tabla 2)

3.2. Efectos de las interacciones entre el tipo de suelo, frecuencia de riego, edad y especie en el crecimiento inicial de plantas de *A. senegal* y *A. seyal* de 3-5 meses de edad.

El análisis múltiple de varianza (GLM) de las variables morfológicas, foliares y de biomasa llevado a cabo con el Diseño experimental 2 (cosechas 2, 3 y 4) indicó un efecto

significativo simple del factor edad (cosecha) en todas las variables (Tabla 4 y Anexo). Ambas especies crecieron mucho más con el sustrato rico en nutrientes (Sus 1) y frecuencia de riego semanal (Ri 2) en todas las cosechas (Tablas A1, A2, A3 y A4 de Anexo), y al final del experimento las plantas de *A. seyal* presentaron mayor altura (67,23 cm con un error estándar de 5,12, Tabla A4, Anexo) y peso seco total (Figura 8), mientras que las plantas de *A. senegal* presentaron valores de diámetro basal más altos: 5 mm y un error estándar de 0,45 (a partir de aquí se indicará este valor entre paréntesis después del valor medio de la variable), (Tabla A4 de Anexo), y mayor peso seco total: 8,67 g (y error estándar de 1,21), (Tabla A4 de Anexo). El análisis de la varianza con las variables medidas en plantas de *Acacia senegal* y *A. seyal* de 3-5 meses de edad indicó, también indicó que la diferencia en altura (H) entre especies estuvo condicionada por la frecuencia de riego, siendo mayor con riego semanal (Ri 2) en *A. seyal*, pero sin observarse diferencias significativas entre especies con la frecuencia de riego quincenal, Ri 1, (Figura 8). La especie que presentó mayor desarrollo lateral (número de ramas) fue *A. senegal* (Tabla A4 de Anexo). El desarrollo lateral de ambas especies se vio reducido con el Sus 2 y Ri 1, aunque mucho más en *A. seyal* (Tabla A4 y Figura A15 de Anexo). Con una frecuencia de riego quincenal (Ri 1), el número de hojas primarias en el tallo (NHPTP) varió en función del tipo de sustrato, siendo mayor el número de hojas con el sustrato rico en nutrientes (Sus 1) en ambas especies, pero sin diferencias entre ellas (Figura 9). Con frecuencia de riego semanal (Ri 2), se observó que *A. senegal* no mostró diferencias significativas entre sustratos, pero *A. seyal* sí, siendo significativamente mayor el número de hojas en esta especie con el Sus 2, pobre en nutrientes (Figura 9). Con el sustrato 1 ambas especies y con las dos frecuencias de riego ambas especies perdieron hojas en el mes más caluroso. La especie que mayor número de hojas perdió fue *A. seyal* con el sustrato 1 y riego 2.

Tabla 4: Efectos significativos de los factores: Especie (ES), Sustrato (Su), Riego (Ri) y edad (Cos) obtenidos con análisis de varianza y GLM, en plantas de *Acacia senegal* y *Acacia seyal* de 3 a 5 meses de edad. *** $p < 0.001$; ** $p < 0.01$; * $p < 0.05$; ns: no significativa ($p > 0.05$)

Variables	Bl	Es	Sus	Ri	Cos	Es*Sus	Es*Ri	Sus*Ri	Es*Cos	Sus*Cos	Ri*Cos	Es*Sus*Ri	Es*Sus*Cos	Es*Ri*Cos	Sus*Ri*Cos	Es*Sus*Ri*Cos
H	ns	***	***	**	***	ns	***	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
D	ns	***	***	**	***	**	ns	**	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Ra	ns	***	***	ns	***	*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	***	**
PST	ns	***	***	**	***	***	**	**	ns	***	ns	ns	ns	ns	ns	ns
NHPTP	ns	ns	ns	ns	**	ns	ns	***	ns	ns	ns	*	*	ns	ns	ns
AFM	ns	***	***	ns	**	ns	ns	ns	ns	***	ns	***	ns	ns	ns	ns
SLA	ns	***	ns	ns	***	ns	ns	***	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
LMF	ns	ns	***	ns	***	ns	*	***	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
SMF	ns	*	***	**	***	ns	**	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
RMF	ns	ns	***	ns	***	ns	ns	***	ns	**	ns	ns	ns	ns	ns	ns

Variables transformadas: Ra en Logaritmo en base 10 de $X+1$; PST y AFM en Logaritmo en base 10. Ver Tabla 1 para el nombre de las variables

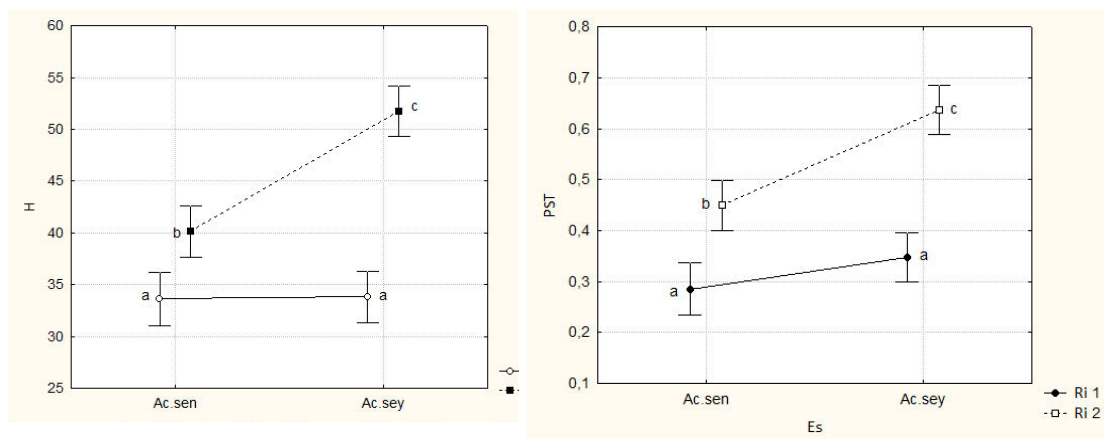


Figura 8. Altura media (H, cm) y peso seco total (PST, g) de plantas de *Acacia senegal* y *A. seyal* de 3-5 meses de edad. Riego 1 aporta 12mm/m^2 con una frecuencia quincenal; Riego 2 aporta 12mm/m^2 con una frecuencia semanal. Las letras indican diferencias significativas entre los valores medios. Las barras representan los intervalos de confianza al 0,95

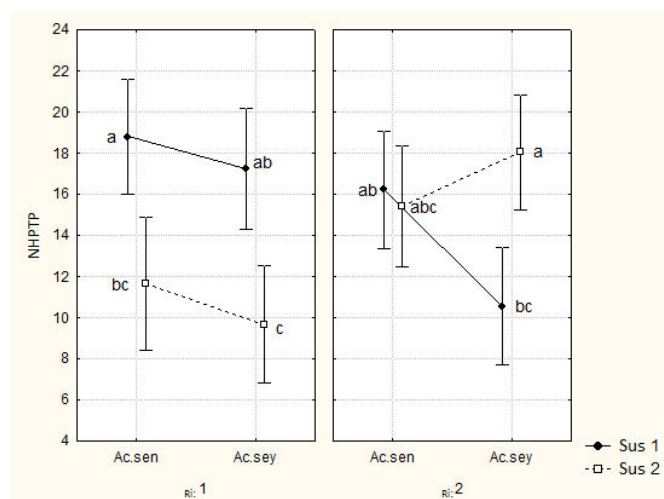


Figura 9. NHPTP en plantas de *Acacia* de 3-5 meses de edad. Riego 1 aporta 12mm/m^2 con una frecuencia quincenal; Riego 2 aporta 12mm/m^2 con una frecuencia semanal; Sustrato comercial (Sus 1) y local (Sus 2), (ver Tabla 2). Las letras indican diferencias significativas entre los valores medios. Las barras representan los intervalos de confianza al 0,95

El valor medio del área foliar media de las plantas (AFM) aunque fue mayor en plantas de *A. seyal* con ambos tipos de sustratos y frecuencias del riego, no fue significativamente diferente del AFM de *A. senegal*, salvo en plantas con Sus 1 y Ri 1, donde

fue significativamente mayor en *A. seyal* (Figura 10). La superficie foliar específica (SLA) fue significativamente mayor en la especie *A. senegal*, y se observaron valores similares cuando se compararon las plantas de los tratamientos combinados de Ri 2 y Sus 1, frente a Ri 1 y Sus 2 (Figura 11). El efecto del riego en la variable SLA dependió del tipo de sustrato (Tabla A4 de Anexo, y Figura 11), y fue baja en ambas especies con la combinación de Sus 1 y Ri 1. A los 4 meses de edad (tercera cosecha, Figura A4 de Anexo) se observó el desprendimiento de las hojas en la especie *A. seyal* (Tabla A3 de Anexo), hecho que se relacionó con el menor peso seco de hojas observado en esta especie en ese momento, en comparación con el resto de las edades (Tabla A3 de Anexo); y aún así el área foliar media (AFM) fue mayor en esa cosecha en comparación con el resto de plantas en los diferentes tratamientos (Tablas A1, A2, A3 y A4 de Anexo).

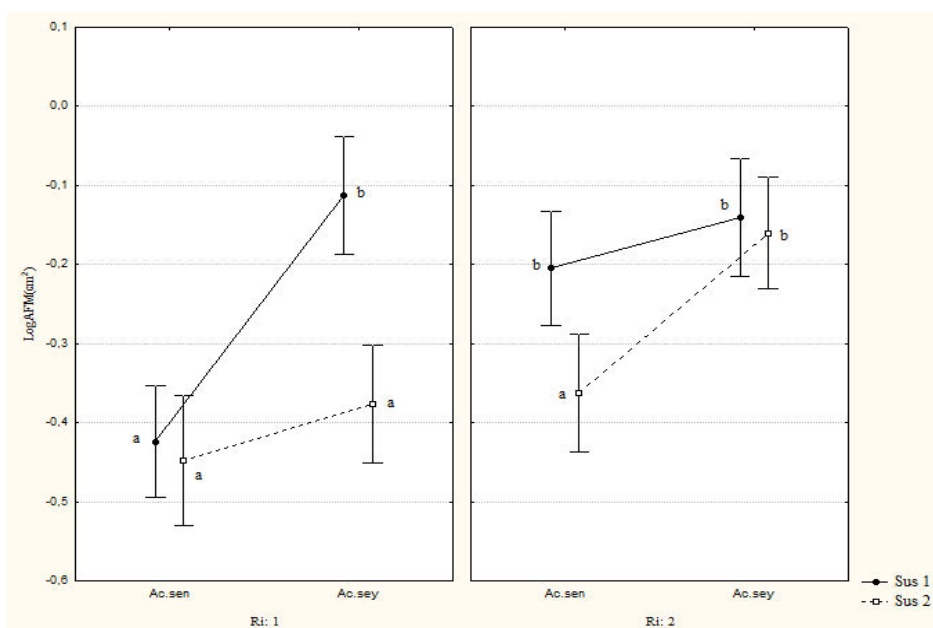


Figura 10. Efecto de la interacción entre el sustrato y el riego en el área foliar media (AFM) de plantas de *Acacia* de 3-5 meses de edad. Riego 1 aporta 12mm/m² con una frecuencia quincenal; Riego 2 aporta 12mm/m² con una frecuencia semanal; Sustrato comercial (Sus 1) y local (Sus 2), (ver Tabla 2). Las letras indican diferencias significativas entre los valores medios. Las barras representan los intervalos de confianza al 0.95

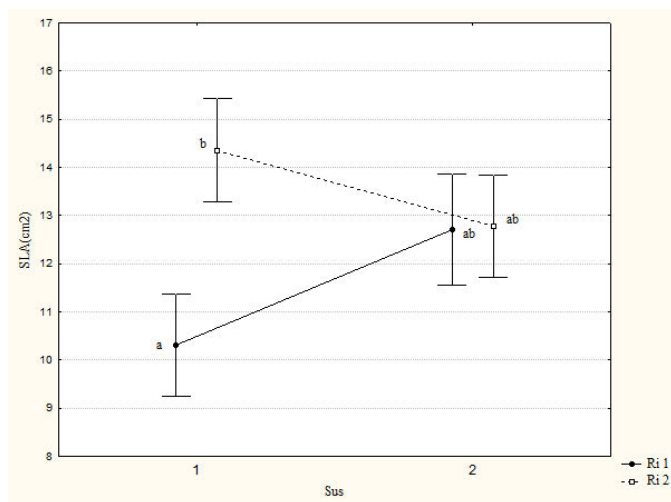


Figura 11. Efecto de la interacción entre el sustrato y el riego en la superficie foliar específica (SLA) de plantas de *Acacia* de 3-5 meses de edad. Riego 1 aporta 12mm/m² con una frecuencia quincenal; Riego 2 aporta 12mm/m² con una frecuencia semanal; Sustrato comercial (Sus 1) y local (Sus 2), (ver Tabla 2). Las letras indican diferencias significativas entre los valores medios. Las barras representan los intervalos de confianza al 0.95

La inversión de biomasa en hojas (LMF) fue mayor con el Ri 1 y Sus 1, y en la especie *A. seyal* (Figure 7 y Tabla A4 de Anexo). Mientras que la mayor proporción de biomasa invertida en raíz (RMF) se observó en plantas de *A. senegal* cultivadas con el Sus 2 y Ri 1 (Figure 7 y Tablas de Anexo), aunque sin diferencias significativas entre las especies. Finalmente, los mayores valores de proporción de biomasa invertida en el tallo (SMF) se registraron en plantas de la especie *A. seyal* (0,50 y error estándar de 0,03) cultivadas con el sustrato rico en nutrientes (Sus 1), pero con frecuencia de riego quincenal, Ri 1, (Figure 7 y Tablas de Anexo). No se observaron diferencias significativas entre plantas de tres, cuatro y cinco meses de edad en la variable RMF con el Sustrato 1 (Figure 7 y Tabla A4 de Anexo).

