



Facultad de
Ciencias Agrarias
y Forestales



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE LA PLATA

**ÁRBOLES NATIVOS DE IMPORTANCIA
FORESTAL DE LA PROVINCIA DE SALTA:
GERMINACIÓN Y CONSERVACIÓN *EX SITU***

**Ing. en Recursos Naturales y Medio Ambiente
Valeria Andrea Pastrana Ighes**

2020

Universidad Nacional de La Plata
Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales

**ÁRBOLES NATIVOS DE IMPORTANCIA FORESTAL DE LA
PROVINCIA DE SALTA: GERMINACIÓN Y CONSERVACIÓN *EX*
*SITU***

Tesis para optar al grado académico de Doctora de la Facultad de Ciencias
Agrarias y Forestales de la Universidad Nacional de La Plata

Doctorando
Ing. en Recursos Naturales y Medio Ambiente
Valeria Andrea Pastrana Ighes

Director
Dr. Pablo Ortega-Baes
Co-directora
Dra. Guadalupe Galíndez
Asesora académica
Dra. Corina Graciano

2020

AGRADECIMIENTOS

A mis padres por permitirme perseguir mis sueños y por celebrar cada logro conseguido.

A mi director Pablo Ortega, por tu apoyo incondicional desde el primer día, tu dirección y tus palabras de inspiración.

A mi co-directora Guadalupe Galíndez, por tus palabras y por apoyarme siempre y ayudarme continuamente para que esta tesis sea posible.

A mi asesora académica Corina Graciano, por su excelente asesoramiento y su contribución a lo largo de mi doctorado.

A Carla, Cecilia M., Cecilia S., Ayelén, Diego, Federico, Gastón, Gugui, Javier, Jonatan, Juan, Lucía, Mario, Pablito y Tilda por su colaboración en la recolección, procesado y fotografía.

A Dury Frizza por su asistencia con el idioma inglés.

A Silvia Sühling por su asesoramiento estadístico.

A Jesús Sajama por su ayuda y capacitación en la realización de los MDE.

A Gisela, Ana, Sara y Victoria por su amistad incondicional y su ayuda en los ensayos de laboratorio realizados en INTA Castelar.

A Gladys Chilo por su amabilidad y su apoyo en los ensayos de laboratorio en INTA Salta.

A mis amigos y a mi compañero de vida Pedro.

A los evaluadores de este trabajo, Dr. Guillermo Funes, Dra. Sandra Elizabeth Sharry y Dra. Marina Steconi.

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) por otorgarme una beca doctoral, al Proyecto PICT 2011/1492 y al Proyecto INTA-PNBIO 3111022.

Al Posgrado de la Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales de la Universidad Nacional de la Plata.

A la Universidad Nacional de Salta, mi sabiduría viene de esta tierra.

ÍNDICE

PUBLICACIONES DERIVADAS DE LA TESIS	4
RESUMEN	5
ABSTRACT	8
INTRODUCCIÓN GENERAL	11
Biología de las semillas de árboles	13
Estrategias de conservación <i>ex situ</i>	15
Recolección de germoplasma	17
Los bosques nativos de Argentina	19
Referencias	31
CAPÍTULO I: RECOLECCIÓN Y CARACTERIZACIÓN DE GERMOPLASMA DE ÁRBOLES NATIVOS DE LA PROVINCIA DE SALTA	44
Introducción	45
Materiales y métodos	47
Resultados	66
Discusión	87
Referencias	94
CAPÍTULO II: EFECTO DE LA LUZ Y LA TEMPERATURA SOBRE LA GERMINACIÓN DE SEMILLAS DE ESPECIES DE ÁRBOLES NATIVOS DE LA PROVINCIA DE SALTA	101
Introducción	102
Materiales y métodos	106
Resultados	109
Discusión	124

Referencias	131	
CAPÍTULO III: GERMINACIÓN DE SEMILLAS DE ESPECIES DE		
ÁRBOLES NATIVOS DE LA PROVINCIA DE SALTA: EFECTO DEL		
ESTRÉS HÍDRICO	138	
Introducción	139	
Materiales y métodos	142	
Resultados	146	
Discusión	157	
Referencias	160	
CAPÍTULO IV: CONSERVACIÓN <i>EX SITU</i> DE SEMILLAS DE CUATRO		
ESPECIES DE ÁRBOLES NATIVOS DE LA PROVINCIA DE SALTA:		
COMPORTAMIENTO DURANTE EL ALMACENAMIENTO Y		
LONGEVIDAD POTENCIAL	164	
Introducción	165	
Materiales y métodos	167	
Resultados	171	
Discusión	180	
Referencias	183	
DISCUSIÓN GENERAL		187
Consideraciones finales	191	
Referencias	192	

PUBLICACIONES DERIVADAS DE LA TESIS

- Pastrana-Ignes V. 2020. Los modelos de distribución geográfica y su uso en la colecta y evaluación de germoplasma de especies nativas: una evaluación con *Prosopis alba* var. *alba*. Lhawet (En Prensa).
- Pastrana-Ignes V, Álvarez A, Rivero MV, Malagrina G, Gorostiague P, Bertuzzi T, Ortega-Baes P y Galíndez G. 2019. Efecto del estrés hídrico sobre la germinación de semillas de árboles nativos del noroeste de Argentina. Resumen. XXXVII Jornadas Argentinas de Botánica, Tucumán. Bol. Soc. Argent. Bot. (Supl.) 54: 204.
- Pastrana-Ignes V, Galíndez G, Álvarez A, Malagrina G, Ledesma T y Ortega-Baes P. 2017. Efecto de la luz y la temperatura sobre la germinación de semillas de árboles nativos del noroeste de Argentina. Resumen. XXXVI Jornadas Argentinas de Botánica, Mendoza. Bol. Soc. Argent. Bot. (Supl.) 52: 207-208.
- Pastrana-Ignes V, Galíndez G y Ortega-Baes P. 2015. Respuesta germinativa a la luz de leguminosas nativas del Norte de Argentina. Resumen. XXXV Jornadas Argentinas de Botánica, Salta. Bol. Soc. Argent. Bot. (Supl.) 50: 185.
- Pastrana-Ignes V, Alemán M, Lindow-López L, Galíndez G y Ortega-Baes P. 2013. Dormancia física en leguminosas nativas de la Provincia de Salta. Resumen. XXXIV Jornadas Argentinas de Botánica, La Plata. Bol. Soc. Argent. Bot. (Supl.) 48: 192.

RESUMEN

La importancia de los bosques a nivel mundial, así como su pérdida, degradación y su estado de amenaza, producto de las actividades humanas, hacen necesario desarrollar estrategias de conservación que permitan preservar la biodiversidad existente en ellos. Para diseñar estas estrategias, es fundamental ampliar el conocimiento sobre la distribución geográfica de las especies de árboles, la biología de sus semillas y su conservación. Por ello, el propósito principal de esta tesis doctoral fue estudiar los requerimientos de germinación y el comportamiento de las semillas en condiciones de almacenamiento, de 12 especies de árboles nativos de importancia forestal de la Provincia de Salta. La recolección de germoplasma se planificó con base en los modelos de distribución de especies, adicionalmente, el germoplasma recolectado se evaluó teniendo en cuenta el peso de la semilla y la capacidad germinativa. Los efectos de la luz, la temperatura y el estrés hídrico fueron evaluados para analizar la respuesta germinativa de las semillas a los principales factores que las condicionan, desarrollando modelos de tiempo térmico e hídrico. El comportamiento durante el almacenamiento y la longevidad de las semillas se determinaron siguiendo los protocolos establecidos para este tipo de estudios. De acuerdo a los resultados, fue posible planificar la recolección de germoplasma de las 12 especies de árboles nativos estudiadas, dentro de la Provincia de Salta, mediante el uso de modelos de distribución de especies y algoritmos de optimización. Si bien se recolectó germoplasma en al menos una población por especie, no se pudo cumplir con la meta de representación establecida inicialmente (tres poblaciones por especie) debido a la baja disponibilidad de semillas en algunas poblaciones. Cuando se evaluó el germoplasma, se registraron variaciones inter-poblacionales en el peso de la semilla de *Aspidosperma quebracho-blanco*, *Handroanthus impetiginosus*, *Libidibia paraguariensis*, *Pterogyne nitens* y *Schinopsis*

lorentzii. En cuanto a la capacidad germinativa, en la mayoría de las especies y poblaciones se registró un alto porcentaje de germinación, por lo que las semillas poseen buena calidad y no presentan dormición fisiológica. En respuesta al efecto de la luz, las semillas de las diez especies estudiadas, germinaron tanto en luz como en oscuridad, clasificándose como especies indiferentes. En este sentido, la luz no sería un factor limitante, por lo que las especies tendrían la capacidad de germinar tanto en espacios abiertos como en microambientes sombreados. En todas las especies la temperatura afectó la germinación, particularmente a temperaturas extremas en el régimen constante. Sin embargo, la mayoría de las especies no tuvieron requerimientos especiales para germinar, ya que lo hicieron en un amplio rango de temperaturas constantes y alternas, aunque estas últimas representaron las mejores condiciones, lo que es ventajoso en el contexto de la dinámica de los bosques. A temperaturas constantes, T_b varió entre 5.6°C y 17.2°C, T_o entre 25 y 35°C y T_m entre 35.2 y 47°C. Un resultado inesperado fue registrar múltiples T_o en *Prosopis alba* var. *alba*, siendo el segundo caso que evidencia la existencia de especies en una misma familia (Fabaceae) que presentan ambos tipos de comportamiento. Los $\Theta_{T(50)}$ variaron entre 15.3 y 166.7°Cd y tuvieron una relación inversa con T_b . A temperaturas alternas, las T_b fueron más bajas que a temperaturas constantes. Considerando que las T_o son similares en ambos regímenes de temperatura (a excepción de *H. impetiginosus* y *P. alba* var. *alba*), las temperaturas alternas incrementaron el rango sub-óptimo en todas las especies, reflejando el efecto de la alternancia sobre la germinación de las semillas. Al igual que a temperaturas constantes, en *A. quebracho-blanco*, *H. impetiginosus* y *P. alba* var. *alba*) se registraron múltiples T_o a temperaturas alternas, lo que sugiere que la posibilidad de que las especies tengan más de una T_o , es más frecuente de lo que se ha reportado. La germinación de las semillas fue afectada por el estrés hídrico en las diez especies

estudiadas, registrándose los efectos más negativos sobre la germinación a condiciones más restrictivas. Las respuestas germinativas a este factor fueron muy variables entre especies que coexisten en un mismo ambiente, por lo que no pudieron asociarse con la distribución de las especies en regiones secas o húmedas. *Aspidosperma quebracho-blanco*, *Jacaranda mimosifolia* y *L. paraguariensis* fueron las especies más sensibles al efecto del estrés hídrico sobre la germinación, mientras que *Gonopterodendron sarmientoi*, *Parapiptadenia excelsa* y *S. lorentzii* fueron las menos sensibles. El Ψ_b (50) varió entre -0.35 y -1.47 MPa, mientras que el θ_H entre 0.70 y 12.11 MPa-día. El Ψ_b (50) más alto y el θ_H más corto correspondieron a *J. mimosifolia*, lo que se asoció con una estrategia típica de especies de regiones húmedas. Por último, al evaluar el comportamiento de las semillas durante el almacenamiento, se pudo establecer que las semillas de *H. impetiginosus*, *J. mimosifolia*, *P. alba* var. *alba* y *S. lorentzii* son ortodoxas, aunque *H. impetiginosus* y *J. mimosifolia* fueron sensibles a las condiciones de alto contenido de humedad y temperatura elevada durante el almacenamiento. En comparación con otras especies de longevidad conocida, *H. impetiginosus*, *J. mimosifolia* y *S. lorentzii* tendrían semillas de vida intermedia y *P. alba* var. *alba* semillas de vida muy larga. Dada la alta diversidad de especies con valor de uso, que se distribuye en los bosques nativos del noroeste de Argentina y la creciente amenaza que los mismos enfrentan, la información generada en este trabajo será de gran utilidad para ampliar el conocimiento en este grupo de especies y establecer programas de manejo, restauración y conservación.

ABSTRACT

The importance of forests at global level, as well as their lost, degradation and threaten state due to human activities, make it necessary to develop conservation strategies to preserve their biodiversity . It is essential to broaden the knowledge about the geographical distribution of the tree species, the seed biology and their conservation. So, the main objective of this PhD thesis was to study germination requirements and storage behavior of the seeds of 12 native tree species, of forest importance in Salta Province. Germplasm collecting was planned based on species distribution models, additionally; the collected germplasm was evaluated from seed weight and germination capacity. Light effects, temperature and water stress were evaluated to analyze the main factors conditioning seed germination response. Thermal time and hydro time models were consequently developed. Seed longevity and storage behavior were determined by the procedures established. The germplasm collecting of 12 native tree species, in Salta Province, were studied by the distribution models and optimizing algorithm. Though germplasm, of at least one species per site, was collected, it was not possible to reach the initially established representation goal (three populations per species) due to the low seed availability in some populations. Inter-population varieties concerning seed weight of *Aspidosperma quebracho-blanco*, *Handroanthus impetiginosus*, *Libidibia paraguariensis*, *Pterogyne nitens* and *Schinopsis lorentzii*, were found when the germplasm was analyzed. As far as germination capacity is concerned, most of the species and populations showed a high germination percentage. Therefore, their seeds are high quality and do not present physiological dormancy. Light would not be a limiting factor since ten of the studied species geminated both in light and darkness; so they could germinate in gaps or shade micro-environments. Temperature affected the germination of all the species, particularly at constant extreme regimes. However, most

of the species did not require a specific temperature, since they germinated within a wide range of constant and alternate temperatures, though the latter represented the best conditions, which is advantageous in the context of forest dynamics. At constant temperatures T_b varied between 5.6°C - 17.2°C, T_o between 25 - 35°C and T_m between 35.2 - 47°C. *Prosopis alba* var. *alba*, presented multiple T_o , an unexpected result; this is the second case that evidences the existence of species in the same family (Fabaceae) that present both types of behavior. $\Theta_{T(50)}$ varied between 15.3 - 166.7°Cd and had a negative relationship with T_b . At alternate temperatures T_b were lower than at constant temperatures. As T_o were similar in both temperature regimes (except for *H. impetiginosus* y *P. alba* var. *alba*) alternate temperatures increased in all the species sub-optimal range, which evidences the effect of alternate temperatures on seed germination. Similarly as for constant temperatures, *A. quebracho-blanco*, *H. impetiginosus* and *P. alba* var. *alba*, presented multiple T_o , at alternate temperatures, so the possibility of species having more than one T_o is more frequent than what previous studies have reported. Seed germination was affected by water stress; the most negative effect was recorded under the most restrictive conditions, in ten of the studied species. Germination responses to this factor varied among co-existing species, thus their behavior could not be associated to the species distribution in dry or wet regions. *Aspidosperma quebracho-blanco*, *Jacaranda mimosifolia* and *L. paraguariensis* were the most sensitive to water stress on germination, while *Gonopterodendron sarmientoi*, *Parapiptadenia excelsa* and *S. lorentzii* were the least sensitive. $\Psi_{b(50)}$ varied between -0.35 and -1.47 MPa, whereas θH varied between 0.70 and 12.11 MPa-day. The highest $\Psi_{b(50)}$ and the shortest θH corresponded to *J. mimosifolia*, which was associated to a typical strategy of wet region species. Finally, when seed storage behavior was evaluated, it could be established that *H. impetiginosus*, *J. mimosifolia*, *P. alba* var. *alba*

and *S. lorentzii* seeds are orthodox, though *H. impetiginosus* and *J. mimosifolia* were sensitive to high moisture and temperature contents during storage. *Handroanthus impetiginosus*, *J. mimosifolia* and *S. lorentzii* would have intermediate-term life seeds and *P. alba* var. *alba* would have long-term life seeds when compared to other species whose longevity is known due to the high diversity of species with use value distributed in the native forest of the North West of Argentina and the increasing threat they face, the data provided by this work, will be very useful to broaden the knowledge of this group of species and to establish management, restoration and conservation programs.

INTRODUCCIÓN GENERAL

Los bosques constituyen los ecosistemas naturales más valiosos del planeta ya que albergan a más de tres cuartas partes de la biodiversidad terrestre mundial (Gardner et al. 2009, FAO 2018). Además, brindan importantes beneficios a nuestra sociedad a través de servicios ecosistémicos como el suministro de madera, alimento y combustible, regulación del clima, purificación del aire y el agua, formación de suelos, protección de la erosión, así como servicios recreativos y estéticos (ME Assessment 2005, Sodhi y Ehrlich 2010, FAO 2018). Es por ello, que la Organización de las Naciones Unidas considera que tienen un papel fundamental para alcanzar los objetivos de la Agenda 2030 para el Desarrollo Sostenible (ONU 2015).

A pesar de su importancia, la última Evaluación de los Recursos Forestales Mundiales indicó que la superficie mundial de los bosques disminuyó 129 millones de hectáreas entre 1990 y 2015 (FAO 2016). Esta pérdida de las masas boscosas se registró principalmente en los países en desarrollo, pertenecientes a las regiones de África Subsahariana, Asia Sudoriental y América Latina (FAO 2018). Particularmente, en los países tropicales se ha documentado una relación inversa entre la pérdida neta de bosques (7 millones de hectáreas anuales en el período 2000-2010) y un aumento neto de los terrenos agrícolas en respuesta a la creciente demanda de alimentos (6 millones de hectáreas al año en países de ingresos bajos, FAO 2016, 2018). En este sentido, la Organización para la Alimentación y la Agricultura ha señalado que la agricultura comercial a gran escala es la responsable del 40% de la pérdida total de masa boscosa en los trópicos y los subtrópicos, siendo del 70% en América Latina (FAO 2016).

La reducción de las masas boscosas ha provocado la pérdida de biodiversidad en todos los niveles (genético, taxonómico y ecosistémico), degradación de la tierra, fragmentación de hábitats, disminución del agua limpia y liberación de carbono a la

atmósfera, poniendo bajo amenaza el propio bienestar humano (Newton et al. 2009, Giam et al. 2010, Sodhi y Ehrlich 2010, FAO 2018). Con relación a la pérdida de la diversidad, alrededor de 10.000 especies de árboles han sido incluidas en la Lista Roja de Especies Amenazadas de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza por su riesgo de extinción (IUCN 2016, Rivers 2017).

Frente a este panorama, se hace necesario establecer estrategias de conservación, tanto *in situ* como *ex situ*, que permitan preservar la biodiversidad a largo plazo. Por un lado, las estrategias de conservación *in situ* son el conjunto de acciones que se realiza en los hábitats donde las especies se distribuyen, mientras que las estrategias de conservación *ex situ* incluyen a aquellas que se desarrollan fuera de los hábitats naturales (Primack 2008, Sodhi y Ehrlich, 2010, Pritchard et al. 2012, 2014).

Recientemente, Pritchard et al. (2014) han propuesto un conjunto de estrategias de conservación, tanto *in situ* como *ex situ*, que son necesarias para proteger una especie arbórea. Estas incluyen: 1) usar colecciones vivas en Jardines Botánicos, recomendadas para conservar especies amenazadas, 2) desarrollar tecnologías para incrementar el conocimiento sobre la longevidad potencial de las semillas, 3) diagnosticar el comportamiento durante el almacenamiento de las semillas, 4) emplear herramientas biotecnológicas para mejorar la preservación en especies que no toleran la desecación y 5) promover la integración de estrategias de conservación *in situ* y *ex situ*, especialmente en especies con baja producción de semillas. Sin embargo, existen limitaciones para llevar a cabo estas estrategias de conservación como la baja variabilidad genética en las colecciones vivas, la escasa información sobre la biología de la semilla, la germinación, el comportamiento durante el almacenamiento, la longevidad potencial (existente sólo para especies de interés comercial a nivel mundial)

y la necesidad de elaborar mapas de distribución geográfica de las especies para apoyar la integración de estrategias *in situ* y *ex situ* (Pritchard et al. 2014).

Biología de las semillas de árboles

La regeneración natural en los bosques es un proceso fundamental que permite la persistencia a largo plazo de las especies, siendo la germinación de las semillas un proceso crítico que es dependiente tanto de las características intrínsecas de las semillas (dormición) como de la expresión de ciertos factores ambientales (Baskin y Baskin 2014). Estos últimos, afectarán el desarrollo de la semilla en la planta madre y la emergencia de la plántula cuando la misma se encuentre disponible en el suelo (Meineri et al. 2013, Baskin y Baskin 2014).

La gran variabilidad de hábitats existentes en los bosques es el resultado de la acción conjunta de variables climáticas, topográficas, edáficas, entre otras. En respuesta a estos factores ambientales, las especies arbóreas se pueden diferenciar en especies pioneras y no pioneras (clímax, Baskin y Baskin 2014). El criterio más importante para diferenciar estos grupos está relacionado con los requerimientos de germinación de las semillas. Así, las semillas de especies no pioneras pueden germinar bajo luz tenue, mientras que las especies pioneras requieren luz directa para germinar, como ocurre cuando se produce la apertura de claros en el dosel (Baskin y Baskin 2014). Se ha documentado que la presencia de ciertas condiciones ambientales, como la luz y las temperaturas alternas estarían asociadas a la apertura de claros, permitiéndole a la semilla detectar brechas en el dosel así como la profundidad a la que se encuentran enterradas, estrategia que beneficiaría el establecimiento de las especies (Baskin y Baskin 2014).

Según cómo responden las semillas a los regímenes de luz, las especies se clasifican en fotoblásticas positivas, cuando necesitan la presencia de luz para germinar, fotoblásticas negativas, cuando germinan en ausencia de luz e indiferentes, cuando germinan tanto en luz como en oscuridad (Fenner y Thompson 2005). Se ha registrado para muchas especies que estas respuestas estarían asociadas a la familia a la que pertenecen o a atributos de las plantas como la forma de vida o el tamaño de las semillas (Milberg et al. 2000, Fenner y Thompson 2005, Galíndez et al. 2009, Ortega- Baes et al. 2010, Baskin y Baskin 2014).

Por otro lado, la temperatura determina la capacidad y velocidad con que germinan las semillas (Walck et al. 2011, Bewley et al. 2013). En ausencia de dormición, la germinación puede ocurrir en un amplio rango de temperaturas tanto constantes como alternas, registrándose variación en las respuestas germinativas a este factor entre poblaciones de la misma especie y entre especies que habitan un mismo tipo de hábitat (Baskin y Baskin 2014, Seal et al. 2017). La incorporación de rangos de temperatura alterna, en los ensayos de germinación, permite establecer si las especies son sensibles al efecto de la alternancia, y si estas potenciales diferencias pueden afectar las temperaturas cardinales (temperatura base, óptima y máxima; Ortega-Baes et al. 2011, Fernández-Pascual et al. 2015, Galíndez et al. 2016). Con relación a la respuesta germinativa al estrés hídrico, se ha registrado una gran variabilidad entre especies, formas de vida y ambientes estudiados (Fenner y Thompson 2005, Baskin y Baskin 2014). La mayoría de los autores coinciden en que existe una correlación inversa entre la germinación y el potencial hídrico tanto para especies de zonas áridas como semiáridas (Windauer et al. 2011, Guillemin et al. 2013, Dürr et al. 2015, Hardegree et al. 2015, Chamorro et al. 2016, 2017, Castillo-Lorenzo et al. 2019). Las respuestas germinativas de las semillas a estos factores pueden evaluarse a partir de modelos de

tiempo hídrico y térmico. Estos modelos permiten estimar como la temperatura y la disponibilidad de agua condicionan la germinación, a partir de conocer las temperaturas cardinales (temperatura base, óptima y máxima), el tiempo térmico, el potencial base y el tiempo hídrico, ayudando a comprender cómo los factores ambientales pueden afectar el estadio más crítico del ciclo de vida de las plantas (Batlla y Benez-Arnold 2003).

Estrategias de conservación *ex situ*

El almacenamiento de la diversidad genética en forma de semillas en los Bancos de Germoplasma, es la forma de conservación *ex situ* mejor investigada y más ampliamente usada. La misma permite conservar por largo tiempo, y en un espacio relativamente reducido, muestras representativas de la diversidad genética de una gran cantidad de especies de plantas (Gold et al. 2004). En la actualidad, existen más de 1750 Bancos de Semillas en el mundo, la mayoría de los cuales conservan una gran diversidad de cultivos en más de 7.4 millones de entradas. Otros bancos, en menor proporción, conservan germoplasma de otras especies de importancia económica que incluyen a las especies hortícolas, frutales y forestales (Hay y Probert 2013). En Argentina, el INTA conserva en su Red de Bancos y Colecciones de Germoplasma más del 90% de las 70000 entradas de germoplasma disponibles en el país (Clausen et al. 2008), pero similar a la tendencia mundial, conserva principalmente especies cultivadas de interés para la agricultura y la alimentación. Existen pocos Bancos de Germoplasma que conservan especies forestales en este país, como el Banco Nacional de Germoplasma de *Prosopis* de la Universidad Nacional de Córdoba, el Banco de Especies Forestales Nativas de la Provincia de Buenos Aires de la Universidad Nacional de la Plata, el Banco de Germoplasma Vegetal de la Biofábrica de Misiones y el Banco

de Germoplasma Forestal del Ministerio de la Producción y Ambiente de Formosa (Mincyt 2013).

Para poder conservar una especie en Bancos de Semillas es necesario conocer el tiempo que las semillas sobreviven almacenadas bajo determinadas condiciones. La longevidad de las semillas es una característica propia de cada especie que se adquiere durante el desarrollo y depende, entre otros factores, de los atributos genéticos, la sanidad de la planta madre, el momento de recolección, el secado y las condiciones a las que han sido sometidas durante su desarrollo y almacenamiento (principalmente de la humedad relativa y de la temperatura, Hong y Ellis 1996). Es por ello que puede variar entre especies, entre poblaciones de la misma especie y entre semillas de la misma población (Hong y Ellis 1996, Hay y Smith 2003, Pritchard et al. 2014, Galíndez et al. 2019). Incluso se ha documentado que semillas provenientes de zonas tropicales serían más sensibles a la desecación por el contenido de humedad inicial de sus semillas que especies provenientes de otras regiones (Hong y Ellis 1996). Según sea su tolerancia a la desecación, las semillas se clasifican en: ortodoxas, recalcitrantes e intermedias (Ellis et al. 1990). Las semillas ortodoxas que toleran la desecación a niveles de contenidos de humedad muy bajos (ej. 3-7 %) y el almacenamiento a temperaturas por debajo de los 0°C pueden sobrevivir por un largo período de tiempo almacenadas bajo esas condiciones (Pritchard et al. 2014). Este grupo es el que puede conservarse en su totalidad en Bancos de Germoplasma ya que representa una medida segura de respaldo de la diversidad genética contra la pérdida de poblaciones *in situ* (Gold et al. 2004). Por otro lado, las semillas de otras especies, toleran parcialmente (intermedias) o no toleran la desecación (recalcitrantes), lo que lleva a que su conservación *ex situ* se realice por otros métodos (por ejemplo, conservación *in vitro* y/o criopreservación, IICA 2010, Pritchard et al. 2014).

Recolección de germoplasma

Uno de los objetivos más importantes de los Bancos de Germoplasma es que las colecciones incluyan la mayor variabilidad genética de una especie, para lo cual se deberán incluir la mayor cantidad de poblaciones a lo largo de su rango de distribución geográfica. Para lograr este propósito, es fundamental contar con metodologías claras vinculadas a la recolección de germoplasma. En este sentido, el desarrollo de mapas de distribución de las especies, asociada a la heterogeneidad ambiental es una herramienta útil para planificar la recolección de germoplasma, asegurando la representación de la variabilidad genética en las colecciones (Byers 2005, Parra-Quijano et al. 2011, 2012). En la actualidad, la colección núcleo de una especie (conjunto de entradas que contienen toda la variabilidad genética de la colección) se establece a partir de información sobre diversidad fenotípica y molecular, obtenida de la colección de germoplasma ya conservada. Sin embargo, esta información no está disponible para la mayoría de las especies, por lo que las colecciones núcleo podrían realizarse a partir del conocimiento de la extensión geográfica de la distribución y de la heterogeneidad ambiental asociada a la misma. Esto posibilitará, ante la falta de información sobre diversidad genética, mejorar la representatividad en las colecciones de los Bancos de Germoplasma (Parra-Quijano et al. 2011, 2012).

Para la gran mayoría de las especies, la información sobre su distribución geográfica es limitada y generalmente sólo circunscripta a registros de herbarios o de colecciones de museos. Estos registros pueden estar sesgados a ciertas especies, regiones de estudio y en general a sitios que tienen mayor accesibilidad (Soberón 2007). En este sentido, grandes progresos se han realizado para poder generar mapas de distribución geográfica de las especies que intentan subsanar el sesgo del uso de registros de colecciones o del uso de mapas confeccionados por especialistas. Entre

ellos, los Modelos de Distribución de Especies (MDE) representan avances significativos, a lo que debe sumarse el uso de equipos de cómputo y herramientas tecnológicas como los Sistemas de Información Geográfica (SIG). Los MDE construyen un mapa de hábitat disponible dónde la especie puede distribuirse, representando mapas potenciales por cuánto por causas históricas o ecológicas, las especies no necesariamente viven en toda la expresión del resultado del modelo. A pesar de estas limitaciones, estas herramientas han sido empleadas con éxito en estudios biogeográficos y ecológicos como así también para identificar poblaciones que no son conocidas en la actualidad o que ya se han extinguido (por ejemplo, por cambio en el uso del suelo), información que puede ser utilizada con fines taxonómicos, ecológicos y para establecer estrategias de conservación, tanto *in situ* como *ex situ* (Guisan y Thuiller 2005, Elith et al. 2006, Hernandez et al. 2006, Phillips et al. 2006, Elith y Graham 2009, Elith y Leathwick 2009, Soberón y Nakamura 2009, Aguirre-Gutiérrez et al. 2013, Merow et al. 2013). Dentro de los MDE, los que sólo usan datos de presencia son ventajosos porque en general no se tienen registros dónde la especie no se distribuye, siendo una herramienta muy útil para especies con muy pocos registros conocidos o con registros que son el resultado de estudios no sistematizados como lo son los que provienen de herbarios o de colecciones de museos (Hirzel et al. 2002, Elith et al. 2006, Wisz et al. 2008). El modelo Maxent (Phillips et al. 2006) ha mostrado ser uno de los más robustos de los que están disponibles en la actualidad, sobre todo cuando se utilizan pocos puntos de registros reales de presencia o cuando las especies son raras geográficamente, prediciendo de mejor manera el hábitat disponible para dichas especies (Elith et al. 2006, Hernández et al. 2006, Aguirre-Gutiérrez et al. 2013).

Los bosques nativos de Argentina

En Argentina, los bosques nativos ocupan una superficie aproximada de 53.6 millones de hectáreas, distribuidos mayormente en las Provincias Fitogeográficas Chaqueña, de las Yungas, de la Selva Paranaense, del Monte, del Espinal y Subantártica, pero como ocurre globalmente, en las últimas décadas se ha registrado una creciente pérdida, degradación y fragmentación de la superficie boscosa en este país (SAyDS 2018, Oyarzabal et al. 2018). En este sentido, se estima que la deforestación con fines comerciales, favorecida por variables socioeconómicas, políticas, tecnológicas y climáticas, alcanzó las 301 mil hectáreas anuales, principalmente en el bosque Chaqueño (70% del total en el Chaco Semiárido), de las Yungas y de la Selva Paranaense (FAO 2015). Esta situación, impulsó en 2009 la sanción de la Ley Nacional N° 26.331 de Presupuestos Mínimos de Protección Ambiental de los Bosques Nativos, que establece las acciones básicas para la protección ambiental y manejo sostenible de los bosques nativos, a partir de la cual cada provincia debe planificar el uso de su superficie boscosa (Seghezzo et al. 2011, FAO 2014). Sin embargo, la ley no permitió resolver el conflicto de los bosques nativos en Argentina, sino que reveló la existencia de conflictos legales, políticos y sociales que iban más allá de la gestión de los bosques y estaban asociados a problemas de tenencia de la tierra y de intereses económicos de ciertos grupos de poder. En este contexto, las discordancias entre distintos sectores de la sociedad por la tenencia de la tierra y los derechos de propiedad, llevaron a que a un año y medio después de sancionarse la ley, se registraran 10000 hectáreas desmontadas ilegalmente y numerosas autorizaciones de desmontes incompatibles con la ley (Seghezzo et al. 2011). Particularmente en la Provincia de Salta, el desmonte alcanzó, hasta el año 2015, los 2.2 millones de hectáreas (Leake et al. 2016), lo que ha provocado, entre otros efectos, la pérdida de biodiversidad en una de las provincias más

diversas del país, la que forma parte del extremo sur de unos de los *hotspots* más importante a escala global, como son los Andes Tropicales (Myers 2000). Mucha de la biodiversidad presente en los bosques nativos de esta provincia (Fig. 1), que en algunos casos ha sido afectada por sobreexplotación, tiene valor de uso como fuente de alimento, forraje, madera, leña, ornamento o como plantas aromáticas y medicinales.

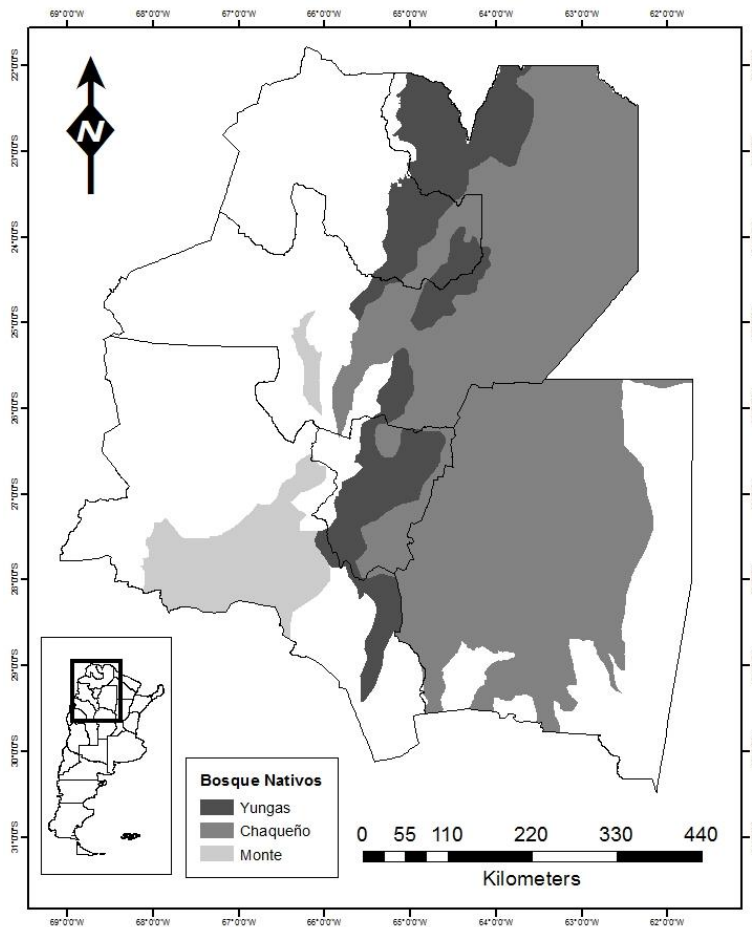


Figura 1. Bosques Nativos de Argentina, presentes en la Provincia de Salta según Oyarzabal et al. (2018).

Las especies de importancia forestal, que se distribuyen en Las Yungas, con mayor demanda en el mercado son *Amburana cearensis*, *Anadenanthera colubrina*, *Cedrela* spp., *Myracrodruon urundeuva*, *Calycophyllum multiflorum*, *Handroanthus impetiginosus*, *Myroxylon peruiferum*, *Phyllostylon rhamnoides*, *Cordia* spp., *Pterogyne*

nitens, entre otras. Por otro lado, en el bosque Chaqueño, la madera de mayor valor por sus características organolépticas se obtiene de *Aspidosperma quebracho-blanco*, *Gonopterodendron sarmientoi*, *Prosopis alba* y *Schinopsis lorentzii* (Minetti 2005). Estas especies son aprovechadas para leña, producción de rollizos, construcción de viviendas, paneles de madera, muebles y un conjunto numeroso de sub-productos que se explotan. Particularmente, las especies de los géneros *Cedrela*, *Schinopsis*, *Myroxylon*, *Gonopterodendron* y *Phyllostylon* son sobreexplotadas ya que poseen madera de buena calidad utilizada para la fabricación de muebles finos, instrumentos y artesanías. La sobreexplotación de las poblaciones de estas especies y los desmontes para habilitar tierras agrícolas, han llevado a que muchas de estas especies se hayan extinguido localmente o se encuentren en peligro de extinción, como es el caso de *Amburana cearensis*, *Cedrela angustifolia* y *Gonopterodendron sarmientoi*, o en estado de vulnerabilidad como *Jacaranda mimosifolia* y *Libidibia paraguariensis* (Prado 1998, Americas Regional Workshop 1998, 2018, Llamozas 1998, Barstow 2018, IUCN 2020). En este sentido, se ha indicado que, de no mediar cambios importantes en su conservación y regeneración, el abastecimiento de madera originada en dichos bosques disminuirá radicalmente (Bercovich 2000). Sin embargo, y a pesar de la importancia que tienen estos recursos, es difícil de instrumentar acciones de conservación debido a que la información sobre su biología es nula o escasa. Este es el caso del conocimiento sobre la biología de las semillas, información clave para establecer programas de propagación, manejo y conservación tanto *in situ* como *ex situ*.