3.3. Potencial hídrico

El valor mínimo de potencial hídrico, o tensión negativa registrado al amanecer fue de -50 Bares en plantas de *A. senegal* con el Sustrato 1-comercial y frecuencia de Riego 1-quincenal, mientras que el valor máximo observado fue de -1,5 Bares, en plantas de *A. seyal* cultivadas con el Sustrato 1-comercial y Riego 2-semanal. El análisis de la varianza (Tabla 5) llevado a cabo con los valores de potencial hídrico (y el factor edad como covariable) indicó que la frecuencia de riego tuvo un efecto significativo en el potencial hídrico de la planta ($p < 0,01$; $F = 38,10$), y que las especies presentaron valores medios de potencial hídrico significativamente diferentes ($p < 0,01$; $F = 10,52$). Los valores medios de potencial hídrico

fueron menores (valor de tensión más negativo) en plantas cultivadas con Riego 1-quincenal que en plantas con Riego 2-semanal (Figura 12), y mayor en *A. senegal* (máx.= -3 Bares; mín.= -50 Bares) que en *A. seyal* (máx.= -1,5 Bares; mín.= -22 Bares). El sustrato no ejerció ningún efecto significativo sobre el potencial hídrico de la planta

Tabla 5. Resultados del análisis de varianza GLM para el testar diferencias en el potencial hídrico de plantas de *Acacia senegal* y *Acacia seyal* de 3 a 5 meses de edad. Se utilizó el factor edad como covariable, y Suma de Cuadrados de Tipo III Especie (ES), Sustrato (Su), Riego (Ri)

Variable	SS	d.f.	MS	F	p
Intercept	8,479725	1	8,479725	150,5174	0,000000
(Edad)	0,118202	1	0,118202	2,0981	0,153483
Es	0,592812	1	0,592812	10,5226	0,002063
Sus	0,138723	1	0,138723	2,4624	0,122668
Ri	2,146856	1	2,146856	38,1073	0,000000
Es*Sus	0,063951	1	0,063951	1,1352	0,291601
Es*Ri	0,000254	1	0,000254	0,0045	0,946675
Sus*Ri	0,000021	1	0,000021	0,0004	0,984509
Es*Sus*Ri	0,119565	1	0,119565	2,1223	0,151180
Error	2,929533	52	0,056337		

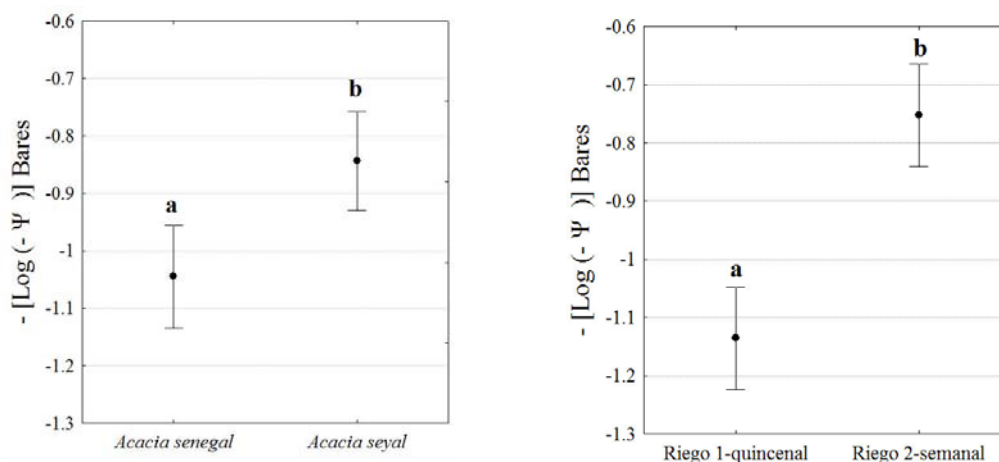


Figura 12. Efecto de la especie y la frecuencia de riego en el potencial hídrico medido al amanecer en el xilema de plantas de *Acacia senegal* y *A. seyal* de 3-5 meses de edad. Riego 1 aporta 12mm/m² con una frecuencia quincenal; Riego 2 aporta 12mm/m² con una frecuencia semanal; Sustrato comercial (Sus 1) y local (Sus 2), (ver Tabla 2). Las letras indican diferencias significativas entre los valores medios. Las barras representan los intervalos de confianza al 0,95

3.4. Acumulación de nutrientes en hojas, tallo y raíz

El análisis de la varianza (Tabla 6) llevado a cabo con los macro nutrientes medidos en hojas, tallo y raíz de plantas de *Acacia senegal* y *A. seyal* de 5 meses de edad indicó que la concentración de los mismos estuvo condicionada significativamente, principalmente por el efecto del sustrato y la parte de la planta analizada (raíz, tallo y hojas). La concentración de fósforo (P) no varió entre especies, pero sí dependió del riego, del sustrato y de la parte de la planta analizada. La concentración de P fue mayor en tallo y hojas, aunque sin diferencias entre fósforo foliar y fósforo en el sistema radicular, y en plantas cultivadas con el Sustrato 1-comercial y la frecuencia de Riego 1-quincenal (Tabla 7). Con el Sustrato 1-comercial, las especies no presentaron diferencias entre ellas en concentración de Nitrógeno (N), y acumularon mucho más nitrógeno que con el Sustrato 2-local. El sustrato no afectó a la concentración de N en *A. senegal*, sin embargo en *A. seyal* se observó una reducción significativa en el % de Nitrógeno en la planta con el Sustrato 2-local (Tabla 7) La mayor concentración del N se observó siempre en las hojas, con un valor medio mayor del 3% (Tabla 7). La concentración de K fue mucho mayor en hojas, especialmente cultivadas con el tipo de Sustrato 2 (Tabla 7) y con un valor medio de 2,59 %. La concentración de K fue mayor en *A. senegal* con las dos frecuencias de riego, siendo más acusado con la frecuencia del Riego 2-semanal, aunque sin observarse diferencias significativas entre riegos; en cambio en *A. seyal* la concentración de K fue significativamente mucho menor en plantas con la frecuencia del Riego 2-semanal. Por último, la concentración de Magnesio (Mg) varió significativamente en función de la parte de la planta, que a su vez dependió del tipo de sustrato, y la frecuencia de riego (Tabla 7). Las diferencias en Mg entre las partes de la planta variaron en función de la especie (Tabla 7), y el efecto del sustrato en la concentración del Mg también varió dependiendo de la especie (Su x Es). Se observó una mayor concentración de Mg en hojas y raíz (Tabla 7), siendo mayor generalmente con la frecuencia de riego semanal (Ri 2) y sustrato local (Sus 2). *Acacia seyal* presentó la mayor concentración de Mg con el Sus 2 (Tabla 7).

Tabla 6. Efectos significativos en la concentración de macro nutrientes N, P, K y Mg en las partes de planta de las especies *Acacia senegal* y *Acacia seyal*, en la Cosecha 4. *** $p < 0.001$; ** $p < 0.01$; * $p < 0.05$; ns: no significativo ($p > 0.05$).

Factor	N	P	K	Mg
Especie	ns	ns	***	***
Partes	***	*	***	***
Sustrato	***	***	***	***
Riego	ns	**	ns	ns
Es*Partes	*	ns	ns	**
Es*Sus	**	ns	ns	*
Es*Ri	ns	ns	**	ns
Partes*Sus	ns	ns	*	***
Partes*Ri	ns	ns	ns	*
Sus*Ri	ns	ns	ns	ns
Es*Partes*Sus	ns	ns	ns	ns
Es*Partes*Ri	ns	ns	ns	ns
Es*Sus*Ri	ns	ns	ns	ns
Partes*Sus*Ri	ns	ns	ns	**
Es*Partes*Sus*Ri	ns	ns	ns	ns

Tabla 7. Valores medios de la concentración de macro nutrientes en las partes de la planta (hojas, tallo y raíz) en función del sustrato (comercial o rico en nutrientes) y la frecuencia de riego (12mm/m² semanal o quincenalmente, durante 5 meses), al final del experimento (plantas de 5 meses de edad). Las letras indican diferencias significativas entre los valores medios

Concentración de nutriente (%)	Parte	Sustrato 1-comercial				Sustrato 2-local			
		Ri 1-quincenal		Ri 2-semanal		Ri 1-quincenal		Ri 2-semanal	
		Acacia senegal	Acacia seyal	Acacia senegal	Acacia seyal	Acacia senegal	Acacia seyal	Acacia senegal	Acacia seyal
N	Hojas	4,00 a	3,62 ad	3,56 ab	3,63 ad	2,80 abcde	2,40 abce	3,24 abc	2,40 abce
	Tallo	1,70 ce	2,82 abce	1,65 ce	2,34 abce	1,93 bce	1,48 c	1,75 ce	1,41 e
	Raíz	1,87 bce	2,87 abce	2,28 bcd	2,57 abce	1,68 ce	1,75 ce	2,10 bcde	2,01 bcde
P	Hojas	0,26 a	0,24 a	0,23 a	0,20 a	0,19 a	0,15 a	0,14 a	0,15 a
	Tallo	0,30 a	0,28 a	0,24 a	0,20 a	0,18 a	0,26 a	0,12 a	0,13 a
	Raíz	0,21 a	0,20 a	0,14 a	0,16 a	0,12 a	0,14 a	0,14 a	0,17 a
K	Hojas	2,05 ae	1,86 adef	1,97 ade	1,56 deg	2,39 ab	2,64 ab	3,18 b	2,15 ae
	Tallo	1,28 ce	1,19 ceg	1,31 ce	0,94 cfg	2,07 ae	2,05 ae	1,85 adef	1,32 ce
	Raíz	0,65 c	0,59 c	0,67 cg	0,54 c	0,99 cf	0,83 cg	1,12 cd	0,67 cg
Mg	Hojas	0,27 abde	0,34 afgh	0,31 ade	0,24 bceg	0,32aef	0,36 agh	0,39af	0,46 fh
	Tallo	0,10 c	0,17 bc	0,11 c	0,15 bc	0,18 bcd	0,34 afg	0,16 bc	0,23 cefg
	Raíz	0,15 bcde	0,13 c	0,15 bc	0,15 bc	0,15 afg	0,35 afg	0,35 afg	0,35 afg

N: nitrógeno; P: fósforo; K: potasio; Mg: magnesio

3.5. Estructura y relación de las variables que describen el desarrollo inicial (2 meses) de plantas de *Acacia* en diferentes condiciones de sustrato y riego

Se realizaron análisis factoriales con las variables de morfología, foliares y de biomasa por separado para las especies, y con las dos combinaciones de sustrato y riego (ver Anexo) al inicio del desarrollo de las plantas con el objetivo de describir la estructura y la relación entre las variables en cada combinación. La mejor combinación para un mayor crecimiento de la planta fue la del Sustrato 1-comercial y Riego 2-semanal, para ambas especies. Los resultados del análisis factorial para esta combinación no se muestran en este apartado (pero ver Figura A16 de Anexo). Presentamos aquí algunas de las combinaciones que parecen haber impuesto mayor estrés hídrico para las plantas durante el experimento. Las plantas sufrieron estrés hídrico con las dos frecuencias de riego. Sin embargo, el Riego 1-quincenal ejerció un estrés alto, mientras que el Riego 2-semanal un estrés moderado. Una de las peores combinaciones para el desarrollo en general pareció ser la de Sustrato 2-local y Riego 1-quincenal. El Análisis Factorial con este conjunto de datos indicó la estructura y relación entre las variables de desarrollo de plantas de *Acacia senegal*. Los dos primeros factores principales, el Factor 1 y 2, explicaron un 73% de la varianza total del conjunto de las variables (Figura 13 y Figura A17 Anexo). El Factor 1 se asoció de forma fuerte y negativa con las variables peso seco total de la planta (PST) y diámetro basal (D), pero de forma positiva con las variables superficie foliar específica (SLA) e inversión relativa de biomasa seca en hojas (LMF); mientras que el Factor 2 se asoció de forma positiva con las variables altura (H), número de hojas primarias en el tallo (NHPTP), el área foliar media (AFM) y la inversión relativa de biomasa seca en tallo (SMF), pero de forma negativa con la inversión relativa de biomasa seca en raíz (RMF). El Factor 1 sugiere un gradiente principal de reducción de crecimiento en diámetro basal y poca producción de biomasa seca total en estas condiciones (Sus 2 y Ri 1), lo que va acompañado de un mayor desarrollo foliar, donde especialmente aumenta la inversión relativa de biomasa seca en hojas, y el SLA. Además también se observó que el Factor 2 sugiere un gradiente secundario de aumento de inversión relativa de biomasa seca en el tallo y un aumento del área foliar media, que está relacionado con la altura y el número de hojas principales en el tallo, y el cual está asociado a una disminución en la inversión relativa de biomasa en la raíz.

En el caso de plantas de *Acacia seyal* (Figura 13 y A17 Anexo), el Factor 1 estuvo asociado positivamente con las variables H, NHPTP y LMF de forma fuerte, y con el SLA de forma moderada; pero estuvo asociado negativamente con la variable RMF. El Factor 2

estuvo asociado de forma positiva con la variable SMF, pero de forma negativa con las variables PST, D y AFM. El Factor 1 sugiere un gradiente principal de crecimiento en altura, producción de hojas primarias y de inversión relativa en hojas, así como un aumento de superficie foliar específica (SLA), al que acompaña una reducción en la inversión relativa de biomasa en raíz. El Factor 2 sugiere un gradiente secundario de inversión relativa de biomasa en el tallo, que va acompañado de una reducción en el diámetro basal, el área foliar media y poco peso seco total de planta.

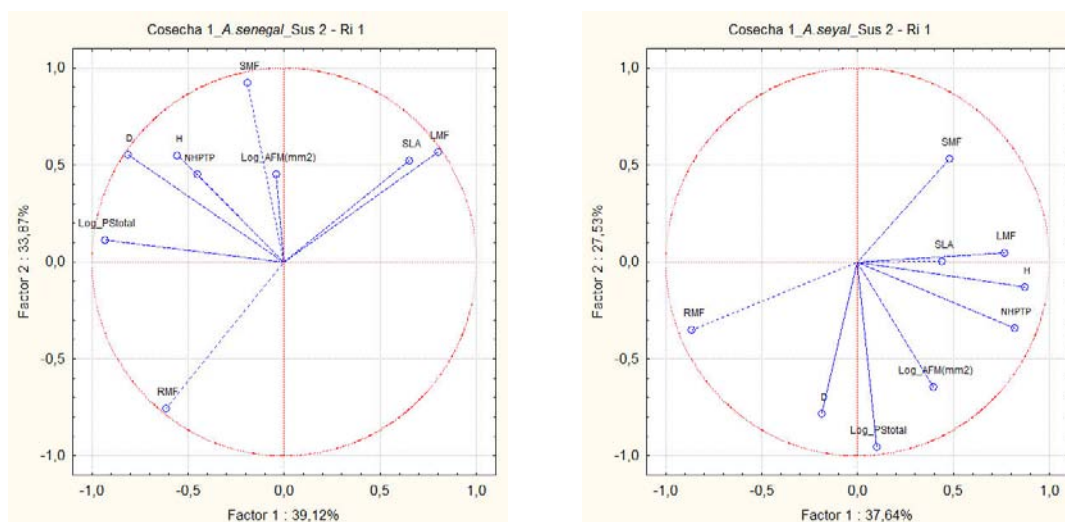


Figura 13. PCA plots de la estructura y relación de las variables (ver Tabla 1) que describen el desarrollo inicial (2 meses de edad) de plantas de *Acacia senegal* y *A. seyal* en condiciones de sustrato pobre en nutrientes (Sus 2) y riego quincenal (Ri 1)

Las respuestas también fueron diferentes entre las especies, si consideramos la combinación de Sustrato 1-comercial y Riego 1-quincenal. En plantas de *Acacia senegal* se observó que los dos primeros factores principales explicaron un 89% de la varianza total (Figura 14). El Factor 1 (60,69% de varianza explicada), estuvo fuertemente relacionado de forma negativa con la altura, diámetro basal, número de hojas primarias en el tallo y área foliar media, mientras que estuvo asociado de forma positiva con la inversión relativa de biomasa seca en la raíz (RMR) y la superficie foliar específica (SLA). Este Factor 1 sugiere un gradiente de reducción del tamaño de la parte aérea de la planta (H, D, NHPTP, AFM), pero que va acompañado de un desarrollo de la parte radicular y un aumento de la superficie foliar específica de las hojas. El Factor 2 (28, 31% de varianza explicada) del mismo Análisis

Factorial estuvo asociado positivamente con la variable LMF, pero de forma negativa con el SMF. Esto sugiere un gradiente de mayor inversión relativa de biomasa seca en hojas que en el tallo.

Para plantas de *A. seyal* con la combinación de Sustrato 1-comercial y Riego 1-quincenal (Figura 14), se observó que los dos primeros factores principales que describieron el desarrollo inicial explicaron un 68,57 % del total de la variación del conjunto de los datos. El Factor 1 estuvo asociado de forma fuerte y positiva con la inversión relativa de biomasa seca en hojas (LMF) y el número de hojas primarias en el tallo (NHPTP), pero de forma negativa con la inversión relativa de biomasa seca en tallo y raíz (SMF y RMF). La menor inversión en material radicular es una de las principales diferencias que se observan en el desarrollo con *A. senegal* (que sí invirtió en RMF con todas las combinaciones de sustrato y riego, pero especialmente más con Sus 1 y Ri 1). El Factor 2 del análisis factorial para *A. seyal* (Figura 7) indica también una reducción en la altura, el diámetro basal y el peso seco total de la planta con esta combinación.

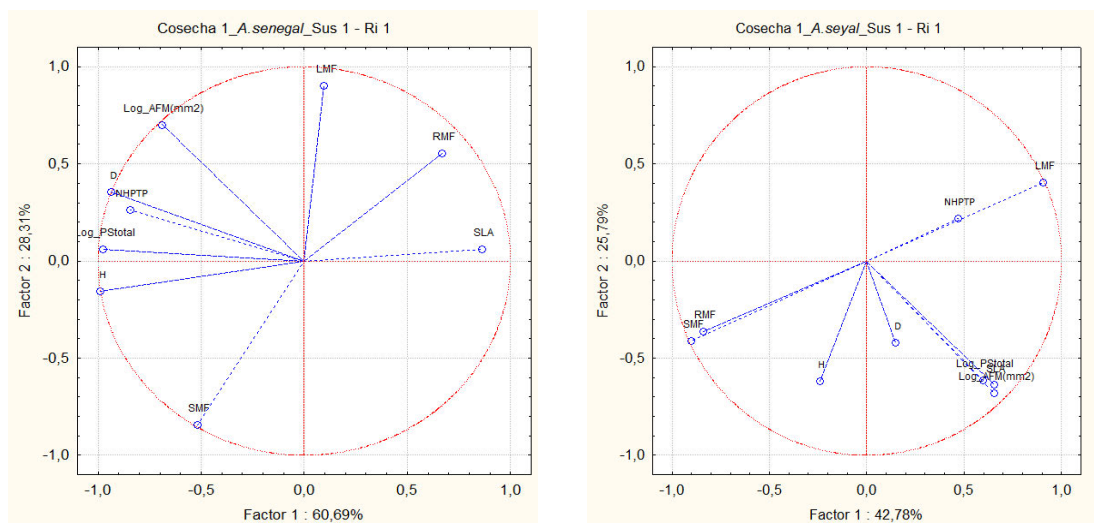


Figura 14. PCA plots de la estructura y relación de las variables (ver Tabla 1) que describen el desarrollo inicial (2 meses de edad) de plantas de *Acacia senegal* y *A. seyal* en condiciones de sustrato rico en nutrientes (Sus 1) y riego quincenal (Riego 1)

3.6. Estructura de las variables que describen el desarrollo de las especies a los 5 meses en diferentes condiciones de sustrato y riego

Con el Riego 1-quincenal, es con la combinación de Sustrato 2-local donde se observan más diferencias entre las especies al final del experimento. Con el Sustrato 1 y Riego 1, no hay muchas diferencias entre las especies (ver Anexo), donde ambas especies reducen el tamaño de la parte aérea e invierten más de forma relativa en biomasa seca foliar; y en el caso de *A. senegal* produce más ramas laterales que *A. seyal*, que las reduce. En plantas de 5 meses de edad de *A. senegal*, los Factores 1 y 2 del Análisis Factorial realizado explicaron: el Factor 1 (49,52% de varianza, Figura 15) y el Factor 2 (30,40 %). El Factor 1 estuvo asociado de forma positiva con las variables NHPTP, LMF, D, PST, mientras que se asoció de forma negativa con la variable RMF. El Factor 1 sugiere un gradiente de producción de biomasa total (PST), muy relacionado con la producción de hojas e inversión relativa de biomasa seca en hojas, y aun aumento del diámetro basal que va acompañado de una disminución en la inversión relativa de biomasa en la parte radicular (RMF). El Factor 2 estuvo asociado de forma positiva con el número de ramas laterales (Log10Ra+1) pero de forma negativa con las variables de crecimiento SMF y H, y con las foliares SLA y AFM. El Factor 2 sugiere un gradiente de crecimiento secundario o formación de ramas, asociado a una reducción del crecimiento en altura y de la inversión relativa de biomasa en el tallo, así como una reducción del área foliar media y la superficie foliar específica de las hojas.

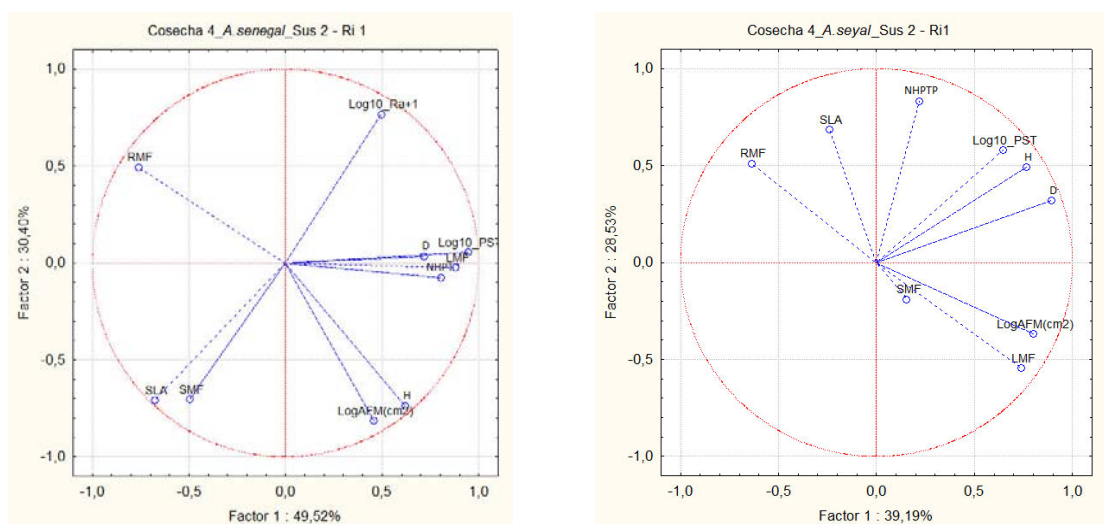


Figura 15. PCA plots de la estructura y relación de las variables (ver Tabla 1) que describen el desarrollo final (5 meses de edad) de plantas de *Acacia senegal* y *A. seyal* en condiciones de sustrato pobre en nutrientes (Sus 2) y riego quincenal (Ri 1)

El Factor 1 del Análisis Factorial realizado para *A. seyal* (F1 explica el 39,19% de varianza total, Figura 15) estuvo asociado de forma positiva con las variables PST, H, D, Log AFM y LMF, mientras que se asoció de forma negativa con la variable RMF. El Factor 1 sugiere un gradiente de producción de biomasa total (PST) muy relacionado con un incremento en altura y diámetro, en área foliar e inversión relativa de biomasa en hojas, que estuvo acompañado de una reducción de la inversión de biomasa en el sistema radicular de la planta. El Factor 2 (28,53% de varianza explicada), estuvo asociado de forma positiva con las variables NHPTP y SLA, pero de forma negativa con la variable SMF. El Factor 2 sugiere un gradiente de producción de número de hojas en el tallo principal y aumento de la superficie foliar específica, el cual está acompañado de una reducción en la inversión relativa de biomasa en el tallo (Figura 15).

4. DISCUSIÓN

En este ensayo se ha estudiado en condiciones de invernadero el desarrollo inicial (2-5 meses de edad) de plantas de *Acacia senegal* y *Acacia seyal* procedentes de África subsahariana (suroeste de Etiopía), con dos tipos de sustrato (pobre y rico en nutrientes) y dos frecuencias de riego (quincenal y semanal). El efecto de la cosecha o edad de la planta influyó en el crecimiento, el cual aumentó a medida que pasó el tiempo (e.g. H, D); aunque el efecto de los tratamientos varió en función de la edad para algunas variables (AFM, PST), hecho que estuvo asociado principalmente por la caída de las hojas en el mes más caluroso (agosto) del ensayo. Se observaron diferencias entre las especies principalmente con el sustrato rico en nutrientes y frecuencia de riego semanal, mientras que con el resto de combinaciones las especies mostraron desarrollos muy parecidos. El efecto del riego en muchas de las variables estudiadas de morfología y producción de biomasa varió en función del tipo de sustrato. El riego quincenal tuvo un efecto parecido en ambos tipos de sustrato; con riego semanal las plantas crecidas con sustrato pobre en nutrientes se desarrollaron un poco mejor pero sin muchas diferencias con plantas crecidas con riego quincenal, mientras que con el sustrato rico en nutrientes la producción de biomasa y crecimiento incrementó considerablemente, pero sobre todo cuando se combinó con riego semanal. Existen numerosos trabajos que indican la influencia significativa del tipo de sustrato y disponibilidad de agua en el crecimiento y desarrollo y en la inversión de biomasa de especies arbustivas de zonas áridas (Hooper and

Johnson, 1999; Corkidi et al., 2002; Valladares et al., 2002; Wang et al., 2003; James et al., 2005). Por ejemplo, Wu Fuzhong et al., (2008) observaron mejores crecimientos de la especie *Sophora davidii* (arbusto de zonas áridas) crecidas en sustratos ricos en Nitrógeno y con buen drenaje. Según Wu (2008) los sustratos ricos en nutrientes y materia orgánica tienen influencia potencialmente práctica en el estímulo de crecimiento de las plantas durante el proceso del desarrollo, mejoran la tolerancia al estrés y la eficiencia de utilización del agua en ecosistemas secos. Aunque, por otro lado, existen estudios que indican el efecto negativo de la fertilización en condiciones de sequía porque provoca una menor inversión en biomasa radicular y hace que las plantas tiendan a ser más sensibles al estrés (Tan and Hogan, 1997; Der eerden, 1998; Snyman, 2002). En este estudio se observó efectivamente, que las plantas crecidas con el sustrato pobre en nutrientes y riego quincenal, especialmente *Acacia senegal*, presentaron mayor inversión en raíz que en la parte aérea, siendo significativamente mayor que en plantas crecidas con más nutrientes y mayor disponibilidad de agua, lo que concuerda con muchos otros resultados que indican una mayor inversión en raíz en ambientes áridos con poca disponibilidad de agua y nutrientes (Yin et al., 2005; Singh and Singh, 2006; Zida et al., 2008; Álvarez et al., 2009).

En el estudio se vio que los principales cambios morfológicos en condiciones de alta disponibilidad de agua y nutrientes se produjeron en la parte aérea y a costa del crecimiento del sistema radicular. Este resultado podría deberse a la falta de espacio en el contenedor para el desarrollo de raíces, ya que el estudio muestra el gran potencial de crecimiento de las especies; se propone utilizar un volumen mayor para estudios biométricos con estas especies, aunque sea durante pocos meses. *Acacia senegal* no mostró muchas diferencias de desarrollo entre un riego semanal y un riego quincenal cuando las plantas se cultivaron con el sustrato rico en nutrientes, pero en el caso de *A. seyal*, con este sustrato comercial, la frecuencia de riego sí ocasionó diferencias significativas en el crecimiento de la planta. Con la combinación de sustrato rico en nutrientes y frecuencia de riego quincenal, ambas especies crecieron bien y de forma parecida; pero con el riego semanal, *A. seyal* creció siempre más en altura, mientras que *A. senegal* se caracterizó por presentar mayor crecimiento en diámetro. (Li et al., 2011), estudiando la morfología y producción de biomasa de *Compylotropis polyantha* en diferentes condiciones de riego, observó que el estrés hídrico inducía cambios significativos en la altura de las plantas y en el número de hojas. Por otro lado, las tendencias de desarrollo en altura observadas en *A. seyal* han sido indicadas en estudios previos como (Aref et al., 2003) y los resultados coinciden con los obtenidos en la presente memoria.

La peor combinación para el crecimiento de la parte aérea, y producción de biomasa en general, fue la del sustrato pobre en nutrientes y riego quincenal. Con esta combinación se observó que *A. senegal* presentó mayor ramificación lateral que *A. seyal*, la cual no desarrolló ramas en estas condiciones. También se observó un cambio en la inversión relativa de biomasa en peso seco (g) en raíz, aumentando de una media de un 30% a un 50% del total de la biomasa de la planta. *A. senegal* presentó ligeramente mayor proporción invertida en raíz (RMF) que *A. seyal*. Esto también sugiere que con el sustrato local y baja frecuencia de riego (estrés hídrico alto), aunque las plantas no se desarrollen morfológicamente tanto (en altura, diámetro, PST) como con el sustrato comercial, las plantas pueden sobrevivir durante un período más largo de estrés hídrico.

Los resultados indican que ambas especies pueden tolerar bien el estrés hídrico, lo que concuerda con otros resultados como el de Argaw et al., (1999) y el de Gebrekirstos et al., (2006) aunque adoptando estrategias diferentes. El menor potencial hídrico (mayor valor negativo) de *A. senegal* (valor medio de -15.12 Bares) y capacidad para desarrollar el sistema radicular, junto con el porte arbustivo y mayor diámetro basal, y mayor número de hojas primarias y superficie foliar específica, sugieren que estas características podrían estar asociadas con la tolerancia al estrés hídrico ambiental. Mientras que en el caso de *A. seyal*, que presentó mayor área foliar media y desprendió muchas hojas en el mes más caluroso, se observó además que el potencial hídrico en el xilema fue menor (valor medio de -8.59 Bares), lo que podría indicar que esta especie es más eficaz en la extracción del agua del suelo y transporte por el xilema que *A. senegal*, o indicar la existencia de algún tipo de ajuste osmótico que le permite mantener un estatus hídrico mejor, comparado con *A. senegal*. Dentro de los mecanismos que podría presentar *A. seyal* estarían los relacionados con una mayor área foliar, pero también la pérdida de hojas con estrés hídrico, tal y como se vio en este estudio. Este carácter de pérdida de hojas se asocia a especies de zonas áridas y semiáridas (Ogbonnaya et al., 1998; Aref, 2000; Liu and Stützel, 2004; Villagra and Cavagnaro, 2006) con el objetivo de prevenir el efecto de la sequía cuando la humedad del suelo es baja (Whitlow et al., 1992; Walter, 1997; Mitlohner, 1998; Sellin, 1998; Fu, 2001; Li et al., 2008; Wu et al., 2008). En este ensayo podría estar relacionado con una mayor temperatura (46°C) y menor humedad ambiental (38%) registrado en dicho mes (agosto) de ensayo, lo que habría provocado la disminución de humedad en el sustrato y la caída de las hojas. Esta característica de la caída de las hojas no solo se observa en árboles adultos (Gebrekirstos et al., 2006) sino también en el desarrollo inicial de las plántulas, como

podimos observar en *A. seyal* en este trabajo. Sin embargo, a pesar de que *A. seyal* podría evitar la sequía mediante una combinación de mecanismos diferentes a *A. senegal*, hay otros estudios realizados en campo que indican que esta especie podría tener dificultad para extraer agua en capas muy profundas del suelo.

Traore et al., (2012), estudiando la relación entre el clima y las principales unidades de vegetación en zonas del Sahel y Sudán, observaron que las unidades con *Acacia seyal* como especie dominante aparecían en suelos con mayor contenido en arena fina, dentro de las zonas de estudio más secas, lo que según ellos indica que *A. seyal* necesita un acceso fácil al agua. Además, estos investigadores también observaron una expansión progresiva de *A. seyal* hacia la zona más húmeda del gradiente estudiado en su trabajo, hecho que relacionaron con cambios climáticos y de uso de suelo. En cuanto a qué especie respondería mejor a la sequía en campo, podemos decir que Gebrekristos et al., (2008), estudiaron la relación entre el clima y el crecimiento de *A. senegal*, *A. seyal* y *A. tortilis* en formaciones de sabana de Etiopía y encontraron que para todas las acacias excepto para *A. senegal*, el crecimiento anual en diámetro estuvo más relacionado con la precipitación de la principal estación de lluvias que con la precipitación anual. Estos autores también encontraron que *A. seyal* fue la especie más sensible a las fluctuaciones en la principal estación de lluvias. Nuestros resultados también indican que ambas especies presentan mecanismos oportunistas de uso de agua y nutrientes, lo que explicaría la reducción del crecimiento con baja disponibilidad de nutrientes y agua, pero mayor crecimiento cuando la disponibilidad de agua es mayor.