A modo de ejemplo, en la Tabla 1, se sintetiza la información disponible sobre germinación de semillas y conservación *ex situ* de 25 especies de árboles con valor de uso que habitan los bosques nativos de la Provincia de Salta. Para obtener la información disponible sobre dormición, requerimiento de luz, requerimiento de

temperaturas, respuesta germinativa al estrés hídrico, comportamiento durante el almacenamiento y longevidad potencial de estas 25 especies de árboles, se realizó una búsqueda intensiva de artículos científicos utilizando Scopus (<http://www.scopus.com>) y Google Scholar (<http://scholar.google.com>) hasta Agosto de 2019. Para esta búsqueda, se utilizaron los nombres genéricos de cada una de las especies combinada con las palabras “germination”, “seed”, “dormancy”, “ex situ”, “storage behavior” y “seed longevity”. También se revisó, usando los nombres genéricos, Baskin y Baskin (2014).

Tabla 1. Información sobre germinación de semillas y conservación *ex situ* de 25 especies de árboles nativos de importancia forestal de la Provincia de Salta. D: dormición, RLG: requerimiento de luz para germinar, T cte (°C): temperaturas constantes, en grados centígrados, en el que se registró germinación, T alt (°C): temperaturas alternas, en grados centígrados, en el que se registró germinación, Ψ : potencial hídrico expresado en MPa, CDA: comportamiento de las semillas durante el almacenamiento y LP: longevidad potencial. ND: no dormantes, DF: dormición física, Df: dormición fisiológica, FP: fotoblásticas positivas, FN: fotoblásticas negativas, I: indiferentes, SG: sin germinación (se realizaron ensayos de germinación en este régimen pero la germinación fue nula).

Nombre científico	Nombre vulgar	Familia	D	RLG	T cte (°C)	T alt (°C)	Ψ (MPa)	CDA	LP	Referencias
<i>Amburana cearensis</i>	Roble del país	Fabaceae	DF	-	20-40	-	-1.2	Ortodoxas	-	Silva et al. (2008), Guedes et al. (2010), Galíndez et al. (2015).
<i>Anadenanthera colubrina</i> var. <i>cebil</i>	Cebil colorado	Fabaceae	ND	I	15-40	30/20	-1.2	-	-	Figliolia et al. (2009), Santos-Rego et al. (2011), Varela y Albornoz (2013), Barboza-Nogueira et al. (2014), Baskin y Baskin (2014).
<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i>	Quebracho blanco	Apocynaceae	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Calycophyllum multiflorum</i>	Palo blanco	Rubiaceae	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Cedrela angustifolia</i>	Cedro coya	Meliaceae	-	-	-	-	-	-	-	

<i>C. balansae</i>	Cedro orán	Meliaceae	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>C. fissilis</i>	Cedro misionero	Meliaceae	ND	I	25,30	30/20	-	-	-	-	Figliolia et al. (2006), Baskin y Baskin (2014).
<i>C. odorata</i>	Cedro americano	Meliaceae	ND	FP	15-35	SG	-	-	-	larga vida	Sautu et al. (2006), González-Rivas et al. (2009), Baskin y Baskin (2014).
<i>C. saltensis</i>	Cedro rosado	Meliaceae	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Cordia americana</i>	Lanza blanca	Boraginaceae	-	FP	-	-	-	-	Ortodoxas	-	Galíndez et al. (2019).
<i>C. saccellia</i>	Guayabil	Boraginaceae	-	FP	-	-	-	-	Ortodoxas	-	Galíndez et al. (2019).
<i>C. trichotoma</i>	Peteribí	Boraginaceae	-	I	-	-	-	-	Ortodoxas	-	Galíndez et al. (2019).
<i>Gonopterodendron sarmientoi</i>	Palo santo	Zygophyllaceae	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Handroanthus impetiginosus</i>	Lapacho rosado	Bignoniaceae	ND	FP	may-40	-	-0.8	-	Ortodoxas, Intermedias	-	Silva et al. (2004), Oliveira et al. (2005), Baskin y Baskin (2014), Ribeiro y Borghetti (2014), Santos et al. (2018).

<i>Jacaranda mimosifolia</i>	Jacarandá	Bignoniaceae	ND	I	15-40	-	-0.9	-	-	Speroni y de Viana (2000), Socolowski y Takaki (2004), Rossini-Oliva et al. (2006), Baskin y Baskin (2014).
<i>Juglans australis</i>	Nogal criollo	Juglandaceae	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Libidibia paraguariensis</i>	Guayacán	Fabaceae	DF	-	-	-	-	-	-	Ortega-Baes et al. (2001), Abraham de Noir et al. (2004), Baskin y Baskin (2014).
<i>Myracrodruon urundeuva</i>	Urundel	Anacardiaceae	ND, Df	FN	oct-40	25/20, 30/20, 35/20	-0.8, -0.9	-	Ortodoxas	Medeiros et al. (2000), Silva et al. (2002), Dorneles et al. (2005), Pacheco et al. (2006), Guedes et al. (2011), Virgens et al. (2012), Baskin y Baskin (2014), Oliveira et al. (2019).
<i>Myroxylon peruiferum</i>	Quina colorada	Fabaceae	ND	I	25,30	30/20	-	-	Intermedias	de Souza y Válio (2001), Figliolia et al. (2006), (2009), Baskin y Baskin

										(2014), Galíndez et al. (2015).
<i>Parapiptadenia excelsa</i>	Horco cebil	Fabaceae	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Phyllostylon rhamnoides</i>	Palo amarillo	Ulmaceae	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Prosopis alba</i>	Algarrobo blanco	Fabaceae	DF	I	-	10/5, 15/5, 20/10, 25/15, 35/20	-	-	-	Funes et al. (2009), Baskin y Baskin (2014), Venier et al. (2015).
<i>Pterogyne nitens</i>	Tipa colorada	Fabaceae	DF	-	-	-	-1.2	Ortodoxas		Nassif y Pérez (1997), Pece et al. (2010a), Pellizaro et al. (2011), Morandini et al. (2013), Baskin y Baskin (2014).
<i>Schinopsis lorentzii</i>	Quebracho colorado	Anacardiaceae	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Tipuana tipu</i>	Tipa blanca	Fabaceae	ND, DF	-	-	-	-	-	-	Speroni y de Viana (2000), Rossini-Oliva et al. (2006), Pece et al. (2010b).

Como puede observarse, para el 40% de las especies no existe información sobre la germinación y la conservación *ex situ*. La presencia y el tipo de dormición no ha sido registrada en el 52% de las especies, indicándose que *Anadenanthera colubrina* var. *cebil*, *Handroanthus impetiginosus*, *Jacaranda mimosifolia* y *Myroxylon peruiferum* no presentan ningún tipo de dormición en sus semillas (Speroni y de Viana 2000, Silva et al. 2004, Rossini-Oliva et al. 2006, Baskin y Baskin 2014, Varela y Albornoz 2013, Galíndez et al. 2015). Por otra parte, *Amburana cearensis*, *Libidibia paraguariensis*, *Prosopis alba* var. *alba* y *Pterogyne nitens* se caracterizan por presentar dormición física (Ortega-Baes et al. 2001, Abraham de Noir et al. 2004, Funes et al. 2009, Pece et al. 2010a, Baskin y Baskin 2014, Galíndez et al. 2015). Algunas especies presentan dormición fisiológica como es el caso de *Cedrela angustifolia* y *C. odorata* (Baskin y Baskin 2014). Por último, en algunas especies como *Myracrodruon urundeuva* y *Tipuana tipu*, existen resultados contradictorios (Speroni y de Viana 2000, Dorneles et al. 2005, Rossini-Oliva et al. 2006, Pece et al. 2010b, Baskin y Baskin 2014).

Los requerimientos de luz para germinar no han sido estudiados en el 60% de las especies. En *A. colubrina* var. *cebil*, *Cedrela fissilis*, *Cordia trichotoma*, *J. mimosifolia*, *M. peruiferum* y *P. alba* var. *alba* las semillas son indiferentes a la luz (de Souza y Válio 2001, Socolowski y Takaki 2004, Figliolia et al. 2006, 2009, Funes et al. 2009, Baskin y Baskin 2014, Venier et al. 2015, Galíndez et al. 2019), mientras que en *Cedrela odorata*, *Cordia americana*, *C. saccellia* y *H. impetiginosus* las semillas son fotoblásticas positivas (Silva et al. 2004, Oliveira et al. 2005, González-Rivas et al. 2009, Galíndez et al. 2019). Por último, las semillas de *M. urundeuva* son fotoblásticas negativas (Silva et al. 2002).

En cuanto a la temperatura, no se ha documentado su efecto sobre la germinación en el 64% de las especies. En las semillas de *A. colubrina* var. *cebil* y *M. urundeuva* la

germinación ocurrió tanto en el rango constante (15-35°C) como alterno (25/20, 30/20, 35/20°C, Silva et al. 2002, Pacheco et al. 2006, Figliolia et al. 2009, Guedes et al. 2011, Barboza-Nogueira et al. 2014). Distinto de esto, las semillas de *C. odorata*, puestas a germinar en ambos regímenes, sólo lo hicieron en el rango constante (González-Rivas et al. 2009). Las semillas de *Amburana cearensis*, *H. impetiginosus* y *J. mimosifolia* sólo se evaluaron en el régimen constante germinando en un amplio rango de temperaturas (entre 15-40°C, Silva et al. 2004, 2008, Socolowski y Takaki 2004, Oliveira et al. 2005, Guedes et al. 2010), mientras que las semillas de *P. alba* germinaron a temperaturas alternas en todas las temperaturas evaluadas (10/5, 15/5, 20/10, 25/15 y 35/20°C, Funes et al. 2009, Venier et al. 2015).

Para el 76% de las especies, no se han realizado estudios sobre el efecto del estrés hídrico sobre la germinación de semillas. En el caso de las semillas de *H. impetiginosus*, *J. mimosifolia* y *M. urundeuva* no registraron germinación a partir de potenciales agua entre -0.8 a -0.9 MPa (Socolowski y Takaki 2004, Virgens et al. 2012, Santos et al. 2018, Oliveira et al. 2019), a diferencia de las semillas de *A. colubina* var. *cebil*, *A. cearensis* y *Pterogyne nitens*, las que no germinan a potenciales hídricos de -1.2 MPa (Nassif y Pérez 1997, Silva et al. 2008, Guedes et al. 2010, Santos-Rego et al. 2011).

Con respecto al comportamiento de las semillas durante el almacenamiento, no se ha establecido en el 68% de las especies. Las semillas de *A. cearensis*, *Cordia americana*, *C. saccellia*, *C. trichotoma*, *H. impetiginosus*, *M. urundeuva* y *P. nitens* toleran la desecación y el almacenamiento en frío, por lo que serían ortodoxas, mientras que las semillas *M. peruiferum* por su sensibilidad a la desecación se considerarían intermedias (Medeiros et al. 2000, Morandini et al. 2013, Ribeiro y Borghetti 2014, Galíndez et al. 2015, 2019). Por otra parte, en *Cordia americana*, *C. saccellia* y *H.*

impetiginosus se registraron diferencias inter-poblacionales en el comportamiento al almacenamiento (Ribeiro y Borghetti 2014, Galíndez et al. 2019). *Cedrela odorata* fue la única especie en la cual se evaluó la longevidad potencial de las semillas, clasificándose como semillas de larga vida (Sautu et al. 2006).

En este marco de ideas, se desarrolló un proyecto de investigación cuyo propósito general fue estudiar los requerimientos de germinación y el comportamiento en condiciones de almacenamiento en semillas de 12 especies de árboles nativos de importancia forestal de la Provincia de Salta. Los objetivos específicos fueron: 1) utilizar los modelos de distribución de especies para realizar la recolección de germoplasma de 12 especies de árboles nativos de la Provincia de Salta, 2) estudiar los efectos de la luz, la temperatura y el estrés hídrico sobre la germinación de las semillas de las especies estudiadas y 3) evaluar el comportamiento de las semillas durante el almacenamiento de cuatro especies de árboles nativos y determinar su longevidad potencial.

Los resultados de esta investigación se presentaron en cuatro capítulos. En el primero de ellos, titulado **Recolección y caracterización de germoplasma de árboles nativos de la Provincia de Salta**, se usaron los Modelos de Distribución de Especies para identificar poblaciones, a lo largo del rango geográfico de las especies estudiadas, en las que sea posible recolectar germoplasma. Adicionalmente, se caracterizó el germoplasma recolectado con base en variables morfo-fisiológicas. Bajo el título **Efecto de la luz y la temperatura sobre la germinación de semillas de especies de árboles nativos de la Provincia de Salta**, en el segundo capítulo se planteó la idea de que, dado que las condiciones de luz y temperatura varían espacial y temporalmente en los ecosistemas boscosos como resultado de la dinámica propia de los mismos, los nichos de regeneración podrían variar entre las especies de árboles estudiadas. En este sentido,

se esperaba una respuesta germinativa a estos factores diferente entre especies. Por otro lado, teniendo en cuenta que independientemente de su nicho de regeneración las especies reclutan de mejor manera en espacios abiertos (microambientes con fluctuaciones en la temperatura) se esperaba que las especies germinen de mejor manera (en mayor proporción y a mayor velocidad) bajo regímenes de temperaturas alternas. Además, en este último régimen se esperaba que los parámetros térmicos (temperaturas cardinales y tiempo térmico) varíen con relación a los obtenidos a temperaturas constantes. En el capítulo 3, cuyo título es **Germinación de semillas de especies de árboles nativos de la Provincia de Salta: efecto del estrés hídrico**, se puso a prueba la idea que la respuesta germinativa a este factor está relacionada con el tipo de ambiente en el que las especies cohabitan. Así, se esperaba que las especies de ambientes más secos (región chaqueña) sean menos sensibles al estrés hídrico, mientras que las especies de ambientes más húmedas (Yungas) sean más sensibles a este factor. Con el título **Conservación *ex situ* de semillas de cuatro especies de árboles nativos de la Provincia de Salta: comportamiento durante el almacenamiento y longevidad potencial**, el cuarto capítulo pone a prueba la hipótesis de que la tolerancia a las condiciones durante el almacenamiento y la longevidad potencial de las semillas están asociadas al tipo de hábitat en el cual se distribuyen. Se espera que las semillas de especies que se distribuyen en regiones húmedas (Yungas) sean más sensibles a la desecación y menos longevas que las semillas de especies que se distribuyen en regiones más secas (Chaco). Finalmente, se presenta una discusión general donde se analizan de manera integral los principales resultados obtenidos en los capítulos anteriores, discutiendo las implicancias de las herramientas de modelado, los requerimientos de germinación y el comportamiento de las semillas durante el almacenamiento para la conservación y el manejo de bosques nativos.

Referencias

- Abraham de Noir F, Maguna MG y Abdala R. 2004. How to improve germination in *Caesalpinia paraguariensis* Burk. Seed Sci. Technol. 32: 235-238.
- Aguirre-Gutiérrez J, Carneiro LG, Polce C, van Loon EE, Raes N, Reemer M y Biesmeijer JC. 2013. Fit-for-purpose: species distribution model performance depends on evaluation criteria-Dutch hoverflies as a case study. PLoS One 8: e63708.
- Americas Regional Workshop (Conservation & Sustainable Management of Trees, Costa Rica, November 1996) 1998. *Amburana cearensis*. The IUCN Red List of Threatened Species 1998: e.T32291A9687595.
- Americas Regional Workshop (Conservation & Sustainable Management of Trees, Costa Rica, November 1996). 2018. *Libidibia paraguariensis* (amended version of 1998 assessment). The IUCN Red List of Threatened Species 2018: e.T32026A128226047.
- Barboza-Nogueira FC, Lobo-Pinheiro C, Medeiros-Filho S y da Silva-Matos DM. 2014. Seed germination and seedling development of *Anadenanthera colubrina* in response to weight and temperature conditions. J. Plant Sci. 2: 37-42.
- Barstow M. 2018. *Bulnesia sarmientoi*. The IUCN Red List of Threatened Species 2018: e.T32028A68085692.
- Baskin CC y Baskin JM. 2014. Seeds: Ecology, biogeography and evolution of dormancy and germination. Academic Press. Estados Unidos.
- Batlla D y Benech-Arnold RL. 2004. A predictive model for dormancy loss in *Polygonum aviculare* L. seeds based on changes in population hydrotime parameters. Seed Sci. Res. 14: 277-286.

- Bercovich N. 2000. Evolución y situación actual del complejo forestal en Argentina. CEPAL/CIID. Buenos Aires, Argentina.
- Bewley JD, Bradford KJ, Hilhorst HW y Nonogaki H. 2013. Seeds. Springer NY. Estados Unidos.
- Byers DL. 2005. Evolution in heterogeneous environments and the potential of maintenance of genetic variation in traits of adaptive significance. *Genetica* 123: 107-124.
- Castillo-Lorenzo E, Finch-Savage WE, Seal CE y Pritchard HW. 2019. Adaptive significance of functional germination traits in crop wild relatives of *Brassica*. *Agric. For. Meteorol.* 264: 343-350.
- Chamorro D, Parra A y Moreno JM. 2016. Reproductive output, seed anatomy and germination under water stress in the seeder *Cistus ladanifer* subjected to experimental drought. *Environ. Exp. Bot.* 12: 59-67.
- Chamorro D, Luna B, Ourcival JM, Kavgacı A, Sirca C, Mouillot F y Moreno JM. 2017. Germination sensitivity to water stress in four shrubby species across the Mediterranean Basin. *Plant Biol.* 19: 23-31.
- Clausen A, Ferrer ME y Formica MB. 2008. Situación de los Recursos Fitogenéticos en la Argentina: II Informe Nacional 1996-2006. Ediciones INTA. Argentina.
- de Souza RP y Válio IFM. 2001. Seed size, seed germination, and seedling survival of Brazilian tropical tree species differing in successional status 1. *Biotropica* 33: 447-457.
- Dorneles MC, Ranal MA y Santana DG. 2005. Germinacao de diasporos recém-colhidos de *Myracrodruon urundeuva* allemao (Anacardiaceae) ocorrente no cerrado do Brasil central. *Rev. Bras. Bot.* 28: 399-408.

- Dürr C, Dickie JB, Yang XY y Pritchard HW. 2015. Ranges of critical temperature and water potential values for the germination of species worldwide: contribution to a seed trait database. *Agric. For. Meteorol.* 200: 222-232.
- Elith J, Graham CH, Anderson RP, Dudík M, Ferrier S, Guisan A, Hijmans RJ, Huettmann F, Leathwick JR, Lehmann A, Li J, Lohmann LG, Loiselle BA, Manion G, Moritz C, Nakamura M, Nakazawa Y, Overton JMC, Peterson AT, Phillips SJ, Richardson KS, Scachetti-Pereira R, Schapire RE, Soberon J, Williams S, Wisz MS y Zimmermann NE. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29: 129-151.
- Elith J y Graham CH. 2009. Do they? How do they? Why do they differ? On finding reasons for differing performances of species distribution models. *Ecography* 32: 66-77.
- Ellis RH, Hong TD y Roberts EH. 1990. An intermediate category of seed storage behavior? I. Coffee. *J. Exp. Bot.* 41: 1167-1174.
- Elith J y Leathwick JR. 2009. Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 40: 677.
- FAO. 2014. El estado de los bosques del mundo: Potenciar los beneficios socioeconómicos de los bosques. Disponible en: <http://www.fao.org/3/a-i3710s.pdf>
- FAO. 2015. Evaluación de los recursos forestales mundiales 2015. Compendio de datos. Disponible en: <http://www.fao.org/3/a-i4808s.pdf>
- FAO. 2016. El estado de los bosques del mundo. Los bosques y la agricultura: Desafíos y oportunidades en relación con el uso de la tierra. Disponible en: <http://www.fao.org/3/a-i5588s.pdf>

- FAO. 2018. El estado de los bosques del mundo. Disponible en:
<http://www.fao.org/3/I9535ES/i9535es.pdf>
- Fenner M y Thompson K. 2005. The Ecology of Seeds. Cambridge University Press. Estados Unidos.
- Fernández-Pascual E, Seal CE y Pritchard HW. 2015. Simulating the germination response to diurnally alternating temperatures under climate change scenarios: comparative studies on *Carex diandra* seeds. *Ann. Bot.* 115: 201-209.
- Figliolia MB, Aguiar IB y Silva A. 2006. Germinação de sementes de *Lafoensia glyptocarpa* Koehne (Mirindiba rosa), *Myroxylon peruiferum* L. f. (Cabreúva vermelha) e *Cedrela fissilis* Vell. (Cedro rosa). *Rev. Inst. Flor.* 18: 49-58.
- Figliolia MB, de Aguiar IB y Silva A. 2009. Germinação de sementes de três espécies arbóreas brasileiras. *Rev. Inst. Flor.* 21: 107.
- Funes G, Diaz S y Venier P. 2009. La temperatura como principal determinante de la germinación en especies del Chaco seco de Argentina. *Ecol. Austral* 19: 129-138.
- Galíndez G, Ortega-Baes P, Daws MI, Sühring S, Scopel AL y Pritchard HW. 2009. Seed mass and germination in Asteraceae species of Argentina. *Seed Sci. Technol.* 37: 786-790.
- Galíndez G, Malagrina G, Ceccato D, Ledesma T, Lindow-López L y Ortega-Baes P. 2015. Dormición física y conservación *ex situ* de semillas de *Amburana cearensis* y *Myroxylon peruiferum* (Fabaceae). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 50: 153-161.

- Galíndez G, Seal CE, Daws MI, Lindow-López L, Ortega-Baes P y Pritchard HW. 2016. Alternating temperature combined with darkness resets base temperature for germination (T_b) in photoblastic seeds of *Lippia* and *Aloysia* (Verbenaceae). *Plant Biol.* 19: 41-45.
- Galíndez G, Ledesma T, Álvarez A, Pastrana-Ignes V, Bertuzzi T, Lindow-López L y Ortega-Baes P. 2019. Intraspecific variation in seed germination and storage behavior of *Cordia* tree species of subtropical montage forests of Argentina: Implications for *ex situ* conservation. *S. Afr. J. Bot.* 123: 393-399.
- Gardner TA, Barlow J, Chazdon R, Ewers RM, Harvey CA, Peres CA y Sodhi NS. 2009. Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world. *Ecol. Lett.* 12: 561-582.
- Giam X, Bradshaw C, Tan H y Sodhi N. 2010. Future habitat loss and the conservation of plant bioersivity. *Biol. Conserv.* 143: 1594-1602.
- Gold G, León-Lobos P y Way M. 2004. Manual de recolección de semillas de plantas silvestres para la conservación a largo plazo y restauración ecológica. Instituto de Investigaciones Agropecuarias. Centro Regional de Investigación INTIHUASI. Chile.
- González-Rivas B, Tigabu M, Castro-Marín G y Odén PC. 2009. Seed germination and seedling establishment of Neotropical dry forest species in response to temperature and light conditions. *J. For. Res.* 20: 99-104.
- Guedes RS, Alves EU, Gonçalves EP, Braga Júnior JM, Viana JS y Colares PNQ. 2010. Substratos e temperaturas para testes de germinação e vigor de sementes de *Amburana cearensis* (Allemão) AC Smith. *Rev. Árvore* 34: 57-64.

- Guedes RS, Alves EU, Goncalves EP, Colares PNQ, Medeiros MS, Viana JS. 2011. Germinacao e vigor de sementes de *Myracrodruon urundeuva* allemao em diferentes substratos e temperaturas. *Rev. Árvore* 35: 975-982.
- Guillemin JP, Gardarin A, Granger S, Reibel C, Munier-Jolain N y Colbach N. 2013. Assessing potential germination period of weeds with base temperatures and base water potentials. *Weed Res.* 53: 76-87.
- Guisan A y Thuiller W. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecol. Lett.* 8: 993-1009.
- Hardegree SP, Walters CT, Boehm AR, Olsoy PJ, Clark PE y Pierson FB. 2015. Hydrothermal germination models: comparison of two data-fitting approaches with probit optimization. *Crop Sci.* 55: 2276-2290.
- Hay FR y Probert RJ. 2013. Advances in seed conservation of wild plant species: a review of recent research. *Conserv. Physiol.* 1: 1.
- Hay FR y Smith RD. 2003. Seed Maturity: when to collect seeds from wildplants. En: Smith RD, Dickie JD, Linington SH, Pritchard HW y Probert RJ (eds). *Seed conservation: turning science into practice*. Kew Royal Botanic Gardens. Reino Unido.
- Hernández PA, Graham CH, Master LL y Albert DL. 2006. The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods. *Ecography* 29: 773-785.
- Hirzel AH, Hausser J, Chessel D y Perrin N. 2002. Ecological-niche factor analysis: how to compute habitat-suitability maps without absence data? *Ecology* 83: 2027-2036.
- Hong TD y Ellis RH. 1996. A protocol to determine seed storage behavior. *Tech Bull* 1. Biodiversity International. Italia.

- IICA. 2010. Estrategia en recursos fitogenéticos para los países del Cono Sur. Programa Cooperativo para el Desarrollo Tecnológico Agropecuario del Cono Sur. PROCISUR. Montevideo, Uruguay.
- IUCN. 2016. The IUCN Red List of Threatened Species v. 2016.3. Disponible en: <http://www.iucnredlist.org>
- IUCN. 2020. The IUCN Red List of Threatened Species v. 2020.1. Disponible en: <http://www.iucnredlist.org>
- Leake A, López O y Leake MC. 2016. La deforestación del Chaco salteño 2004-2015. SMA Ediciones. Argentina.
- Llamozas S. 1998. *Cedrela lilloi*. The IUCN Red List of Threatened Species 1998: e.T32989A9741887.
- Medeiros ADS, Smith R, Probert R y Sader R. 2000. Comportamento fisiológico de sementes de aroeira (*Myracrodruon urundeuva* Fr. All.) em condições de armazenamento. Pesqui. Flor. Bras. 40:85-98.
- Meineri E, Spindelbock J y Vandvik V 2013. Seedling emergence responds to both seed source and recruitment site climates: a climate change experiment combining transplant and gradient approaches. Plant Ecol. 214: 607-619.
- Merow C, Smith MJ y Silander JA. 2013. A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: what it does, and why inputs and settings matter. Ecography 36: 1058-1069.
- Milberg P, Andersson L y Thompson K. 2000. Large-seeded species are less dependent on light for germination than small-seeded ones. Seed Sci. Res. 10: 99-104.
- ME Assessment. 2005. Ecosystems and human well-being: Current State and Trends. Island Press. Estados Unidos.
- Mincyt. 2013. Argentina Innovadora 2020. Presidencia de la Nación. Argentina.

- Minetti JM. 2005. Características de la comercialización de maderas nativas en Orán y Tartagal (Salta). INTA. Argentina.
- Morandini N, Giamminola E y de Viana ML. 2013. Tolerancia a la desecación de semillas de *Prosopis ferox* y *Pterogyne nitens* (Fabaceae). Rev. Biol. Trop. 61: 335-342.
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Da Fonseca GA y Kent J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. Nature 403: 853.
- Nassif SML y Perez SCJGA. 1997. Germinação de sementes de amendoim-do-campo (*Pterogyne nitens* Tul.-Fabaceae-Caesalpinoideae) submetidas a diferentes condições de estresse hídrico e salino. Rev. Bras. Sementes 19: 142-149.
- Newton AC, Cayuela Delgado L, Echeverría C, Armesto JJ, Del Castillo RF, Golicher, D y Malizia L. 2009. Toward integrated analysis of human impacts on forest biodiversity: lessons from Latin America. Ecol. Soc. 14: 2.
- Oliveira GMD, Silva FFSD, Araujo MDN, Costa DCCD, Gomes SEV, Matias JR y Dantas BF. 2019. Environmental stress, future climate, and germination of *Myracrodruon urundeuva* seeds. J. Seed Sci. 41: 32-43.
- Oliveira LM, Moreira de Carvalho ML, Almeida Silva TT y Borges DI. 2005. Temperatura e regime de luz na germinação de sementes de *Tabebuia impetiginosa* (Martius ex A. P. de Candolle) Standley e *T. serratifolia* Vahl Nich. – Bignoniaceae. Ciênc. Agrotec. 29: 642-648.
- ONU. 2015. Transformar nuestro mundo: la Agenda 2030 para el Desarrollo Sostenible. Asamblea General de las Naciones Unidas. Disponible en: https://unctad.org/meetings/es/SessionalDocuments/ares70d1_es.pdf

- Ortega-Baes P, de Viana M, Larenas G y Saravia M. 2001. Germinación de semillas de *Caesalpinia paraguariensis*: agentes escarificadores y efectos del ganado. Rev. Biol. Trop. 49: 301-304.
- Ortega-Baes P, Aparicio-González M, Galíndez G, del Fueyo P, Sühring S y Rojas-Aréchiga M. 2010. Are cactus growth forms related to germination responses to light? A test using *Echinopsis* species. Acta Oecol. 36: 339-342.
- Ortega-Baes P, Galíndez G, Sühring S, Rojas-Aréchiga M, Daws MI y Pritchard HW. 2011. Seed germination of *Echinopsis schickendantzii* (Cactaceae): The effects of constant and alternating temperatures. Seed Sci. Technol. 39: 219-224.
- Oyarzabal M, Clavijo J, Oakley L, Biganzoli F, Tognetti P, Barberis I y Oesterheld M. 2018. Unidades de vegetación de la Argentina. Ecol. Austral 28: 40-63.
- Pacheco MV, Matos VP, Ferreira RLC, Feliciano ALP y Pinto KMS. 2006. Efeito de temperaturas e substratos na germinação de sementes de *Myracrodruon urundeuva* Fr. All.(Anacardiaceae). Rev. Árvore 30: 359-367.
- Parra-Quijano M, Iriondo JM, Cruz MDL y Torres E. 2011. Strategies for the development of core collections based on ecogeographical data. Crop Sci. 51: 656-666.
- Parra-Quijano M, Iriondo JM y Torres E. 2012. Improving representativeness of genebank collections through species distribution models, gap analysis and ecogeographical maps. Biodivers. Conserv. 21: 79-96.
- Pece M, Gaillard C, Acosta M, Bruno C y Saavedra S. 2010a. Tratamientos pregerminativos para tipa colorada (*Pterogyne nitens* Tul.). Foresta Veracruzana 12: 17-25.

- Pece MG, Gaillard de Benítez C, Acosta M, Bruno C, Saavedra S y Buvenas O. 2010b. Germinación de *Tipuana tipu* (Benth.) O. Kuntze (tipa blanca) en condiciones de laboratorio. *Quebracho* 18: 1-2.
- Pellizzaro K, de Jesus VAM, de Lucca A, Scapim CA y Viganó J. 2011. Superação da dormência e influência do condicionamento osmótico em sementes de *Pterogyne nitens* Tul.(FABACEAE). *Rev. Caatinga* 24: 1-9.
- Phillips SJ, Anderson R y Schapire RE. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecol. Modell.* 190: 231-259.
- Prado D. 1998. *Jacaranda mimosifolia*. The IUCN Red List of Threatened Species 1998: e.T32027A9675619.
- Primack RB. 2008. *A primer of Conservation Biology*. Sinauer. Estados Unidos.
- Pritchard DJ, Fa JE, Oldfield S y Harrop SR. 2012. Bring the captive closer to the wild: redefining the role of *ex situ* conservation. *Oryx*, 46: 18-23.
- Pritchard HW, Moat JF, Ferraz JB, Marks TR, Camargo JLC, Nadarajan J y Ferraz ID. 2014. Innovative approaches to the preservation of forest trees. *For. Ecol. Manage.* 333: 88-98.
- Ribeiro LC y Borghetti F. 2014. Comparative effects of desiccation, heat shock and high temperatures on seed germination of savanna and forest tree species. *Austral Ecol.* 39: 267-278.
- Rivers M. 2017. The Global Tree Assessment—red listing the world's trees. *BGjournal* 14: 16-19.
- Rossini-Oliva S, Valdés B, Andrés MC, Márquez-Campón F y Bueso-López M. 2006. Germinación de las semillas en algunas especies americanas de Fabaceae y Bignoniaceae cultivadas en Sevilla (SO España). *Lagascalia* 26: 119-129.

- Santos P, Benedito CP, Alves TR, Paiva EP, Sousa EC y Freires AL. 2018. Water stress and temperature on germination and vigor of *Handroanthus impetiginosus* (Mart. ex DC). Rev. Bras. Eng. Agríc. Ambient. 22: 349-354.
- Santos-Rego S, Ferreira MM, Nogueira AC, Grossi F, de Sousa RK, Brondani GE y da Silva ALL. 2011. Estresse hídrico e salino na germinação de sementes de *Anadenanthera colubrina* (Velloso) Brenan. J. Biotechnol. Biodivers. 2: 1-4.
- SAyDS. 2018. Informe del Estado del Ambiente. Presidencia de la Nación. Argentina.
- Sautu A, Baskin JM, Baskin CC y Condit R. 2006. Studies on the seed biology of 100 native species of trees in a seasonal moist tropical forest, Panama, Central America. For. Ecol. Manage. 234: 245-263.
- Seal CE, Daws MI, Flores J, Ortega-Baes P, Galíndez G, León-Lobos P, Sandoval A, Stuva AC, Bullón NR, Dávila-Aranda P, Ordoñez CA, Yáñez-Espinosa L, Ullian T, Amosso C, Zubani L, Bilbao AT y Pritchard HW. 2017. Thermal buffering capacity of the germination phenotype across the environmental envelope of the Cactaceae. Glob. Change Biol. 23: 5309-5317.
- Seghezze L, Volante JN, Paruelo JM, Somma DJ, Buliubasich EC, Rodríguez HE y Hufty M. 2011. Native forests and agriculture in Salta (Argentina) conflicting visions of development. J. Environ. Dev. 20: 251-277.
- Silva EAA, Davide AC, Rocha-Faria JM, Bandeira de Melo DL y Barbosa de Abreu G. 2004. Germination studies on *Tabebuia impetiginosa* Mart. seeds. Cerne 10: 1-9.
- Silva EPDBE, Bello MCDF, Albuquerque SC y De Mendonça EAF. 2008. Germinação de sementes de *Amburana cearensis* (Ducke) AC Sm. Submetidas a diferentes condições de temperatura e de estresse hidrico. Rev. Bras. Sementes 30: 16-24.

- Silva LMM, Rodrigues TJD y Aguiar IB. 2002. Efeito da luz e da temperatura na germinação de sementes de aroeira (*Myracrodruon urundeuva Allemão*). *Rev. Árvore* 26: 691-697.
- Soberón J. 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecol. Lett.* 10: 1115-1123.
- Soberón J y Nakamura M. 2009. Niches and distributional areas: concepts, methods, and assumptions. *PNAS* 106: 19644-19650.
- Socolowski F y Takaki M. 2004. Germination of *Jacaranda mimosifolia* (D. Don – Bignoniaceae) Seeds: Effects of Light, Temperature and Water Stress. *Braz. Arch. Biol. Technol.* 47: 785-792.
- Sodhi NS y Ehrlich PR. 2010. Conservation biology for all. Oxford University Press. Reino Unido.
- Speroni FC y de Viana ML. 2000. Requerimientos de escarificación en semillas de especies autóctonas e invasoras. *Ecol. Austral* 10: 123-131.
- Varela OR y Albornoz PL. 2013. Morpho-anatomy, imbibition, viability and germination of the seed of *Anadenanthera colubrina* var. *cebil* (Fabaceae). *Rev. Biol. Trop.* 61: 1109-1118.
- Venier P, Ferreras AE, Verga A y Funes G. 2015. Germination traits of *Prosopis alba* from different provenances. *Seed Sci. Technol.* 43: 548-553.
- Virgens IO, de Castro RD, Fernandez LG y Pelacani CR. 2012. Comportamento fisiológico de sementes de *Myracrodruon urundeuva* Fr. All.(Anacardiaceae) submetidas a fatores abióticos. *Ciênc. Flor.* 22: 681-692.
- Walck JL, Hidayati S, Dixon KW, Thompson K y Poschlod P. 2011. Climate change and plant regeneration from seed. *Glob. Change Biol.* 17: 2145-2161.

Windauer LB, Martinez J, Rapoport D, Wassner D y Benech-Arnold R. 2011.

Germination responses to temperature and water potential in *Jatropha curcas* seeds: a hydrotime model explains the difference between dormancy expression and dormancy induction at different incubation temperatures. *Ann. Bot.* 109: 265-273.

Wisn MS, Hijmans RJ, Li J, Peterson AT, Graham CH, Guisan A y NCEAS Predicting Species Distributions Working Group. 2008. Effects of sample size on the performance of species distribution models. *Divers. Distrib.* 14: 763-773.