Por último, la acumulación de fósforo (P) al final del ensayo, a los 5 meses de edad, no varió entre *Acacia senegal* y *A. seyal* pero dependió del riego, del sustrato y de la parte de la planta analizada (hojas, tallo y raíz). La concentración de P fue mayor en tallo y hojas. Una buena nutrición en fósforo mejora muchos aspectos de la fisiología de la planta, incluyendo los procesos fundamentales de la fotosíntesis, la fijación de nitrógeno, floración, fructificación y producción y maduración de semillas. El crecimiento de la raíz y particularmente el desarrollo de raíces laterales y radículas fibrosas (Brady and Well, 2002). El fósforo (P) es más útil que el Nitrógeno (N) para las especies fijadoras de N (Scogings and Mopipi, 2008) (Fulco et al., 2001; Högberg, 1986). Por ejemplo, en praderas semi-áridas, una baja concentración en P y humedad al final de la primavera soporta tasas de fijación de N bajas para el género *Trifolium* (Leung and Bonomley, 1994; Mamolos, 2006). Por otro lado, *A. seyal* cultivada con una alta frecuencia de riego (Riego 2, semanal) fue la especie que presentó menor contenido en Potasio. El potasio es especialmente importante para ayudar a

las plantas a adaptarse al estrés ambiental, y se relaciona con la tolerancia al estrés hídrico (Brady and Well, 2002), por lo que la baja concentración de este nutriente con riego semanal, podría relacionarse con el bajo potencial hídrico (más disponibilidad de agua) observado en este riego, ya que el potasio es un componente del citoplasma celular que juega un papel principal en el descenso del potencial hídrico osmótico, reduciendo por lo tanto la pérdida de agua a través de los estomas foliares e incrementando la habilidad de las células de las raíces para tomar agua del suelo (Brady and Well, 2002). También juega un papel esencial en la fijación de nitrógeno (Brady and Well, 2002). Además, se vio que la acumulación de potasio fue parecida a la acumulación de Nitrógeno, y mucho mayor que la de fósforo, lo que coincide también con los valores típicos de acumulación en plantas, donde se acumula entre cinco y diez veces más de potasio y nitrógeno que fósforo (Brady and Well, 2002). *A. seyal* fue la especie que presentó menor concentración de N, pero la especie que presentó el mayor contenido en Magnesio. El Mg se relaciona con la tasa de fotosíntesis; y los ratios Ca: Mg en los tejidos de las plantas son importantes ya que influyen en la nutrición de herbívoros (Brady and Well, 2002).

5. CONCLUSIONES

A pesar del efecto contrastado que ejerció el tipo de sustrato en el crecimiento de las plantas, la frecuencia de riego pareció ser más determinante que el efecto del sustrato y las diferencias entre las especies. El mejor crecimiento de las plantas se observó con en el Sustrato comercial y riego semanal. Este crecimiento fue diferente entre las especies, donde *A. senegal* se desarrolló más en diámetro y *A. seyal* en altura. El peor crecimiento se observó con el sustrato local y riego quincenal, aunque no se observaron muchas diferencias con plantas cultivadas con sustrato local y riego semanal y plantas con sustrato rico en nutrientes y riego quincenal. Los resultados indican diferencias inter-específicas en morfología y producción de biomasa que dependen de la disponibilidad de agua y nutrientes, así como diferencias en el potencial hídrico en el xilema; lo que sugiere diferencias en el potencial de adaptación de las especies a cambios climáticos severos o a cambios estacionales en el microclima o disponibilidad de recursos edáficos, en las zonas donde habitan.

6. REFERENCIAS

- Álvarez, Sara, Navarro, Alejandra, Bañón, Sebastián, Sánchez-Blanco, M. Jesús, 2009. Regulated deficit irrigation in potted *Dianthus* plants: Effects of severe and moderate water stress on growth and physiological responses. *Scientia Horticulturae* 122, 579–585.
- Aref, I.M, 2000. Effects of pre-germination treatments and sowing depths upon germination potential of some *Acacia* species. In. Res. Bult., Res. Cent. Coll. of Agri., King Saud Univ., Saudi Arabia, pp. 5-17.
- Aref, Ibrahim M., El-Juhany, L. I., Hegazy, Said S., 2003. Comparison of the growth and biomass production of six acacia species in Riyadh, Saudi Arabia after 4 years of irrigated cultivation. *Journal of Arid Environments*.
- Argaw, M., Teketay, D., Olsson, M., 1999. Soil seed flora, germination and regeneration pattern of woody species in an *Acacia* woodland of the Rift Valley in Ethiopia. *Journal of Arid Environments* 43, 411–435.
- Bayala, J., Dianda, M., Wilson, J., Ouédraogo, S. J., Sanon, K., 2009. Predicting field performance of five irrigated tree species using seedling quality assessment in Brkina Faso, West Africa. *New Forests* 38, 309-322.
- Beatley, J., 1974. Phenological events and their environmental triggers in Mojave desert ecosystems. *Ecology* 55, 856-863.
- Begon, M., Harper, J.L., 1988. *Ecología. Individuos, poblaciones y comunidades*
i Townsend, CR
- Bekele, A., Birne, T., Tengnas, B., 1993. *Useful Trees and shrubs for Ethiopia: Identification, propagation and management for Agricultural and pastoral Communities*. RSCU
SIDA, Nairobi, Kenya.
- Belsky, A.J., 1984. Influence of trees on savana productivity: test of shade, nutrients and grass competition. *Ecology* 75, 922-932.
- Belsky, A.J., Amundson, R. G., Duxbury, J. M., Riha, S. J., Aili, A. R., Mwonga, S. M, 1989. The effects of trees on their physical, chemical and biological environments in a semiarid savanna in kenya. *Journal of Applied Ecology* 26, 1005-1024.
- Binkley, D., 1993. *Nutrición Forestal. Prácticas de manejo*.

- Bowie, M., Ward, D., 2004. Water and nutrient status of the mistletoe *Plicosepalus acaciae* parasitic on isolated Negev Desert populations of *Acacia raddiana* differing in level of mortality. *Journal of Arid Environments* 56, 487-508.
- Brady, N.C., Well, R.R., 2002. *The Nature and Properties of Soils*, New Jersey.
- Cerrillo, N.R.M., García, A.M.A., Pérula, G.V., Vara, A.E., 2003. Deficiencias minerales en plantas de una savia de ods especies de frondosas mediterráneas (*Quercus suber L.* y *Ceratonia siqua L.*). *Invst. Agrar: Sist. Recur. For.* 12 (1), 61-73.
- Corkidi, L., Rowland, D.L., Johnson, N.C., Allen, E.B., 2002. Nitrogen fertilization alters the functioning of arbuscular mycorrhizas at two semiarid grasslands. *Plant Soil* 240, 299–310.
- Cornelissen, J. HC, Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Grime, J. P., Marzano, B., Cabido, M., Vendramini, F., Cerabolini, B., 1999. Leaf structure and defence control litter decomposition rate across species and life forms in regional floras on two continents. *New Phytologist* 143, 191-200.
- Cornelissen, JHC, Cerabolini, B, Castro-Díez, P, Villar-Salvador, P, Montserrat-Martí, G, Puyravaud, JP, Maestro, M, Werger, MJA, Aerts, R, 2003. Functional traits of woody plants: correspondence of species rankings between field adults and laboratory-grown seedlings? *Journal of Vegetation Science* 14, 311-322.
- Chapin, F.S., 1991. Integrated Responses of Plants to Stress. *BioScience* 41, N° 1, 29-36.
- Der eerden, L.V., 1998. Nitrogen on microbial and global scales. *New Phytologist* 139, 201–204.
- Dominy, C.S., Haynes, R.J., van Antwerpen, R., 2002. Loss of soil organic matter and related soil properties under long-term sugarcane production on two contrasting soils. *Biology and Fertility of Soils* 36, 350–356.
- Drenovsky, RE, Richards, JH, 2004. Critical N: P values: predicting nutrient deficiencies in desert shrublands. *Plant and Soil* 259, 59-69.
- Engelbrecht, B.M.J., Kursar, T.A., 2005. Drought effects on seedling survival in a tropical moist forest. *Trees* 19, 312–321.

- Engelbrecht, Bettina MJ, Comita, Liza S, Condit, Richard, Kursar, Thomas A, Tyree, Melvin T, Turner, Benjamin L, Hubbell, Stephen P, 2007. Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. *Nature* 447, 80-82.
- Eriksson, I., Teketay, D., Granstrom, A., 2003. Responce of Plant Communities to fire in Acacia woodland and a dry Afromontane forest, southern Ethiopia. *Forest Ecology and Management* 177, 39-50.
- Eshete, G., 2000. Population structure and regeneration of the main tree species in th acacia woodland of the rift vally of Ethiopia. *Journal of tropical Forest Science* 12, 747-760.
- Fedorenko, F. D. E., Ferández, O. A. , Busso, C. A., 1995. The effect of water stress on top and root growth in *Medicago minima*. *Journal of Arid Environments* 29, 47-54.
- Fernandes, E.C.M., Motavalli, P.P., Castilla, C., Mukurumbira, L., 1997. Management control of soil organic matter dynamics in tropical land-use systems. *Geoderma* 79, 49–67.
- Fu, J., 2001. The Competitive Strength of Moso Bamboo (*Phyllostachys pubescens* Mazel ex H. de Lehaie) in the Natural Mixed Evergreen Broad-leaved Forest of the Fujian Province, China., Cuvillier Verlag Goettingen, German.
- Gebrehiwot, K., Muys, B., Haile, M., Mitlohner, R., 2005. The use of plant relations to characterize tree species and sites in thr drylands of Ethiopia. *Journal of Arid Environments* 60, 581-592.
- Gebre Kirstos, A., 1998. Local people’s participation in reforestation: case study in Degua Tembien, Tigray, Northern Ethiopia. In, Wegningen Agricultural University. Wegningen, Netherlands.
- Gebre Kirstos, A., Mitlohner, R., Teketay, D., Worbes, M., 2008. Climate–growth relationships of the dominant tree species from semi-arid savanna woodland in Ethiopia. *Trees* 22, 631-641.
- Gebre Kirstos, A., Teketay, D., Fetene, M., Mitlo’hner, R., 2006. Adaptation of five co-occurring tree and shrub species to water stress and its implication in restoration of degraded lands. *Forest Ecology and Management* 229, 259–267.
- Grime, J. P., Cornelissen, J. H.C., Thompson, K., Hodgson, J. G., 1996. Evidence of a causal connection between anti-herbivore defence and the decomposition rate of leaves. *Oikos*, 489-494.

- Hooper, D.U., Johnson, L. , 1999. Nitrogen limitation in dryland ecosystems: Responses to geographical and temporal variation in precipitation. *Biogeochemistry* 46, 247–293.
- Hu, Yuncai, Schmidhalter, Urs, 2005. Drought and salinity: a comparison of their effects on mineral nutrition of plants. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 168, 541-549.
- James, J.J., Tiller, R.L., Richards, J.H., 2005. Multiple resources limit plant growth and function in a saline-alkaline desert community. *Journal of Ecology* 93, 113–126.
- Johnston, M, Olivares, A, Fernandez, G, 1990. Soil seed bank of an annual mediterranean grassland. *Proceedings of the 4th International Rangeland Congress CIRA, Montpellier, Cedex.*
- Joubert, D.F., Smit, G.N., Hoffman, M.T., 2013. The influence of rainfall, competition and predation on seed production, germination and establishment of an encroaching *Acacia* in an arid Namibian savanna. *Journal of Arid Environments* 91, 7-13.
- Kassa, A., Alía, R., Tadesse, W, Pando, V., Bravo, F, 2010. Seed germination and viability in two African *Acacia* species growing under different water stress levels. *African Journal of Plant Science* 4(9), 353-359.
- Keya, A.G, 1997. Environmental triggers of germination and phenological events in an arid savannah region of northern Kenya. *Journal of Arid Environments* 37, 91-106.
- Lepsch, I.F., Menk, J.R.F., Oliveria, J.B. , 1994. Carbon storage and other properties of soils under agriculture and native vegetation in São Paulo State, Brazil. *Soil Use and Management* 10, 34–42.
- Leung, Kamtin, Bonomley, Peter J, 1994. Growth and nodulation characteristics of subclover (*Trifolium subterraneum* L.) and *Rhizobium leguminosarum* BV.Trifolii at different soil water potentials. *Soil Biology and Biochemistry* 26, 805-812.
- Li, F, Bao, W, Wu, N, 2011. Morphological, anatomical and physiological responses of *Campylotropis polyantha* (Franch.) Schindl. seedlings to progressive water stress. *Scientia Horticulturae* 127, 436–443.
- Li, Fanglan, Bao, Weikai, Wu, Ning, You, Chen, 2008. Growth, biomass partitioning, and water-use efficiency of a leguminous shrub (*Bauhinia faberi* var. *microphylla*) in response to various water availabilities. *New Forests* 36, 53–65.

- Liu, F., Stützel, H., 2004. Biomass partitioning, specific leaf area, and water use efficiency of vegetable amaranth (*Amaranthus* spp.) in response to water stress. *Sci. Horticulture* 102, 15–27.
- Lugo, A.E., Sanchez, M.J., Brown, S. , 1986. Land use and organic carbon content of some subtropical soils. *Plant and Soil* 96, 185–196.
- Mamolos, A.P. , 2006. Temporal differentiation in maximum biomass and nutrient accumulation rates in two coexisting annual plant species. *Journal of Arid Environments* 64 377–389.
- Menaut, JC, Lepage, M, Abbadie, L, 1995. Savannas, woodlands and dry forests in Africa. Seasonally dry tropical forests, 64-92.
- Meshesha, Derege Tsegaye, Tsunekawa, Atsushi, Tsubo, Mitsuru, Haregeweyn, Nigussie, 2012. Dynamics and hotspots of soil erosion and management scenarios of the Central Rift Valley of Ethiopia. *International Journal of Sediment Research* 27, 84-99.
- Misra, Aparna, Tyler, Germund, 2000. Effect of wet and dry cycles in calcareous soil on mineral nutrient uptake of two grasses, *Agrostis stolonifera* L. and *Festuca ovina* L. *Plant and Soil* 224, 297-303.
- Mitlohner, R., 1998. Pflanzeninterne Potentiale als Indikatoren für den tropischen Standort., Shaker Verlag, Aachen, Germany.
- Neill, C., Melillo, J.J., Steudler, P.A., Cerri, C.C., deMoraes, J.F.L., Piccolo, M.C., Brito, M. , 1997. Soil carbon and nitrogen stocks following forest clearing for pasture in the southwestern Brazilian Amazon *Ecological Applications* 7, 1216–1225.
- Nicolini, G., Tarchiani, V., Saurer, M., Cherubini, P, 2010. Wood-growth zones in *Acacia seyal* Delile in the Keita Valley, Niger: Is there any climatic signal? *Journal of Arid Environments*.
- Oba, G., Nordal, I., Stenseth, N.C., Save, J., Bjora, C.S., Muthondeki, J. K., Bii, W.K.A., 2001. Growth performance of exotic and indigenous tree species in saline soil in Turkana, Kenya. *Journal Arid Environment* 47, 499-511.
- Ogbonnaya, C.I., Nwalozie, M.C., Roy-Macauley, H., Annerose, D.J.M., . . . , 1998. Growth and water relations of Kenaf (*Hibiscus cannabinus* L.) under water deficit on a sandy soil. *Ind. Crops Prod* 8, 65–76.