CAPÍTULO I

Recolección y caracterización de germoplasma de árboles nativos de la Provincia de Salta

INTRODUCCIÓN

El área de distribución de una especie es el resultado de su historia ecológica y evolutiva (Gaston 2000). Se ha considerado que, a gran escala, los factores ambientales, como la topografía y el clima, pueden reflejar restricciones del nicho fundamental de una especie (Pearson y Dawson 2003), mientras que a escala local, la distribución estaría influenciada por las interacciones bióticas (competencia, facilitación, entre otros), por otras condiciones locales como la heterogeneidad micro-ambiental y los distintos tipos de suelo y por el cambio en el uso del suelo (Yañez-Arenas et al. 2012).

El problema principal para conocer la extensión geográfica de la distribución de una especie es que, para la gran mayoría, la información disponible es limitada y en muchos casos sólo está restringida a registros de herbarios o colecciones de museos. Estos registros están sesgados a especies de especial interés, determinadas regiones y en general, a sitios que tienen mayor accesibilidad (Soberón 2007). Si bien esta información es útil frente a la ausencia de datos, no siempre resulta la mejor aproximación al conocimiento de la distribución geográfica de una especie (Hernández et al. 2006). En este sentido, un avance significativo ha sido el desarrollo de los modelos de distribución de especies, a lo que debe sumarse el uso de equipos de cómputo y de herramientas tecnológicas como los Sistemas de Información Geográfica (SIG).

Los Modelos de Distribución de Especies (de ahora en más MDE), basados en el principio de nicho ecológico, permiten estimar la probabilidad de ocurrencia de una especie en un sitio determinado, en función de un conjunto de variables predictivas como la vegetación, la topografía, el clima, entre otras (Soberón y Peterson 2005, Phillips et al. 2006). Estos modelos construyen un mapa de hábitat disponible dónde la especie puede distribuirse, representando mapas potenciales por cuánto por causas históricas o ecológicas, las especies no necesariamente viven en la actualidad en toda la

expresión del resultado del modelo (Anderson y Martínez-Meyer 2004, Phillips et al. 2006, Peng et al. 2019). Entre la amplia gama de modelos diseñados en la actualidad, el modelo Maxent (Phillips et al. 2006) ha demostrado ser uno de los más robustos entre los que están disponibles, sobre todo cuando se utilizan pocos puntos de registros reales o cuando las especies son raras geográficamente, prediciendo de mejor manera el hábitat disponible (Elith et al. 2006, Hernández et al. 2006, Peterson 2011, Aguirre-Gutiérrez et al. 2013).

Los MDE han sido utilizados para diseñar y desarrollar estrategias de conservación tanto *in situ* como *ex situ*. Esto se debe a que muchas de estas estrategias, como la selección de áreas prioritarias (conservación *in situ*) o la selección de sitios de recolección de germoplasma (conservación *ex situ*) pueden establecerse a partir del conocimiento de la distribución de las especies (Curti et al. 2017, Peng et al. 2019). Un ejemplo del uso de los MDE en la conservación *ex situ* es el diseño de colecciones núcleo eco-geográficas como una alternativa a las colecciones núcleo con base en la diversidad genética y fenotípica (Parra-Quijano et al. 2011). En este sentido, se ha propuesto optimizar las estrategias de recolección de germoplasma mediante el uso de los MDE, maximizando la representatividad y reduciendo costos a partir de: 1) seleccionar sitios con alta probabilidad de ocurrencia, 2) priorizar poblaciones que no estén representados en las colecciones existentes y 3) identificar poblaciones que provengan de sitios con condiciones ambientales de baja o nula representación (Parra-Quijano et al. 2012).

En este contexto, el objetivo principal de este capítulo fue utilizar los MDE para realizar la recolección de germoplasma de 12 especies de árboles nativos de la Provincia de Salta, siendo esta metodología de gran utilidad en la identificación de poblaciones a

lo largo del rango de distribución de las especies. Adicionalmente, se caracterizó el germoplasma recolectado con base en variables morfo-fisiológicas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

La Provincia de Salta está situada en el noroeste del país y abarca una superficie de 138341 km² entre los 22° y 26° de latitud sur y 62° y 66° de latitud oeste. En la provincia se observan climas contrastantes que varían con las condiciones orográficas. La temperatura media anual es de 16.5°C, con una mínima de -7.7°C y una máxima de 23.3°C. La precipitación anual es de 516 mm, con una mínima de 27 mm y una máxima de 1247 mm (*WorldClim*, Hijmans et al. 2005). En esta provincia están representadas siete unidades de vegetación: 1) Estepa baja de *Senecio algens* y *Oxalis compacta* (Provincia Altoandina), 2) Estepa de *Fabiana densa* y *Baccharis boliviensis* (Puna), 3) Estepa arbustiva con *Trichocereus* spp. (Prepuna), 4) Bosque de xerófitas con *Schinopsis lorentzii* (Chaco Semiárido), 5) Selva y Bosque montano (Selva Montana y Bosque de Aliso y Pino del cerro), 6) Selva pluvial semicaducifolia pedemontana (Selva de Transición), 7) Estepa de Zigofiláceas con Cactáceas columnares (Monte de Sierras y Bolsones; Oyarzabal et al. 2018).

Especies estudiadas

En este capítulo se estudiaron 12 especies de importancia forestal de la Provincia de Salta: *Anadenanthera colubrina* (Vell.) Brenan var. *cebil* (Griseb.) Altschul. (Fig. 1), *Aspidosperma quebracho-blanco* Schltldl. (Fig. 2), *Cordia saccelia* Gottschling & J.S. Mill. (Fig. 3), *Gonopterodendron sarmientoi* (Lorentz ex Griseb.) A.C. Godoy-Bürki [= *Bulnesia sarmientoi* Lorentz ex Griseb.] (Fig. 4), *Handroanthus impetiginosus* (Mart. ex

DC.) Mattos [= *Tabebuia impetiginosa* (Mart. ex DC.) Standl.] (Fig. 5), *Jacaranda mimosifolia* D. Don (Fig. 6), *Libidibia paraguariensis* (D. Parodi) G.P. Lewis [= *Caesalpinia paraguariensis* (D. Parodi) Burkart] (Fig. 7), *Parapiptadenia excelsa* (Griseb.) Burkart (Fig. 8), *Prosopis alba* Griseb. var. *alba* (Fig. 9), *Pterogyne nitens* Tul. (Fig. 10), *Schinopsis lorentzii* (Griseb.) Engl. (Fig. 11) y *Tipuana tipu* (Benth.) Kuntze (Fig. 12). La nomenclatura de las especies sigue a Zuloaga et al. (2008). Los nombres vulgares y la familia a la cual pertenece cada especie se detallan en la Tabla 1.

Tabla 1. Nombre vulgar y familia a la cual pertenece cada una de las 12 especies estudiadas de árboles nativos.

Especie	Nombre vulgar	Familia
<i>Anadenanthera colubrina</i> var. <i>cebil</i>	Cebil colorado	Fabaceae
<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i>	Quebracho blanco	Apocynaceae
<i>Cordia saccelia</i>	Guayabil	Boraginaceae
<i>Gonopterodendron sarmientoi</i>	Palo santo	Zygophyllaceae
<i>Handroanthus impetiginosus</i>	Lapacho rosado	Bignoniaceae
<i>Jacaranda mimosifolia</i>	Jacaranda	Bignoniaceae
<i>Libidibia paraguariensis</i>	Guayacán	Fabaceae
<i>Parapiptadenia excelsa</i>	Horco cebil	Fabaceae
<i>Prosopis alba</i> var. <i>alba</i>	Algarrobo blanco	Fabaceae
<i>Pterogyne nitens</i>	Tipa colorada	Fabaceae
<i>Schinopsis lorentzii</i>	Quebracho colorado	Anacardiaceae
<i>Tipuana tipu</i>	Tipa blanca	Fabaceae

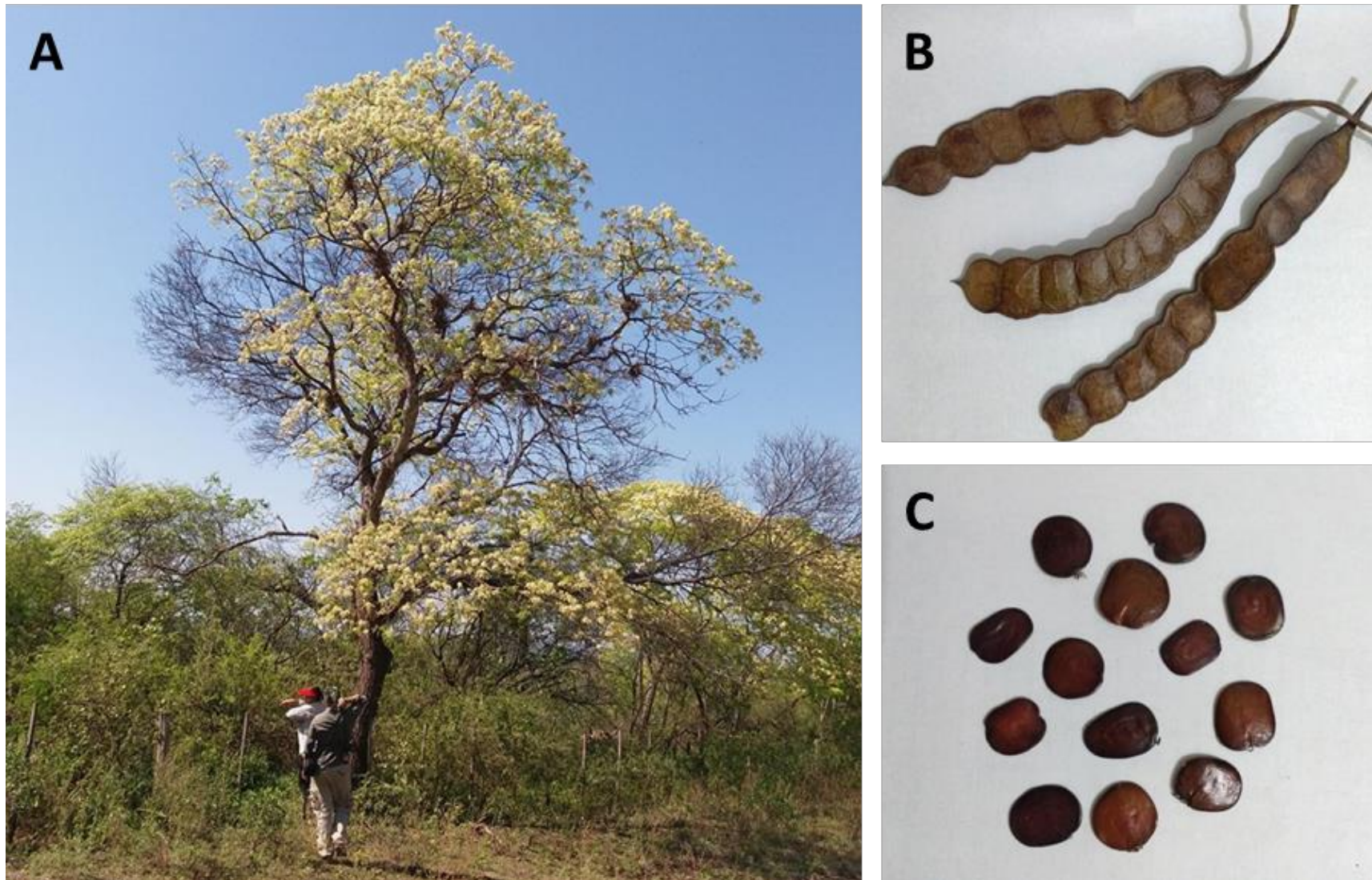


Figura 1. A) Individuo adulto, B) frutos y C) semillas de *Anadenanthera colubrina* var. *cebil*.

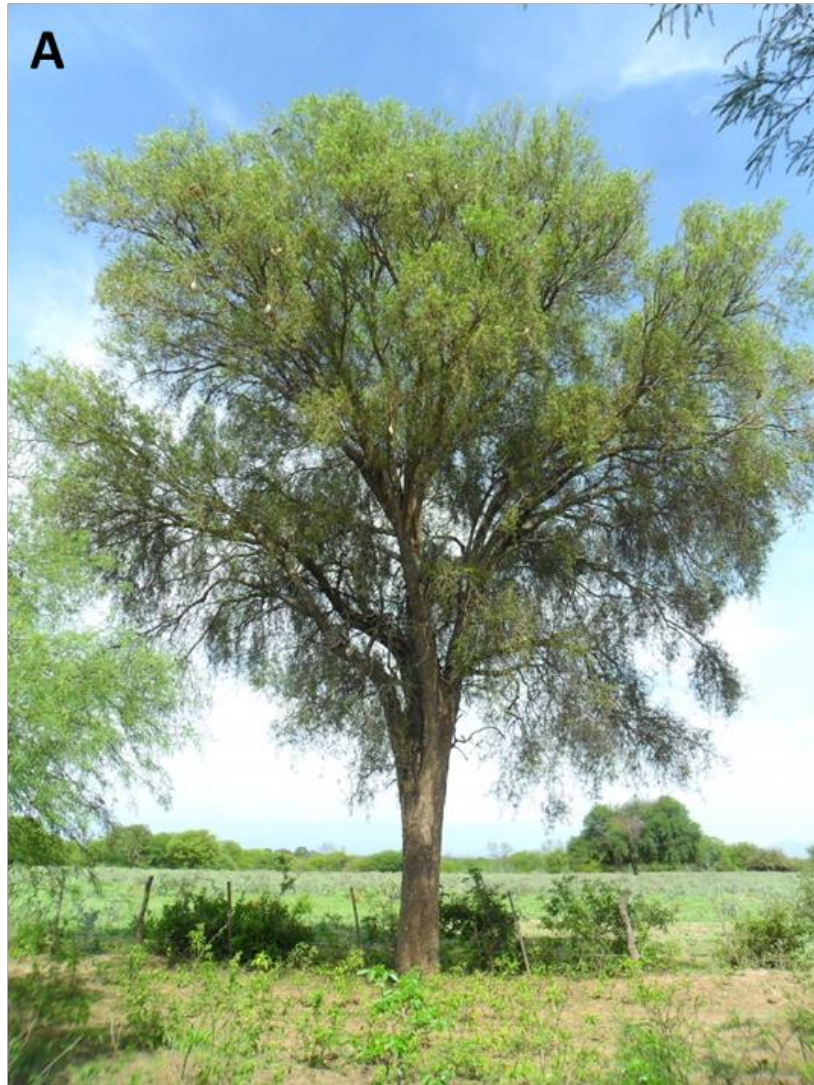


Figura 2. A) Individuo adulto, B) frutos y C) semillas de *Aspidozperma quebracho-blanco*.



Figura 3. A) Individuo adulto y B) frutos indehiscentes de *Cordia saccelia*.



Figura 4. A) Individuo adulto, B) frutos y C) semillas de *Gonopterodendron sarmientoi*

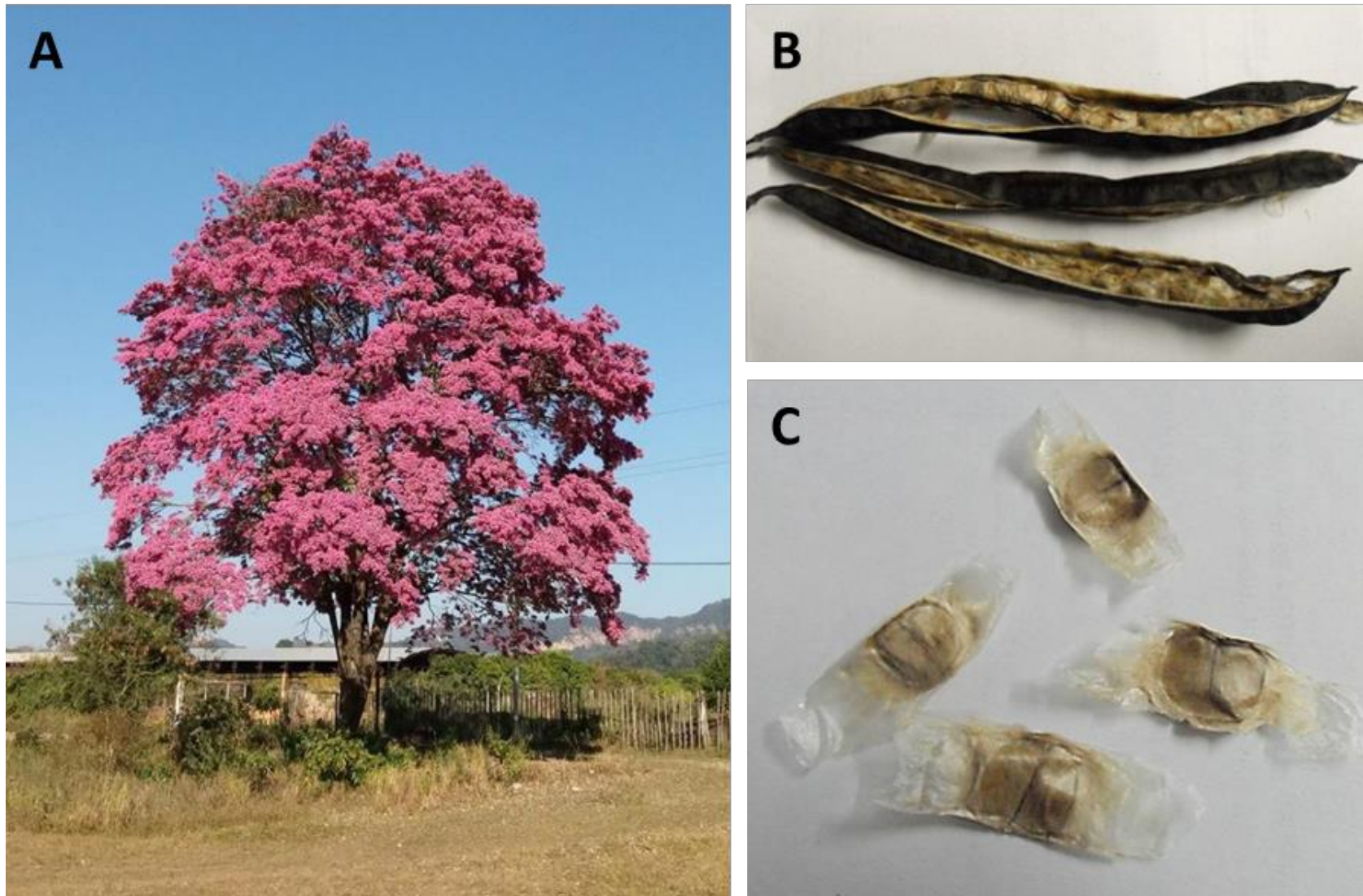


Figura 5. A) Individuo adulto, B) frutos y C) semillas de *Handroanthus impetiginosus*.

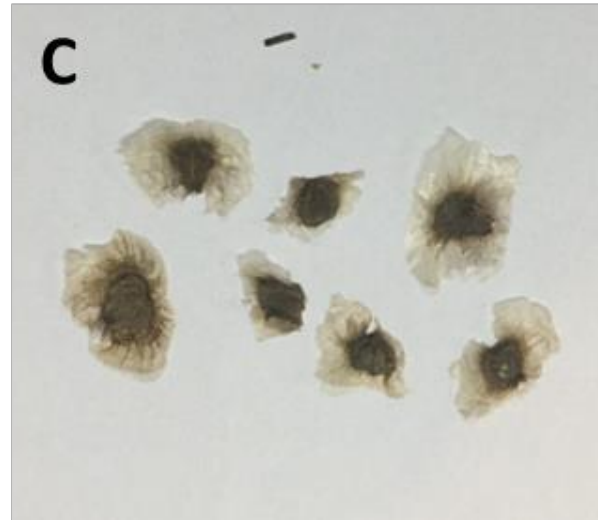


Figura 6. A) Individuo adulto, B) frutos y C) semillas de *Jacaranda mimosifolia*.

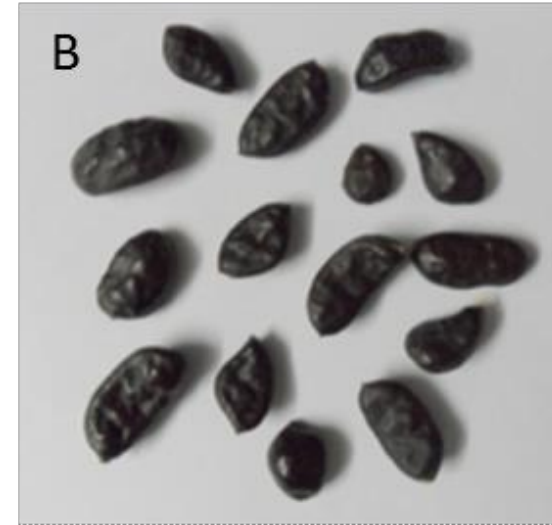


Figura 7. A) Individuo adulto, B) frutos y C) semillas de *Libidibia paraguariensis*.

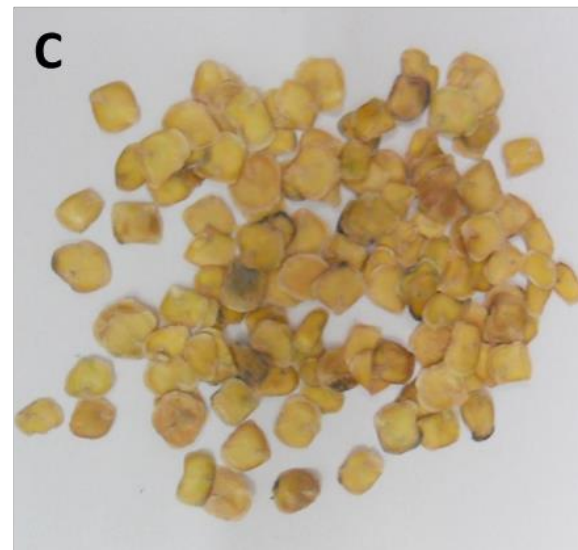
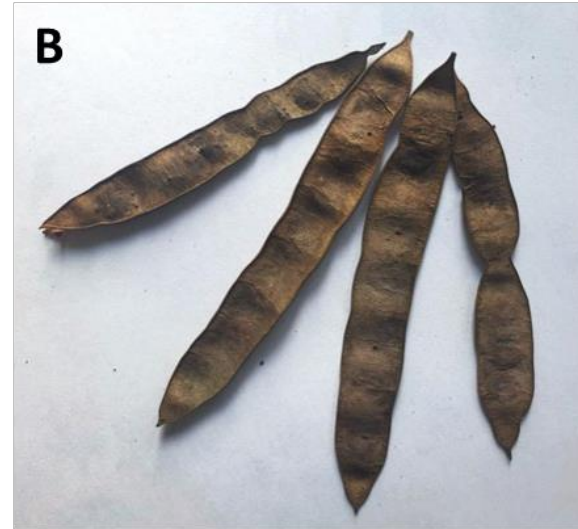


Figura 8. A) Individuo adulto, B) frutos en el árbol y C) semillas *Parapiptadenia excelsa*.

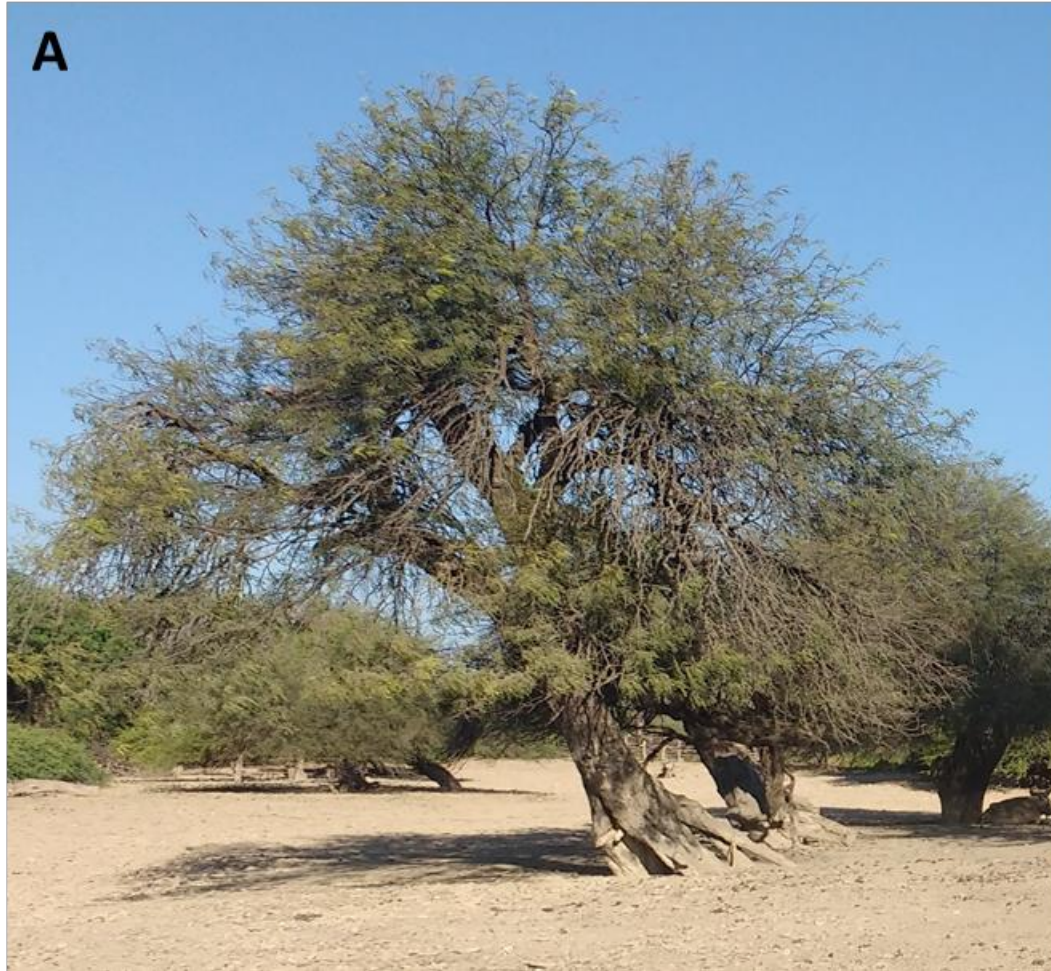


Figura 9. A) Individuo adulto, B) frutos y C) semillas de *Prosopis alba* var. *alba*.



Figura 10. A) Individuo adulto, B) frutos y C) semillas de *Pterogyne nitens*.

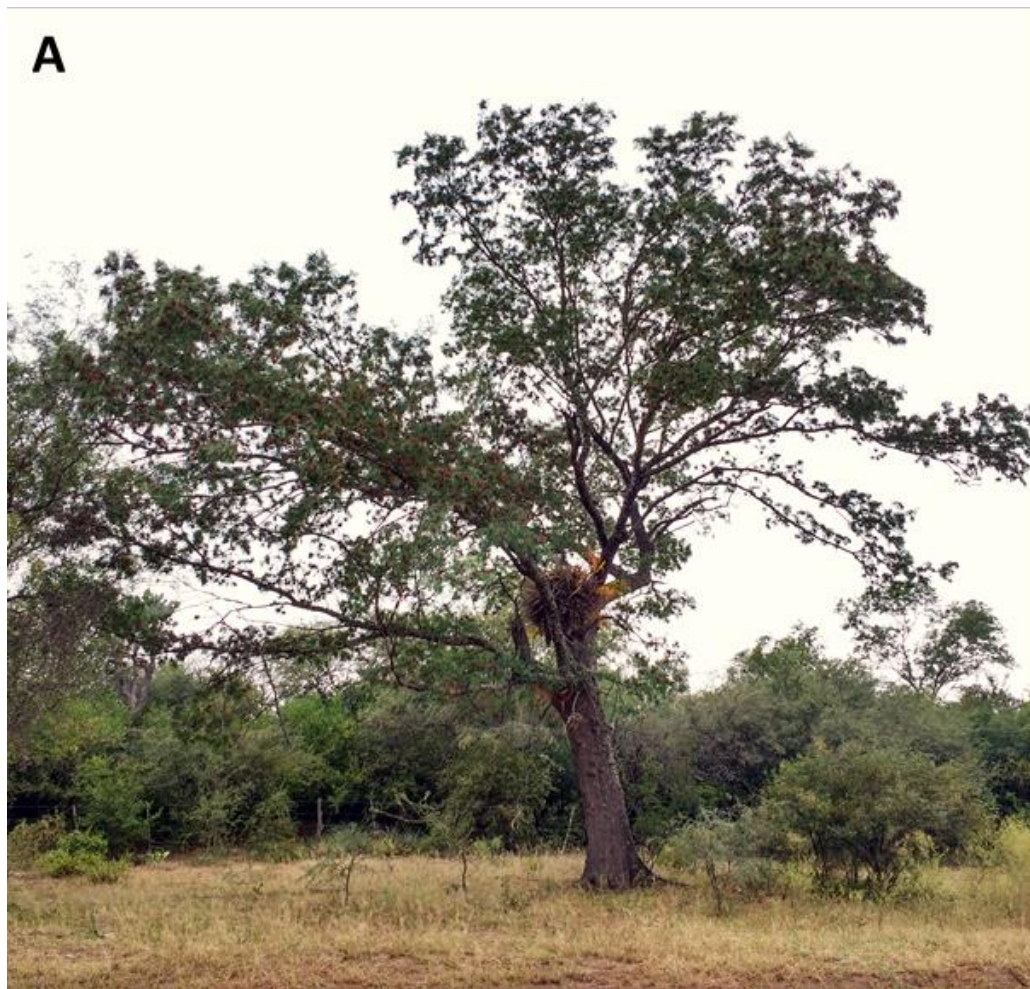


Figura 11. A) Individuo adulto, B) frutos inmaduros en el árbol y C) frutos indehiscentes de *Schinopsis lorentzii*.



Figura 12. A) Individuo adulto y B) frutos indehiscentes de *Tipuana tipu*.

Modelación de la distribución potencial de especies

Para modelar la distribución de las 12 especies de árboles se utilizó el programa Maxent, desarrollado por Phillips et al. (2006) para estimar la distribución probabilística de un objeto, tal como la distribución espacial de una especie. Maxent utiliza la máxima entropía como marco para generalizar observaciones específicas de la presencia de una especie (*Maximum Entropy*; Phillips et al. 2006, Phillips y Dudík 2008) y no requiere ni incorpora puntos de ausencia. El modelo requiere de dos tipos de datos de entrada: 1) puntos de registro georeferenciados de la especie que se desea modelar y 2) coberturas geográficas de variables ambientales que pueden, potencialmente, limitar la capacidad de supervivencia de la especie (Phillips et al. 2006). Los puntos de registros que se utilizaron fueron extraídos de la base de datos de *Global Biodiversity Information Facility* (GBIF), una infraestructura virtual abierta que permite el acceso a datos georeferenciados de las especies (<http://www.gbif.org/>). Las coberturas geográficas que se utilizaron fueron 20 (Tabla 2), de las cuales 19 corresponden a las variables bioclimáticas provistas por *WorldClim* (Hijmans et al. 2005) y la altitud. Esta última fue obtenida a partir de un modelo de elevación digital creado con datos provenientes de imágenes de radar capturadas a través de *Shuttle Radar Topography Mission* (SRTM). Para evaluar la efectividad del programa en predecir la distribución de las 12 especies estudiadas, se utilizaron las curvas ROC (*Receiver Operating Characteristic*) y el AUC (área bajo la curva), provistas por Maxent.

Tabla 2. Variables bioclimáticas provistas por *WorldClim* (1-19) y altitud (20) usadas para modelar la distribución potencial de 12 especies de árboles nativos de la Provincia de Salta.

-
1. Estacionalidad de la temperatura
 2. Isothermalidad
 3. Precipitación anual
 4. Precipitación en el trimestre más cálido
 5. Precipitación en el período más lluvioso
 6. Precipitación en el período más cálido
 7. Precipitación en el trimestre más frío
 8. Precipitación en el trimestre más lluvioso
 9. Precipitación en el trimestre más seco
 10. Estacionalidad de la precipitación
 11. Rango medio diario de temperatura
 12. Rango anual de temperatura
 13. Temperatura máxima del mes más caluroso
 14. Temperatura media anual
 15. Temperatura media en el trimestre más caluroso
 16. Temperatura media en el trimestre más frío
 17. Temperatura media en el trimestre más lluvioso
 18. Temperatura media en el trimestre más seco
 19. Temperatura mínima del período más frío
 20. Altitud
-

Una vez obtenida la distribución potencial de cada especie, se transformó el mapa de probabilidades en un mapa de presencia-ausencia, usando como umbral de corte la tasa de omisión correspondiente al *Maximum training sensitivity plus specificity* (*maxSS*; Liu et al. 2013). Si bien el objetivo inicial de la tesis fue modelar la distribución de cada especie en la Provincia de Salta, el espacio geográfico utilizado para realizar cada modelo fue el noroeste de Argentina (de ahora en más NOA). Esta región está integrada por las provincias de Jujuy, Salta, Santiago del Estero, Catamarca y Tucumán. Para cada especie se determinó: 1) las provincias del NOA en las que se predijo su presencia de acuerdo al modelo, 2) la superficie que ocupa en la Provincia de Salta y 3) la proporción de la distribución geográfica en el NOA que se encuentra en dicha provincia. Con el fin de maximizar la recolección, se identificaron sitios en donde más de una especie está presente según el modelo. Para ello, se sobrepusieron los rangos de las 12 especies, identificándose los sitios prioritarios para la recolección de germoplasma utilizando el software Marxan. Este software genera soluciones al problema del conjunto mínimo y ha sido usado ampliamente para la selección de sitios prioritarios para la conservación (Ball y Possingham 2000, Ardron et al. 2010). A fin de poder recolectar germoplasma de cada especie en un mínimo de tres poblaciones, el análisis con Marxan se realizó considerando como objetivo de representación que cada especie esté al menos representada en tres sitios. Para facilitar la recolección, los pixeles seleccionados fueron aquellos que se encontraron a 500 m de la red caminera. Posteriormente cada uno de estos pixeles fue reemplazado en el espacio geográfico por la latitud y longitud de su respectivo centroide.

Recolección de germoplasma

Durante el período de dispersión natural de cada especie, se cosecharon frutos maduros de entre tres y diez individuos por población, dependiendo de la cantidad de individuos sanos presentes en cada población. El número de poblaciones por especies varió entre uno y tres, dependiendo de la presencia de las especies en los sitios seleccionados y de la disponibilidad de frutos, en los individuos de las mismas, en cada población. Para *P. alba* var. *alba* y *S. lorentzii* la recolección se realizó en tres poblaciones, mientras que para *A. quebracho-blanco*, *G. sarmientoi*, *H. impetiginosus*, *J. mimosifolia*, *L. paraguariensis* y *P. nitens* en dos poblaciones. Por último, para *A. colubrina* var. *cebil*, *C. saccelia*, *P. excelsa* y *T. tipu* sólo se recolectaron frutos de una población. En el laboratorio, se realizó la limpieza del material, extrayendo las semillas de los frutos, a excepción de *C. saccelia*, *S. lorentzii* y *T. tipu* dónde no fue posible separar las semillas de los frutos indehiscentes, por lo que de ahora en más los mismos se denominarán como “semillas”. Posteriormente se desecharon las semillas visiblemente depredadas por insectos. Las semillas restantes fueron almacenadas en bolsas de papel a temperatura ambiente hasta su utilización, en un periodo no mayor a diez días.

Caracterización de germoplasma

La caracterización del germoplasma en cada población se realizó con base en el peso y la capacidad germinativa de las semillas. En el laboratorio, el peso de la semilla se determinó usando una balanza analítica de precisión 0.1 mg. Para ello, se pesaron individualmente 25 semillas por población. La capacidad germinativa de las semillas se evaluó poniendo a germinar cuatro repeticiones de 25 semillas cada una en cajas de Petri con papel de filtro, regadas con agua destilada e incubadas en cámaras de germinación con control de fotoperiodo (8/16 hs luz/oscuridad) y temperatura (25°C,

Galíndez et al. 2015, 2016). Los recuentos de germinación se realizaron diariamente durante 30 días tomando como criterio de germinación la emergencia de la radícula. Al finalizar los ensayos, las semillas no germinadas se abrieron para determinar su viabilidad, cortándolas longitudinalmente con un bisturí y observándolas al microscopio óptico. Se consideraron semillas viables aquellas que presentaron embriones blancos y turgentes (Ortega Baes et al. 2010, Galíndez et al. 2018). A partir de los datos obtenidos, se estimó el porcentaje de germinación para cada población estudiada. Dado que la presencia de dormición física es una característica común, aunque no generalizada, de la familia Fabaceae (ver Baskin y Baskin 2014), previo a los ensayos de germinación, se realizó una evaluación de la presencia de dormición física en las especies pertenecientes a dicha familia. Esta evaluación consistió en realizar una curva de imbibición en semillas intactas y escarificadas mecánicamente (Baskin et al. 2006, Baskin y Baskin 2014). Para *A. colubrina* var. *cebil*, *L. paraguariensis*, *P. alba* var. *alba* y *P. nitens* la escarificación mecánica se realizó mediante un corte en la región opuesta al micrópilo, mientras que para *T. tipu* se realizó mediante un corte en el pericarpo. Adicionalmente se registró la germinación en semillas intactas y escarificadas. Luego de 72 hs de imbibición, las semillas de *A. colubrina* var. *cebil* y *T. tipu* no presentaron diferencias en el porcentaje de incremento relativo de peso ni en la germinación entre semillas intactas y escarificadas por lo que se consideró que no presentan dormición física. Por otro lado, las semillas de *L. paraguariensis*, *P. alba* var. *alba* y *P. nitens* registraron diferencias entre los porcentajes de incremento relativo de peso y la germinación entre semillas intactas y escarificadas, por lo que presentan dormición física. Teniendo en cuenta esto, las semillas con dormición física se escarificaron mecánicamente (como fue descrito previamente) antes de la realización de los diferentes experimentos y ensayos llevados a cabo en el marco de esta tesis.