- Otieno, D.O., Schmidt, M.W.T. , Kinyamario, J.I. , Tenhunen, J. □, 2006. Responses of *Acacia tortilis* and *Acacia xanthophloea* to seasonal changes in soil water availability in the savanna region of Kenya. *Journal of Arid Environments* 62, 377–400.
- Otsus, M., Zobel, M., 2004. Moisture conditions and the presence of bryophytes determine fescue species abundance in a dry calcareous grassland. *oecologia* 138, 293-299.
- Piccolo, M.C., Neill, C., Cerri, C.C. , 1994. Net nitrogen mineralization and net nitrification along a tropical forest-to-pasture chronosequence. *Plant and Soil* 162, 61–70.
- Regent Instrument, Inc, 2002. In, Winneedle, Québec, Qc.
- SAS, Institute Inc, 2012. User’s Guide. In, Cary, N.C, USA.
- Scogings, P.F., Mopipi, K., 2008. Effects of water, grass and N on responses of *Acacia karroo* seedlings to early wet season simulated browsing:
Leaf N, fibre and tannin concentration. *Journal of Arid Environments* 72, 1666-1674.
- Sellin, A. , 1998. The dependence of water potential in shoots of *Picea abies* on air and soil water status. *Ann. Geophys* 16, 470–476.
- Singh, B, Singh, G, 2006. Effects of controlled irrigation on water potential, nitrogen uptake and biomass production in *Dalbergia sissoo* seedlings. *Environmental and Experimental Botany* 55, 209–219.
- Snyman, H.A. , 2002. Short-term response of rangeland botanical composition and productivity to fertilization (N and P) in a semi-arid climate of South Africa. *Journal Arid Environment* 50, 167–183.
- Song, C. J., Ma, K. M L., Qu, L. Y., Liu, Y., Xu, X. L., Fu, B. J., Zhong, J. F., 2010. Interactiveeffectsofwater,nitrogenandphosphorusonthegrowth,biomass partitioning andwater-useefficiency of *Bauhinia faberi* seedlings. *Journal ofAridEnvironments*.
- Statsoft, Inc., 2002. Statistica for windows. In, Tulsa, StatSoft INC.
- Tadesse, W., Desalegn, G., Alia, R., 2007. Natural gum and resin bearing species of Ethiopia and their potential applications. 16(3), 211-221.
- Tan, W., Hogan, G.D. , 1997. Physiological and morphological responses to nitrogen limitation in jack pine seedlings: potential implications for drought tolerance. *New Forests* 14, 19–31.

- Temes, S.B., 1986. Fertilización Forestal. Xunta de Galicia, Conxerxeria de Agricultura. Departamento Forestal de Zonas Húmedas, Lourizán-Pontevedra.
- Tiessen, H., Cuevas, E., Chacon, P. , 1994. The role of soil organic matter in sustaining soil fertility. *Nature* 371, 783–785.
- Traoré, S., Zerbo, L., Schmidt, M., Thiombiano, L., 2012. *Acacia* communities and species responses to soil and climate gradients in the Sudano-Sahelian zone of West Africa. *Journal of Arid Environments* 87, 144-152.
- Valladares, F., Balaguer, L., Martinez-Ferri, E., Perez-Corona, E., Manrique, E., 2002. Plasticity, instability and canalization: is the phenotypic variation in seedlings of sclerophyll oaks consistent with the environmental unpredictability of Mediterranean ecosystems? *New Phytologist* 156, 457–467.
- Valladares, F., Vilagrosa, A., Peñuelas, J., Ogaya, R., Camarero, J. J., Corcuera, L., Sisó, S., Gil-Pelegrín, E., 2004. Estrés hídrico: ecofisiología y escalas de la sequía. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Organismo Autónomo de Parques Nacionales. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- Veenendaal, E.M., Ernst, W.H.O., Modise, G.S., 1996. Effect of seasonal rainfall pattern on seedling emergence and establishment of grasses in a savanna in south-eastern Botswana. *Journal of Arid Environments* 32, 305-317.
- Villagra, P.E., Cavagnaro, J.B., 2006. Water stress effects on the seedling growth of *Prosopis argentina* and *Prosopis alpataco*. *Journal of Arid Environments* 64, 390–400.
- Villar, R., Ruiz-Robledo, J., Quero, J. L., Poorter, H., Valladares, F., Marañón, T., 2004. Tasas de crecimiento en especies leñosas: aspectos funcionales e implicaciones ecológicas. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*, 191-227.
- Walker, Brian H, Noy-Meir, I, 1982. Aspects of the stability and resilience of savanna ecosystems. In, *Ecology of tropical savannas*. Springer, pp. 556-590.
- Walter, H., 1997. *Zonas de vegetación y clima*, Barcelona.
- Wang, C., Bao, W., Chen, J., Sun, H., Xie, J. , 2003. Profile characteristics and nutrients of dry cinnamon soils in dry valley of the upper Minjiang river. *Chin. J. Appl. Environ. Biol.* 9 (3) 230–234

- Whitlow, T.H., Bassuk, N.L., Reichert, D.I., 1992. A 3-year study of water relations of urban street trees. *Journal of Applied Ecology* 29, 436–450.
- Wicknes, G. E., Seif El Din, A. G., Sita, G., Nahal, I., 1996. Role de acacias dans le economie rural des regions seches de Afrique et du Proche-Orient. . In, Rome.
- Wu, F., Baoa, W., Li, F., Wu, N., 2008. Effects of drought stress and N supply on the growth, biomass partitioning and water-use efficiency of *Sophora davidii* seedlings. *Environmental and Experimental Botany* 63 248–255.
- Yimer, F., Abdelkadir, A., 2011. Soil property chnges following conversion of Acaciawoodland in to grazing and farmlands in the rift Valley area of Ethiopia. *Land Degrad. Develop.* 22, 425–431.
- Yimer, F., Ledin, S., Abdelkadir, A. , 2007. Changes in soil organic carbon and total nitrogen contents in three adjacent land use types in the Bale Mountains, South-eastern highlands of Ethiopia. *Forest Ecology and Management* 242, 337–342.
- Yin, Chunying, Wang, Xiang, Duan, Baoli, Luo, Jianxun, Li, Chunyang, 2005. Early growth, dry matter allocation and water use efficiency of two sympatric *Populus* species as affected by water stress. *Environmental and Experimental Botany* 53, 315–322.
- Zida, D., 2007. Impact of Forest Management Regimes on Ligneous Regeneration in the Sudanian Savanna of Burkina Faso. In, Department of Forest Genetics and Plant Physiology. Swedish University of Agricultural Sciences, Umeå.
- Zida, D., Tigabu, M. , Sawadogo, L. , P.C., Oden., 2008. Initial seedling morphological characteristics and field performance of two Sudanian savanna species in relation to nursery production period and watering regimes. *Forest Ecology and Management* 255, 2151–2162.

ANEXO

ANEXO

Tablas

Tabla A1. Valores medios y error estándar, entre paréntesis, de las variables sin transformar estudiadas en plantas de *Acacia senegal* y *A. seyal* de 2 meses de edad, y cultivadas con diferentes tipos de sustrato (S1= rico en nutrientes; S2= pobre en nutrientes) y frecuencias de riego (R1= quincenal; R2= semanal)

Acacia senegal					Acacia seyal			
Sustrato 1		Sustrato 2			Sustrato 1		Sustrato 2	
Variable	Riego 1	Riego 2	Riego 1	Riego 2	Riego 1	Riego 2	Riego 1	Riego 2
H	13,5 (4,09)ac	24,7 (1,56)b	8,7 (0,8)a	11,85 (1)a	18,61 (1)bc	24 (2)b	10,5 (1,36)a	15,33 (2)ac
D	1,6 (0,26)a	2,26 (0,16)b	1,3 (0,1)a	1,65 (0,15)a	1,64 (0,05)a	2,11 (0,1)b	1,33 (0,05)a	1,52 (0,07)a
PST	0,43 (0,13)ad	0,92 (0,11)b	0,23 (0,04)a	0,38 (0,07)ad	0,78 (0,05)bd	1,3 (0,13)c	0,43 (0,05)ae	0,58 (0,09)de
NHPTP	10,75 (1,75)acd	15,9 (1,52)b	7,33 (1)c	9,25 (1,16)acd	11,3 (0,52)acd	11,9 (1,03)d	8,13 (0,6)c	9,6 (1,04)acd
AFM	0,19 (0,03)a	0,42 (0,05)ab	0,21 (0,03)a	0,23 (0,04)a	0,55 (0,07)b	0,87 (0,10)c	0,31 (0,02)ab	0,49 (0,05)b
SLA	12,53 (3,84)a	11,43 (1,48)a	13,69 (1,27)a	10,45 (1,31)a	12,46 (0,69)a	14,41 (1,26)a	14,47,2 (0,43)a	15,52 (0,72)a
LMF	0,48 (0,03)a	0,45 (0,04)a	0,43 (0,03)a	0,43 (0,02)a	0,48 (0,01)a	0,46 (0,02)a	0,41 (0,02)a	0,49 (0,02)a
SMF	0,21 (0,06)ab	0,28 (0,02)ab	0,24 (0,01)ab	0,30 (0,01)a	0,24 (0,01)ab	0,28 (0,01)ab	0,21 (0,02)b	0,21 (0,01)b
RMF	0,31 (0,04)ac	0,21 (0,02)a	0,33 (0,04)bc	0,28 (0,02)abc	0,27 (0,01)abc	0,26 (0,02)ab	0,37 (0,03)c	0,31 (0,02)abc

Ver Tabla 1 en texto principal para conocer el nombre y unidades de las variables

Tabla A2. Valores medios con su error estándar, entre paréntesis, de las variables morfológicas y de biomasa (sin transformar) estudiadas en plantas de *Acacia senegal* y *A. seyal* de **3 meses** de edad, y cultivadas con diferentes tipos de sustrato (S1= rico en nutrientes; S2= pobre en nutrientes) y frecuencias de riego (R1= quincenal; R2= semanal).

Acacia senegal					Acacia seyal			
Sustrato 1			Sustrato 2		Sustrato 1		Sustrato 2	
Variables	Riego 1	Riego 2	Riego 1	Riego 2	Riego 1	Riego 2	Riego 1	Riego 2
H	40 (3,1)a	48,7 (3,35)ac	16 (1,61)b	21,5 (2,24)b	46 (2,13)a	58 (3)c	18 (2,4)b	27 (3,3)b
D	3,52 (0,21)ac	4,1 (0,3)a	2,10 (0,2)b	2,2 (0,2)b	3,04 (0,14)c	4 (0,2)a	2 (0,13)b	2,02 (0,13)b
Ra	8,5 (1,45)a	8,5 (1,06)a	1,16 (0,17)b	1,25 (0,16)b	7,75 (3,77)a	5,87 (1,58)a	1 (0,00)b	1 (0,00)b
PST	3,87 (0,46)a	4,44 (0,44)a	0,73 (0,12)b	0,93 (0,15)b	4,36 (0,32)a	6,62 (0,42)a	0,85 (0,13)b	1,78 (0,47)c
NHPTP	21 (2)ac	21 (2,15)ac	10 (1,15)b	13,25 (2)bc	19,5 (2)ac	22,42 (3,14)a	10,87 (0,6)b	16,5 (2,18)ab
AFM	68,31 (8)abc	88 (18)ac	42 (8)bc	47,13 (7,11)c	103 (17)a	106 (20)a	44,02 (6,5)b	50 (7,2)abc
SLA	14,23 (1,48)ab	17,53 (1,40)a	12,03 (1,60)b	14,34 (1,40)ab	11,46 (1,27)b	11,68 (0,92)b	13,56 (0,75)ab	12,6 (0,54)b
LMF	0,4 (0,03)ab	0,41 (0,04)ab	0,33 (0,02)a	0,4 (0,03)ab	0,5 (0,02)b	0,4 (0,03)ab	0,4 (0,03)ab	0,43 (0,04)ab
SMF	0,33 (0,03)ab	0,4 (0,02)a	0,26 (0,02)bc	0,27 (0,01)bc	0,32 (0,01)ab	0,4 (0,02)a	0,21 (0,02)c	0,22 (0,02)c
RMF	0,21 (0,02)ac	0,2 (0,02)ac	0,41 (0,03)b	0,33 (0,02)bc	0,2 (0,01)a	0,23 (0,01)acd	0,34 (0,03)bd	0,28 (0,04)acd

Ver Tabla 1 en texto principal para conocer el nombre y unidades de las variables

Tabla A3. Valores medios con su error estándar, entre paréntesis, de las variables morfológicas y de biomasa (sin transformar) estudiadas en plantas de *Acacia senegal* y *A. seyal* de 4 meses de edad, y cultivadas con diferentes tipos de sustrato (S1= comercial; S2= local) y frecuencias de riego (R1= quincenal; R2= semanal).

Acacia senegal					Acacia seyal			
Sustrato 1			Sustrato 2		Sustrato 1		Sustrato 2	
Variabes	Riego 1	Riego 2	Riego 1	Riego 2	Riego 1	Riego 2	Riego 1	Riego 2
H	50 (2)ac	53 (4)ac	21 (3)b	29 (3)b	46 (2,45)a	62 (3,3)c	22,3 (3,12)b	44 (3,4)a
D	4 (0,2)ad	4,3 (0,24)bd	2,4 (0,15)ce	2,35 (0,2)ce	3 (0,1)ac	4 (0,12)d	2 (0,15)e	2,6 (0,11)ce
Ra	9,12 (1,21)ac	9,5 (1,21)ac	1,33 (0,21)bd	1,5 (0,34)bd	3,87 (1,28)bc	8,75 (1,31)c	1 (0,00)d	1 (0,00)d
PST	4,32 (0,23)a	5,62 (0,49)a	0,90 (0,14)b	1,51 (0,44)b	3,75 (0,28)a	5,97 (0,49)a	1,29 (0,28)b	3,40 (0,27)a
NHPTP	20,87 (3,48)a	23,16 (4,43)a	9,16 (2,57)b	14,33 (3,27)ab	12,75 (1,34)ab	8,33 (2,18)ab	7,75 (1,47)b	15,5 (1,10)ab
AFM	42 (9)ab	53 (4,4)abc	30,3 (5,52)a	49,33 (7,52)abc	61,1 (9)bc	54 (5)abc	45 (5,24)ab	89,2 (9,1)c
SLA	10,75 (2,67)abc	16,33 (0,79)ab	14,36 (1,75)abc	17, 12 (0,93)b	9,77 (1,33)c	14,32 (1,32)abc	12,05 (0,98)abc	12,07 (0,40)abc
LMF	0,34 (0,03)ac	0,32 (0,05)abc	0,16 (0,04)b	0,25 (0,03)abc	0,35 (0,02)c	0,24 (0,04)abc	0,23 (0,04)abc	0,3 (0,01)abc
SMF	0,44 (0,01)ab	0,43 (0,03)abd	0,33 (0,02)acd	0,34 (0,04)acd	0,41 (0,02)abd	0,5 (0,04)b	0,26 (0,03)c	0,31 (0,02)cd
RMF	0,21 (0,02)a	0,24 (0,03)a	0,52 (0,03)b	0,41 (0,04)b	0,25 (0,02)a	0,3 (0,02)a	0,51 (0,03)b	0,42 (0,02)b

Ver Tabla 1 en texto principal para conocer el nombre y unidades de las variables

Tabla A4. Valores medios con su error estándar (entre paréntesis) de las variables morfológicas y de biomasa estudiadas en plantas de **5 meses** de *Acacia senegal* y *A. seyal* cultivadas con diferentes tipos de sustrato (S1= comercial; S2= local) y frecuencias de riego (R1= quincenal; R2= semanal).