Análisis estadístico

Para establecer que especies fueron raras o comunes según su distribución geográfica en la Provincia de Salta, se calculó la mediana de la superficie que ocupan en dicha provincia. El peso de la semilla se comparó entre tres poblaciones mediante un ANOVA, mientras que en especies con dos poblaciones, se realizó una prueba *t*. La capacidad germinativa entre poblaciones de una misma especie se comparó usando modelos lineales generalizados mixtos (MLGM), por su distribución binomial.

RESULTADOS

Distribución potencial de las especies y sitios de recolección de germoplasma

Los modelos desarrollados por Maxent mostraron buen desempeño en predecir la distribución potencial de las 12 especies de árboles estudiadas, ya que la curva ROC se ajustó para todas las especies, con valores de AUC mayores a 0.7 en todos los casos (Tabla 3). Las probabilidades usadas como umbrales de corte variaron entre 0.71 (*Gonopterodendron sarmientoi*) y 0.41 (*Libidibia paraguariensis*), con el 50% de las especies con umbrales superiores a 0.6 (Tabla 3). La distribución potencial de cada especie, expresada en probabilidades (A) y la que fue el resultado de aplicar el umbral de corte (B), se muestran en las Figuras 13-24. De acuerdo a los modelos de distribución, las 12 especies se distribuyen en las cinco provincias del NOA con diferentes grados de representación (Fig. 13-24). Teniendo en cuenta la superficie que ocupan en la Provincia de Salta, *Cordia saccelia*, *L. paraguariensis*, *Prosopis alba* var. *alba*, *Pterogyne nitens*, *Schinopsis lorentzii* y *Tipuana tipu* pueden clasificarse como especies comunes con relación a las demás especies estudiadas, mientras que *Anadenanthera colubrina* var. *cebil*, *Aspidosperma quebracho-blanco*, *G. sarmientoi*, *Handroanthus impetiginosus*, *Jacaranda mimosifolia* y *Parapiptadenia excelsa* se

consideran especies raras (Tabla 3). *Anadenanthera colubrina* var. *cebil*, *H. impetiginosus*, *P. alba* var. *alba* y *S. lorentzii* presentaron en Salta la mayor proporción de la distribución presente en el NOA (> 50%; Tabla 3). La especie con la menor proporción de distribución en la Provincia de Salta con relación al noroeste de Argentina fue *G. sarmientoi* (0.32; Tabla 3).

Tabla 3. Valores de AUC, umbrales de corte, superficie y proporción de la distribución geográfica (PDG) en la Provincia de Salta para cada una de las 12 especies estudiadas de árboles nativos.

Especie	AUC	Umbral de corte	Superficie (Km²)	PDG
<i>Anadenanthera colubrina</i> var. <i>cebil</i>	0.75	0.67	37400.58	0.53
<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i>	0.73	0.63	45074.97	0.40
<i>Cordia saccelia</i>	0.82	0.48	66110.66	0.46
<i>Gonopterodendron sarmientoi</i>	0.80	0.71	43803.78	0.32
<i>Handroanthus impetiginosus</i>	0.90	0.68	33618.89	0.52
<i>Jacaranda mimosifolia</i>	0.76	0.65	49875.49	0.38
<i>Libidibia paraguariensis</i>	0.78	0.41	72259.31	0.47
<i>Parapiptadenia excelsa</i>	0.88	0.47	45955.90	0.48
<i>Prosopis alba</i> var. <i>alba</i>	0.76	0.64	55575.25	0.62
<i>Pterogyne nitens</i>	0.75	0.58	53571.74	0.46
<i>Schinopsis lorentzii</i>	0.83	0.59	64609.58	0.55
<i>Tipuana tipu</i>	0.78	0.51	50443.44	0.35

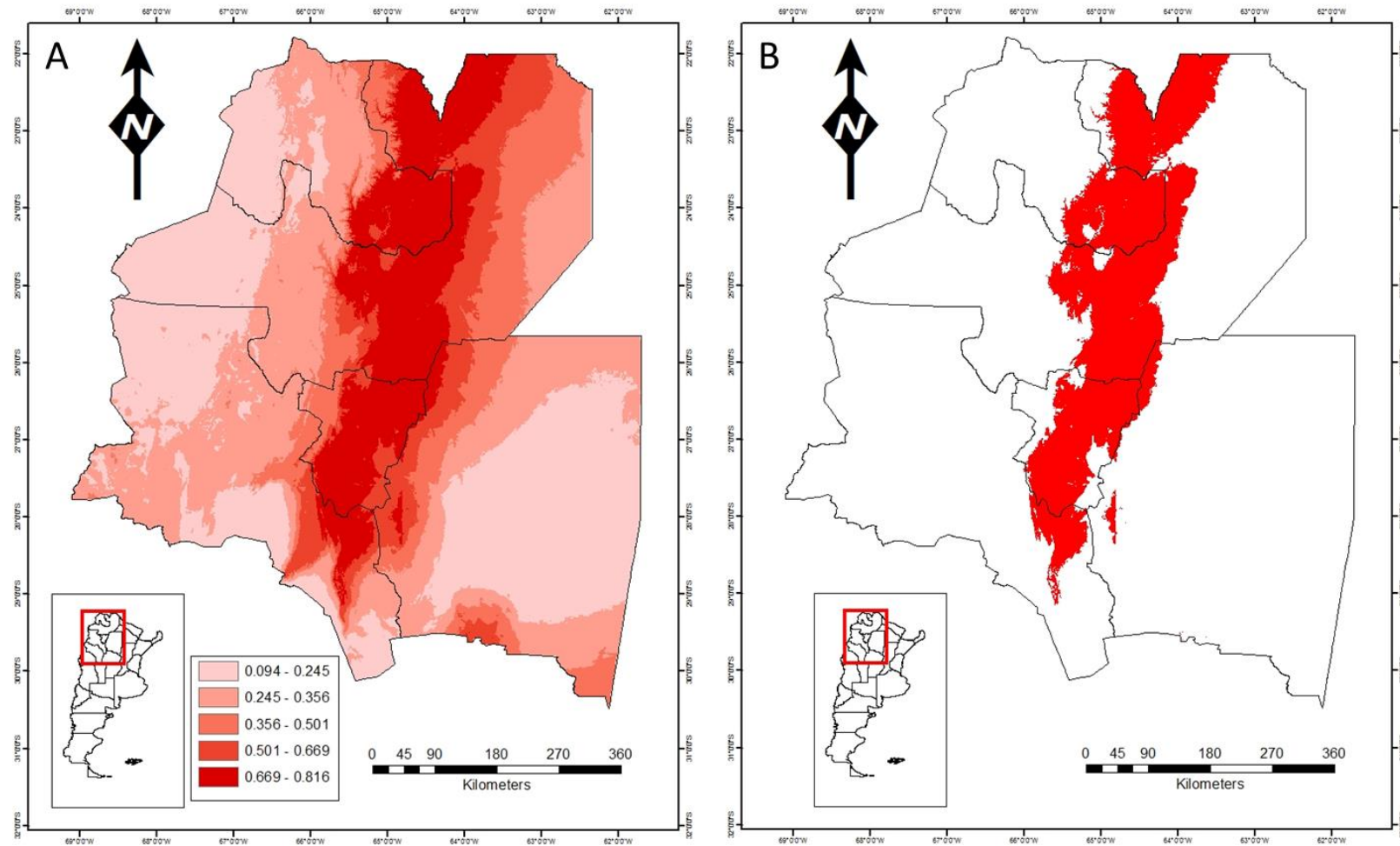


Figura 13. Distribución geográfica de *Anadenanthera colubrina* var. *cebil* en el noroeste de Argentina. A) Distribución potencial expresada en probabilidades y B) distribución potencial luego de aplicar el umbral de corte.

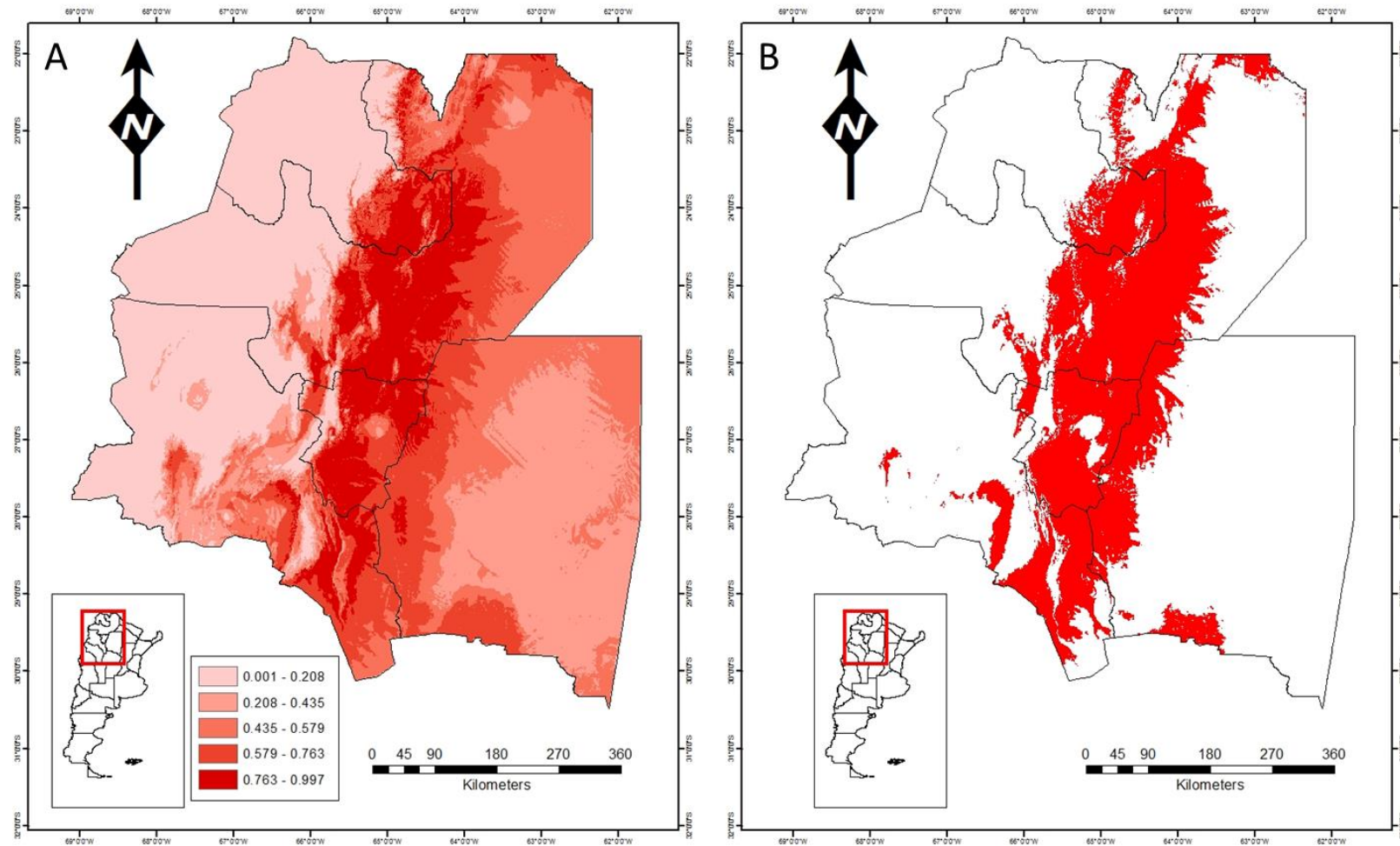


Figura 14. Distribución geográfica de *Aspidosperma quebracho-blanco* en el noroeste de Argentina. A) Distribución potencial expresada en probabilidades y B) distribución potencial luego de aplicar el umbral de corte.

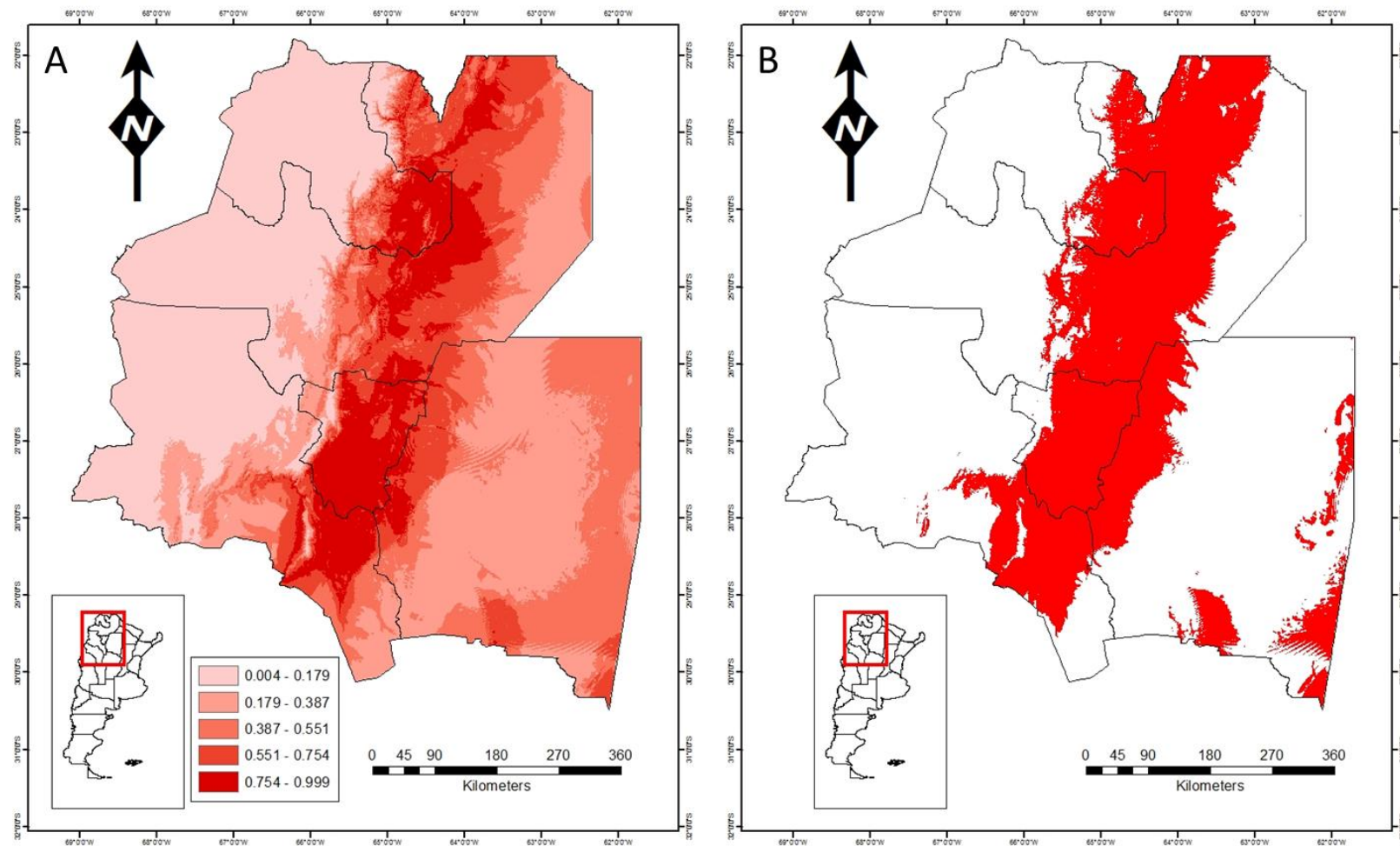


Figura 15. Distribución geográfica de *Cordia saccellia* en el noroeste de Argentina. A) Distribución potencial expresada en probabilidades y B) distribución potencial luego de aplicar el umbral de corte.

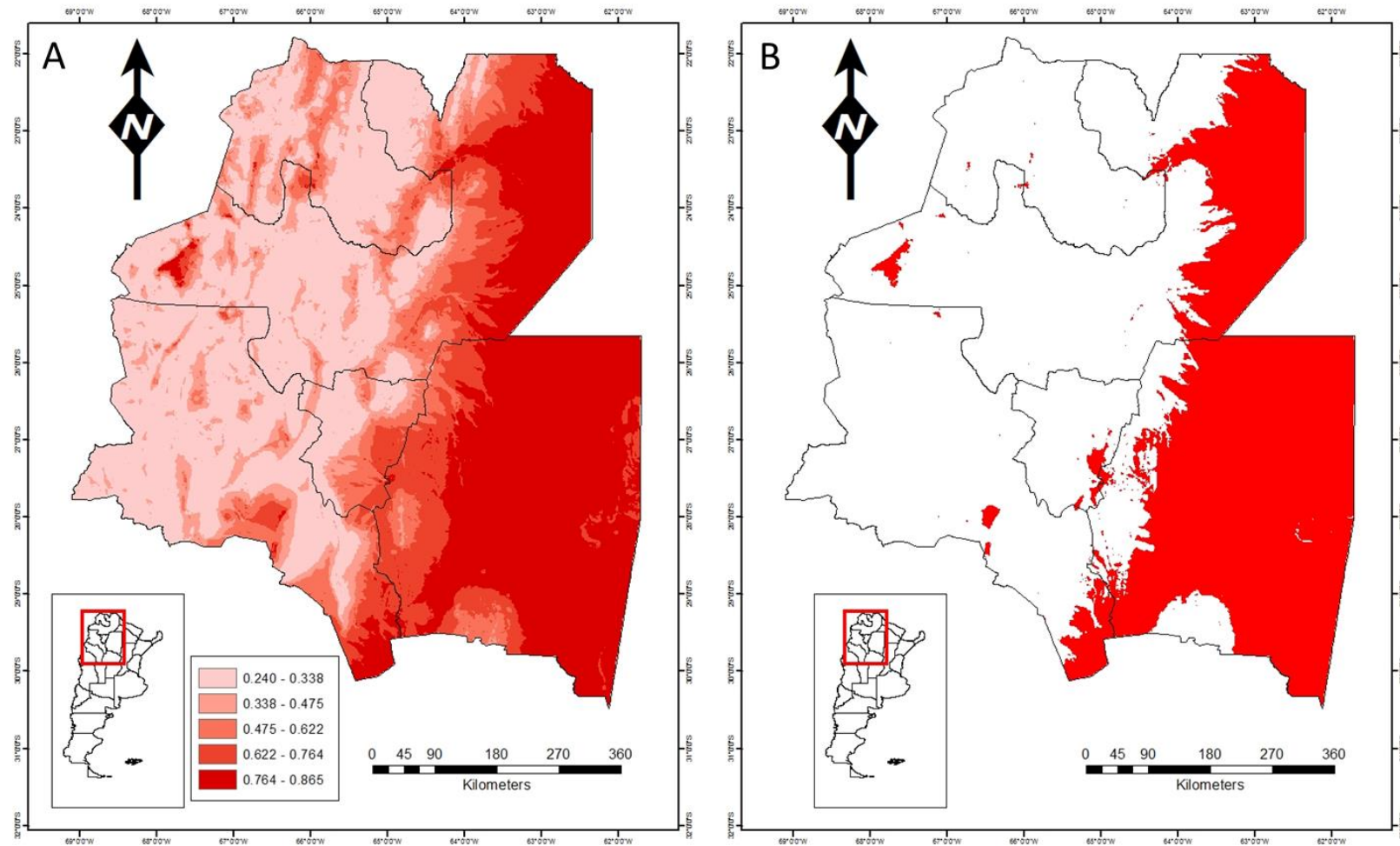


Figura 16. Distribución geográfica de *Gonopterodendron sarmientoi* en el noroeste de Argentina. A) Distribución potencial expresada en probabilidades y B) distribución potencial luego de aplicar el umbral de corte.

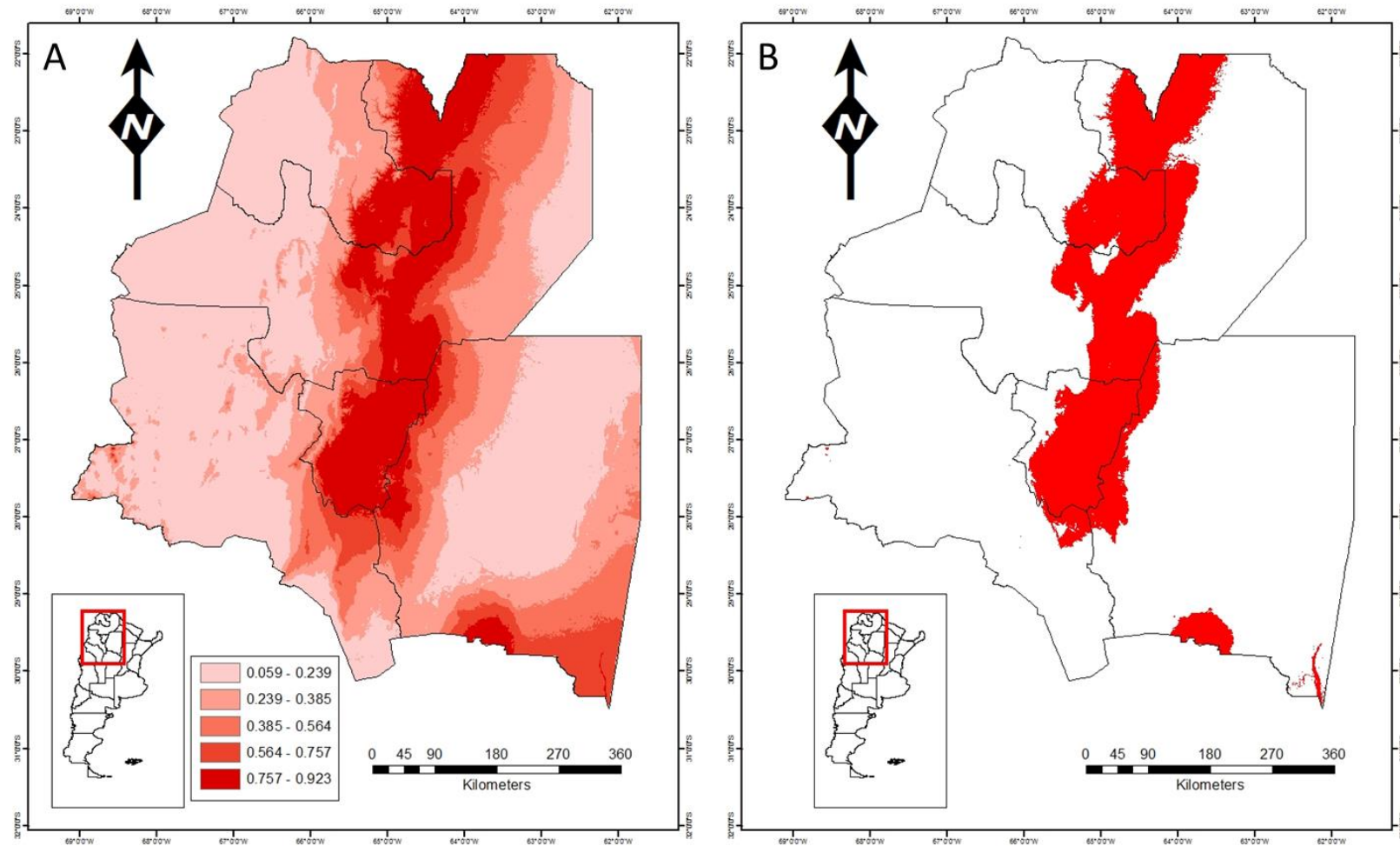


Figura 17. Distribución geográfica de *Handroanthus impetiginosus* en el noroeste de Argentina. A) Distribución potencial expresada en probabilidades y B) distribución potencial luego de aplicar el umbral de corte.

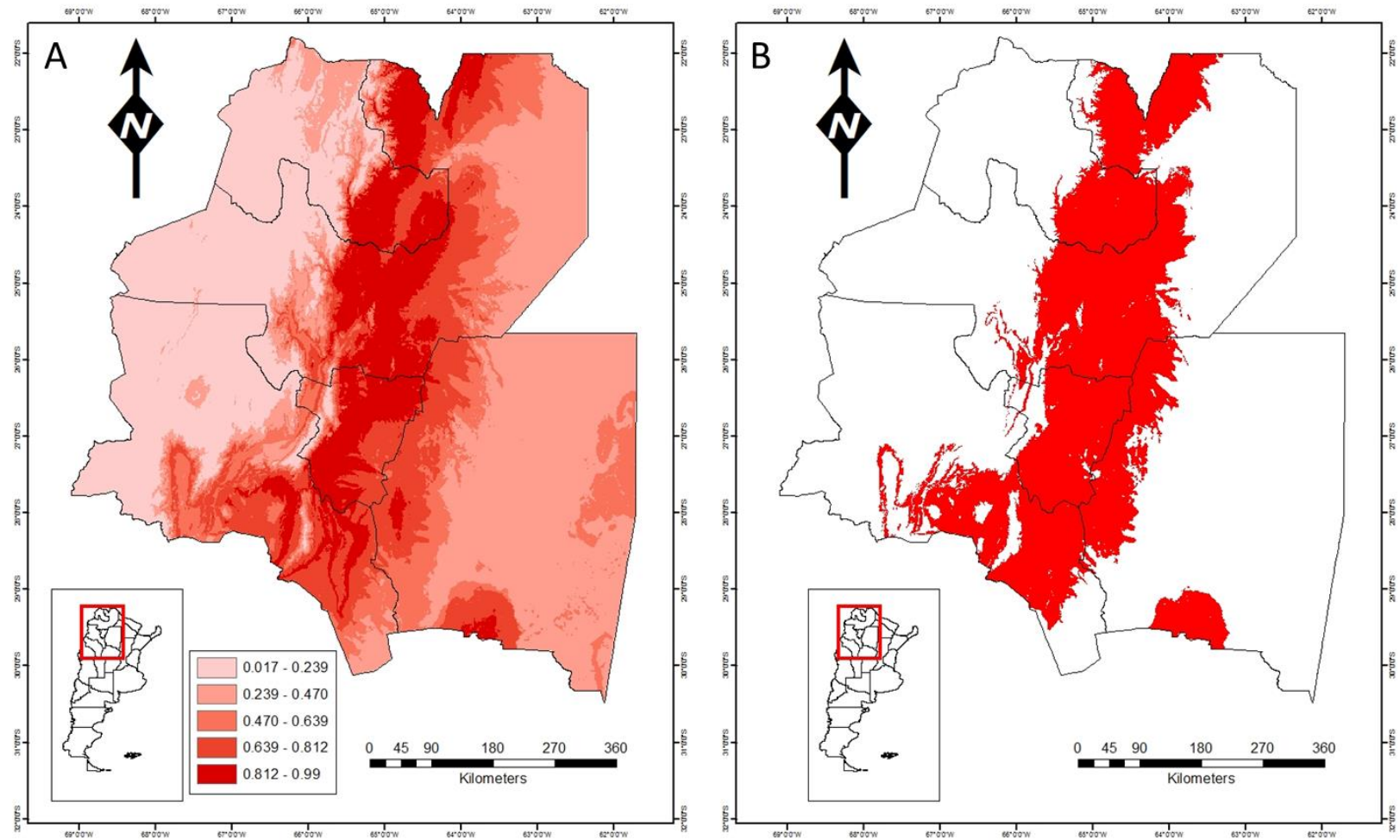


Figura 18. Distribución geográfica de *Jacaranda mimosifolia* en el noroeste de Argentina. A) Distribución potencial expresada en probabilidades y B) distribución potencial luego de aplicar el umbral de corte.

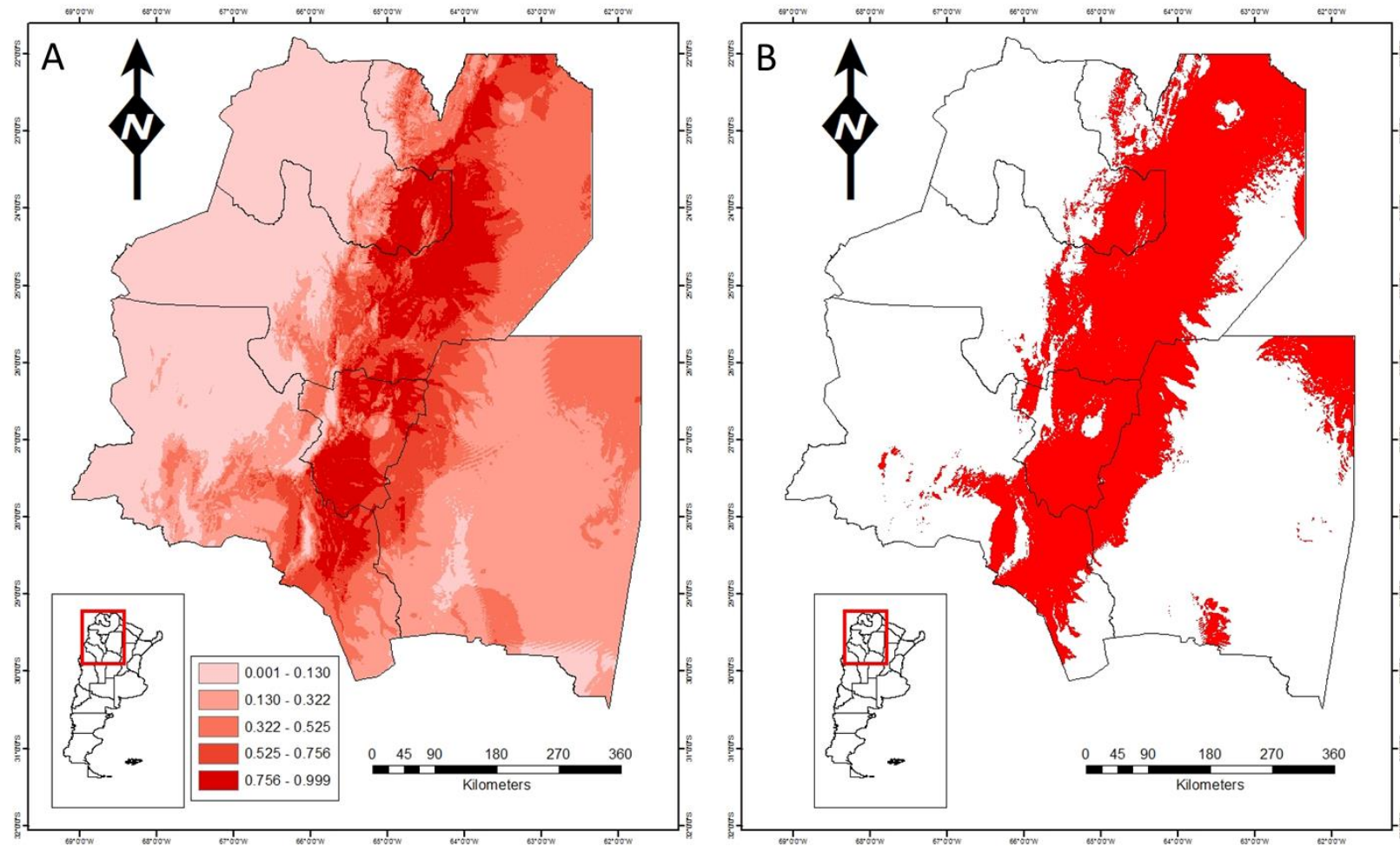


Figura 19. Distribución geográfica de *Libidibia paraguariensis* en el noroeste de Argentina. A) Distribución potencial expresada en probabilidades y B) distribución potencial luego de aplicar el umbral de corte.

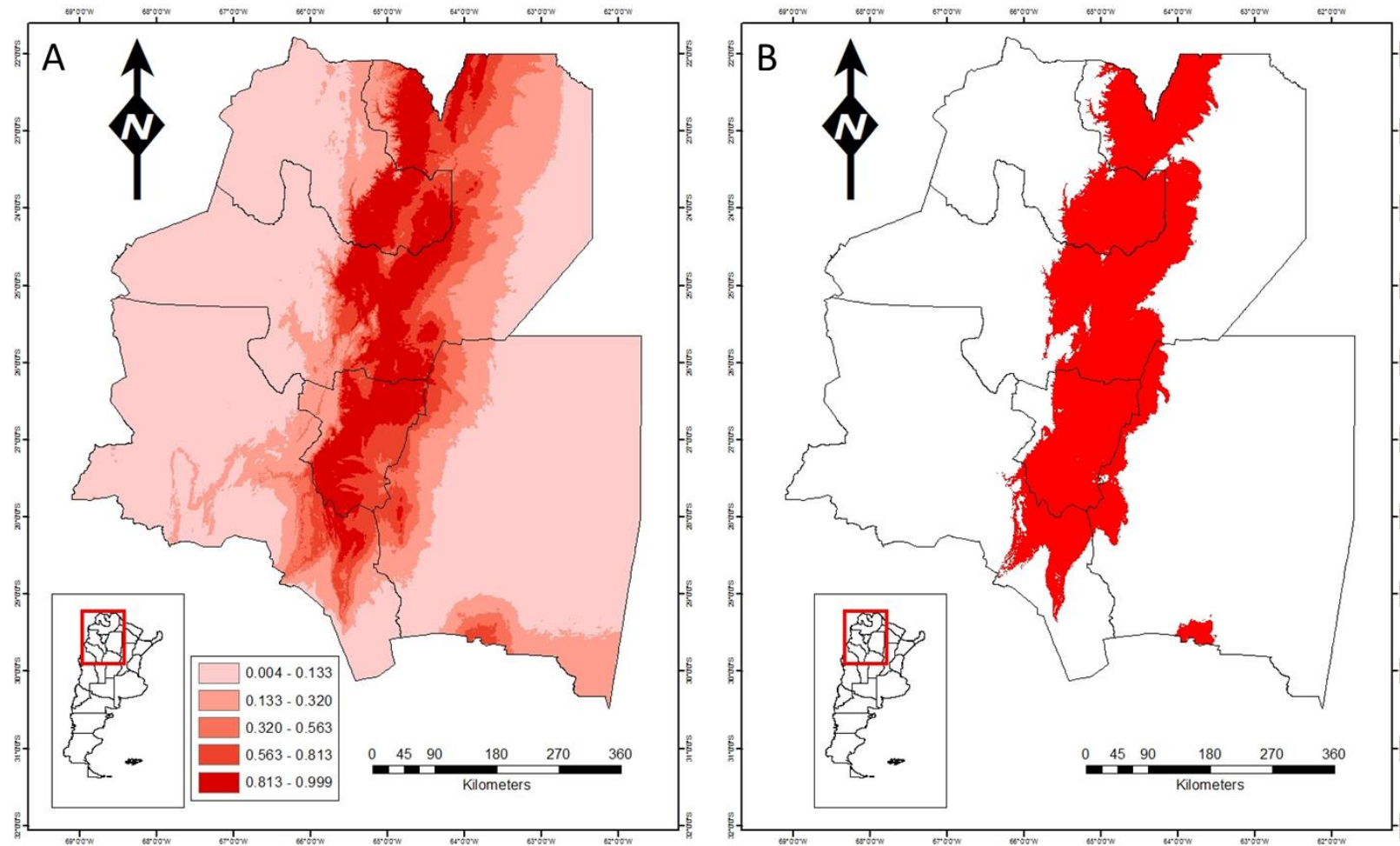


Figura 20. Distribución geográfica de *Parapiptadenia excelsa* en el noroeste de Argentina. A) Distribución potencial expresada en probabilidades y B) distribución potencial luego de aplicar el umbral de corte.