Acacia senegal					Acacia seyal			
Sustrato_1			Sustrato_2		Sustrato_1		Sustrato_2	
Variable	Riego 1	Riego 2	Riego 1	Riego 2	Riego 1	Riego 2	Riego 1	Riego 2
H	51 (4,44)ac	53 (4,23)ade	24 (2)b	37 (2)bc	48 (4)cd	67,23 (5,12e	24,31 (2)b	52 (3)ace
D	4 (0,4)ad	5 (0,45)b	2,3 (0,15)c	3 (0,22)cd	3,1 (0,25)ac	4,04 (0,34)ab	2,03 (0,1)c	3 (0,11)ac
Ra	10,6 (1,46)a	10,42 (1,9)a	2,16 (1,6)bc	3,5 (3,4)bc	9,1 (5,11)a	7,0 (4,4)ab	1 (0,0)c	4,87 (0,66)ab
PST	4,8 (0,65)ac	8,67 (1,21)a	1,3 (0,25)b	3,2 (0,59)cd	5,70 (0,83)ac	7,93 (1,21)a	1,7 (0,22)bd	4,63 (0,37)ac
NHPTP	15,25 (3,4)a	10,3 (4,34)a	15 (2,3)a	19 (2,3)a	19,17 (1,54)a	9,43 (3,1)a	11,5 (1,05)a	22 (3)a
AFM	0,36 (0,09)ac	0,62 (0,07)abc	0,40 (0,06)ac	0,41 (0,04)ac	0,93 (0,19)b	0,82 (0,13)bc	0,49 (0,05)c	0,69 (0,06)abc
SLA	8,67 (2,39)a	13,68 (0,84)a	13,59 (1,44)a	10,20 (1,08)a	7,17 (2,13)a	11,6 (1,08)a	10,59 (0,68)a	10,34 (0,46)a
LMF	0,35 (0,04)ab	0,3 (0,02)a	0,3 (0,03)a	0,3 (0,03)a	0,5 (0,05)b	0,3 (0,03)a	0,3 (0,02)a	0,33 (0,02)ab
SMF	0,44 (0,03)ac	0,4 (0,01)ac	0,27 (0,01)b	0,28 (0,02)b	0,34 (0,03)bc	0,5 (0,03)a	0,25 (0,01)b	0,3 (0,02)b
RMF	0,21 (0,03)a	0,32 (0,02)ac	0,45 (0,02)b	0,41 (0,04)bc	0,2 (0,04)a	0,23 (0,01)a	0,47 (0,02)b	0,4 (0,02)bc

Ver Tabla 1 en texto principal para conocer el nombre y unidades de las variables

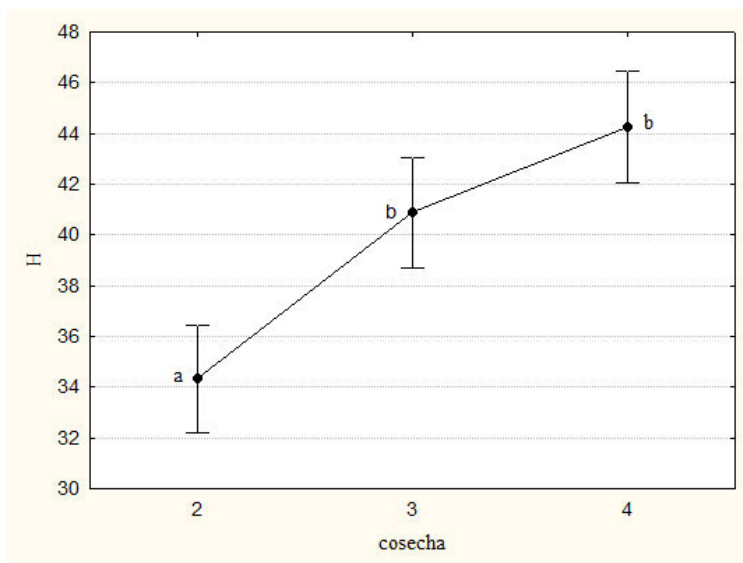
Figuras

Figura A1. Efecto de la cosecha (edad) en la altura (H, cm) de plantas de *Acacia* de 3-5 meses de edad. Las letras indican diferencias significativas entre los valores medios. Las barras representan los intervalos de confianza al 0,95.

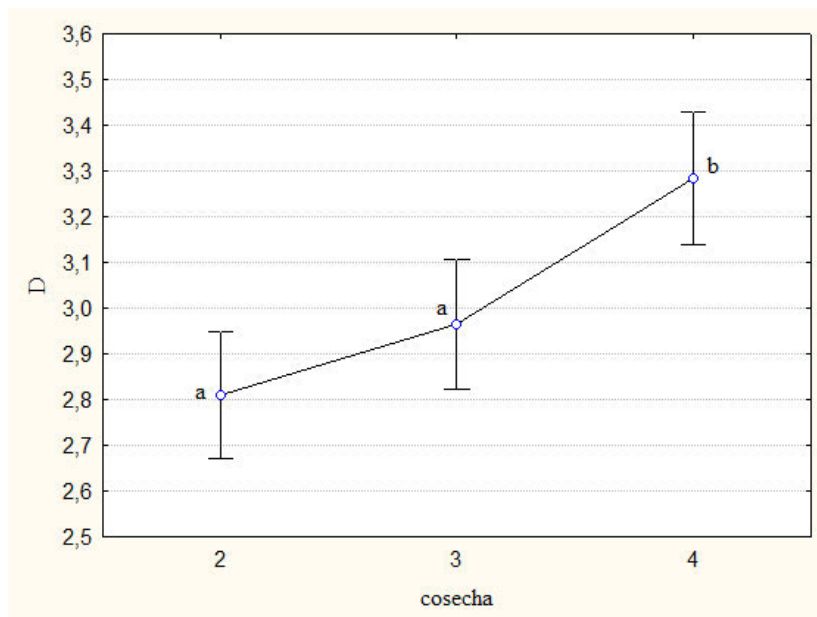


Figura A2. Efecto de la cosecha (edad) en el diámetro basal (D, mm) de plantas de *Acacia* de 3-5 meses de edad. Las letras indican diferencias significativas entre los valores medios. Las barras representan los intervalos de confianza al 0,95.

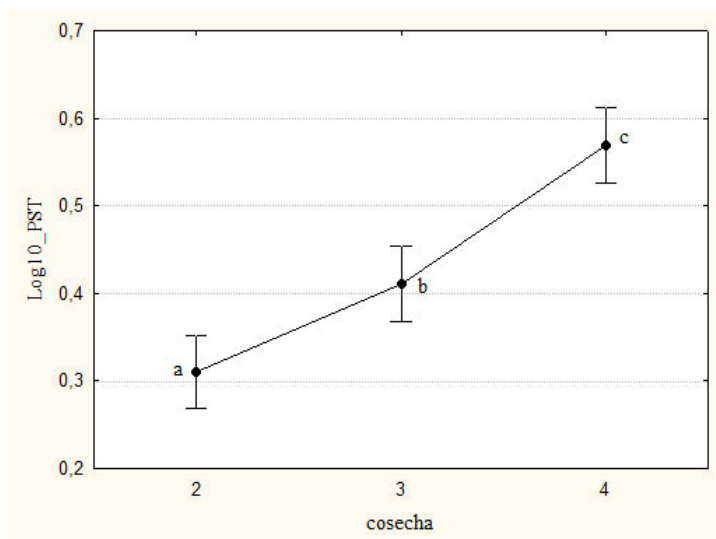


Figura A3. Efecto de la cosecha (edad) en el logaritmo del peso seco total (PST, g) de plantas de *Acacia* de 3-5 meses de edad. Las letras indican diferencias significativas entre los valores medios. Las barras representan los intervalos de confianza al 0,95.

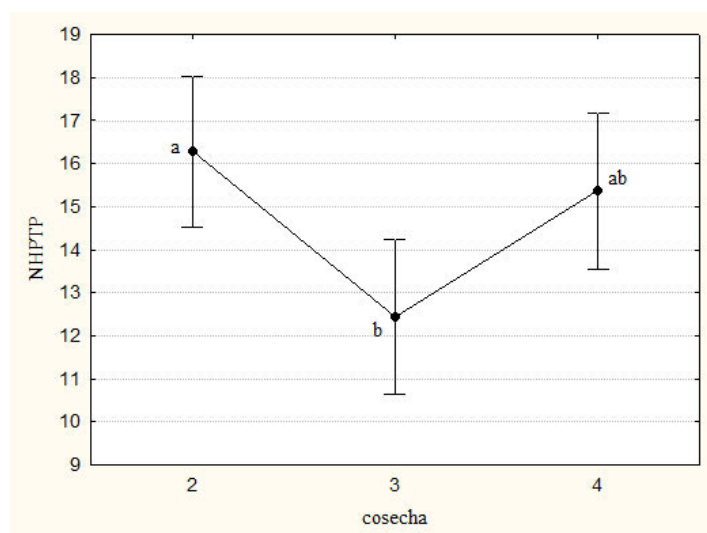


Figura A4. Efecto de la cosecha (edad) en el número de hojas primarias en el tallo principal (NHPTP) de plantas de *Acacia* de 3-5 meses de edad. Las letras indican diferencias significativas entre los valores medios. Las barras representan los intervalos de confianza al 0,95.

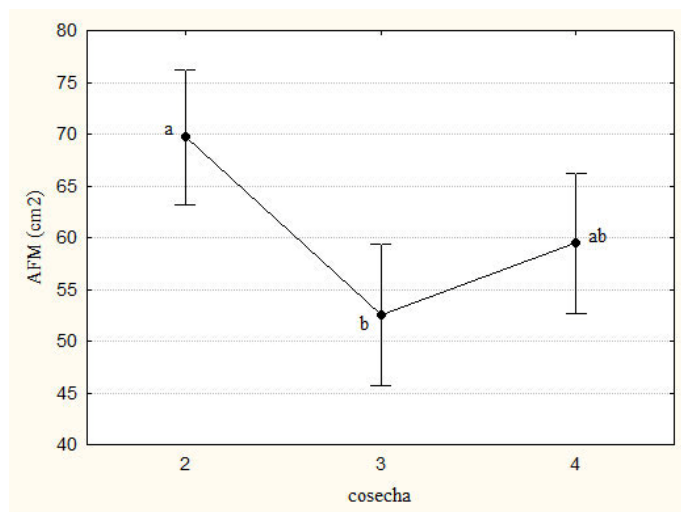


Figura A5. Efecto de la cosecha (edad) en el área foliar media (AFM, cm²) de plantas de *Acacia* de 3-5 meses de edad. Las letras indican diferencias significativas entre los valores medios. Las barras representan los intervalos de confianza al 0,95.

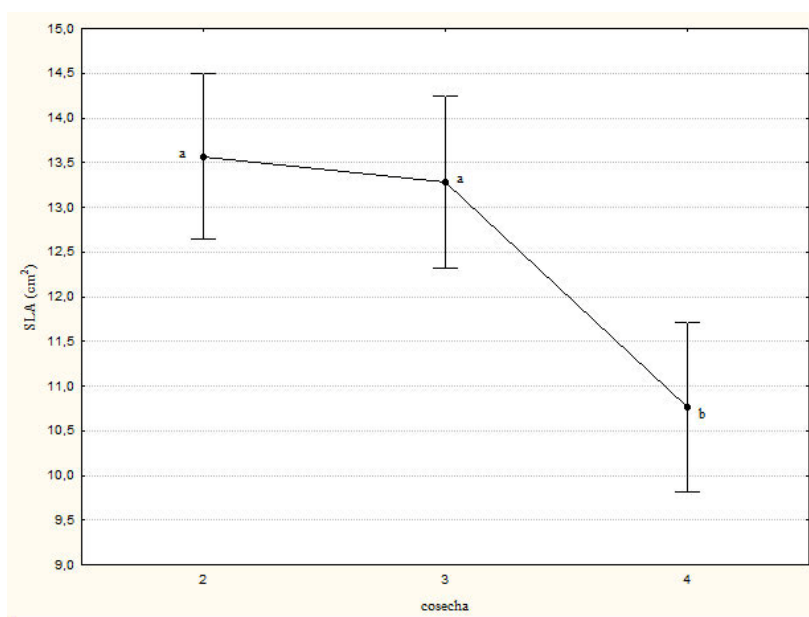


Figura A6. Efecto de la cosecha (edad) en el área foliar (SLA) de plantas de *Acacia* de 3-5 meses de edad. Las letras indican diferencias significativas entre los valores medios. Las barras representan los intervalos de confianza al 0,95.

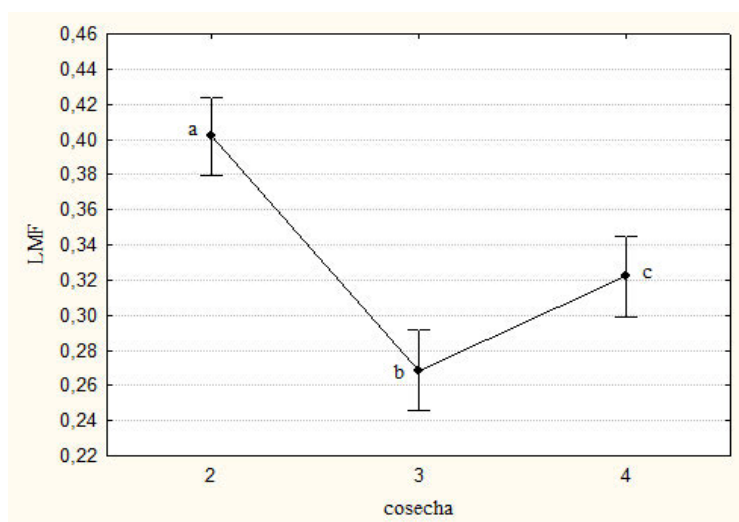


Figura A7. Efecto de la cosecha (edad) en la inversión relativa de biomasa en hojas (LMF) en plantas de *Acacia* de 3-5 meses de edad. Las letras indican diferencias significativas entre los valores medios. Las barras representan los intervalos de confianza al 0,95.

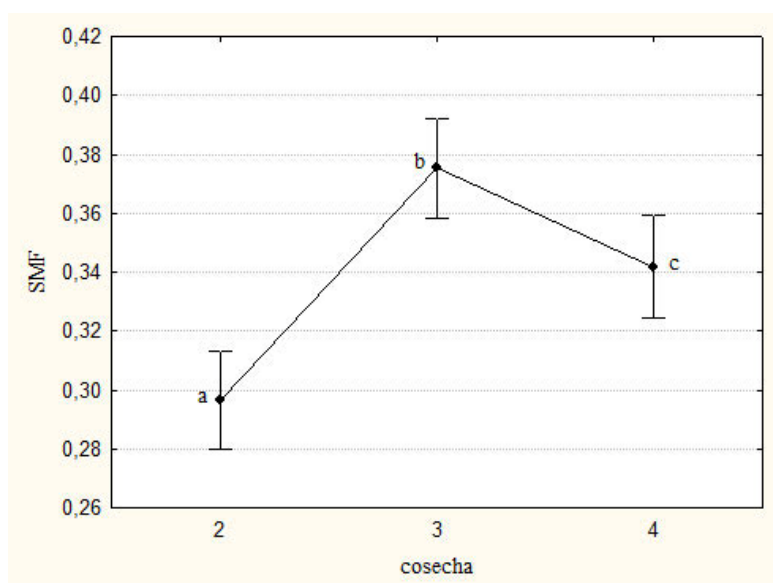


Figura A8. Efecto de la cosecha (edad) en la inversión relativa de biomasa en tallo (SMF) en plantas de *Acacia* de 3-5 meses de edad. Las letras indican diferencias significativas entre los valores medios. Las barras representan los intervalos de confianza al 0,95.