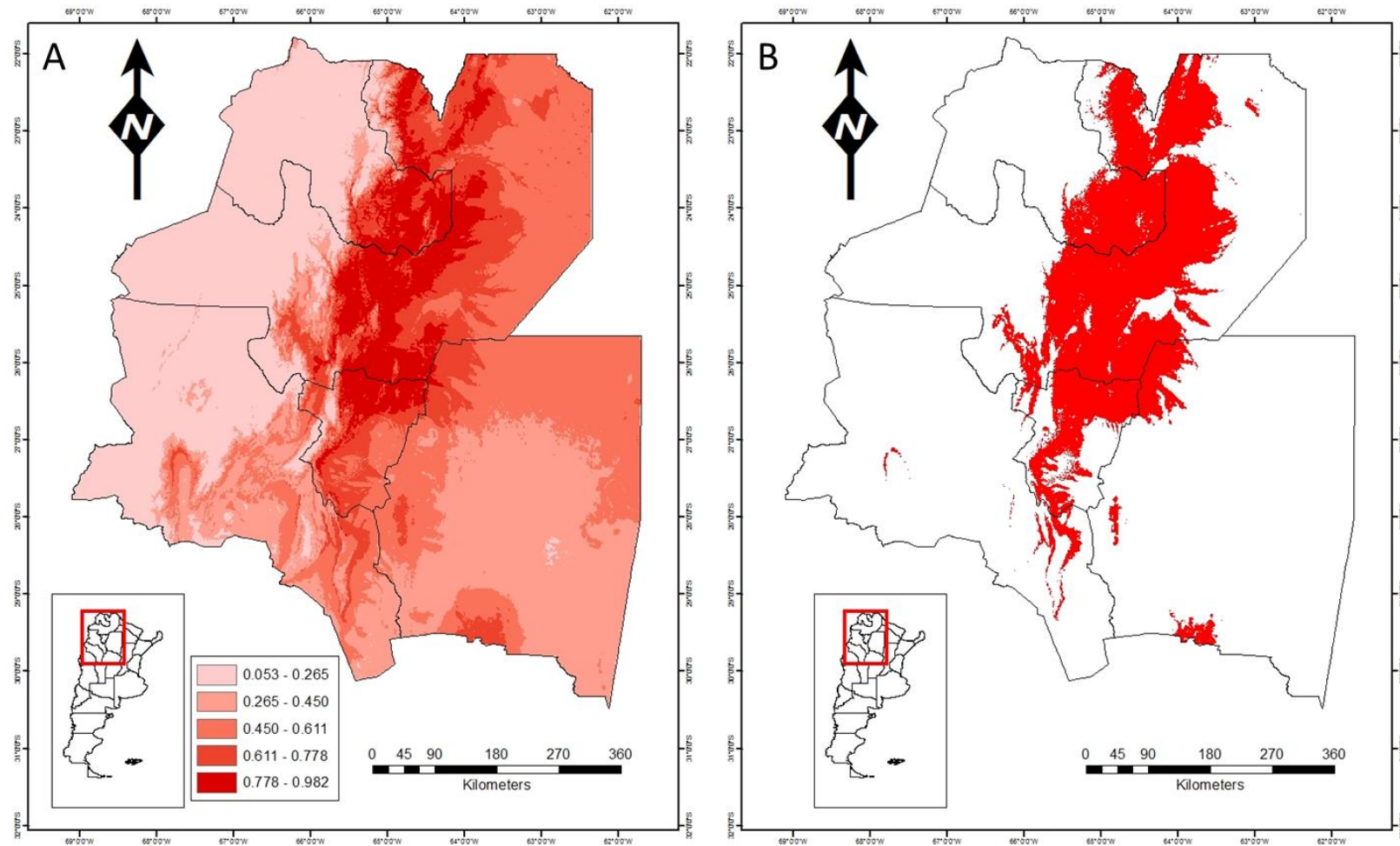


Figura 21. Distribución geográfica de *Prosopis alba* var. *alba* en el noroeste de Argentina. A) Distribución potencial expresada en probabilidades y B) distribución potencial luego de aplicar el umbral de corte.

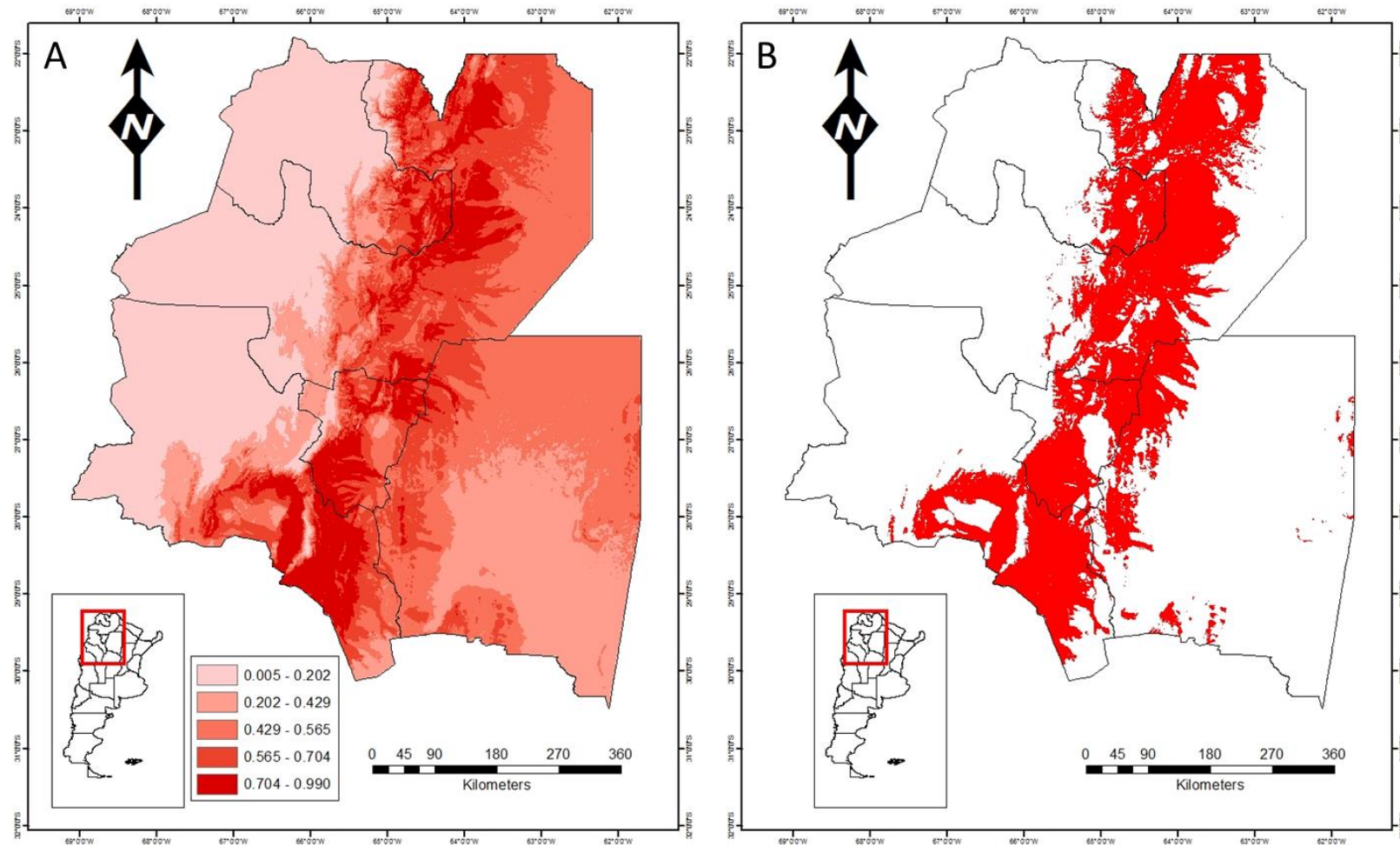


Figura 22. Distribución geográfica de *Pterogyne nitens* en el noroeste de Argentina. A) Distribución potencial expresada en probabilidades y B) distribución potencial luego de aplicar el umbral de corte.

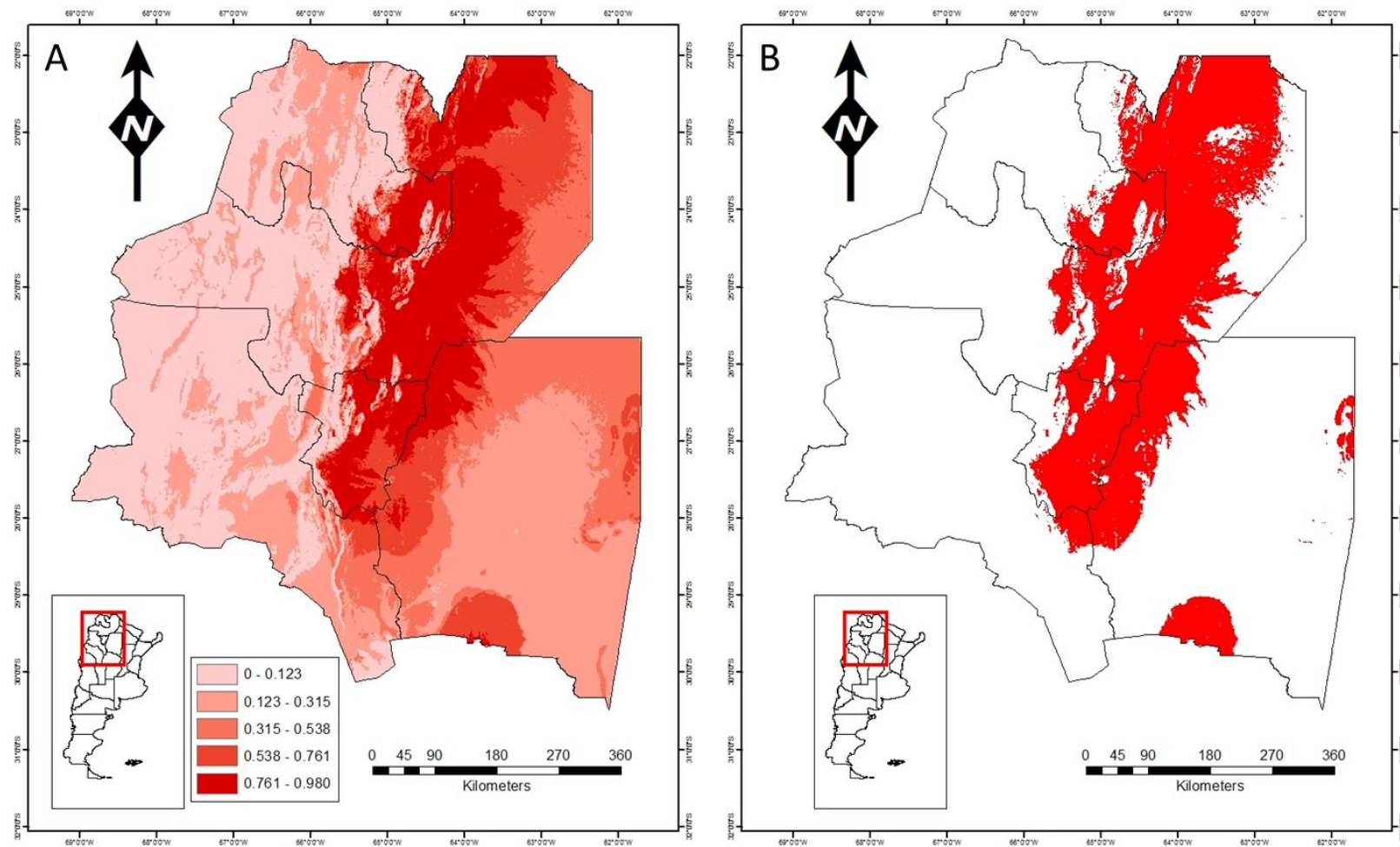


Figura 23. Distribución geográfica de *Schinopsis lorentzii* en el noroeste de Argentina. A) Distribución potencial expresada en probabilidades y B) distribución potencial luego de aplicar el umbral de corte.

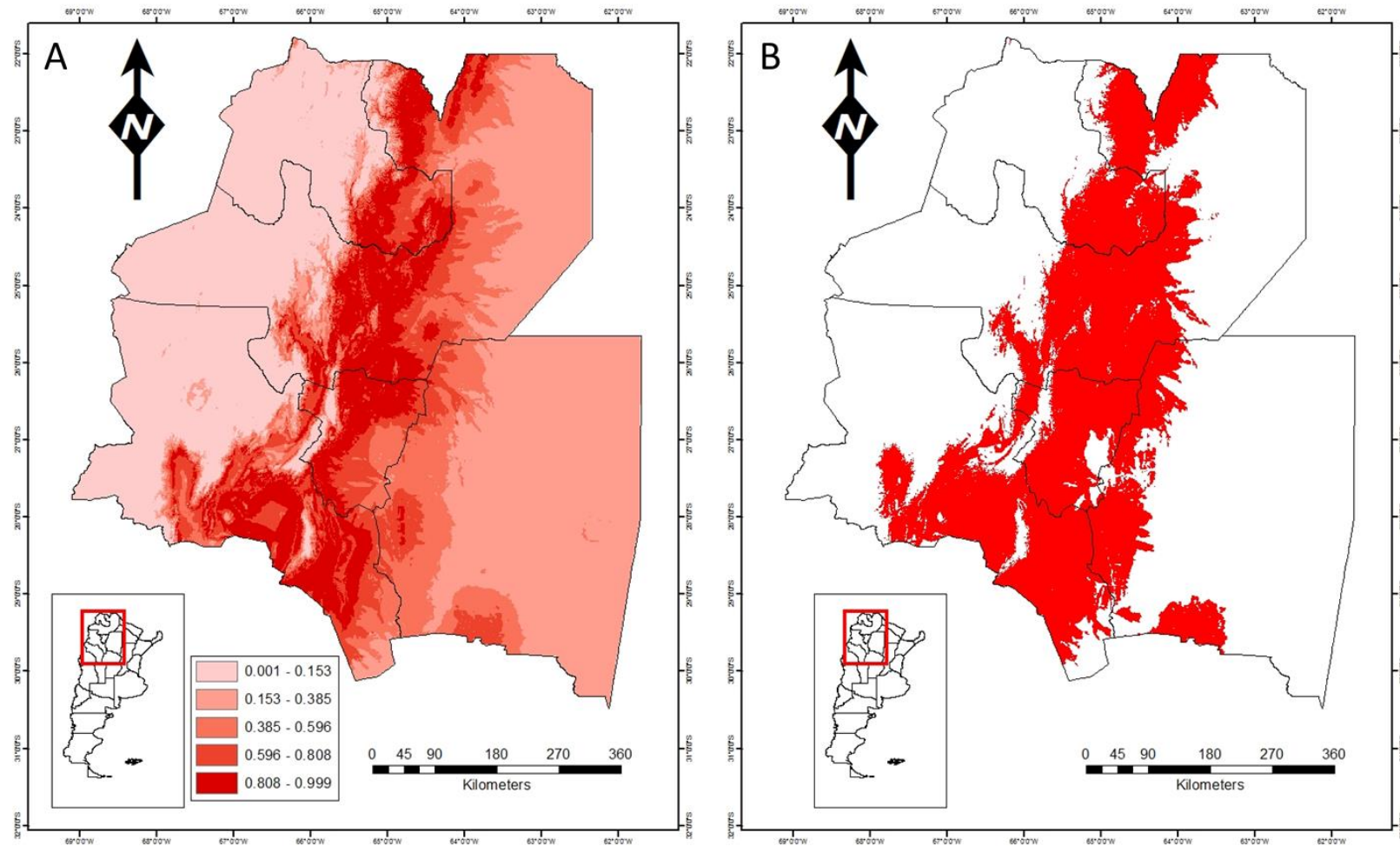


Figura 24. Distribución geográfica de *Tipuana tipu* en el noroeste de Argentina. A) Distribución potencial expresada en probabilidades y B) distribución potencial luego de aplicar el umbral de corte.

De acuerdo al análisis con Marxan, fueron necesarios 16 sitios para cumplir con las metas de representación inicialmente propuestas. Estos 16 sitios se ubicaron en el norte, el noreste y el centro de la Provincia de Salta (Fig. 25).

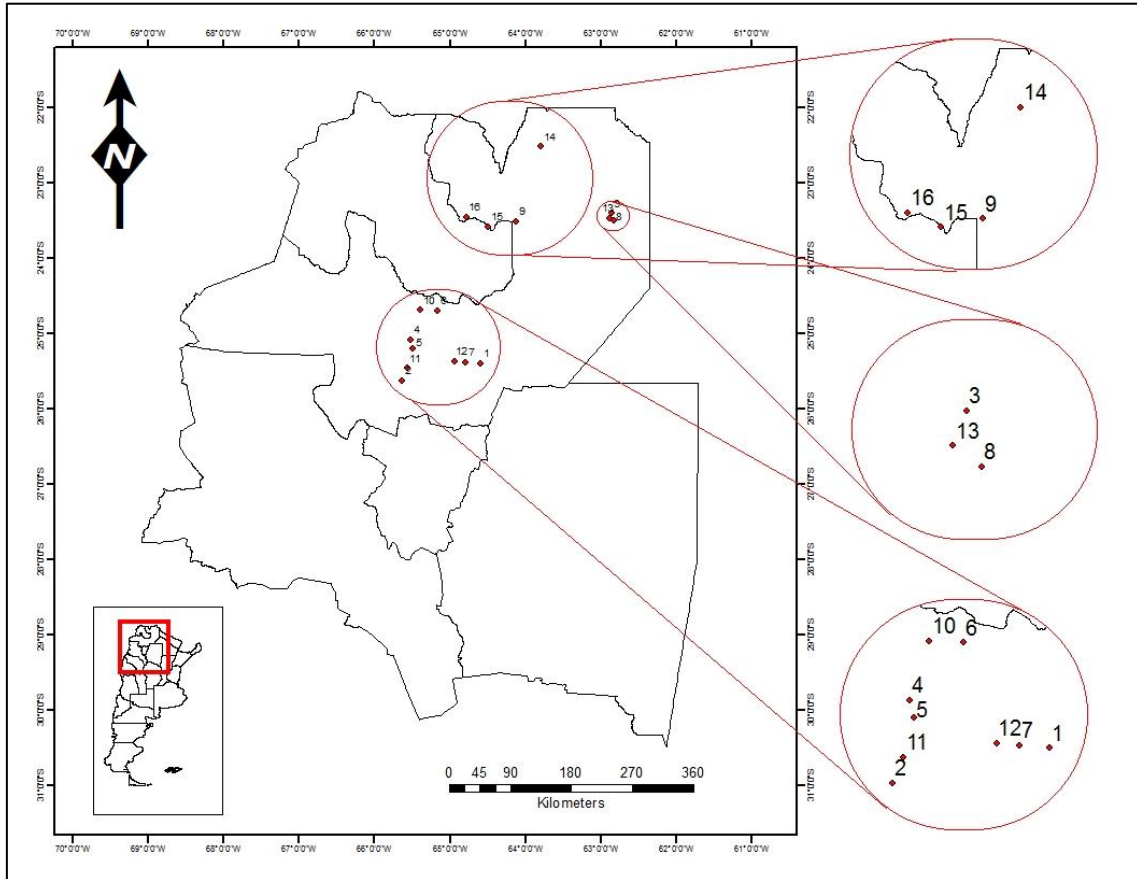


Figura 25. Sitios seleccionados para la recolección de germoplasma de las especies estudiadas. 1) Aguas Calientes, 2) Alemania, 3) Campo Alegre, 4) Chicoana, 5) El Carril, 6) El Gallinato, 7) El Galpón, 8) El Recreo, 9) Esteban de Urizar, 10) La Caldera, 11) La Viña, 12) Metán, 13) Morillo, 14) Tartagal, 15) Tres Lomas y 16) Valle Morado. El nombre asignado corresponde a la localidad más cercana.

En ellos, se registraron las 12 especies estudiadas, aunque sólo para el 75% de las mismas se cumplió con la meta de representación. *Cordia saccellia* y *P. excelsa* sólo se observaron en un sitio, mientras que *P. nitens* se documentó sólo en dos. Para las especies que se registraron en tres sitios, no fue posible recolectar semillas en todas las poblaciones debido a: 1) bajo número de individuos adultos reproductivos, 2) baja o nula producción de frutos y 3) problemas de accesibilidad. Por estos motivos, sólo para *P. alba* var. *alba* y *S. lorentzii* se recolectó germoplasma en tres poblaciones (Tabla 4).

Tabla 4. Ubicación geográfica de los sitios de recolección de germoplasma, especies observadas y (*) recolectadas en cada sitio. El nombre asignado corresponde a la localidad más cercana.

Latitud	Longitud	Sitio de recolección	Especie
-25°23'	-64°35'	Aguas Calientes	<i>Aspidosperma quebracho-blanco*</i> <i>Libidibia paraguariensis*</i> <i>Prosopis alba</i> var. <i>alba</i> <i>Schinopsis lorentzii*</i>
-25°37'	-65°37'	Alemania	<i>P. alba</i> var. <i>alba*</i>
-23°24'	-62°51'	Campo Alegre	<i>Gonopterodendron sarmiento*</i> <i>L. paraguariensis</i> <i>Pterogyne nitens*</i>
-25°04'	-65°31'	Chicoana	<i>Jacaranda mimosifolia*</i> <i>Tipuana tipu*</i>
-25°11'	-65°29'	El Carril	<i>Anadenanthera colubrina</i> var. <i>cebil</i> <i>J. mimosifolia</i> <i>P. alba</i> var. <i>alba*</i> <i>T. tipu</i>
-24°41'	-65°09'	El Gallinato	<i>A. colubrina</i> var. <i>cebil*</i> <i>Handroanthus impetiginosus</i> <i>T. tipu</i>
-25°22'	-64°47'	El Galpón	<i>A. colubrina</i> var. <i>cebil</i> <i>H. impetiginosus*</i>
-23°30'	-62°49'	El Recreo	<i>A. quebracho-blanco*</i> <i>G. sarmiento*</i> <i>S. lorentzii*</i>
-25°23'	-64°35'	Esteban de Urizar	<i>S. lorentzii*</i>

-24°41'	-65°23'	La Caldera	<i>A. colubrina</i> var. <i>cebil</i> <i>J. mimosifolia</i> *
-25°27'	-65°33'	La Viña	<i>A. quebracho-blanco</i> <i>P. alba</i> var. <i>alba</i> *
-25°21'	-64°56'	Metán	<i>Parapiptadenia excelsa</i> *
-23°27'	-62°52'	Morillo	<i>G. sarmientoi</i> *
			<i>L. paraguariensis</i> *
-22°30'	-63°47'	Tartagal	<i>P. nitens</i> *
-23°34'	-64°29'	Tres Lomas	<i>Cordia saccolia</i> *
-23°27'	-64°46'	Valle Morado	<i>H. impetiginosus</i> *

Caracterización del germoplasma

Se registraron diferencias significativas en el peso de la semilla entre poblaciones para *A. quebracho-blanco* ($t = 12.95$, $p < 0.0001$), *H. impetiginosus* ($t = 3.14$, $p = 0.0029$), *L. paraguariensis* ($t = 4.46$, $p < 0.0001$), *P. nitens* ($t = -4.85$, $p < 0.0001$) y *S. lorentzii* ($F = 9.25$, $p = 0.002$). El peso de las semillas no difirió entre poblaciones en *G. sarmientoi* ($t = 1.27$, $p = 0.2103$), *J. mimosifolia* ($t = -1.31$, $p = 0.1979$) y *P. alba* var. *alba* ($F = 0.35$, $p = 0.7042$). La capacidad germinativa fue igual o superior a 75% en la mayoría de las poblaciones (Tabla 5). Se observaron diferencias significativas en la capacidad germinativa de las semillas entre las poblaciones de *G. sarmientoi* ($F = 29.4$, $p = 0.0016$), *L. paraguariensis* ($F = 16.91$, $p = 0.0063$) y *P. alba* var. *alba* ($F = 11.36$, $p = 0.0035$), mientras que entre las poblaciones de *A. quebracho-blanco* ($F = 0.09$, $p = 0.7795$), *H. impetiginosus* ($F = 1.71$, $p = 0.2388$), *J. mimosifolia* ($F = 3.03$, $p = 0.1324$), *P. nitens* ($F = 1.69$, $p = 0.418$) y *S. lorentzii* ($F = 3.69$, $p = 0.0734$) no se registraron diferencias en la capacidad germinativa de sus semillas.

Tabla 5. Peso de la semilla (media \pm desvío estándar) y capacidad germinativa (media \pm 95% intervalo de confianza binomial) para cada una de las especies y poblaciones estudiadas. En cada población se indica entre paréntesis el número de individuos recolectados. En todos los casos el peso de la semilla se obtuvo pesando 25 semillas individualmente.

Especie	Población	Peso de la semilla (mg)	Capacidad germinativa (%)
<i>Anadenanthera colubrina</i> var. <i>cebil</i>	El Gallinato (10)	186.8 \pm 37.1	93 \pm 2.52
<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i>	Aguas Calientes (7)	307.6 \pm 61	47.5 \pm 11.99
	El Recreo (6)	141.1 \pm 20.3	50 \pm 5.77
<i>Cordia saccelia</i>	Tres Lomas (10)	149.1 \pm 28	0
<i>Gonopterodendron sarmientoi</i>	Campo Alegre (6)	83.1 \pm 20.3	43.33 \pm 6.94
	Morillo (5)	75.3 \pm 23.2	90 \pm 4.08
<i>Handroanthus impetiginosus</i>	El Galpón (7)	77.7 \pm 22.3	93.62 \pm 2.46
	Valle Morado (7)	60.6 \pm 15.7	87.5 \pm 5.2
<i>Jacaranda mimosifolia</i>	Chicoana (6)	10.7 \pm 1.6	90 \pm 3.54
	La Caldera (5)	11.3 \pm 1.6	80 \pm 3.54
<i>Libidibia paraguariensis</i>	Aguas Calientes (10)	109.2 \pm 23.5	46.25 \pm 3.15
	Morillo (5)	82.7 \pm 19.2	87.5 \pm 5.6
<i>Parapiptadenia excelsa</i>	Metán (3)	15.5 \pm 4.42	97 \pm 2

<i>Prosopis alba</i> var. <i>alba</i>	Alemania (6)	38 ± 8.39	62 ± 8.08
	El Carril (7)	37.3 ± 1.6	75 ± 3.42
	La Viña (5)	39.1 ± 1.6	93 ± 1
<i>Pterogyne nitens</i>	Campo Alegre (4)	71.7 ± 9.8	76.25 ± 8.98
	Tartagal (10)	95.5 ± 22.6	84 ± 3.27
<i>Schinopsis lorentzii</i>	Aguas Calientes (5)	100.4 ± 28.5	54.99 ± 6.8
	El Recreo (7)	117 ± 24.6	60.49 ± 9.55
	Esteban de Urizar (5)	119 ± 28.5	34.85 ± 11.63
<i>Tipuana tipu</i>	Chicoana (6)	434.8 ± 126.4	53.13 ± 8.86

DISCUSIÓN

Distribución potencial de las especies y sitios de recolección de germoplasma

Los modelos tuvieron un buen desempeño en predecir la distribución potencial de las 12 especies estudiadas de árboles nativos, confirmando la importancia de Maxent como una herramienta útil para la construcción de mapas de distribución de especies basados en el principio del nicho ecológico (Elith et al. 2006, Hernández et al. 2006, Pearson et al. 2007, Wisz et al. 2008, Costa et al. 2010, Williams 2010, Aguirre-Gutiérrez et al. 2013, Peng et al. 2019). Dentro de los modelos de distribución de especies (MDE), Maxent es uno de los más usados debido, entre otras razones, a la ventaja de que requiere sólo datos de presencia. Para la gran mayoría de las especies estos son los únicos disponibles, mismos que se encuentran en herbarios y colecciones de museos. En estos casos, dicha información es el resultado de muestreos que generalmente no han registrado todas las especies presentes en un sitio (Soberón et al. 2007). Sin embargo, muestreos intensivos de campo sólo son posibles en regiones donde el esfuerzo de muestreo puede ser realizado en un tiempo relativamente corto. Grandes áreas difícilmente puedan muestrearse de manera intensiva debido a la gran inversión, en tiempo y recursos, que se necesitarían, lo que atenta con el propósito principal de generar esquemas de conservación con cierta premura.

De acuerdo a los resultados, las 12 especies se distribuyeron en las cinco provincias del NOA. Sin embargo, la base de datos más actualizada sobre las especies de plantas silvestres presentes en Argentina, el Catálogo de las Plantas Vasculares del Cono Sur, indica que sólo *Anadenanthera colubrina* var. *cebil*, *Aspidosperma quebracho-blanco* y *Schinopsis lorentzii* se distribuyen en estas cinco provincias (Zuloaga et al. 2008). El caso más extremo es *Gonopterodendron sarmientoi*, cuya presencia en el NOA sólo ha sido citada para la Provincia de Salta (Zuloaga et al. 2008).

En este sentido, es importante resaltar que la distribución potencial obtenida en este trabajo debe entenderse como un mapa de hábitat disponible, el que puede incluir áreas en las que las especies no se han registrado aún o no están presentes en la actualidad (Hirzel y Le Lay 2008). Esto puede deberse a que las especies no han podido colonizar las áreas predichas por el modelo debido a barreras ambientales o al hecho de que no se encuentran en esas localidades otras especies con las que interactúan positivamente, por ejemplo, aquellas que las polinizan (Gorostiague et al. 2018). Asimismo, la ausencia de las especies en sitios en los que deberían encontrarse, puede asociarse al impacto de las actividades humanas, sobre todo cuando las especies presentan una gran sensibilidad al disturbio antrópico. La ausencia de las especies en algunas regiones puede deberse también al hecho de que las mismas no han sido lo suficientemente relevadas. En este sentido, los mapas de distribución potencial constituyen hipótesis de trabajo sobre la distribución de las especies. Por ejemplo, *G. sarmiento* se distribuye en Santiago del Estero (Abraham de Noir et al. 2002), aunque el Catálogo de las Plantas Vasculares del Cono Sur no la cita para esta provincia (Zuloaga et al. 2008). Por esta razón, se ha indicado que un paso fundamental en el desarrollo y uso de los modelos de distribución geográfica, realizados con datos de presencia, lo constituye tratar de corroborar, con información empírica e independiente, el modelo obtenido (Rebelo y Jones 2010, Gil y Lobo 2012, Rinnohofer et al. 2012, Peterman et al. 2013), principalmente con nuevos registros de campo. Esta forma de validación (*ground validation*) permite por un lado registrar poblaciones nuevas a partir del modelo construido y además obtener la información para la validación con datos nuevos e independientes de la muestra original (Rebelo y Jones 2010, Gil y Lobo 2012, Rinnohofer et al. 2012). Sin embargo, esta forma de validación es una tarea difícil de realizar cuando las especies bajo estudio son numerosas y sólo se ha realizado con especies focales, que tienen intereses especiales

por los niveles de amenazas que enfrentan o el valor de uso que poseen (Rebelo y Jones 2010, Rinnhofer et al. 2012, Peterman et al. 2013). Futuros estudios deberían poner a prueba los modelos para corroborar la presencia de las especies en las provincias en las que aún no han sido registradas y en las áreas dentro de las provincias para las cuales no existen registros. Esto es especialmente importante para las especies bajo estudio dado su valor de uso y los niveles de amenazas que algunas de ellas enfrentan por el cambio en el uso del suelo y la sobreexplotación (Pérez-Carrera et al. 2008, Seghezzo et al. 2011, Volante et al. 2012, Leake et al. 2016). Particularmente, tres especies estudiadas en este capítulo (*G. sarmientoi*, *Jacaranda mimosifolia* y *Libidibia paraguariensis*) se encuentran amenazadas según IUCN (Prado 1998, Americas Regional Workshop 2018, Barstow 2018, IUCN 2020).

De las especies estudiadas, *L. paraguariensis* fue la que presentó el mayor rango de distribución en la Provincia de Salta, mientras que *Handroanthus impetiginosus* fue la de distribución más restringida. Teniendo en cuenta los resultados informados en este capítulo, el 50% de las especies (*A. colubrina* var. *cebil*, *A. quebracho-blanco*, *G. sarmientoi*, *H. impetiginosus*, *J. mimosifolia* y *Parapiptadenia excelsa*) son raras geográficamente en la Provincia de Salta. Esto es especialmente relevante si se tiene en cuenta que esta es una de las provincias (junto a Santiago del Estero) con la mayor proporción de bosque nativo perdido por avance de la frontera agropecuaria en el NOA (Seghezzo et al. 2011, Volante et al. 2012, Leake et al. 2016). La pérdida de hábitat por cambio en el uso del suelo se expresa en la retracción de los rangos geográficos de las especies (Ceballos y Ortega-Baes 2011), por lo que las especies con rareza geográfica tendrían rangos geográficos más restringidos en la actualidad, encontrándose, como ya ha sido indicado, amenazadas por este factor antrópico (Prado 1998, Americas Regional Workshop 2018, Barstow 2018, IUCN 2020). Futuros estudios deberían evaluar el

impacto del avance de la frontera agropecuaria sobre la distribución geográfica de estas especies utilizando como información de base los mapas de distribución obtenidos en el presente capítulo (Ceballos y Ortega-Baes 2011).

En este trabajo, se usó el algoritmo de selección de áreas Marxan para hacer más eficiente la recolección de germoplasma, es decir identificar el mayor número de poblaciones con el menor esfuerzo posible. De acuerdo a los resultados, este análisis permitió, para un alto porcentaje de especies, identificar al menos tres poblaciones, cumpliendo con la meta de representación propuesta inicialmente. Es por ello que el uso de estos algoritmos puede ser de gran utilidad para planificar la recolección de germoplasma, lo que sumado al uso de los mapas de distribución potencial permitirían prospectar, con estos fines, un área geográfica determinada, haciendo más eficiente el tiempo y los recursos destinados a este propósito. Esto es especialmente relevante para planificar la recolección de germoplasma de biodiversidad con valor de uso que, como en el presente caso, casi no está representada en los Bancos de Germoplasma. Tal como se desprende de los resultados, no siempre fue posible recolectar germoplasma en todas las poblaciones. Esto fue debido a tres razones principales: 1) bajo número de individuos adultos reproductivos, 2) baja o nula producción de frutos y 3) problemas de accesibilidad. En función de esto, la aplicación de esta metodología para la recolección de germoplasma debería considerar la posibilidad de enfrentar estas dificultades, lo que podría lograrse incrementando la meta de representación.

Caracterización del germoplasma

De acuerdo a los resultados, en cinco de las ocho especies que se recolectaron semillas en más de una población (*A. quebracho-blanco*, *H. impetiginosus*, *L. paraguariensis*, *P. nitens* y *S. lorentzii*), se registró variación inter-poblacional en el peso de la semilla.

Para algunas de estas especies, estudios previos ya habían indicado variación poblacional en esta característica (de Viana et al. 2014, Carón et al. 2018). Se ha indicado que el tamaño de la semilla puede variar entre especies de una comunidad o de un mismo linaje, entre poblaciones de una misma especie y entre años para una misma población, inclusive entre individuos de una misma población o dentro de un mismo individuo (Baskin y Baskin 2014). Estas variaciones se han asociado a los efectos de los factores ambientales sobre la planta madre durante el desarrollo, principalmente, a las variaciones en los niveles de dióxido de carbono, nutrientes minerales, agua, luz y temperatura. Sumado a esto, la variación en el peso de la semilla ha sido también asociado a gradientes altitudinales y latitudinales, filogenia, niveles de endogamia, cambios durante la sucesión, estructura de las comunidades, modos de dispersión, niveles de depredación, presencia de dormición, entre otros (ver Baskin y Baskin 2014). Las diferencias en el tamaño de la semilla tienen implicancias en la germinación (modificando el porcentaje y la tasa de germinación), afectando los niveles de tolerancia o modificando los requerimientos para este proceso. En adición, el tamaño de la semilla se ha relacionado con el crecimiento y supervivencia de las plántulas, la habilidad competitiva de los individuos y el tamaño de la planta adulta (Fenner y Thompson 2005, Baskin y Baskin 2014). Así también, numerosos estudios han registrado que la persistencia en los bancos de semillas, podría estar asociada al tamaño de las semillas (ver Baskin y Baskin 2014). Algunos estudios han mostrado que no existe relación entre

la masa de la semillas y el comportamiento durante el almacenamiento (Walters et al. 2005, Galíndez et al. 2019).

La alta capacidad germinativa registrada en la mayoría de las especies y poblaciones estudiadas, implica que sus semillas poseen buena calidad y ausencia de dormición fisiológica, lo que coincide con lo registrado por otros autores para *A. colubrina* var. *cebil*, *H. impetiginosus*, *J. mimosifolia* y *T. tipu* (Speroni y de Viana 2000, Silva et al. 2004, Rossini-Oliva et al. 2006, Varela y Albornoz 2013, Baskin y Baskin 2014). Los bajos a nulos porcentajes de germinación observados en algunas poblaciones fueron asociados a la mala calidad de las semillas en dichas poblaciones, excepto en las semillas de *C. saccellia* y en las tres poblaciones de *S. lorentzii*, dónde se constató, mediante un corte longitudinal al finalizar los ensayos, que las semillas no germinadas se encontraban viables, por lo que presentarían algún tipo de dormición. De acuerdo a lo registrado para otras especies del género *Schinopsis* (Baskin y Baskin 2014), las semillas de *S. lorentzii*, podrían presentar dormición mecánica, un tipo particular de dormición fisiológica. Este tipo de dormición se caracteriza por la presencia de una pared dura y leñosa (a veces pétreo) del fruto que impide el crecimiento del embrión (Baskin y Baskin 2014). Futuros estudios deberían confirmar la presencia de este tipo de dormición en *S. lorentzii*, evaluando los métodos adecuados para la salida de ese estado. Con relación a los resultados obtenidos para *C. saccellia*, estos no coinciden con lo registrado para semillas de otras poblaciones de esta especie en el noroeste de Argentina (Galíndez et al. 2019). Estos autores registraron germinación en semillas provenientes de las tres poblaciones estudiadas, aunque la germinación fue superior al 80% cuando las semillas se ponían a germinar a temperaturas alternas (Galíndez et al. 2019). Futuros estudios deberían evaluar si la ausencia de germinación registrada en las semillas de la población de *C. saccellia* se

debe a que las mismas fueron puestas a germinar a temperaturas constantes o a la presencia de dormición fisiológica, misma que ha sido indicada para otras especies de este género (Baskin y Baskin 2014).