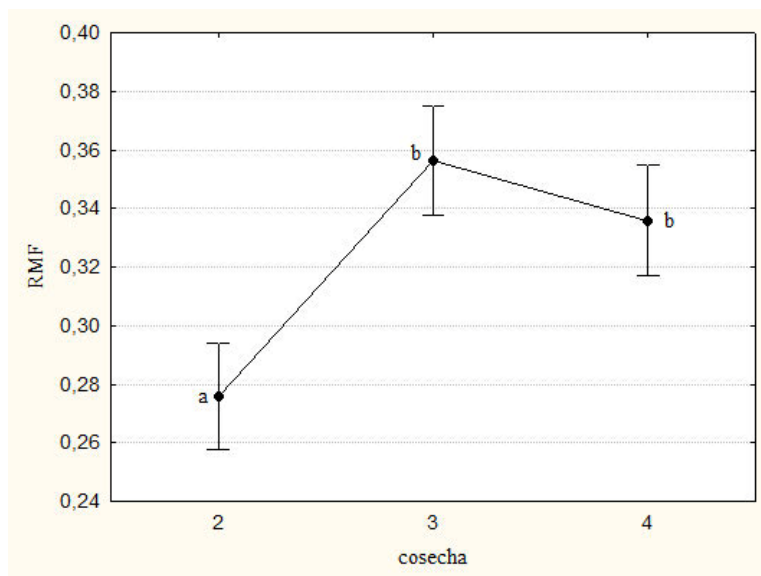


Figura A9. Efecto de la cosecha (edad) en la inversión relativa de biomasa en raíz (RMF) en plantas de *Acacia* de 3-5 meses de edad. Las letras indican diferencias significativas entre los valores medios. Las barras representan los intervalos de confianza al 0,95.

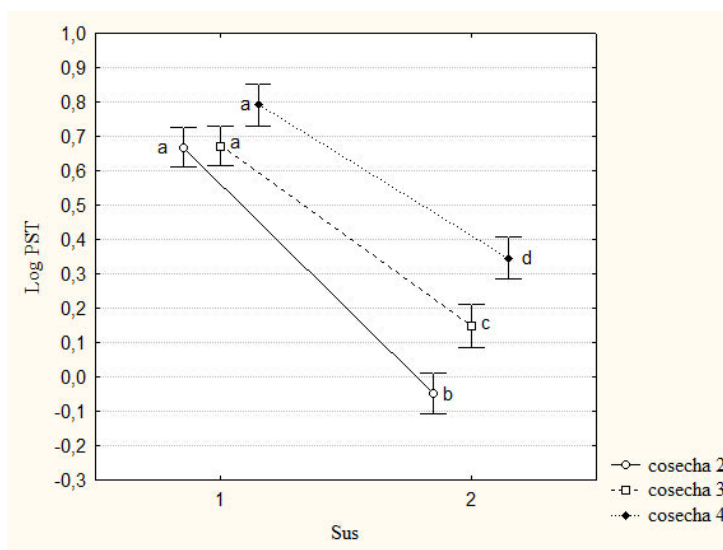


Figura A10. Efecto de la interacción entre cosecha (edad) y sustrato en el logaritmo del peso seco total (PST, g) de plantas de *Acacia* de 3-5 meses de edad cultivadas con sustrato rico en nutrientes (Sus 1) y pobre en nutrientes (Sus 2). Las letras indican diferencias significativas entre los valores medios. Las barras representan los intervalos de confianza al 0,95.

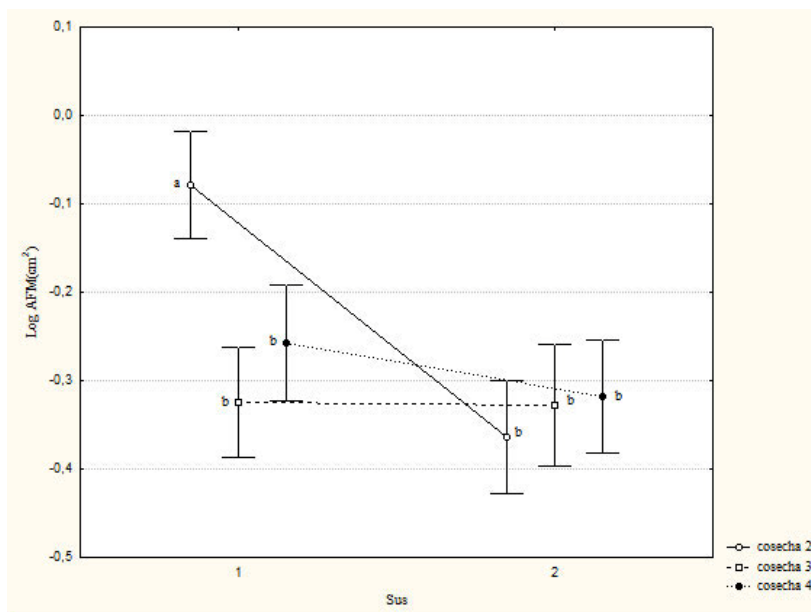


Figura A11. Efecto de la interacción entre cosecha (edad) y sustrato en el logaritmo del área foliar media (AFM, cm²) de plantas de *Acacia* de 3-5 meses de edad cultivadas con sustrato rico en nutrientes (Sus 1) y pobre en nutrientes (Sus 2). Las letras indican diferencias significativas entre los valores medios. Las barras representan los intervalos de confianza al 0,95.

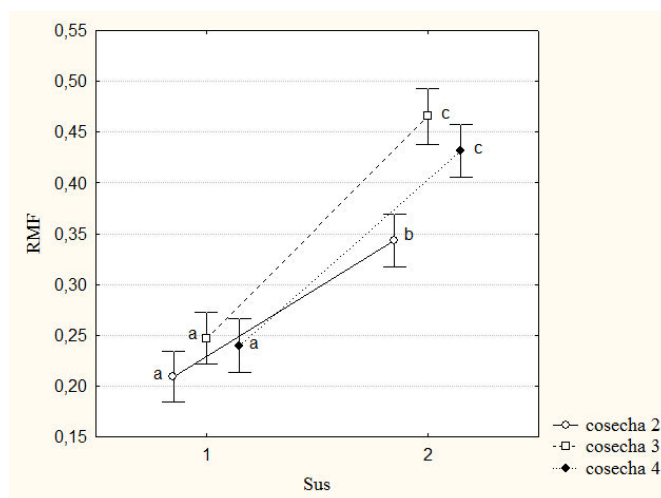


Figura A12. Efecto de la interacción entre cosecha (edad) y sustrato en la inversión relativa de biomasa en raíz (RMF) en plantas de *Acacia* de 3-5 meses de edad cultivadas con sustrato rico en nutrientes (Sus 1) y pobre en nutrientes (Sus 2). Las letras indican diferencias significativas entre los valores medios. Las barras representan los intervalos de confianza al 0,95.

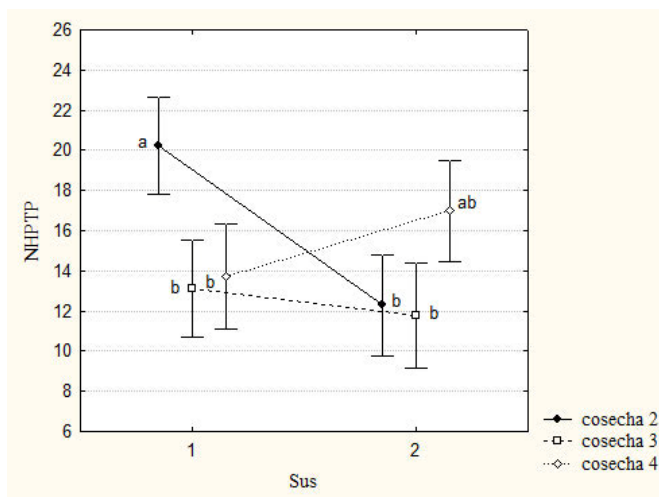


Figura A13. Efecto de la interacción entre cosecha (edad) y sustrato en el número de hojas primarias en el tallo principal (NHPTP) de plantas de *Acacia* de 3-5 meses de edad cultivadas con sustrato rico en nutrientes (Sus 1) y pobre en nutrientes (Sus 2). Las letras indican diferencias significativas entre los valores medios. Las barras representan los intervalos de confianza al 0,95.

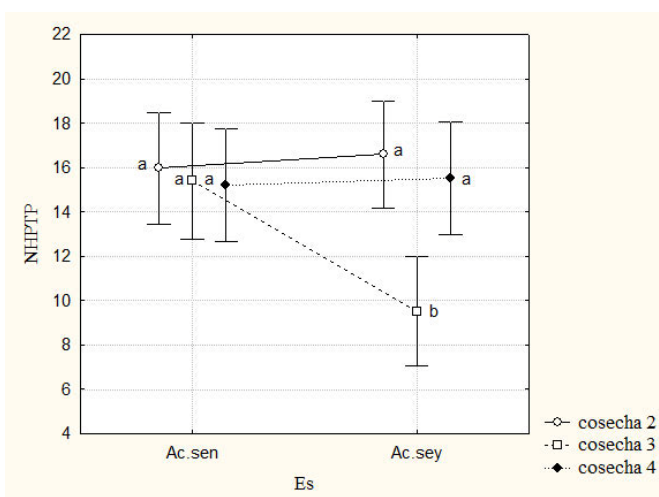


Figura A14. Efecto de la interacción entre cosecha (edad) y la especie (*Acacia senegal* y *A. seyal*) en el número de hojas primarias en el tallo principal (NHPTP) de plantas de *Acacia* de 3-5 meses de edad. Las letras indican diferencias significativas entre los valores medios. Las barras representan los intervalos de confianza al 0,95.

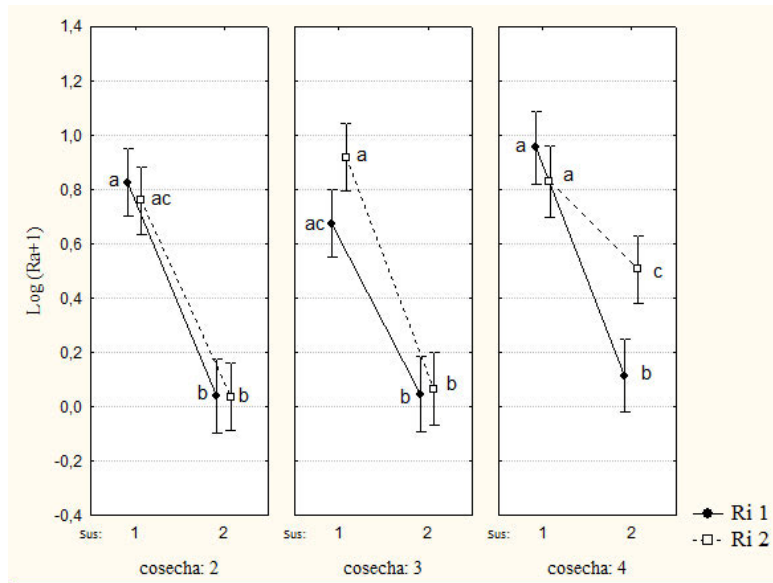


Figura A15. Efecto de la interacción entre cosecha (edad), sustrato y riego en el número de ramas laterales (Ra) en plantas de *Acacia* de 3-5 meses de edad cultivadas con frecuencia de riego quincenal (Ri 1) y semanal (Ri 2), y sustrato rico en nutrientes (Sus 1) y sustrato pobre en nutrientes (Sus 2). Las letras indican diferencias significativas entre los valores medios. Las barras representan los intervalos de confianza al 0,95.

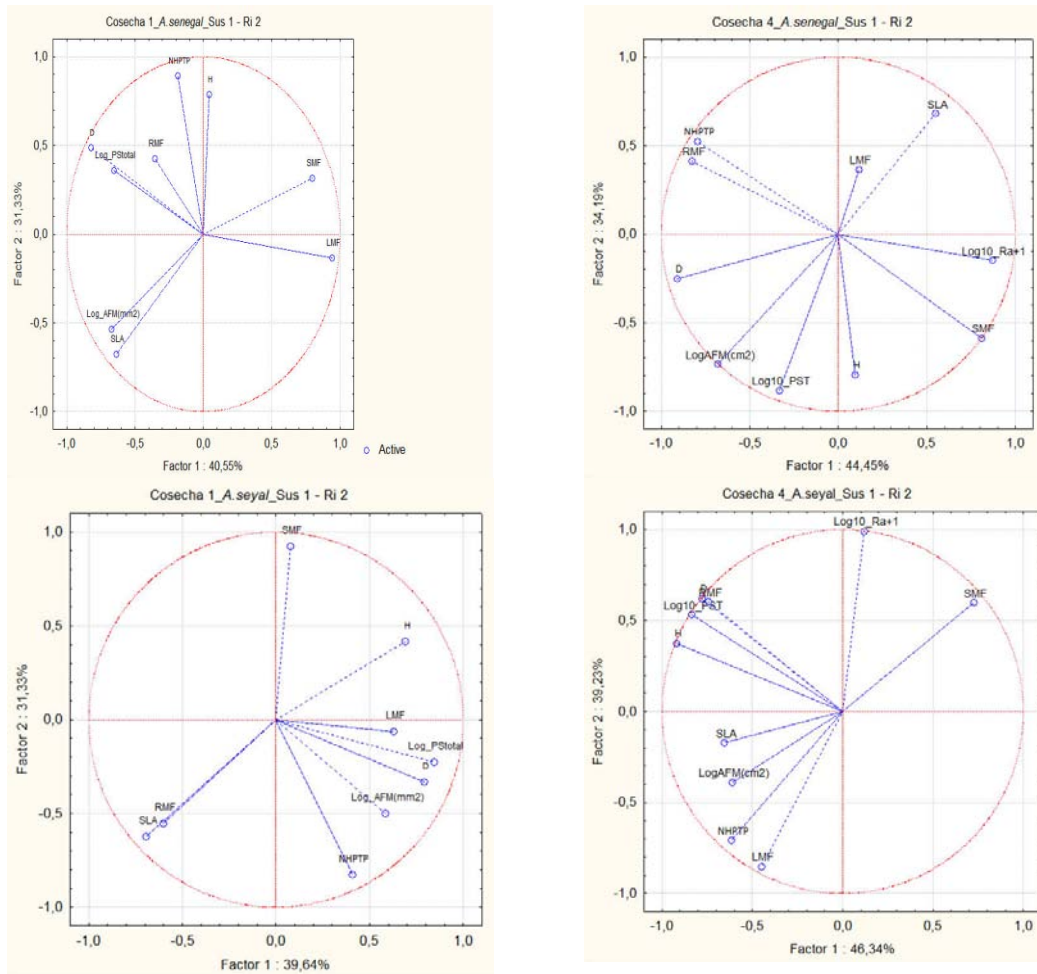


Figura A16. Estructura y relación de las variables que describen el desarrollo inicial (2 meses-izquierda y 5 meses de edad-derecha) de plantas de *Acacia* en condiciones de sustrato 1 y riego 2