En síntesis, en este capítulo se modeló la distribución potencial para 12 especies de árboles nativos de importancia forestal de la Provincia de Salta, utilizando dicha distribución para planificar la recolección de germoplasma con fines de conservación. Adicionalmente, se utilizó un algoritmo de selección de áreas para optimizar la recolección. De acuerdo a los resultados, los modelos de distribución y los algoritmos de optimización fueron útiles para planificar la recolección de germoplasma. Sin embargo, no se pudo recolectar germoplasma de acuerdo al nivel de representación requerido de antemano. Esto se debió a que en algunos sitios seleccionados no se encontraban las especies bajo estudio y en algunos casos, aunque la especie se registraba en dichos sitios, no existía disponibilidad de semillas para su recolección. Futuros estudios, que utilicen la metodología propuesta aquí deberían considerar, *a priori*, estas potenciales dificultades, incrementando la meta de representación. Dada la alta diversidad de especies con valor de uso que se distribuye en los bosques nativos del noroeste de Argentina y la creciente amenaza que los mismos enfrentan, por ejemplo, por el avance de la frontera agropecuaria, se hace necesario establecer acciones de conservación de manera urgente. En este sentido, el establecimiento de un banco de germoplasma para estas especies se considera una prioridad, para lo que estudios como el presentado en este capítulo son de gran utilidad y factibles de ser aplicados no sólo a las especies de árboles de importancia forestal sino también a otras especies con valor de uso del bosque nativo como lo son las aromático-medicinales, las ornamentales, las forrajeras, entre otras.

REFERENCIAS

- Abraham de Noir F, Bravo S y Abdala R. 2002. Mecanismos de dispersión de algunas especies de leñosas nativas del Chaco Occidental y Serrano. *Quebracho* 9: 140-150.
- Aguirre-Gutiérrez J, Carvalheiro LG, Polce C, van Loon EE, Raes N, Reemer M y Biesmeijer JC. 2013. Fit-for-Purpose: Species Distribution Model Performance Depends on Evaluation Criteria - Dutch Hoverflies as a Case Study. *PLoS ONE* 5: 1-11.
- Americas Regional Workshop (Conservation & Sustainable Management of Trees, Costa Rica, November 1996). 2018. *Libidibia paraguariensis* (amended version of 1998 assessment). The IUCN Red List of Threatened Species 2018: e.T32026A128226047.
- Anderson RP y Martínez-Meyer E. 2004. Modeling species' geographic distributions for preliminary conservation assessments: an implementation with the spiny pocket mice (*Heteromys*) of Ecuador. *Biol. Conserv.* 116: 167-179.
- Ardron JA, Possingham HP y Klein CJ. 2010. *Marxan Good Practices Handbook, Version 2*. Pacific Marine Analysis and Research Association. Canada.
- Ball IR y Possingham HP. 2000. *MARXAN (V1. 8.2). Marine Reserve Design Using Spatially Explicit Annealing, a Manual*.
- Barstow M. 2018. *Bulnesia sarmientoi*. The IUCN Red List of Threatened Species 2018: e.T32028A68085692.
- Baskin CC y Baskin JM. 2014. *Seeds: Ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. Academic Press. Estados Unidos.
- Baskin C, Thompson K y Baskin JM. 2006. Mistakes in germination ecology and how to avoid them. *Seed Sci. Res.* 16: 165-168.

- Carón MM, De Frenne P, Ortega-Baes P, Quinteros A y Verheyen K. 2018. Regeneration responses to climate and land-use change of four subtropical tree species of the southern Central Andes. *For. Ecol. Manage.* 417: 110-121.
- Ceballos G y Ortega-Baes P. 2011. La sexta extinción: la pérdida de especies y poblaciones en el Neotrópico. En: Simoneti J y Dirzo R (eds). *Conservación Biológica: Perspectivas de Latinoamérica*. Universidad de Chile. Chile.
- Costa GC, Nogueira C, Machado RB y Colli GR. 2010. Sampling bias and the use of ecological niche modeling in conservation planning: a field evaluation in a biodiversity hotspot. *Biodivers. Conserv.* 19: 883-899.
- Curti RN, Sajama J y Ortega-Baes P. 2017. Setting conservation priorities for Argentina's pseudocereal crop wild relatives. *Biol. Conserv.* 209: 349-355.
- de Viana ML, Giamminola E, Russo R y Ciaccio M. 2014. Morphology and genetics of *Anadenanthera colubrina* var. *cebil* (Fabaceae) tree from Salta (Northwestern Argentina). *Rev. Biol. Trop.* 62: 757-767.
- Elith JH, Graham CP, Anderson R, Dudík M, Ferrier S, Guisan AJ, Hijmans R, Huettmann FR y Leathwick J. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29: 129-151.
- Fenner M y Thompson K. 2005. *The Ecology of Seeds*. Cambridge University Press. Estados Unidos.
- Galíndez G, Malagrina G, Ceccato D, Ledesma T, Lindow-López L y Ortega-Baes P. 2015. Dormición física y conservación *ex situ* de semillas de *Amburana cearensis* y *Myroxylon peruiferum* (Fabaceae). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 50: 153-161.

- Galíndez G, Ceccato DV, Malagrina GM, Pidal B, Chilo GN, Bach HG, Fortunato R y Ortega-Baes P. 2016. Physical seed dormancy in native legume species of Argentina. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 51: 73-78.
- Galíndez G, Ceccato D, Bubillo R, Lindow-López L, Malagrina G, Ortega-Baes P y Baskin CC. 2018. Three levels of simple morphophysiological dormancy in seeds of *Ilex* (Aquifoliaceae) species from Argentina. *Seed Sci. Res.* 28: 131-139.
- Galíndez G, Ledesma T, Álvarez A, Pastrana-Ignes V, Bertuzzi T, Lindow-López L y Ortega-Baes P. 2019. Intraspecific variation in seed germination and storage behavior of *Cordia* tree species of subtropical montane forests of Argentina: Implications for *ex situ* conservation. *S. Afr. J. Bot.* 123: 393-399.
- Gaston KJ. 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature* 405: 220-227.
- Gil GE y Lobo JM. 2012. El uso de modelos predictivos de distribución para el diseño de muestreos de especies poco conocidas. *Mastozool. Neotrop.* 19: 47-62.
- Gorostiague P, Sajama J y Ortega-Baes P. 2018. Will climate change cause spatial mismatch between plants and their pollinators? A test using Andean cactus species. *Biol. Conserv.* 226: 247-255.
- Hernández PA, Graham CH, Master LL y Albert DL. 2006. The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods. *Ecography* 29: 773-785.
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG y Jarvis A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int. J. Climatol.* 25: 1965-1978.
- Hirzel AH y Le Lay G. 2008 Habitat suitability modelling and niche theory. *J. Appl. Ecol.* 45: 1372-1381.

- IUCN. 2020. The IUCN Red List of Threatened Species v. 2020.1. Disponible en:
<http://www.iucnredlist.org>
- Leake A, López EO y Leake MC. 2016. La deforestación del Chaco salteño, 2004-2015. SMA Ediciones. Argentina.
- Liu C, White M y Newell G. 2013. Selecting thresholds for the prediction of species occurrence with presence-only data. *J. Biogeogr.* 40: 778-789.
- Ortega-Baes P, Aparicio-González M, Galíndez G, del Fueyo P, Sühling S y Rojas-Aréchiga M. 2010. Are cactus growth forms related to germination responses to light? A test using *Echinopsis* species. *Acta Oecol.* 36: 339-342.
- Oyarzabal M, Clavijo J, Oakley L, Biganzoli F, Tognetti P, Barberis I y Oesterheld M. 2018. Unidades de vegetación de la Argentina. *Ecol. Austral* 28: 40-63.
- Parra-Quijano M, Iriondo JM, Cruz MDL y Torres E. 2011. Strategies for the development of core collections based on ecogeographical data. *Crop Sci.* 51: 656-666.
- Parra-Quijano M, Iriondo JM y Torres E. 2012. Improving representativeness of genebank collections through species distribution models, gap analysis and ecogeographical maps. *Biodivers. Conserv.* 21: 79-96.
- Pearson RG y Dawson TP. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Glob. Ecol. Biogeogr.* 12: 361-371.
- Pearson RG, Raxworthy CJ, Nakamura M y Townsend-Peterson A. 2007. Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *J. Biogeogr.* 34: 102-117.

- Peng D, Sun L, Pritchard HW, Yang J, Sun H y Li Z. 2019. Species distribution modelling and seed germination of four threatened snow lotus (*Saussurea*), and their implication for conservation. *Glob. Ecol. Conserv.* 17: 1-10.
- Pérez-Carrera AA, Moscuza CH y Fernández-Cirelli A. 2008. Efectos socioeconómicos y ambientales de la expansión agropecuaria. Estudio de caso: Santiago del Estero, Argentina. *Ecosistemas* 17: 5-15.
- Peterman WE, Crawford JA y Kuhns AR. 2013. Using species distribution and occupancy modeling to guide survey efforts and assess species status. *J. Nat. Conserv.* 21: 114-121.
- Peterson AT. 2011. *Ecological Niches and Geographic Distributions (MPB-49)*. Princeton University Press. Estados Unidos.
- Phillips SJ, Anderson R y Schapire RE. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecol. Modell.* 190: 231-259.
- Phillips SJ y Dudík M. 2008. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography* 31: 161-175.
- Prado D. 1998. *Jacaranda mimosifolia*. The IUCN Red List of Threatened Species 1998: e.T32027A9675619.
- Rebelo H y Jones G. 2010. Ground validation of presence-only modelling with rare species: a case study on barbastelles *Barbastella barbastellus* (*Chiroptera*: Vespertilionidae). *J. Appl. Ecol.* 47: 410-420.
- Rinshofer LJ, Roura-Pascual N, Arthofer W, Dejaco T, Thaler-Knoflach B, Wachter GA, Christian E, Steiner FM y Schlick-Steiner BC. 2012. Iterative species distribution modelling and ground validation in endemism research: an Alpine jumping bristletail example. *Biodivers. Conserv.* 21: 2845-2863.

- Rossini-Oliva S, Valdés B, Andrés MC, Márquez-Campón F y Bueso-López M. 2006. Germinación de las semillas en algunas especies americanas de Fabaceae y Bignoniaceae cultivadas en Sevilla (SO España). *Lagascalia* 26: 119-129.
- Seghezzo L, Volante JN, Paruelo JM, Somma DJ, Buliubasich EC, Rodríguez HE y Hufty M. 2011. Native forests and agriculture in Salta (Argentina) conflicting visions of development. *J. Environ. Dev.* 20: 251-277.
- Silva EAA, Davide AC, Rocha-Faria JM, Bandeira de Melo DL y Barbosa de Abreu G. 2004. Germination studies on *Tabebuia impetiginosa* Mart. seeds. *Cerne* 10: 1-9.
- Soberón J. 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecol. Lett.* 10: 1115-1123.
- Soberón J, Jiménez R, Golubov J y Koleff P. 2007. Assessing completeness of biodiversity databases at different spatial scales. *Ecography* 30:152-160.
- Soberón J y Peterson AT. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodivers. Inf.* 2: 1-10.
- Speroni FC y de Viana ML. 2000. Requerimientos de escarificación en semillas de especies autóctonas e invasoras. *Ecol. Austral* 10: 123-131.
- Varela OR y Albornoz PL. 2013. Morpho-anatomy, imbibition, viability and germination of the seed of *Anadenanthera colubrina* var. *cebil* (Fabaceae). *Rev. Biol. Trop.* 61: 1109-1118.
- Volante JN, Alcaraz-Segura D, Mosciaro MJ, Viglizzo EF y Paruelo YJM. 2012. Ecosystem functional changes associated with land clearing in NW Argentina. *Agric. Ecosyst. Environ.* 154: 12-22.
- Walters C, Wheeler LM y Grotenhuis JM. 2005. Longevity of seeds stored in a gene bank: species characteristics. *Seed Sci. Res.* 15: 1-20.

- Williams RJ. 2010. Simple MaxEnt models explain food web degree distributions. *Theor. Ecol.* 3: 45-52.
- Wisn MS, Hijmans RJ, Li J, Peterson AT, Graham CH, Guisan A y NCEAS Predicting Species Distributions Working Group. 2008. Effects of sample size on the performance of species distribution models. *Divers. Distrib.* 14: 763-773.
- Yañez-Arenas C, Mandujano S, Martínez-Meyer E, Pérez-Arteaga A y González-Zamora A. 2012. Modelación de la distribución potencial y el efecto del cambio de uso de suelo en la conservación de los ungulados silvestres del Bajo Balsas, México. *Therya* 3: 67-80.
- Zuloaga FO, Morrone O y Belgrano MJ. 2008. Catálogo de las plantas vasculares del Cono Sur. Missouri Botanical Garden Press. Estados Unidos.

CAPÍTULO II

**Efecto de la luz y la temperatura sobre la germinación de semillas de especies de
árboles nativos de la Provincia de Salta**

INTRODUCCIÓN

Los factores ambientales, principalmente la luz, la temperatura y la disponibilidad de agua, condicionan todos los estadios de vida de las plantas, sobre todo etapas críticas como la germinación de semillas (Baskin y Baskin 2014, Meiado et al. 2015). Es por ello, que las especies han desarrollado mecanismos para detectar las señales del ambiente, lo que les permite sincronizar la germinación a momentos y sitios determinados, aumentando así las probabilidades de establecimiento de las plántulas (Khurana y Singh 2001, Rojas-Aréchiga et al. 2013).

Las semillas pueden tener diferentes requerimientos ambientales para poder germinar. Aquellas semillas que requieren luz para germinar, se clasifican como fotoblásticas positivas, mientras que las que son inhibidas por este factor ambiental son conocidas como fotoblásticas negativas. Por último, las semillas que germinan tanto en luz como oscuridad son clasificadas como indiferentes (Fenner y Thompson 2005). El tipo de requerimiento de luz para germinar ha sido asociado a numerosos factores como la filogenia, el tamaño de la semilla, la dormición, la forma de crecimiento, la temperatura a la cual se encuentra expuesta, entre otros (Leishman et al. 2000, Milberg et al. 2000, Ortega-Baes et al. 2010, Flores et al. 2011, Rojas-Aréchiga et al. 2013).

En muchas especies se ha documentado que las temperaturas alternas pueden reemplazar los requerimientos de luz para germinar, ya que al interferir con la producción activa del fitocromo (Pfr) inducirían la germinación de las semillas en oscuridad (Probert 2000, Fenner y Thompson 2005). La temperatura del suelo regula la capacidad y velocidad con la que germinan las semillas (Probert 2000, Walck et al. 2011, Bewley et al. 2013). Esto se debe a que puede activar reacciones enzimáticas que ocurren durante el proceso de germinación y/o promueve o previene la síntesis de hormonas que afectan el estado de dormición (Batlla y Benech-Arnold 2003, 2004,

Finch-Savage y Leubner-Metzger 2006, Baskin y Baskin 2014). En ausencia de dormición, la germinación puede ocurrir en un amplio rango de temperaturas tanto constantes como alternas, con límites muy variables (Baskin y Baskin 2014), aunque se ha registrado que en algunas especies la alternancia diaria de temperaturas promueve la germinación, mientras que las temperaturas constantes la disminuyen parcial o completamente (Probert 2000, Fenner y Thompson 2005). Según como sea la relación que existe entre los rangos de temperaturas constantes y alternas, se ha indicado que existen tres tipos de respuesta germinativa a las temperaturas alternas: positiva, cuando es mayor la germinación a temperaturas alternas comparada con los valores máximos registrados a temperaturas constantes, neutra cuando no hay diferencia entre ambos regímenes de temperatura y negativa, cuando la germinación es menor a temperaturas alternas que constantes (Lindow-López et al. 2018). A nivel ecológico se ha sugerido que la germinación, en un rango de temperaturas, puede estar reflejando variaciones en respuesta a condiciones climáticas, presentes a lo largo del rango de distribución de una especie (Baskin y Baskin 2014).

La respuesta germinativa de las semillas a la temperatura se describe empleando diferentes variables sensibles a los cambios en el ambiente, entre las que se destaca la tasa de germinación ($1/t_{50}$). Esta variable establece la velocidad de germinación de las semillas y es utilizada para estimar las temperaturas cardinales: 1) temperatura base (T_b), 2) temperatura óptima (T_o) y 3) temperatura máxima (T_m). T_b es la temperatura a partir de la cual la germinación ocurre, mientras que T_m es la temperatura supra-óptima hasta la cual las semillas pueden germinar. T_o es la temperatura (o las temperaturas; Seal et al. 2017) en la que se observa la mayor tasa de germinación (Bewley et al. 2013). En el rango sub-óptimo, la tasa de germinación aumenta desde T_b hasta alcanzar una T_o , a partir del cual se va reduciendo hasta llegar a T_m , conformando el rango supra-óptimo.

Las temperaturas cardinales son usadas para estimar los tiempos térmicos (sub y supra-óptimos). Particularmente el tiempo térmico sub-óptimo (de ahora en más tiempo térmico, Θ_T), ha sido muy útil para predecir el tiempo de germinación bajo condiciones ambientales fluctuantes en ausencia de dormición. Este expresa la temperatura, por arriba de T_b , que las semillas deben acumular, en un tiempo determinado y a una temperatura dada (Bewley et al. 2013, Dürr et al. 2015). En la actualidad, estos estudios han adquirido relevancia porque nos permiten analizar las posibles respuestas de las especies a diferentes escenarios de cambio climático, tomando como referencia el estadio más crítico del ciclo de vida de las plantas (Ortega-Baes et al. 2011, Windauer et al. 2011, Fernández-Pascual et al. 2015, Galíndez et al. 2016, Seal et al. 2017).

En general, las temperaturas cardinales y el tiempo térmico han sido estimados usando la respuesta germinativa a temperaturas constantes. Sin embargo, en la naturaleza muchas especies se distribuyen en ambientes con fluctuaciones diarias de temperatura, lo que puede ser modelado usando temperaturas alternas (Ortega-Baes et al. 2011, Fernández-Pascual et al. 2015, Galíndez et al. 2016). El estudio comparado ha permitido registrar diferencias en las temperaturas cardinales obtenidas en ambos tipos de regímenes. En este sentido, cuando las semillas fueron puestas a germinar a temperaturas alternas, la T_b fue más elevada que la obtenida a temperaturas constantes, sugiriendo la existencia de plasticidad en esta temperatura cardinal para especies de los géneros *Lippia* y *Aloysia* (Galíndez et al. 2016).

En los bosques existen variaciones espacio-temporales continuas de luz y temperatura que dan lugar a comportamientos fisiológicos variables en los árboles que los componen (Campanello et al. 2008, 2011, Baskin y Baskin 2014, Dürr et al. 2015). Dentro de la dinámica de los bosques, históricamente las especies de árboles se han clasificado en dos grupos funcionales (pioneras y no pioneras), teniendo en cuenta los

microambientes que propician su establecimiento (Whitmore 1989, Baskin y Baskin 2014). Sin embargo, se ha indicado que en realidad ambos grupos funcionales representan los extremos de un gradiente de comportamientos posibles que resultado de la combinación de características ecológicas y fisiológicas especie-específicas (Wright 2002, Wright et al. 2003, Campanello et al. 2008, 2011), dentro de los cuales están los requerimientos de luz y/o temperatura de las especies para poder regenerarse.

En este contexto, el presente capítulo tiene como propósito general estudiar los efectos de la luz y la temperatura sobre la germinación de semillas de diez especies de árboles nativos de la Provincia de Salta. Dado que, como se ha indicado, las condiciones de luz y temperatura varían espacial y temporalmente en los ecosistemas boscosos, los nichos de regeneración podrían variar consecuentemente entre las especies de árboles estudiadas; por lo que se podría esperar una respuesta germinativa diferente entre especies. Por otro lado, y teniendo en cuenta que independientemente de su nicho de regeneración, las especies reclutan de mejor manera en espacios abiertos, y en estos microambientes existen fluctuaciones en la temperatura, se esperaba que las especies germinen de mejor manera (en mayor proporción y a mayor velocidad) bajo regímenes de temperaturas alternas. Este último régimen ha sido el menos usado para evaluar los requerimientos de germinación, por lo que se esperaba como ha sido registrado por Galíndez et al. (2016), que los parámetros térmicos (temperaturas cardinales y tiempo térmico) varíen con relación a los obtenidos a temperaturas constantes. Debido a las amenazas que enfrentan las especies arbóreas del noroeste argentino por el cambio en el uso del suelo, la sobreexplotación y el cambio climático, la información obtenida en el presente capítulo será de suma utilidad, no sólo para comprender los nichos de regeneración de las especies, sino también para establecer planes de manejo y

conservación de las mismas, incluidos proyectos de restauración, y para predecir su comportamiento frente a los cambios esperados en las condiciones climáticas futuras.

MATERIALES Y MÉTODOS

Especies estudiadas

En este capítulo se estudiaron diez especies de importancia forestal que habitan en la Provincia de Salta. Las características del área de estudio fueron descritas en el Capítulo 1. Las especies seleccionadas fueron aquellas con disponibilidad de semillas (al menos 3000 por población) al momento de realizar los experimentos. De las especies estudiadas, cinco pertenecen a la familia Fabaceae (*Anadenanthera colubrina* var. *cebil*, *Prosopis alba* var. *alba*, *Pterogyne nitens* y *Tipuana tipu*) y dos a la familia Bignoniaceae (*Handroanthus impetiginosus* y *Jacaranda mimosifolia*). Las otras especies fueron *Aspidosperma quebracho-blanco* (Apocynaceae), *Cordia saccelia* (Boraginaceae), *Gonopterodendron sarmientoi* (Zygophyllaceae) y *Schinopsis lorentzii* (Anacardiaceae). La nomenclatura de las especies sigue a Zuloaga et al. (2008).

Recolección de semillas

La ubicación geográfica de los sitios de recolección de germoplasma se detalla en la Tabla 1. Durante el período de dispersión natural de cada especie, se cosecharon frutos maduros de entre cinco y diez individuos, dependiendo del número y estado sanitario de los individuos presentes en cada sitio. En el laboratorio, se realizó la limpieza del material, extrayendo las semillas de los frutos, a excepción de *C. saccelia*, *S. lorentzii* y *T. tipu* dónde no fue posible separar las semillas de los frutos indehiscentes (denominados de ahora en más como semillas). Una vez realizada la limpieza de las

semillas, las mismas fueron almacenadas en bolsas de papel a temperatura ambiente, hasta su utilización, por un periodo no mayor a diez días.

Tabla 1. Ubicación geográfica de cada una de las poblaciones dónde se recolectó germoplasma de las diez especies estudiadas en este capítulo. En cada población se indica entre paréntesis el número de individuos recolectados.

Especie	Población	Latitud	Longitud
<i>Anadenanthera colubrina</i> var. <i>cebil</i>	El Gallinato (10)	-24°41'	-65°09'
<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i>	Aguas Calientes (7)	-25°23'	-64°35'
<i>Cordia saccelia</i>	Tres Lomas (10)	-23°34'	-64°29'
<i>Gonopterodendron sarmientoi</i>	Morillo (5)	-23°27'	-62°52'
<i>Handroanthus impetiginosus</i>	El Galpón (7)	-25°22'	-64°47'
<i>Jacaranda mimosifolia</i>	Chicoana (6)	-25°04'	-65°31'
<i>Prosopis alba</i> var. <i>alba</i>	La Viña (5)	-25°27'	-65°33'
<i>Pterogyne nitens</i>	Tartagal (10)	-22°30'	-63°47'
<i>Schinopsis lorentzii</i>	El Recreo (7)	-23°30'	-62°49'
<i>Tipuana tipu</i>	Chicoana (6)	-25°04'	-65°31'

Efecto de la luz y la temperatura

Para evaluar los efectos de la luz y temperatura sobre la germinación de semillas, se realizó un experimento factorial para cada una de las diez especies bajo estudio. Los factores analizados fueron luz (dos niveles: luz blanca y oscuridad) y temperatura (catorce niveles: 5°C, 10°C, 15°C, 20°C, 25°C, 30°C, 35°C, 40°C, 45°C, 20/5°C, 25/10°C, 30/20°C, 35/20°C y 40/25°C), totalizando 28 tratamientos. Cada tratamiento consistió de cuatro repeticiones de 25 semillas cada una, las que se sembraron en cajas de Petri con papel de filtro, que fueron puestas en cámaras de germinación con un fotoperiodo de 8 hs luz blanca/16hs oscuridad (en los tratamientos de luz blanca). En el régimen de temperaturas alternas, el período de luz coincidió en todos los casos con la temperatura más alta. Los tratamientos de oscuridad se realizaron cubriendo las cajas de

Petri con papel de aluminio (Lindow-López et al. 2018). En las especies con dormición física (*P. alba* var. *alba* y *P. nitens*), las semillas fueron escarificadas mecánicamente antes de ser usadas en los experimentos. El experimento se mantuvo durante 30 días, registrando, diariamente, el número de semillas germinadas. El criterio de germinación usado fue la emergencia de la radícula. Para los tratamientos de oscuridad el recuento de semillas germinadas se realizará una vez finalizado el experimento, a los 30 días.

Adicionalmente, se evaluó la viabilidad de las semillas no germinadas cortándolas longitudinalmente con un bisturí al finalizar los experimentos y observándolas al microscopio óptico. Se consideraron semillas viables aquellas que presentaron embriones blancos y turgentes (Ortega Baes et al. 2010, Galíndez et al. 2018). Las variables de respuestas fueron el porcentaje de germinación y la tasa de germinación ($1/t_{50}$), esta última, calculada como el recíproco del t_{50} . Este último no fue calculado en los tratamientos y réplicas donde el porcentaje de germinación fue inferior al 50%.

Modelo de tiempo térmico

Para estimar las temperaturas cardinales, se graficó la tasa de germinación ($1/t_{50}$) en función de las temperaturas evaluadas (en las temperaturas alternas, correspondieron a al promedio de cada tratamiento). En el gráfico, la zona de incremento se denomina rango sub-óptimo, mientras que la zona decreciente rango supra-óptimo. Cuando fue posible, se estableció una regresión lineal para calcular la intersección con el eje X en cada rango. De esta forma, la T_b se estimó como el valor de $1/t_{50}$ igual a cero en el rango sub-óptimo, mientras que T_m fue la temperatura en que $1/t_{50}$ es igual a cero en el rango supra-óptimo. La intersección entre las líneas de regresión lineal de ambos rangos se usó para calcular la T_o . Cuando la máxima tasa de germinación correspondió a más de un valor de $1/t_{50}$ (hasta 2 decimales), sólo los puntos correspondientes a las temperaturas

menor y mayor fueron incluidas en la regresión de los rangos sub- y supra-óptimos respectivamente y en este caso, todos los datos de la tasa de germinación máxima fueron usados para estimar el rango óptimo de temperaturas (Seal et al. 2017). El tiempo térmico correspondiente al 50% de la población en el rango sub-óptimo ($\Theta_{T(50)}$) fue estimado como el recíproco de la pendiente de la regresión lineal sub-óptima, entre T_b y T_o (Ortega-Baes et al. 2011, Galíndez et al. 2016, Seal et al. 2017). Para *C. saccellia* no fue posible estimar el modelo de tiempo térmico, debido a los bajos porcentajes de germinación obtenidos.

Análisis estadístico

Para cada especie, los tratamientos se compararon usando modelos lineales generalizados mixtos (MLGM), por el comportamiento binomial de la germinación, considerando los factores evaluados (luz y temperatura) y su interacción. Para determinar las diferencias significativas entre las medias cuando los factores resultaron tener efecto significativo se utilizó la prueba DGC (Di Rienzo et al. 2002). Los tratamientos en los que la germinación fue cero para todas las réplicas o sólo se registró germinación en una de ellas, no se incluyeron en el análisis.

RESULTADOS

Efecto de la luz y la temperatura

El porcentaje de semillas germinadas de *Anadenanthera colubrina* var. *cebil* no fue afectado por la luz ($F = 1.81$, $p = 0.1831$), aunque sí por la temperatura ($F = 21.88$, $p < 0.0001$) y por la interacción entre luz y temperatura ($F = 2.35$, $p = 0.0153$). Los porcentajes de germinación más altos ($> 90\%$) se registraron a temperaturas de 20, 25, 30, 35, 20/5, 25/10, 30/20 y 35/20°C, mientras que los más bajos a 10 y 40°C. A

40/25°C se registró un porcentaje de germinación significativamente menor al obtenido en el resto de las temperaturas alternas, aunque este fue alto (86.96 ± 2.6). No se registró germinación ni a 5 ni a 45°C. Cuando se analizó el efecto combinado de los dos factores (luz y temperatura), 18 de los 24 tratamientos registraron germinación, con porcentajes de germinación significativamente altos ($\geq 86\%$). Los porcentajes más bajos se obtuvieron en los tratamientos a 10 y 40°C en oscuridad. En todos los tratamientos la interacción con luz blanca favoreció la germinación, a excepción de la temperatura de 15°C, donde se registró mayor porcentaje de germinación en oscuridad que en luz (Fig. 1).

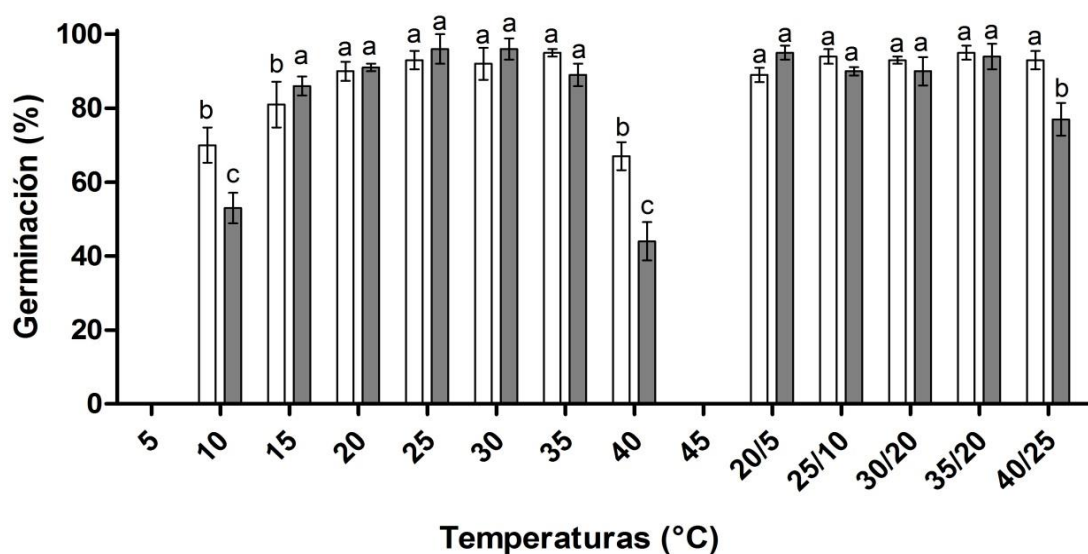


Figura 1. Porcentajes de germinación (media \pm 95% intervalo de confianza binomial) en luz blanca (○) y oscuridad (●) a temperaturas constantes (5, 10, 15, 20, 25, 30, 35, 40, 45°C) y alternas (20/5, 25/10, 30/20, 35/20, 40/25°C) para *Anadenanthera colubrina* var. *cebil*. Letras diferentes indican diferencias significativas.

El porcentaje de semillas germinadas de *Aspidosperma quebracho-blanco* no fue afectado por la luz ($F = 0.0002$, $p = 0.9876$), aunque sí por la temperatura ($F = 32.1556$, $p < 0.0001$) y por la interacción entre luz y temperatura ($F = 2.7791$, $p = 0.0064$). Los porcentajes de germinación fueron significativamente más altos ($\geq 88\%$) en los tratamientos que incluyeron temperaturas alternas. En temperaturas constantes los mayores porcentajes de germinación se registraron a 20, 25 y 30°C, aunque estos nunca superaron el 63%. El porcentaje de germinación significativamente más bajo se registró a 10°C. No se registró germinación a 5, 40 y 45°C. Sólo se registró efecto de la interacción entre los dos factores, cuando la temperatura fue constante; específicamente a temperaturas de 10, 15 y 35°C. En estos casos la luz blanca siempre favoreció la germinación (Fig. 2).

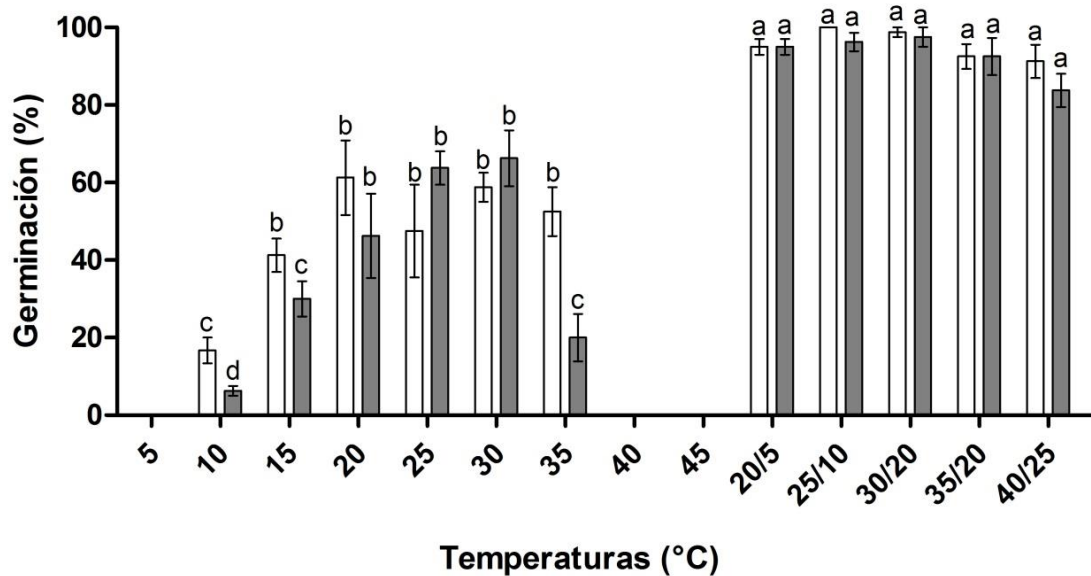


Figura 2. Porcentajes de germinación (media \pm 95% intervalo de confianza binomial) en luz blanca (\circ) y oscuridad (\bullet) a temperaturas constantes (5, 10, 15, 20, 25, 30, 35, 40, 45°C) y alternas (20/5, 25/10, 30/20, 35/20, 40/25°C) para *Aspidosperma quebracho-blanco*. Letras diferentes indican diferencias significativas.

Sólo se registró germinación en ocho de los 28 tratamientos en los que se evaluó el efecto de la luz y la temperatura sobre la germinación de semillas de *Cordia saccellia*. En dichos tratamientos, el porcentaje de germinación nunca fue superior al 53%. El porcentaje de semillas germinadas no fue afectado por la luz ($F = 4.26$, $p = 0.0547$) ni por la interacción entre luz y temperatura ($F = 3.2$, $p = 0.0664$), aunque sí por la temperatura ($F = 34.67$, $p < 0.0001$). El porcentaje de germinación significativamente más alto se registró a 35/20°C (Fig. 3).