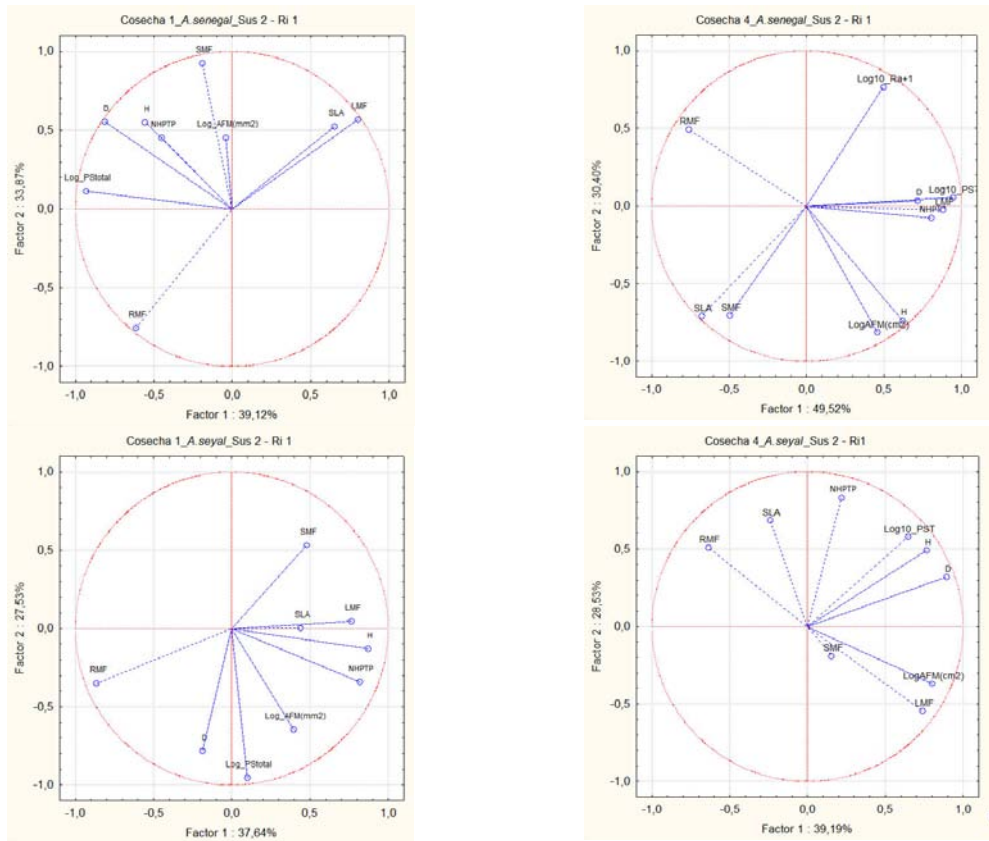


Figura A17. Estructura y relación de las variables que describen el desarrollo inicial (2 meses-izquierda y 5 meses de edad-derecha) de plantas de *Acacia* en diferentes condiciones de sustrato 2 y riego 1

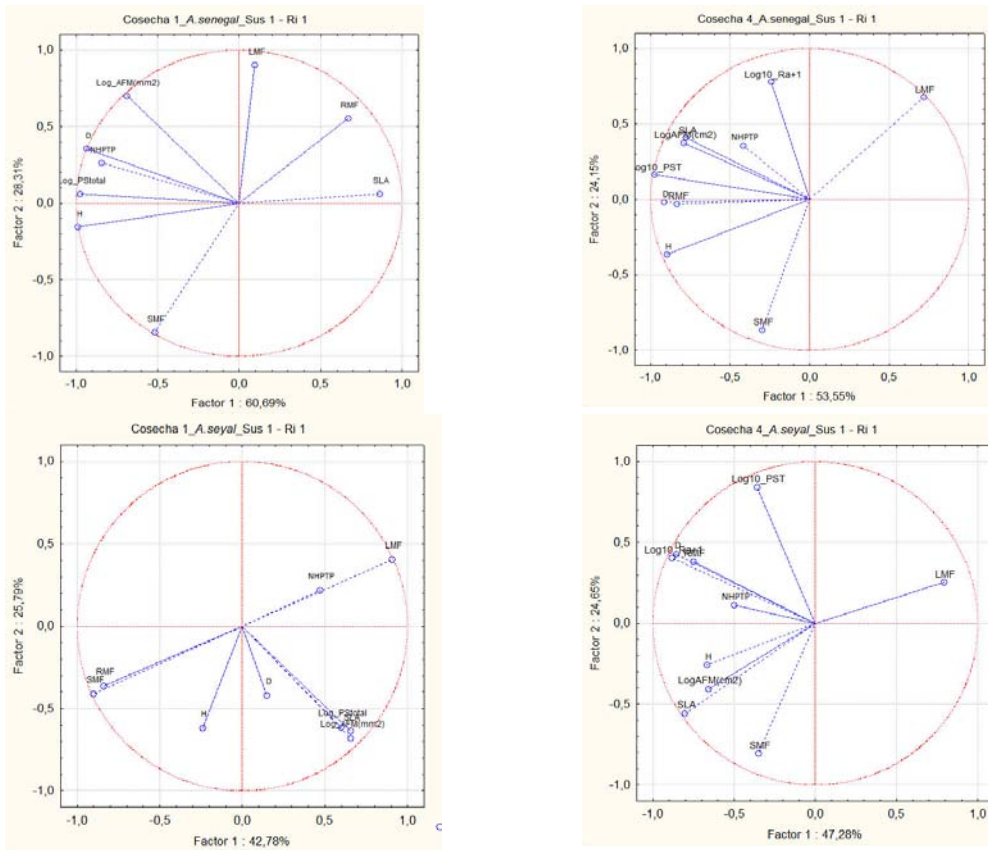


Figura A18. Estructura y relación de las variables que describen el desarrollo inicial (2 meses-izquierda y 5 meses de edad-derecha) de plantas de *Acacia* en diferentes condiciones de sustrato 1 y riego 1

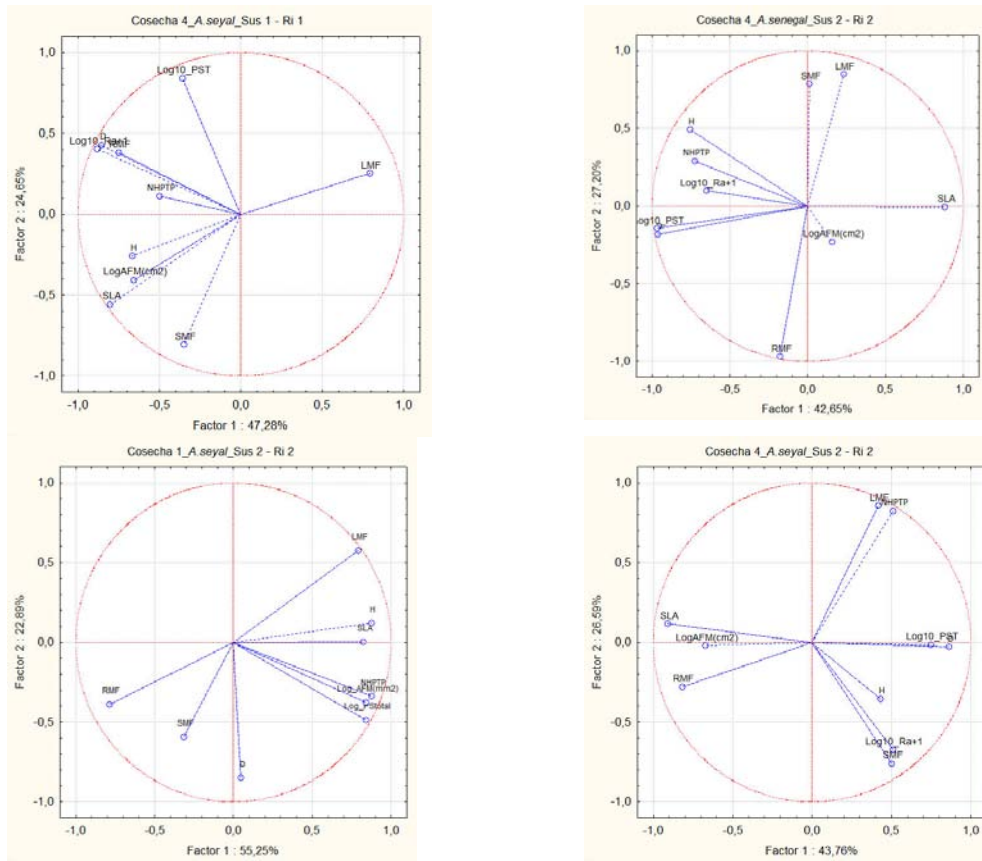


Figura A19. Estructura y relación de las variables que describen el desarrollo inicial (2 meses-izquierda y 5 meses de edad-derecha) de plantas de *Acacia* en diferentes condiciones de sustrato 2 y riego 2

CONCLUSIONES GENERALES

La información sobre la respuesta a diferentes perturbaciones, como la sequía o los incendios forestales, de las especies de zonas áridas y semiáridas, y el conocimiento sobre la biología de las mismas son herramientas importantes para un buen manejo de los procesos de regeneración (germinación y desarrollo inicial de las plántulas). En las zonas áridas las especies forestales juegan un papel importante en la estabilización de las tierras, en el control de la desertificación, en la provisión de madera (en especial de leña) y productos no maderables, incluidos los forrajes para animales domésticos. En general, estos sistemas forestales proporcionan medios de subsistencia a la población local. Sin embargo, la presión humana y los riesgos naturales ponen muchas veces en peligro la función productiva y protectora de estas masas forestales.

Este estudio proporciona informaciones necesarias para una adecuada gestión de estas masas sobre el efecto del estrés hídrico y diferentes grados e intensidades del fuego en la germinación y el desarrollo inicial de las plantas de las especies *Acacia senegal*, *Acacia seyal* y *Boswellia papyrifera*. Las conclusiones de esta tesis doctoral son las siguientes:

1. Aunque el estrés hídrico influye de forma negativa, no es un factor limitante en la germinación de las especies de *Acacia*. La germinación de la especie *Boswellia papyrifera* necesita estudios más profundos y detallados, para su futuro manejo.
2. La germinación tras choque térmico de las dos especies de *Acacia*, depende de la especie, del choque térmico analizado y de sus interacciones.
3. Los incendios de mediana intensidad (hasta 90°C) y tiempo de exposición no prolongado (hasta 5 minutos) promueven la germinación de las dos especies de *Acacia*, al igual que los de alta temperatura (150°C) y poca duración (1 minuto). En cambio los incendios de mayor intensidad y larga duración influyen de forma negativa en la germinación de las dos especies de *Acacia*.
4. Por tanto, la probabilidad de germinación de estas especies decrece conforme aumenta la temperatura, sobre todo cuando el tiempo de intensidad del fuego es superior o igual a 10 minutos.

5. La no diferencia entre las plantas cultivadas con el sustrato pobre en nutrientes en combinación con la frecuencia del riego semanal y plantas con sustrato rico en nutrientes y riego quincenal indica que, aunque influye en el desarrollo inicial de las especies *Acacia* estudiadas, el tipo de sustrato no es un factor tan determinante como el agua.
6. En condiciones normales, *Acacia senegal* se desarrolla más en diámetro mientras *Acacia seyal* lo hace en altura, esto indica diferencias inter-específicas, dentro de la misma familia, en morfología y producción de biomasa que dependen de la disponibilidad de agua y nutrientes, así como diferencias en el potencial hídrico en el xilema; lo que sugiere diferencias en el potencial de adaptación de estas especies de *Acacia* a cambios climáticos severos o a cambios estacionales en el microclima a la disponibilidad de recursos edáficos, en las zonas donde habitan

LISTADO DE TRABAJOS ORIGINALES

A continuación se detalla la información relativa a la publicación de los trabajos originales presentados en esta tesis.

Amelework Kassa¹, Ricardo Alía, Wubalem Tadesse, Valentin Pando and Felipe Bravo. Seed germination and viability in two African *Acacia* species growing under different water stress levels. *African Journal of Plant Science*. 4(9). 353-359.

Amelework Kassa, Celia Herrero, Felipe Bravo, Ricardo Alía, Valentín Pando. Roberto San Martín. Influence of heat treatments on two *Acacia* seed germination (*Acacia senegal* (Linne) and *Acacia seyal* (Del) from African sub-Saharan region (Ethiopia). **(Por enviar)**.

Amelework Kassa, Encarna Rodríguez García, , Ricardo Alía, Valentín Pando and Felipe Bravo. Influence of irrigation frequency and substrat type in initial development and biomass production of plants of two *Acacia* species (*Acacia senegal* (Linne) and *Acacia seyal* (Del.) proceeding from the sub-Saharan Africa (Ethiopia). **(Por enviar)**.

Agradecimientos



No puedo dejar de expresar mi total y más sincero agradecimiento a la Agencia Española de Cooperación Internacional para el Desarrollo (AECID), por haberme brindado la oportunidad y apoyo económico para realizar mi tesis doctoral, así como también a la Fundación General de la Universidad de Valladolid, que a través de los proyectos financiados por el INIA-CIFOR ha facilitado la fase final de este trabajo.

La parte elemental de mi gratitud a los directores de mi tesis, los Dres. Felipe Bravo Oviedo y Ricardo Alía Miranda, por dirigir este largo y laborioso trabajo, quienes con su asesoría, conocimientos y experiencias científicas, ha sido posible la culminación de este trabajo, y así también por brindarme su amistad incondicional y apoyo moral durante mi estancia que es fundamental para un buen trabajo en equipo.

Muy especial agradecimiento a mis amigos y hermanos Encarna Rodríguez García y Tony, por el inmenso apoyo e incondicional tanto en mi trabajo como por estar siempre conmigo y con mi hija en momentos difíciles de mi vida, por los valioso consejos, Miles de gracias. Tenéis una hermana en la tierra Africana.

A mi querida amiga y hermana, Celia Herrero y a toda su familia, todo ese apoyo, consejos, cariño, amor, no tengo palabras para agradecerles todo lo que han hecho por mí y mi hija por estar siempre conmigo, dándome ánimos, solo puedo decirles que dios os bendiga.

También a la Dra. María Rosario Núñez, por sus acertados comentarios, colaboración y su amistad incondicional. A los profesores, Pablo Martín Pinto, María José Fernández Nieto, Valentín Pando, Roberto san Martín, Belén Turión, José María del Arco (Chema), Carlos del Peso, Cristóbal, José Reque, Julián Gonzalo, Fermín Garrido, por sus diferentes aportaciones y recomendaciones académicas. A Dr. Wubalem Tadesse, por facilitarme toda la información necesaria y su gran apoyo incondicional, miles de gracias con mucho cariño y respeto. A Celia Redondo por todo ese apoyo incondicional y por estar siempre conmigo y así apoyo logístico y atenciones. A Marta Sánchez Marín, Tomas López, Marco García Ochoa, muchas gracias por toda su colaboración.

Mi amiga del alma, María Paz Molina y su familia, millones de gracias por estar siempre conmigo y por tus valiosos consejos. Te quiero mucho. Irene Ruano y su familia, me faltan

palabras para agradecerles, simplemente, muchas gracias. Ainoha y su familia, por estar siempre pendiente de mí y mi hija, os queremos mucho. Mi amigo Norlan Luis, miles de gracias por todos los consejos y ánimos.

Mis amigos incondicionales: Lucía, Claudia, Gonzalo, Carmen, Alan, Diana, Pablo Martínez, Cristina, Iñaki, María, Leticia, Stela, Javi, Cristóbal y Adriana, Estela Bogino, Marco Otorola, Jorge, Nayla, Juverson, Minoche, Wilson, José, Nora, sin palabras. Gracias amigas por estar no solo pendiente de mí, sino también de mi hija Sofia, tanto dentro como fuera de la Universidad, miles de gracias.

Seria injusta de no agradecer con todo mi cariño, y muy especialmente, a María Gómez y Antonio Uruchaga, es muy difícil encontrar gente con buen corazón, simplemente que dios le pague todo lo que han hecho por mí y mi hija.

No puedo olvidarme en agradecer a los que me ayudaron durante el experimento (los del invernadero). Felicidad López, Mariano Rodríguez, Alfonso García, Arancha Otoño y Evelio Alonso.

Mis amigas de infancia, Sifora y Yismalem Abebe y su familia por estar conmigo y dándome consejos, ánimos y apoyándome en todo sentido, sois las mejores, os quiero mucho.

A Cristina Giménez Ibáñez y su familia, por todo el cariño y el apoyo incondicional, muchas gracias y os quiero mucho.

A todas aquellas personas que indistintamente han aportado su granito de arena en este trabajo, por el cariño, afecto, apoyo y comprensión, a todos mi más sincero agradecimiento.



Os Queremos Mucho