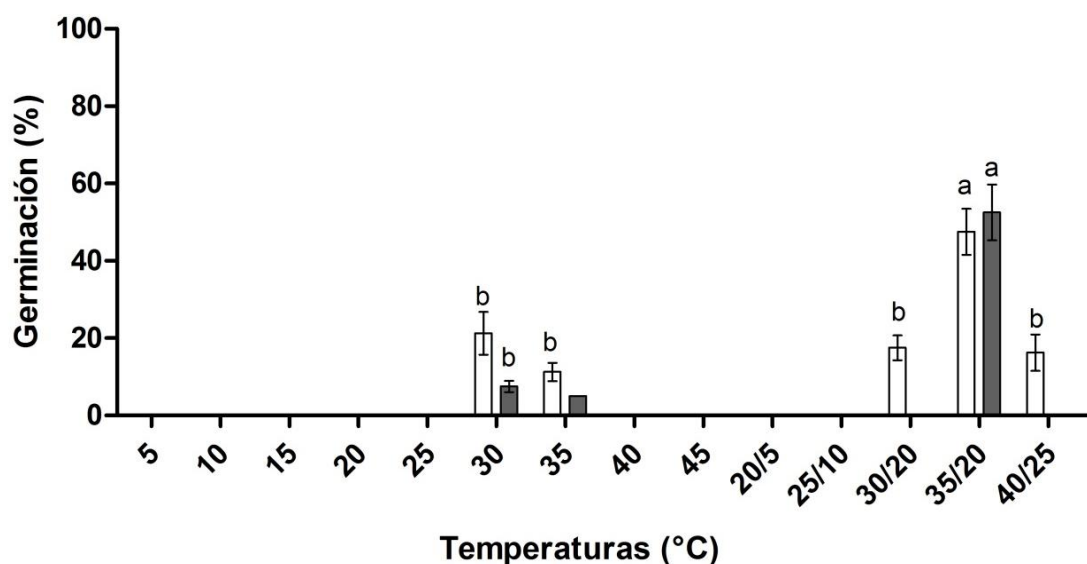


Figura 3. Porcentajes de germinación (media \pm 95% intervalo de confianza binomial) en luz blanca (○) y oscuridad (●) a temperaturas constantes (5, 10, 15, 20, 25, 30, 35, 40, 45°C) y alternas (20/5, 25/10, 30/20, 35/20, 40/25°C) para *Cordia saccellia*. Letras diferentes indican diferencias significativas.

La germinación de semillas de *Gonopterodendron sarmientoi* sólo fue afectada por la temperatura (luz: $F = 1.7438$, $p = 0.1912$; temperatura: $F = 28.3599$, $p < 0.0001$; luz*temperatura: $F = 1.8298$, $p = 0.0723$). Los mayores porcentajes de germinación (> 77%) se registraron a temperaturas de 20, 25, 30, 35, 25/10, 30/20, 35/20 y 40/25°C, mientras que el porcentaje más bajo a 15°C (18.46 ± 3.1). No se registró germinación a 5, 10 y 45°C (Fig. 4).

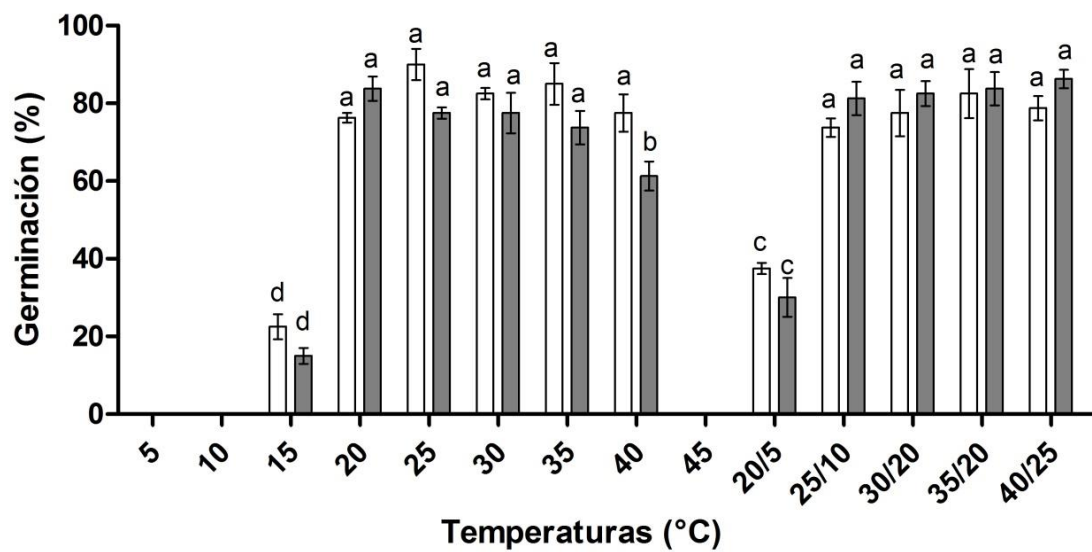


Figura 4. Porcentajes de germinación (media \pm 95% intervalo de confianza binomial) en luz blanca (○) y oscuridad (●) a temperaturas constantes (5, 10, 15, 20, 25, 30, 35, 40, 45°C) y alternas (20/5, 25/10, 30/20, 35/20, 40/25°C) para *Gonopterodendron sarmientoi*. Letras diferentes indican diferencias significativas.

En *Handroanthus impetiginosus*, el porcentaje de germinación fue afectado por la luz ($F = 5.2104$, $p = 0.0257$) y la temperatura ($F = 22.06$, $p < 0.0001$), aunque no por la interacción entre ambos factores ($F = 1.7821$, $p = 0.0813$). Si bien se registraron diferencias significativas entre los tratamientos de luz, los porcentajes de germinación fueron altos tanto en luz blanca (90.68 ± 1.26), como en oscuridad (86.42 ± 1.30). Los porcentajes de germinación más altos ($> 89\%$) se registraron a temperaturas de 20, 25, 30, 35, 25/10, 30/20, 35/20 y 40/25°C, mientras que el más bajo a 40°C (40.77 ± 3.92). A 20/5°C se registró un porcentaje de germinación significativamente menor al obtenido en el resto de las temperaturas alternas, aunque este fue alto (79.57 ± 3.33). No se registró germinación a 5, 10 y 45°C (Fig. 5).

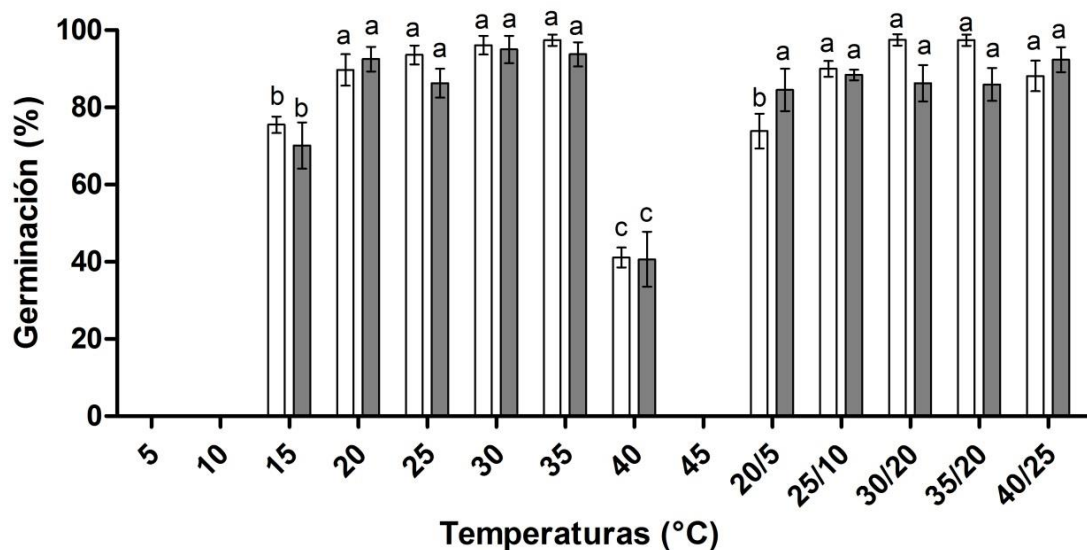


Figura 5. Porcentajes de germinación (media \pm 95% intervalo de confianza binomial) en luz blanca (\circ) y oscuridad (\bullet) a temperaturas constantes (5, 10, 15, 20, 25, 30, 35, 40, 45°C) y alternas (20/5, 25/10, 30/20, 35/20, 40/25°C) para *Handroanthus impetiginosus*. Letras diferentes indican diferencias significativas.

El porcentaje de semillas germinadas de *Jacaranda mimosifolia* no fue afectado por la luz ($F = 2.68$, $p = 0.1073$), aunque sí por la temperatura ($F = 22.02$, $p < 0.0001$) y por la interacción entre luz y temperatura ($F = 8.34$, $p < 0.0001$). Los porcentajes de germinación más altos ($> 94\%$) se registraron a temperaturas de 25, 20/5, 25/10, 30/20 y 35/20, mientras que el porcentaje más bajo se registró a 15°C. No se registró germinación a 5, 10, 40 y 45°C. Cuando se analizó el efecto combinado de los dos factores (luz y temperatura), en 14 de los 20 tratamientos se registró el porcentaje significativamente más alto ($\geq 85\%$; Fig. 6). El porcentaje de germinación más bajos se obtuvo en el tratamiento de 15°C en oscuridad (Fig. 6). En todos los tratamientos la interacción con luz blanca favoreció la germinación, excepto en la temperatura de 25/10°C, donde se registró mayor porcentaje de germinación en oscuridad que en luz (Fig. 6).

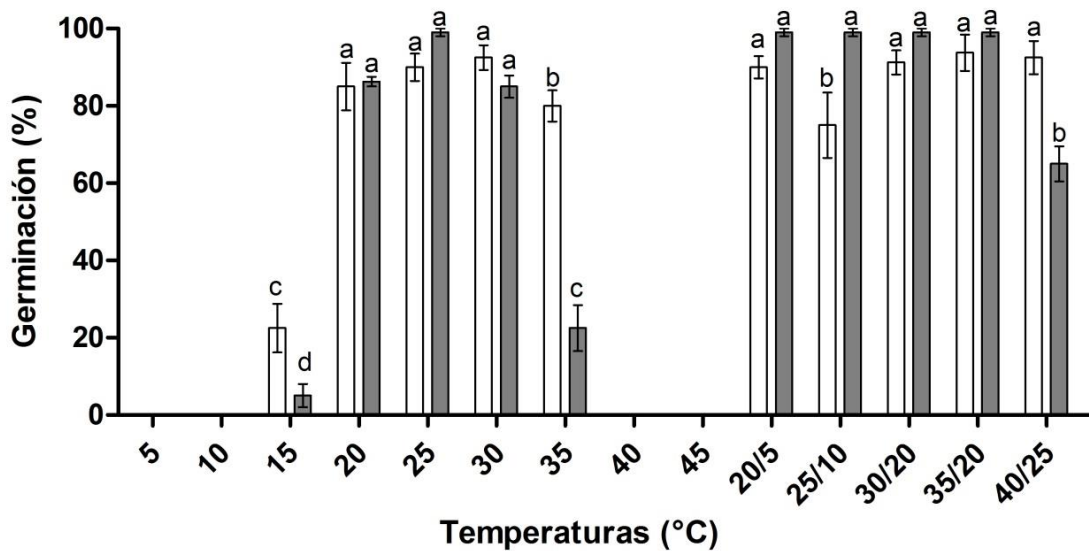


Figura 6. Porcentajes de germinación (media \pm 95% intervalo de confianza binomial) en luz blanca (\circ) y oscuridad (\bullet) a temperaturas constantes (5, 10, 15, 20, 25, 30, 35, 40, 45°C) y alternas (20/5, 25/10, 30/20, 35/20, 40/25°C) para *Jacaranda mimosifolia*. Letras diferentes indican diferencias significativas.

El porcentaje de semillas germinadas de *Prosopis alba* var. *alba* no fue afectado por la luz ($F = 0.2752$, $p = 0.6016$) ni por la interacción entre luz y temperatura ($F = 1.7289$, $p = 0.0926$), aunque sí por la temperatura ($F = 3.3105$, $p = 0.0016$). En las temperaturas en las que se registró germinación, esta fue siempre superior al 81%. Los porcentajes de germinación significativamente más altos ($> 92\%$) se registraron a temperaturas de 35, 20/5, 25/10 y 35/20°C. No se registró germinación a 5, 10 y 45°C (Fig. 7).

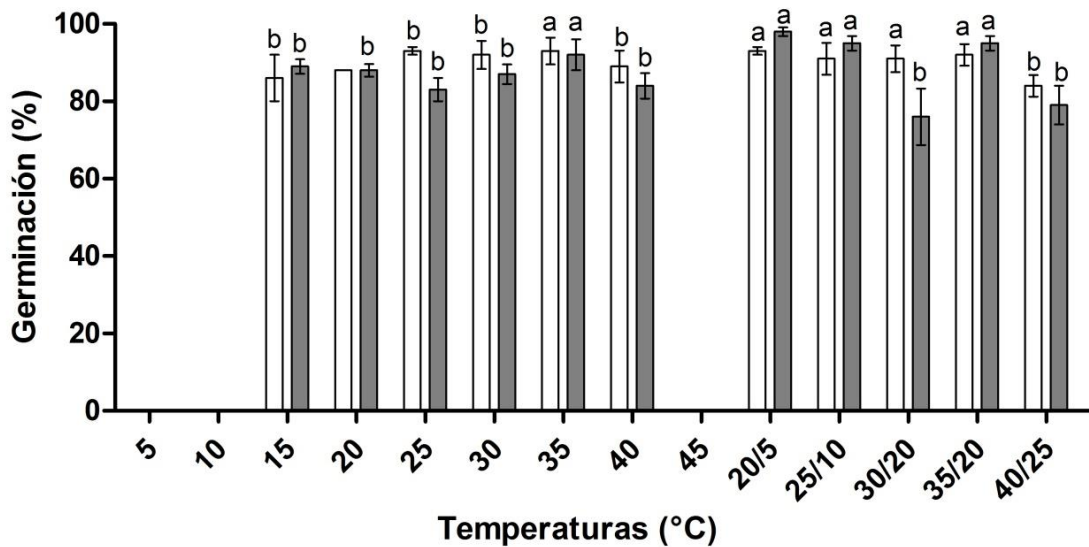


Figura 7. Porcentajes de germinación (media \pm 95% intervalo de confianza binomial) en luz blanca (\circ) y oscuridad (\bullet) a temperaturas constantes (5, 10, 15, 20, 25, 30, 35, 40, 45°C) y alternas (20/5, 25/10, 30/20, 35/20, 40/25°C) para *Prosopis alba* var. *alba*. En la barra que corresponde al tratamiento luz blanca-20°C, no se indica el intervalo de confianza porque en las cuatro réplicas se obtuvo el mismo porcentaje de germinación. Letras diferentes indican diferencias significativas.

En *Pterogyne nitens* la germinación no fue afectada por la luz ($F = 0.4668$, $p = 0.497$) ni por la interacción entre luz y temperatura ($F = 0.818$, $p = 0.6126$), aunque sí por la temperatura ($F = 10.5384$, $p < 0.0001$). Los porcentajes de germinación más altos ($> 86\%$) se registraron a temperaturas de 30, 35, 20/5, 25/10, 30/20, 35/20 y 40/25°C, mientras que el más bajo se registró a 40°C. Los porcentajes de germinación obtenidos a 15, 20 y 25°C, aunque significativamente diferentes, nunca fueron inferiores al 77%. No se registró germinación a 5, 10 y 45°C (Fig. 8).

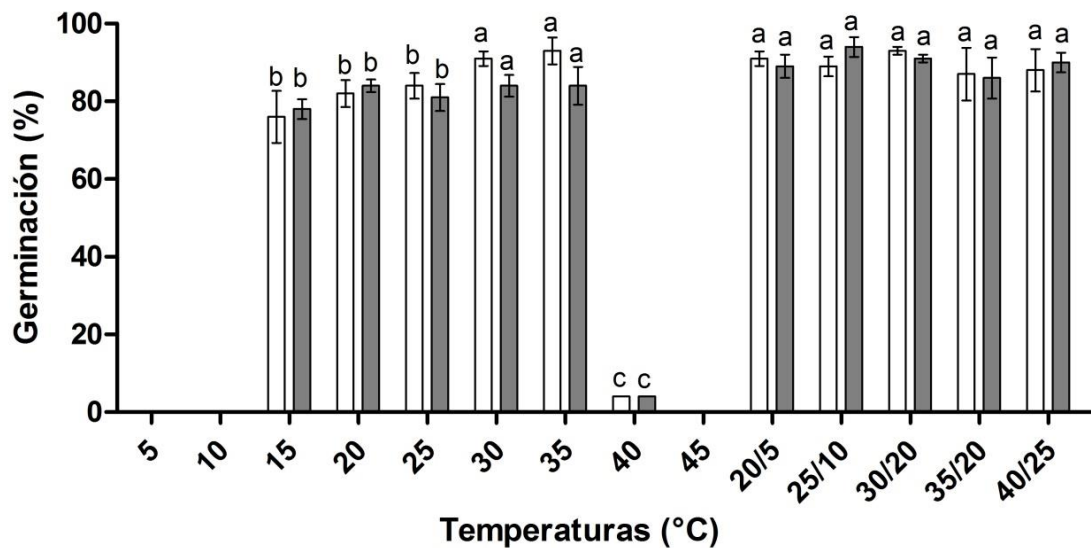


Figura 8. Porcentajes de germinación (media \pm 95% intervalo de confianza binomial) en luz blanca (○) y oscuridad (●) a temperaturas constantes (5, 10, 15, 20, 25, 30, 35, 40, 45°C) y alternas (20/5, 25/10, 30/20, 35/20, 40/25°C) para *Pterogyne nitens*. Letras diferentes indican diferencias significativas.

El porcentaje de semillas germinadas de *Schinopsis lorentzii* sólo fue afectado por la temperatura (luz: $F = 0.191$, $p = 0.664$; temperatura: $F = 23.252$, $p < 0.0001$; luz*temperatura: $F = 1.8443$, $p = 0.0837$). Los porcentajes de germinación más altos se registraron a temperaturas de 20, 30 y 30/20°C, aunque estos nunca superaron el 72%. Los porcentajes de germinación más bajos se registraron a 15, 20/5 y 40/25°C. No se registró germinación a 5, 10, 40 y 45°C (Fig. 9).

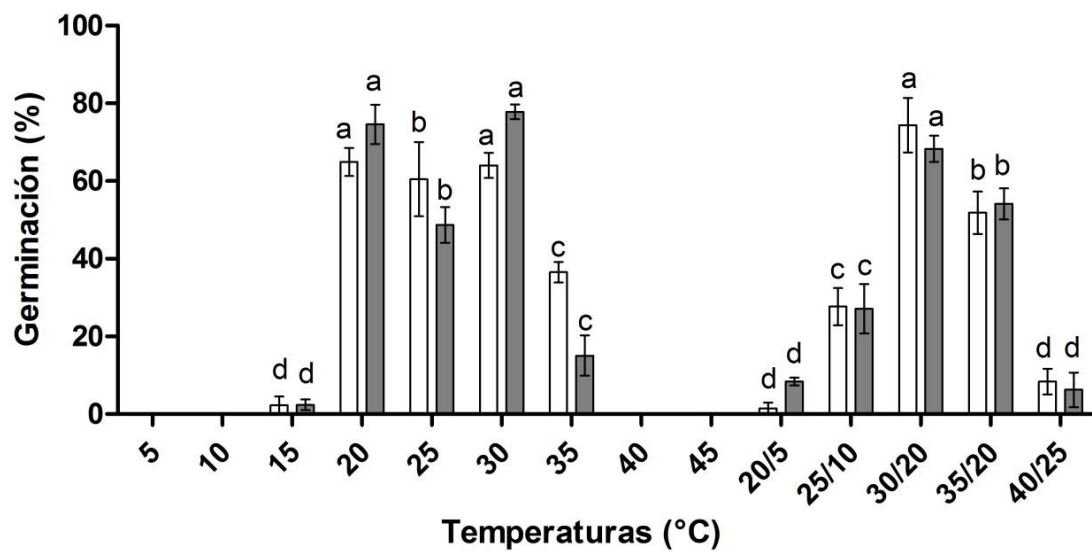


Figura 9. Porcentajes de germinación (media \pm 95% intervalo de confianza binomial) en luz blanca (○) y oscuridad (●) a temperaturas constantes (5, 10, 15, 20, 25, 30, 35, 40, 45°C) y alternas (20/5, 25/10, 30/20, 35/20, 40/25°C) para *Schinopsis lorentzii*. Letras diferentes indican diferencias significativas.

Considerando sólo los tratamientos en los que se registró germinación de semillas de *Tipuana tipu*, la luz fue el único factor que afectó el porcentaje de germinación (luz: $F = 6.74$, $p = 0.0125$; temperatura: $F = 1.8$, $p = 0.1092$; luz*temperatura: $F = 1.22$, $p = 0.3098$). Sin embargo, la temperatura afectó la germinación ya que ninguna semilla germinó a 5, 10, 35, 40 y 45°C. Los tratamientos de luz blanca fueron significativamente diferentes a los de oscuridad, aunque en todos, el porcentaje de germinación no superó al 40% (Fig. 10).

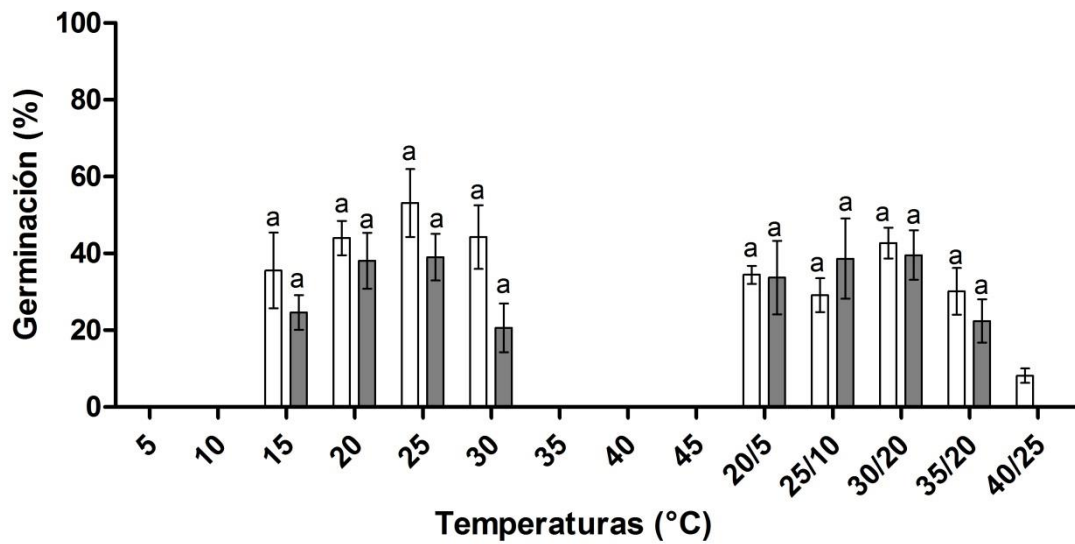


Figura 10. Porcentajes de germinación (media \pm 95% intervalo de confianza binomial) en luz blanca (\circ) y oscuridad (\bullet) a temperaturas constantes (5, 10, 15, 20, 25, 30, 35, 40, 45°C) y alternas (20/5, 25/10, 30/20, 35/20, 40/25°C) para *Tipuana tipu*. Letras diferentes indican diferencias significativas.

Modelo de tiempo térmico

A temperaturas constantes, la temperatura base (T_b) más baja se registró en *A. colubrina* var. *cebil* (5.6°C) y la más alta en *G. sarmientoi* (17.2°C), aunque en la mayoría de las especies nunca fue inferior a 10°C. A excepción de *P. alba* var. *alba*, dónde la temperatura óptima (T_o) correspondió a tres temperaturas (30, 35 y 40°C), en todas las especies se registró una única T_o . En estas especies este parámetro varió entre 25 y 35°C. En *S. lorentzii* este último no se pudo determinar. La temperatura máxima (T_m) varió entre 35.2 (*T. tipu*) y 47°C (*G. sarmientoi*). El mayor rango entre T_b y T_m se registró en *A. colubrina* var. *cebil*. El tiempo térmico sub-óptimo del 50% de la población ($\Theta_{T(50)}$) más largo se registró en *S. lorentzii* (166.7°Cd), mientras que el más corto en *G. sarmientoi* (15.3°Cd; Tabla 2).

En temperaturas alternas, *A. colubrina* var. *cebil* fue la especie con la T_b más baja (1.6°C), siendo *G. sarmientoi* la especie con T_b más alta (10.0°C). En la mayoría de las especies, se registró una única T_o , la que varió entre 23.3 y 35.6°C. Sólo se observaron múltiples T_o en *A. quebracho-blanco*, *H. impetiginosus* (25 y 30°C) y en *P. alba* var. *alba* (23.3, 25 y 30°C). En *S. lorentzii* y *T. tipu* la T_o no pudo ser estimada. Sólo en *A. quebracho-blanco*, *G. sarmientoi* y *J. mimosifolia* fue posible estimar la T_m a temperaturas alternas, variando entre 35.7 y 37°C. El mayor rango entre T_b y T_m se registró en *J. mimosifolia*. El $\Theta_{T(50)}$ más largo se registró en *A. colubrina* var. *cebil* (78.7°Cd), mientras que el más corto en *P. alba* var. *alba* (32.3°Cd; Tabla 2).

Tabla 2. Temperatura base (T_b), óptima (T_o), máxima (T_m) expresadas en °C y tiempo térmico ($\theta_{T(50)}$), a temperaturas constantes y alternas, para cada una de las nueve especies de árboles nativos de la Provincia de Salta. El tiempo térmico del 50 % de germinación es el que corresponde al rango sub-óptimo y está expresado en °Cd. *Cordia saccelia* no fue incluida debido a los bajos porcentajes de germinación, lo que imposibilitó la estimación de los diferentes parámetros.

Especie	Régimen	T_b	T_o	T_m	$\Theta_{T(50)}$
<i>Anadenanthera colubrina</i> var. <i>cebil</i>	Constante	5.6	34.8	45.7	62.9
	Alternativa	1.6	35.6	-	78.7
<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i>	Constante	11.8	26.2	40.4	45.1
	Alternativa	6.1	25 y 30	36.4	29.1
<i>Gonopterodendron sarmientoi</i>	Constante	17.2	32.6	47.0	15.3
	Alternativa	10.0	26.8	35.7	27.3
<i>Handroanthus impetiginosus</i>	Constante	12.4	31.9	41.3	33.1
	Alternativa	5.8	25 y 30	-	73.5
<i>Jacaranda mimosifolia</i>	Constante	14.9	25.2	40.3	30.3
	Alternativa	1.7	23.3	37.0	71.4
<i>Prosopis alba</i> var. <i>alba</i>	Constante	10.2	30, 35 y 40	-	29.8
	Alternativa	6.7	23.3, 25 y 30	-	32.3
<i>Pterogyne nitens</i>	Constante	10.1	31.3	41.4	58.1
	Alternativa	5.5	31.1	-	69.0
<i>Schinopsis lorentzii</i>	Constante	14.2	-	-	166.7
	Alternativa	-	-	-	-
<i>Tipuana tipu</i>	Constante	10.9	25.7	35.2	98.0
	Alternativa	-	-	-	-

La comparación entre los parámetros térmicos estimados a temperaturas constantes con los obtenidos a temperaturas alternas, indica que: 1) las T_b a temperaturas constantes fueron más altas que las T_b a temperaturas alternas, 2) las T_o fueron similares entre regímenes de temperatura, excepto en *H. impetiginosus* y *P. alba* var. *alba* donde las T_o fueron más altas a temperaturas constantes, 3) las T_m a temperaturas constantes fueron más altas que a temperaturas alternas y 4) Los $\Theta_{T(50)}$ fueron más cortos a temperaturas constantes que a temperaturas alternas, excepto en *A. quebracho-blanco* (Tabla 2). A modo de ejemplo, las relaciones lineales entre la tasa de germinación ($1/t_{50}$) y las temperaturas (constantes y alternas) para una especie con un único T_o (*A. colubrina* var. *cebil*) y para una especie con múltiples T_o (*P. alba* var. *alba*) se muestran en la Fig. 12.

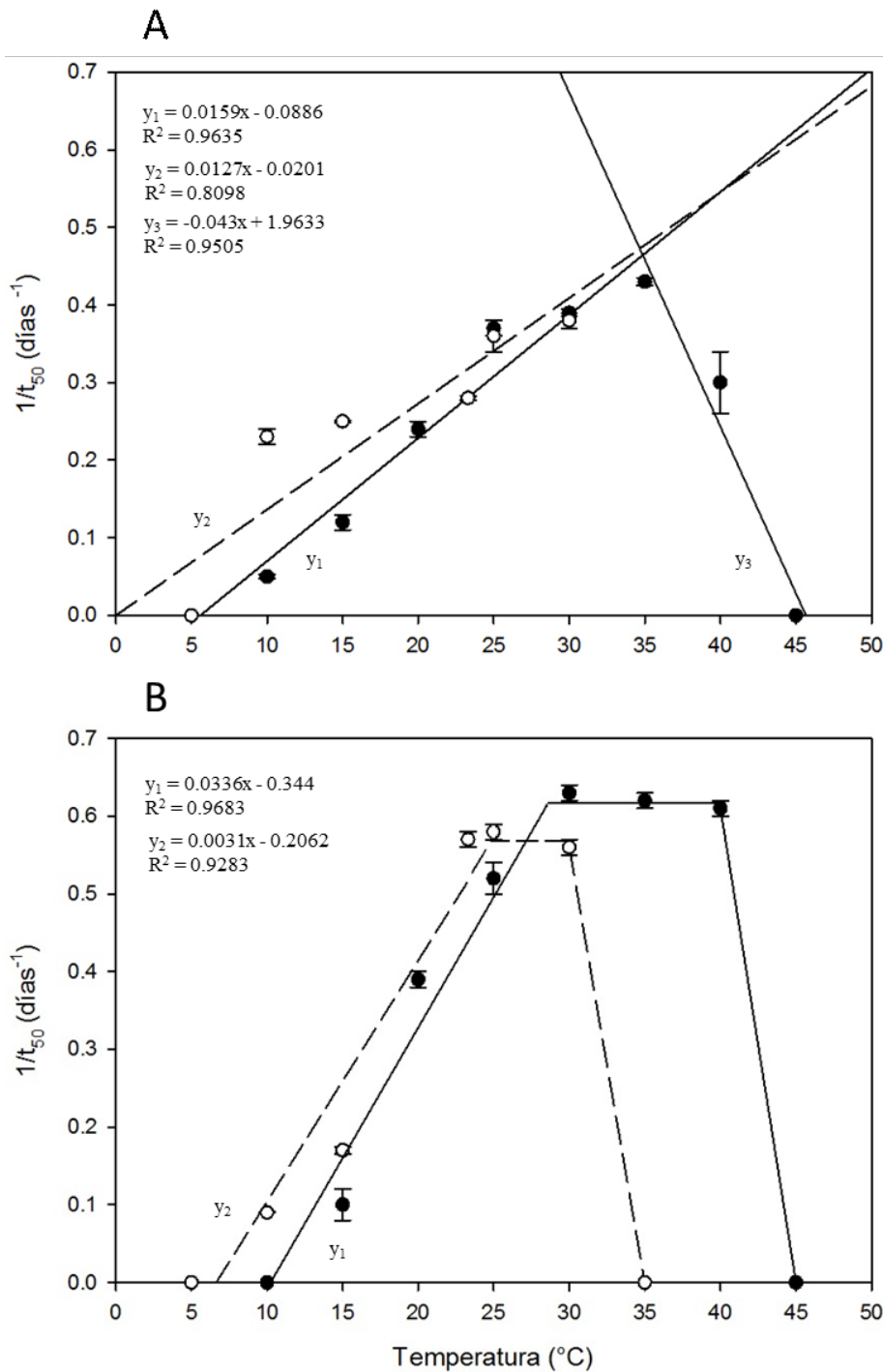


Figura 12. Regresiones lineales de la tasa de germinación ($1/t_{50}$) y las temperaturas en los rangos sub y supra-óptimos de A) *Anadenanthera colubrina* var. *cebil* y B) *Prosopis alba* var. *alba*. Valores medios \pm EE a (●) temperaturas constantes (5, 10, 15, 20, 25, 35, 40 y 45 °C) y (○) alternas (20/5, 25/10, 30/20, 35/20 y 40/25 °C, que se representan mediante el valor promedio de cada tratamiento). Las regresiones lineales indican los rangos sub-óptimos (y_1) y supra-óptimos (y_3) a temperaturas contantes y sub-óptimo a temperaturas alternas (y_2). En B) no fue posible calcular y_3 .

DISCUSIÓN

De acuerdo a los resultados, las semillas de todas las especies estudiadas, pueden germinar tanto en luz como en oscuridad, por lo que se pueden clasificar como especies indiferentes. Sólo en dos especies (*Handroanthus impetiginosus* y *Tipuana tipu*) se registraron efectos significativos del régimen de luz. En *H. impetiginosus*, los porcentajes de germinación fueron altos, tanto en luz blanca como en oscuridad, mientras que en *T. tipu* los porcentajes de germinación en ambos tratamientos fueron bajos. La respuesta germinativa a la luz ha sido uno de los criterios utilizados para clasificar a las especies en pioneras y no pioneras, dos de las estrategias típicas que caracterizan la dinámica espacio-temporal de los bosques (Whitmore 1989, Baskin y Baskin 2014). Las especies pioneras se caracterizan por producir grandes cantidades de semillas pequeñas, dispersadas por el viento que requieren de luz para germinar, por lo que se regeneran en los claros que son espacios abiertos claves en la dinámica de los bosques. De igual manera, las plántulas de estas especies requieren de estos espacios abiertos para poder sobrevivir y crecer por lo que la dependencia hacia la luz en las especies pioneras está asociada a los procesos tempranos del establecimiento de un nuevo individuo. En contraste, las especies no pioneras producen menos cantidad de semillas, de mayor tamaño y pueden germinar, tanto en los espacios abiertos como bajo el dosel (*i.e.*, tolerantes a la sombra, Norden et al. 2009). Así, en la germinación de sus semillas, las especies pioneras son fotoblásticas positivas, mientras que las especies no pioneras se comportan como indiferentes a la luz (Baskin y Baskin 2014). Sin embargo, estos grupos funcionales deben entenderse como extremos de un gradiente de posibles comportamientos asociados a características ecofisiológicas que se pueden expresar de manera variable (de Souza y Válio 2001, Wright 2002, Wright et al. 2003, Campanello et al. 2008, 2011). En este sentido, estudios ecofisiológicos de árboles del Bosque

Atlántico de Argentina han indicado que las especies arbóreas de esta región tienen comportamientos ecofisiológicos intermedios entre los dos grupos extremos descriptos previamente (Campanello et al. 2008, 2011, Montti et al. 2014). Ellos han demostrado, estudiando la ecofisiología de renovales, que las especies con mayor requerimiento de luz tienen una densidad de madera más baja y una eficiencia más alta en el transporte de agua que las especies más tolerantes a la sombra. Lo que se expresa en una tasa de crecimiento más alta en estas especies que en las que tienen más tolerancia a la sombra, y por ende, una mayor supervivencia bajo el dosel (Campanello et al. 2008, 2011, Montti et al. 2014). En este contexto, la luz no sería un factor limitante en las especies estudiadas, por lo que las mismas tendrían la capacidad de germinar tanto en espacios abiertos como en microambientes sombreados. Estudios experimentales de campo serían necesarios para comprender la dinámica del establecimiento de las especies incluidas en la presente tesis, sobre todo de los primeros estadios del ciclo de vida. Esto permitiría conocer que factores pueden afectar la germinación de semillas y la supervivencia y crecimiento de las plántulas. Se ha indicado, para especies de otros ecosistemas boscosos, que la disponibilidad de luz afecta más el establecimiento de plántulas, que la germinación de semillas, tanto en especies pioneras como no pioneras (Alvarez-Buylla y Martínez-Ramos 1992, de Souza y Válio 2001, Baskin y Baskin 2014). En este sentido, la apertura del dosel generaría cambios en la calidad de luz y fluctuaciones en la temperatura, lo que no sólo facilitaría la germinación, sino que principalmente favorecería el establecimiento de las plántulas (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1984, Swaine y Whitmore 1988, de Souza y Válio 2001, Baskin y Baskin 2014).

En todas las especies estudiadas la temperatura afectó la germinación, registrándose los efectos más negativos en el régimen constante, donde ninguna semilla

germinó a temperaturas extremas (por ejemplo, 5 y 45°C). A diferencia de este comportamiento, las semillas de todas las especies germinaron, a diferentes tasas, en todas las temperaturas alternas ensayadas. *Cordia saccellia*, *Schinopsis lorentzii* y *T. tipu* fueron las únicas especies en las que se registraron bajos o nulos porcentajes de germinación a lo largo de ambos regímenes de temperatura. Estos resultados podrían explicarse por una baja calidad de las semillas usadas en los experimentos o por la presencia de algún tipo de dormición ya que algunas semillas no germinadas de *C. saccellia* y *S. lorentzii* estaban viables al finalizar los experimentos (*i. e.* presentaban embriones blancos y turgentes). En este sentido, Galíndez et al. (2019) registraron para *C. saccellia*, altos porcentajes de germinación a temperatura alterna (> 80%; 30/20°C), significativamente diferentes a los bajos obtenidos a temperatura constante (< 30%; 25°C). En comparación con ellos, los bajos porcentajes de germinación (< 20%; 25 y 30/20°C), registrados en este trabajo y la presencia de semillas no germinadas inviables podrían apoyar la idea de que la baja calidad de las semillas sería la causa de los resultados obtenidos. Sin embargo, futuros estudios deberían evaluar esto, analizando el comportamiento germinativo de estas especies en diferentes poblaciones y en distintos años para una misma población.

En cuanto al efecto de los regímenes de temperatura en la germinación, en ocho de las diez especies estudiadas, no se encontraron diferencias entre los más altos porcentajes de germinación obtenidos a temperaturas constantes y alternas, mientras que en las especies restantes los más altos porcentajes de germinación correspondieron sólo a temperaturas alternas. De acuerdo a estos resultados, aun cuando la mayoría de las especies germinan relativamente bien a temperaturas constantes, los porcentajes más altos se registraron a temperaturas alternas, lo que sería ventajoso en el contexto de la dinámica de los bosques. Como se ha indicado previamente, la apertura de espacios en

el dosel genera cambios en la disponibilidad de luz y fluctuaciones en las temperaturas afectando la regeneración de las especies arbóreas, principalmente los procesos de germinación y establecimiento de plántulas (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1984, Swaine y Whitmore 1988, de Souza y Válio 2001, Baskin y Baskin 2014). La manera en la que los resultados obtenidos en la presente tesis expresan los comportamientos de las semillas de las especies estudiadas en los ambientes naturales requerirá, en el futuro, la realización de experimentos de campo que evalúen si dichas fluctuaciones favorecen la germinación como ha sido encontrado en los experimentos de laboratorio realizados.

En las especies estudiadas, las temperaturas base (T_b) registradas tienen valores intermedios con relación a las conocidas para especies de plantas de diferentes formas de vida. Particularmente, la mayoría de las especies tienen T_b entre 10 y 17°C que coinciden con los valores más comúnmente registrados para especies de plantas. Es importante destacar que las especies de árboles, de acuerdo a las especies estudiadas hasta el presente, pueden presentar valores de $T_b < 0$ hasta 18°C, aunque los valores más bajos son característicos de especies que viven en ambientes fríos (Dürr et al. 2015). Los valores obtenidos para las especies estudiadas son similares a los registrados para especies arbóreas que se distribuyen en diferentes regiones tropicales de Sudamérica (Daibes y Cardoso 2018, Daibes et al. 2019, Dantas et al. 2020). Particularmente, para *Anadenanthera colubrina* var. *cebil*, el T_b obtenido es similar al registrado para una población de la Caatinga (Dantas et al. 2020). Las temperaturas óptimas (T_o) para las nueve especies estudiadas, se ubican entre los valores más comúnmente registrados para especies de plantas, siendo similares a los obtenidos para otras especies de árboles tropicales de Sudamérica (Daibes y Cardoso 2018, Dantas et al. 2020). Un resultado inesperado fue registrar múltiples T_o en *Prosopis alba* var. *alba*. La presencia de esta característica ha sido relacionada con la capacidad de resiliencia de las especies para

enfrentar cambios en las condiciones ambientales (Seal et al. 2017). Previamente, sólo un estudio registró, para una misma familia taxonómica, especies de plantas nativas con una única T_o y especies con múltiples T_o (Seal et al. 2017), por lo que al haber registrado en las Fabáceas estudiadas los dos tipos, la presente tesis se constituye en el segundo caso que evidencia este comportamiento tan particular. En las nueve especies estudiadas, las temperaturas máximas (T_m) se encuentran entre los valores más comúnmente registrados para especies de plantas, siendo similares a los obtenidos para otras especies de árboles tropicales de Sudamérica (Daibes y Cardoso 2018, Daibes et al. 2019, Dantas et al. 2020).

Los tiempos térmicos ($\Theta_{T(50)}$) obtenidos, a excepción de *S. lorentzii* y *T. tipu*, son intermedios con relación a los conocidos para especies de plantas de diferentes formas de vida (Dürr et al. 2015). Para estas dos especies, los $\Theta_{T(50)}$ fueron relativamente más altos que en el resto de las especies, posiblemente por la presencia de dormición (Daibes et al. 2019). En relación a otras especies de árboles tropicales de Sudamérica, los $\Theta_{T(50)}$ obtenidos fueron similares, aunque en algunos casos más largos (Daibes y Cardoso 2018, Daibes et al. 2019, Dantas et al. 2020). Particularmente, *A. colubrina var. cebil*, registró un $\Theta_{T(50)}$ más largo (62.9°Cd) que en una población de la Caatinga (38.4°Cd, Dantas et al. 2020). Teniendo en cuenta los valores de T_b extremos, obtenidos para las especies evaluadas, existe una relación inversa entre T_b y $\Theta_{T(50)}$. Este patrón ha sido previamente descrito, indicando que las especies que habitan regiones con altas temperaturas, como es el caso de las regiones tropicales, tienen T_b altas y $\Theta_{T(50)}$ más cortos (Dürr et al. 2015, Seal et al. 2017).

A diferencia de la mayoría de los estudios, en el presente capítulo, los parámetros térmicos se estimaron tanto a temperaturas constantes como alternas. Para todas las especies, las T_b a temperaturas alternas fueron más bajas que las obtenidas a

temperaturas constantes. Estos resultados se contraponen con los obtenidos por Galíndez et al. (2016), quienes registraron que en especies de los géneros *Lippia* y *Aloysia*, las temperaturas alternas elevaron las T_b . Dado que las T_o son similares en ambos regímenes de temperatura (a excepción de *P. alba* var. *alba*), las temperaturas alternas incrementaron el rango sub-óptimo en todas las especies, reflejando el efecto de la alternancia sobre la germinación de las semillas. En temperaturas alternas, *A. quebracho-blanco*, *H. impetiginosus* y *P. alba* var. *alba* presentaron múltiples T_o , lo que sugiere que la posibilidad de que las especies tengan más de una T_o , es más frecuente de lo que se registró previamente. En este sentido, Bignoniaceae, al igual que Fabaceae pueden registrar especies con este comportamiento dual, tal como fue registrado recientemente, y por primera vez, para una familia taxonómica de plantas nativas por Seal et al. (2017). Dada que las temperaturas alternas bajan las T_b en todas especies, se esperaría que los $\Theta_{T(50)}$ sean más largos si existiera la misma relación inversa que se registró a temperaturas constantes. Los resultados muestran que la relación entre estos dos parámetros térmicos a este régimen de temperaturas es más compleja que la observada a temperaturas constantes. Si bien, considerando los valores de T_b extremos, esta relación se cumple, los $\Theta_{T(50)}$ obtenidos a temperaturas alternas no siempre fueron más altos que a temperaturas constantes, aun cuando en todos los casos las T_b siempre fueron más bajas.

En la actualidad, la biodiversidad se encuentra amenazada como consecuencia de las actividades humanas, lo que ha provocado, en muchas regiones del planeta, tanto extinción global como local de muchas especies. El noroeste argentino no es la excepción. Durante el período 1987-2011, el 15.3% (4.23 millones de hectáreas) del bosque chaqueño del noroeste de Argentina fue transformado en campos de cultivos y pasturas, con el consecuente impacto sobre la biodiversidad regional y los servicios

ambientales que provee el bosque nativo (Ceballos y Ortega-Baes 2011, Seghezze et al. 2011, Volante et al. 2012, Leake et al. 2016, Volante et al. 2016). En adición, el bosque nativo de esta región se encuentra degradado debido a los efectos de actividades extractivas, muchas veces focalizadas en ciertas especies. En este sentido, existen especies con valor de uso en este ecosistema que son extraídas con fines comerciales, como es el caso de las especies estudiadas en este capítulo, algunas de las cuales se encuentran amenazadas, entre otros factores, por la sobreexplotación (Prado 1998, Blundo y Malizia 2009, Barstow 2018, IUCN 2020). Por otro lado, se ha indicado que el cambio climático afectará negativamente la distribución geográfica de algunas especies de esta región (Gorostiague et al. 2018). En este contexto, es de suma urgencia conocer como estos factores de amenazas afectan o afectarán la biodiversidad que caracteriza estos ecosistemas, sobre todo de las especies arbóreas, elementos claves de los mismos. Esto representa un importante desafío ya que para la mayoría de las especies desconocemos aspectos de su biología, información clave para el manejo de las poblaciones de estas especies, incluido el desarrollo de planes de restauración, como así también para predecir su comportamiento ante cambios en las condiciones ambientales. En este escenario, los resultados obtenidos en el presente capítulo ponen de relieve que, al menos para el factor evaluado, la mayoría de las especies no tienen requerimientos especiales para germinar, ya que lo hacen en un rango amplio de temperaturas constantes y alternas, aunque estas últimas representaron las mejores condiciones. Futuros estudios deberían evaluar si los parámetros térmicos obtenidos son específicos de las especies o si estos varían entre poblaciones, y la manera en que los mismos les permitirán hacer frente a los cambios en la temperaturas proyectadas para el futuro (Seal et al. 2017).

REFERENCIAS

- Alvarez-Buylla ER y Martinez-Ramos M. 1992. Demography and allometry of *Cecropia obtusifolia*, a neotropical pioneer tree-an evaluation of the climax-pioneer paradigm for tropical rain forests. *J. Ecol.* 80: 275-290.
- Barstow M. 2018. *Bulnesia sarmientoi*. The IUCN Red List of Threatened Species 2018: e.T32028A68085692.
- Baskin CC y Baskin JM. 2014. Seeds: Ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination. Academic Press. Estados Unidos.
- Batlla D y Benech-Arnold RL. 2003. A quantitative analysis of dormancy loss dynamics in *Polygonum aviculare* L. seeds. Development of a thermal time model based on changes in seed population thermal parameters. *Seed Sci. Technol.* 13: 55-68.
- Batlla D y Benech-Arnold RL. 2004. A predictive model for dormancy loss in *Polygonum aviculare* L. seeds based on changes in population hydrotime parameters. *Seed Sci. Res.* 14: 277-286.
- Bewley JD, Bradford KJ, Hilhorst HW y Nonogaki H. 2013. Seeds. Springer NY. Estados Unidos.
- Blundo C y Malizia LR. 2009. Impacto del aprovechamiento forestal en la estructura y diversidad de la Selva Pedemontana. En: Brown AD, Blendinger PG, Lomáscolo T y García Bes P (eds). Selva pedemontana de las Yungas, historia natural, ecología y manejo de un ecosistema en peligro. Ediciones del subtrópico. Argentina.
- Campanello PI, Gatti MG y Goldstein G. 2008. Coordination between water-transport efficiency and photosynthetic capacity in canopy tree species at different growth irradiances. *Tree Physiol.* 28: 85-94.

- Campanello PI, Gatti MG, Montti LF, Villagra M y Goldstein G. 2011. Ser o no ser tolerante a la sombra: economía de agua y carbono en especies arbóreas del Bosque Atlántico (Misiones, Argentina). *Ecol Austral* 21: 285-300.
- Ceballos G y Ortega-Baes P. 2011. La sexta extinción: la pérdida de especies y poblaciones en el Neotrópico. En: Simoneti J y Dirzo R (eds). *Conservación Biológica: Perspectivas de Latinoamérica*. Universidad de Chile. Chile.
- Daibes LF y Cardoso VJ. 2018. Seed germination of a South American forest tree described by linear thermal time models. *J. Therm Biol.* 76: 156-164.
- Daibes LF, Amoêdo SC, do Nascimento Moraes J, Fenelon N, Da Silva DR, Vargas LA y Frigeri RB. 2019. Thermal requirements of seed germination of ten tree species occurring in the western Brazilian Amazon. *Seed Sci. Res.* 29: 115-123.
- Dantas BF, Moura MS, Pelacani CR, Angelotti F, Taura TA, Oliveira GM y Seal CE. 2020. Rainfall, not soil temperature, will limit the seed germination of dry forest species with climate change. *Oecologia* 192: 529-541.
- de Souza RP y Válio IFM. 2001. Seed size, seed germination, and seedling survival of Brazilian tropical tree species differing in successional status 1. *Biotropica* 33: 447-457.
- Di Rienzo JA, Guzmán AW y Casanoves F. 2002. A multiple-comparisons method based on the distribution of the root node distance of a binary tree. *J. Agric. Biol. Environ. Stat.* 7: 129-142.
- Dürr C, Dickie JB, Yang XY y Pritchard HW. 2015. Ranges of critical temperature and water potential values for the germination of species worldwide: contribution to a seed trait database. *Agric. For. Meteorol.* 200: 222-232.

- Fenner M y Thompson K. 2005. The Ecology of Seeds. Cambridge University Press. Estados Unidos.
- Fernández-Pascual E, Seal CE y Pritchard HW. 2015. Simulating the germination response to diurnally alternating temperatures under climate change scenarios: comparative studies on *Carex diandra* seeds. Ann. Bot. 115: 201-209.
- Finch-Savage WE y Leubner-Metzger G. 2006. Seed dormancy and the control of germination. New Phytol. 171:501-523.
- Flores J, Jurado E, Chapa-Vargas L, Ceroni-Stuva A, Dávila-Aranda P, Galíndez G, Gurvich D, León-Lobos P, Ordóñez C, Ortega-Baes P, Ramírez-Bullón N, Sandoval A, Seal CE, Ullian T y Pritchard HW. 2011. Seeds photoblastism and its relationship with some plant traits in 136 cacti taxa. Env. Exp. Bot. 71:79-88.
- Galíndez G, Seal CE, Daws MI, Lindow-López L, Ortega-Baes P y Pritchard HW. 2016. Alternating temperature combined with darkness resets base temperature for germination (T_b) in photoblastic seeds of *Lippia* and *Aloysia* (Verbenaceae). Plant Biol. 19: 41-45.
- Galíndez G, Ceccato D, Bubillo R, Lindow-López L, Malagrina G, Ortega-Baes P y Baskin CC. 2018. Three levels of simple morphophysiological dormancy in seeds of *Ilex* (Aquifoliaceae) species from Argentina. Seed Sci. Res. 28: 131-139.
- Galíndez G, Ledesma T, Álvarez A, Pastrana-Ignes V, Bertuzzi T, Lindow-López L y Ortega-Baes P. 2019. Intraspecific variation in seed germination and storage behavior of *Cordia* tree species of subtropical montage forests of Argentina: Implications for *ex situ* conservation. S. Afr. J. Bot. 123: 393-399.

- Gorostiague P, Sajama J y Ortega-Baes P. 2018. Will climate change cause spatial mismatch between plants and their pollinators? A test using Andean cactus species. *Biol. Conserv.* 226: 247-255.
- IUCN. 2020. The IUCN Red List of Threatened Species v. 2020.1. Disponible en: <http://www.iucnredlist.org>
- Khurana E y Singh JS. 2001. Ecology of tree seed and seedlings: implications for tropical forest conservation and restoration. *Current Sci.* 80:748-757.
- Leishman MR, Wright IJ, Moles AT y Westoby M. 2000. The evolutionary ecology of seed size. En: Fenner M (ed). *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. CABI Publishing. Reino Unido.
- Lindow-López L, Galíndez G, Aparicio-González M, Sühring S, Rojas-Aréchiga M, Pritchard HW y Ortega-Baes P. 2018. Effects of alternating temperature on cactus seeds with a positive photoblastic response. *J. Arid Environ.* 148: 74-77.
- Leake A, López EO y Leake MC. 2016. *La deforestación del Chaco salteño, 2004-2015*. SMA Ediciones. Argentina.
- Meiado MV, Rojas-Aréchiga M, de Siqueira-Filho JA y Leal IR. 2015. Effects of light and temperature on seed germination of cacti of Brazilian ecosystems. *Plant Species Biol.* 31: 87-97.
- Milberg P, Andersson L y Thompson K. 2000. Large-seeded species are less dependent on light for germination than small-seeded ones. *Seed Sci. Res.* 10: 99-104.
- Montti L, Villagra M, Campanello PI, Gatti MG y Goldstein G. 2014. Functional traits enhance invasiveness of bamboos over co-occurring tree saplings in the semideciduous Atlantic Forest. *Acta Oecol.* 54: 36-44.

- Norden N, Daws MI, Antoine C, Gonzalez MA, Garwood NC y Chave J. 2009. The relationship between seed mass and mean time to germination for 1037 tree species across five tropical forests. *Funct. Ecol.* 23: 203-210.
- Ortega-Baes P, Aparicio-González M, Galíndez G, del Fueyo P, Sühring S y Rojas-Aréchiga M. 2010. Are cactus growth forms related to germination responses to light? A test using *Echinopsis* species. *Acta Oecol.* 36: 339-342.
- Ortega-Baes P, Galíndez G, Sühring S, Rojas-Aréchiga M, Daws MI y Pritchard HW. 2011. Seed germination of *Echinopsis schickendantzii* (Cactaceae): The effects of constant and alternating temperatures. *Seed Sci. Technol.* 39: 219-224.
- Prado D. 1998. *Jacaranda mimosifolia*. The IUCN Red List of Threatened Species 1998: e.T32027A9675619.
- Probert RJ. 2000. The role of temperature in the regulation of seed dormancy and germination. En: Fenner M (ed). *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. CAB International. Reino Unido.
- Rojas-Aréchiga M, Mandujano MC y Golubov JK. 2013. Seed size and photoblastism in species belonging to tribe Cactae (Cactaceae). *J. Plant Res.* 126: 373-386.
- Seal CE, Daws MI, Flores J, Ortega-Baes P, Galíndez G, León-Lobos P, Sandoval A, Stuva AC, Bullón NR, Dávila-Aranda P, Ordoñez CA, Yáñez-Espinosa L, Ullian T, Amosso C, Zubani L, Bilbao AT y Pritchard HW. 2017. Thermal buffering capacity of the germination phenotype across the environmental envelope of the Cactaceae. *Glob. Change Biol.* 23: 5309-5317.
- Seghezze L, Volante JN, Paruelo JM, Somma DJ, Buliubasich EC, Rodríguez HE y Hufty M. 2011. Native forests and agriculture in Salta (Argentina) conflicting visions of development. *J. Environ. Dev.* 20: 251-277.

- Swaine MD y Whitmore TC. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* 75: 81-86.
- Vázquez-Yanes C y Orozco-Segovia A. 1984. Ecophysiology of seed germination in the tropical humid forests of the world: a review. En: Medina E, Mooney HA y Vázquez-Yánes C (eds). *Physiological ecology of plants of the wet tropics*. Springer Dordrecht. Holanda.
- Volante JN, Alcaraz-Segura D, Mosciaro MJ, Viglizzo EF y Paruelo YJM. 2012. Ecosystem functional changes associated with land clearing in NW Argentina. *Agric. Ecosyst. Environ.* 154: 12-22.
- Volante JN, Mosciaro MJ, Gavier-Pizarro GI y Paruelo JM. 2016. Agricultural expansion in the Semiarid Chaco: Poorly selective contagious advance. *Land use policy* 55: 154-165.
- Walck JL, Hidayati S, Dixon KW, Thompson K y Poschlod P. 2011. Climate change and plant regeneration from seed. *Glob. Change Biol.* 17: 2145-2161.
- Windauer LB, Martinez J, Rapoport D, Wassner D y Benech-Ayrnold R. 2011. Germination responses to temperature and water potential in *Jatropha curcas* seeds: a hydrotime model explains the difference between dormancy expression and dormancy induction at different incubation temperatures. *Ann. Bot.* 109: 265-273.
- Whitmore TC. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* 70: 536-538.
- Wright JS. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130: 1-14.

Wright SJ, Muller-Landau HC, Condit R y Hubbell SP. 2003. Gap-dependent recruitment, realized vital rates, and size distributions of tropical trees. *Ecology* 84: 3174-3185.

Zuloaga FO, Morrone O y Belgrano MJ. 2008. Catálogo de las plantas vasculares del Cono Sur. Missouri Botanical Garden Press. Estados Unidos.

CAPÍTULO III

Germinación de semillas de especies de árboles nativos de la Provincia de Salta: efecto del estrés hídrico

INTRODUCCIÓN

La germinación de semillas es un proceso crítico del ciclo de vida de las plantas, debido fundamentalmente a los efectos de diferentes factores del ambiente físico y biológico sobre las semillas luego de que estas se dispersan de la planta madre. Entre ellos, el agua es un factor clave para la germinación, ya que este proceso se inicia con la absorción de agua por parte del embrión (*i.e.*, imbibición, Bewley et al. 2013). Durante la imbibición, el agua ingresa por difusión hacia el interior de la semilla, por lo que es necesario que su potencial agua sea menor (es decir más negativo) que el potencial agua del sustrato (Fenner y Thompson 2005). La tasa de imbibición está controlada por varios factores como la permeabilidad de la cubierta seminal, el área de contacto entre la semilla y el sustrato, la resistencia al movimiento del agua entre la interface suelo-semilla y por la diferencia relativa entre los potenciales agua del sustrato y la semilla (Bradford 1995). Se ha sugerido que las semillas deben alcanzar cierto contenido mínimo de humedad, específico de las especies, antes de germinar (Baskin y Baskin 2014). Este umbral es necesario para generar la presión de turgencia requerida para la expansión celular, por lo que restricciones en la disponibilidad de agua del sustrato (estrés hídrico) pueden provocar que la semilla no germine o retrase la germinación, afectando así la proporción de semillas germinadas y la velocidad de la germinación (Bradford 2002, Bradford y Still 2004).

Los estudios sobre los efectos del estrés hídrico sobre la germinación han registrado una amplitud de respuestas tanto en especies cultivadas como silvestres que van desde potenciales relativamente altos hasta muy bajos, característicos de ambientes secos, con el mayor rango de variación en especies cultivadas (Daws et al. 2008, Zeng et al. 2010, Guillemín et al. 2013, Dürr et al. 2015, Hardegree et al. 2015, Chamorro et al. 2017). En este sentido, se ha registrado variación en la respuesta germinativa a este

factor en especies de un mismo tipo ambiente y de igual forma de vida (Daws et al. 2008, Baskin y Baskin 2014, Dantas et al. 2020), asociándose dichas variaciones a características diferenciales entre las especies como el tamaño de la semilla (Fenner y Thompson 2005, Daws et al. 2008).

Con el fin de describir el efecto del déficit hídrico sobre la germinación de las semillas, Gummerson (1986) y Bradford (1990) introdujeron el concepto de hidrotiempo (Θ), el que se ha desarrollado para describir la relación entre el potencial hídrico y las tasas de germinación. El mismo se puede definir como las unidades de potencial hídrico acumuladas por encima de un valor base o umbral (potencial base, Ψ_b) multiplicado por el tiempo de imbibición en ese Ψ_b (Bradford 1997).

Teniendo en cuenta los estudios realizados hasta el 2015, Dürr et al. (2015) realizaron un análisis a fin de describir los patrones de comportamiento germinativo frente al déficit hídrico, incluyendo en su análisis especies cultivadas, especies forrajeras, gramíneas, suculentas, arbustos y árboles. Ellos indicaron que la mayoría de las especies estudiadas presentaron valores de Ψ_b altos, sugiriendo una alta sensibilidad de la germinación a condiciones secas. Esta tendencia fue interpretada como consecuencia de que la mayoría de las especies para las cuales existen datos disponibles, son principalmente de regiones tropicales. Sin embargo, estos autores resaltaron que en los árboles existe un amplio rango de potenciales base, donde las especies tropicales húmedas presentaron los valores más bajos. Por otro lado, ellos han indicado que las especies que se distribuyen en regiones frías, tienden a germinar en condiciones más secas que las especies de regiones más cálidas, esto debido a que las semillas de estas últimas tienen que esperar hasta que haya suficiente agua disponible para la germinación (Dürr et al. 2015). Aun cuando este análisis sugeriría que las especies de una región con condiciones ambientales similares tendrían un comportamiento

semejante, se ha registrado, para un mismo ecosistema, variaciones en el potencial base que claramente muestran que especies que cohabitan pueden responder de manera diferente (por ejemplo árboles; Daws et al. 2008, Dantas et al. 2020). Por otro lado, existe controversia sobre cuál sería la respuesta esperable para especies, por ejemplo árboles, que habitan ambientes húmedos y cual para las que se distribuyen en ambientes secos. Se ha sugerido que las especies de árboles tropicales de regiones húmedas tienen bajo Ψ_b (Dürr et al. 2015); sin embargo, especies que coexisten en ecosistemas boscosos de América tropical pueden registrar Ψ_b muy diferentes (Daws et al. 2008, Dantas et al. 2020).

El propósito principal de este capítulo fue estudiar el efecto del estrés hídrico sobre la germinación de diez especies de árboles nativos de importancia forestal que se distribuyen en la Provincia de Salta. Se puso a prueba la idea que la respuesta germinativa a este factor está relacionada con el tipo de ambiente en el que las especies cohabitan. Así, se esperaba que las especies de ambientes más secos (región chaqueña) sean menos sensibles al estrés hídrico, mientras que las especies de ambientes más húmedas (Yungas) sean más sensibles a este factor. Dado que tanto el cambio en el uso del suelo como el cambio climático modificarán las condiciones ambientales a diferentes escalas espaciales y temporales, los estudios como el presentado aquí serán de suma utilidad para comprender la manera en que las especies pueden responder a estas variaciones.

MATERIALES Y MÉTODOS

Especies estudiadas

En este capítulo se estudiaron diez especies de importancia forestal que habitan en la Provincia de Salta. Las características del área de estudio fueron descritas en el Capítulo 1. Las especies seleccionadas fueron aquellas con disponibilidad de semillas al momento de realizar los experimentos: *Anadenanthera colubrina* var. *cebil*, *Aspidosperma quebracho-blanco*, *Gonopterodendron sarmientoi*, *Handroanthus impetiginosus*, *Jacaranda mimosifolia*, *Libidibia paraguariensis*, *Parapiptadenia excelsa*, *Prosopis alba* var. *alba*, *Pterogyne nitens* y *Schinopsis lorentzii*. La nomenclatura de las especies sigue a Zuloaga et al. (2008). En la Tabla 1 se indican las Provincias Fitogeográficas dónde se distribuyen las especies estudiadas.

Tabla 1. Provincias Fitogeográficas presentes en la Provincia de Salta dónde se distribuyen cada una de las diez especies estudiadas. Información obtenida de Fabbroni y Novara (2009), Morello et al. (2012), Matteucci et al. (2017), Oyarzabal et al. (2018).

Especie	Provincia Fitogeográfica
<i>Anadenanthera colubrina</i> var. <i>cebil</i>	Yungas
<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i>	Chaqueña
<i>Gonopterodendron sarmientoi</i>	Chaqueña
<i>Handroanthus impetiginosus</i>	Yungas
<i>Jacaranda mimosifolia</i>	Yungas
<i>Libidibia paraguariensis</i>	Chaqueña
<i>Parapiptadenia excelsa</i>	Yungas
<i>Prosopis alba</i> var. <i>alba</i>	Chaqueña y Monte
<i>Pterogyne nitens</i>	Yungas y Chaqueña
<i>Schinopsis lorentzii</i>	Chaqueña

Recolección de semillas

La ubicación geográfica de los sitios de recolección de germoplasma se detalla en la Tabla 2. Durante el período de dispersión natural de cada especie, se cosecharon frutos maduros de entre tres y diez individuos, dependiendo del número y estado sanitario de los individuos presentes en cada sitio.

Tabla 2. Ubicación geográfica de cada una de las poblaciones dónde se recolectó germoplasma de las diez especies estudiadas. En cada población se indica entre paréntesis el número de individuos recolectados.

Especie	Población	Latitud	Longitud
<i>Anadenanthera colubrina</i> var. <i>cebil</i>	El Gallinato (10)	-24°41'	-65°09'
<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i>	El Recreo (6)	-23°30'	-62°49'
<i>Gonopterodendron sarmientoi</i>	Morillo (5)	-23°27'	-62°52'
<i>Handroanthus impetiginosus</i>	El Galpón (7)	-25°22'	-64°47'
<i>Jacaranda mimosifolia</i>	La Caldera (5)	-24°41'	-65°23'
<i>Libidibia paraguariensis</i>	Morillo (5)	-23°27'	-62°52'
<i>Parapiptadenia excelsa</i>	Metán (3)	-25°21'	-64°56'
<i>Prosopis alba</i> var. <i>alba</i>	La Viña (5)	-25°27'	-65°33'
<i>Pterogyne nitens</i>	Tartagal (10)	-22°30'	-63°47'
<i>Schinopsis lorentzii</i>	El Recreo (7)	-23°30'	-62°49'

En el laboratorio, se realizó la limpieza del material, extrayendo las semillas de los frutos, a excepción de *S. lorentzii* dónde no fue posible separar las semillas de los frutos indehiscentes, por lo que de ahora en más los mismos se denominarán como “semillas”. Una vez realizada la limpieza de las semillas, las mismas fueron almacenadas en bolsas de papel a temperatura ambiente, hasta su utilización, por un período no mayor a diez días.

Efecto del estrés hídrico sobre la germinación

El efecto del estrés hídrico sobre la germinación de las semillas de cada una de las especies se evaluó mediante un experimento con siete tratamientos: 0 (agua destilada), -0.2, -0.4, -0.8, -1.2, -1.6 y -2.0 MPa. Para generar los distintos potenciales agua se utilizaron diferentes soluciones de Polietilenglicol (PEG 6000), preparados siguiendo la fórmula de Michel y Kaufmann (1973). Cada tratamiento constó de cuatro repeticiones de 25 semillas cada una, las que fueron sembradas en cajas de Petri con papel de filtro, regadas con las distintas soluciones e incubadas en cámaras de germinación con control de temperatura (25°C) y fotoperiodo (8/16 hs luz/oscuridad) durante 30 días. Para mantener el potencial hídrico constante durante todo el experimento, tanto el papel como la solución se cambiaron a las 24 hs de iniciado el experimento y luego a los siete días de sembradas (Ni y Bradford 1992). En las especies con dormición física (*P. alba* var. *alba* y *P. nitens*) las semillas fueron escarificadas mecánicamente antes de ser usadas en el experimento. La germinación se registró diariamente, tomando como criterio la emergencia de la radícula. Una vez finalizados los ensayos, se evaluó la viabilidad de las semillas no germinadas cortándolas longitudinalmente con un bisturí y observándolas al microscopio óptico. Se consideraron semillas viables aquellas que presentaron embriones blancos y turgentes (Ortega Baes et al. 2010, Galíndez et al. 2018). La variable de respuesta fue el porcentaje de semillas germinadas.

Modelo de tiempo hídrico

El modelo propuesto por Bradford (1990) y Gummerson (1986) para una población de semillas se define como:

$$\Theta H = (\Psi - \Psi_{b(p)}) t_p$$

dónde ΘH es el tiempo hídrico (MPa-día), Ψ el potencial agua (MPa), t_p (días) es el tiempo de germinación del porcentaje p de la población y $\Psi_{b(p)}$ (MPa) el potencial agua base o umbral por encima del cuál p puede germinar. A partir de este modelo, el $\Psi_{b(50)}$ (potencial base correspondiente al 50% de la población) y el ΘH que caracterizan la respuesta germinativa de una población al estrés hídrico, se estimaron en función de los patrones de germinación bajo distintos potenciales agua (García-Huidobro et al. 1982). Ambos parámetros se calcularon usando *Solver*, una herramienta para resolver y optimizar ecuaciones mediante el uso de métodos numéricos. El ajuste de los parámetros se realizó en función de la minimización de los valores del cuadrado medio del error entre los datos observados y simulados para cada especie.

Análisis estadístico

El efecto del estrés hídrico sobre el porcentaje de semillas germinadas, por su comportamiento binomial, se comparó entre tratamientos empleando modelos lineales generalizados mixtos (MLGM). Se utilizó la prueba DGC (Di Rienzo et al. 2002) para localizar las diferencias significativas entre las medias cuando se registró diferencias significativas entre los tratamientos. Los tratamientos en los que la germinación fue cero para todas las réplicas, no fueron incluidos en el modelo.

RESULTADOS

Efecto del estrés hídrico en la germinación

En *Anadenanthera colubrina* var. *cebil*, el porcentaje de germinación fue afectado significativamente por el estrés hídrico ($F = 20.31$, $p < 0.0001$). Entre los tratamientos 0, -0.2 y -0.4 MPa no se registraron diferencias significativas en los porcentajes de germinación que fueron superiores a 98%. A partir de -0.8 MPa se observó una disminución significativa en el porcentaje de germinación, sin registrar germinación a -1.6 y -2 MPa (Fig. 1).

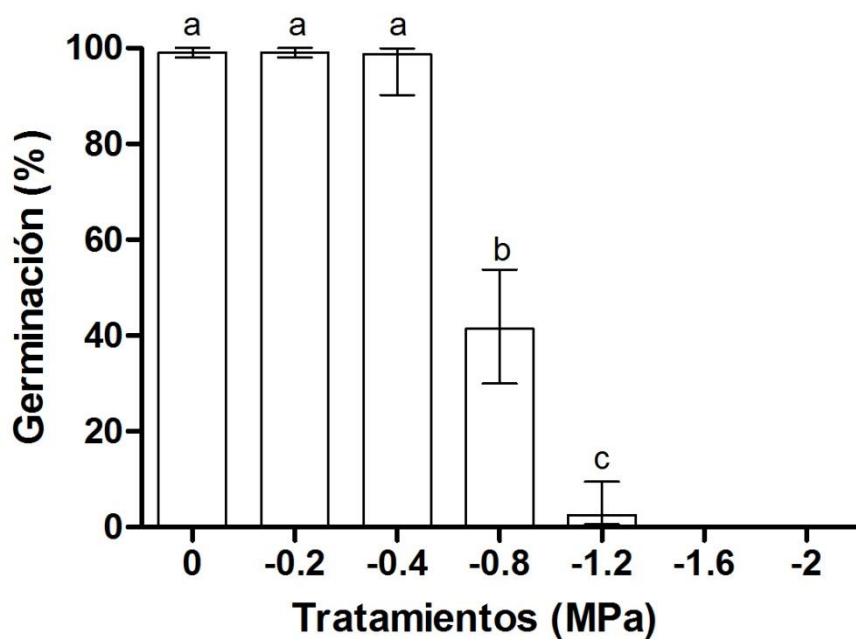


Figura 1. Porcentaje de semillas germinadas de *Anadenanthera colubrina* var. *cebil* (media \pm 95% intervalo de confianza binomial) obtenido en los diferentes tratamientos del experimento en el que se evaluó el efecto del estrés hídrico sobre la germinación. Letras diferentes indican diferencias significativas.

Para *Aspidosperma quebracho-blanco*, el estrés hídrico afectó el porcentaje de germinación ($F = 20.51$, $p < 0.0001$). No se registraron diferencias significativas, en los porcentajes de germinación, entre los tratamientos 0 y -0.2 MPa. A partir de -0.4 MPa, se registró una disminución significativa en el porcentaje de germinación. Si bien se registró germinación a -0.8, -1.2, -1.6 y -2 MPa, el porcentaje de germinación en estos cuatro tratamientos fue siempre inferior al 27% (Fig. 2).

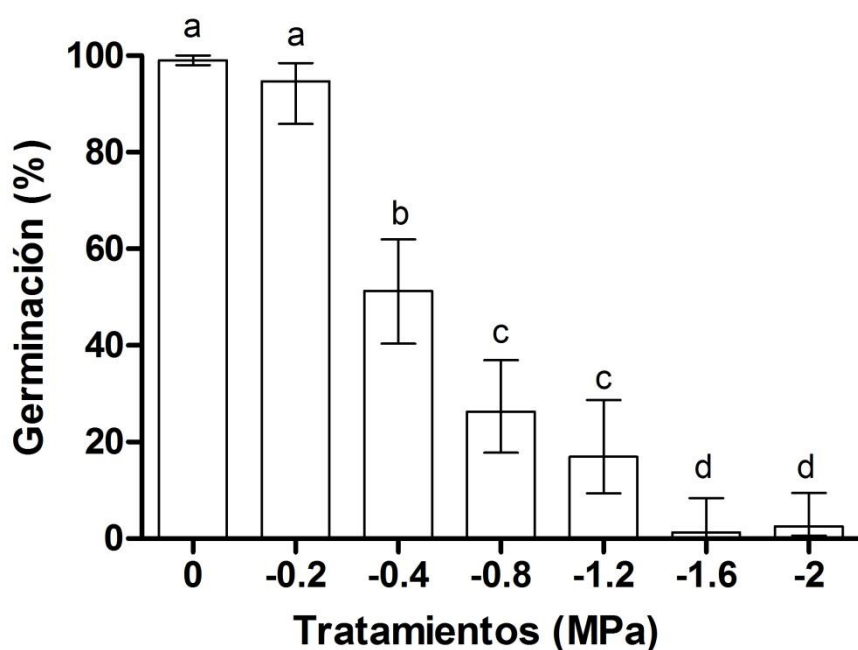


Figura 2. Porcentaje de semillas germinadas de *Aspidosperma quebracho-blanco* (media \pm 95% intervalo de confianza binomial) obtenido en los diferentes tratamientos del experimento en el que se evaluó el efecto del estrés hídrico sobre la germinación. Letras diferentes indican diferencias significativas.

La germinación de las semillas de *Gonopterodendron sarmientoi*, fue afectada significativamente por el estrés hídrico ($F = 21.95$, $p < 0.0001$). En los tratamientos de 0, -0.2, -0.4 y -0.8 MPa, el porcentaje de germinación fue alto, sin diferencias significativas entre los mismos. La germinación disminuyó significativamente a partir de -1.2 MPa (Fig. 3).

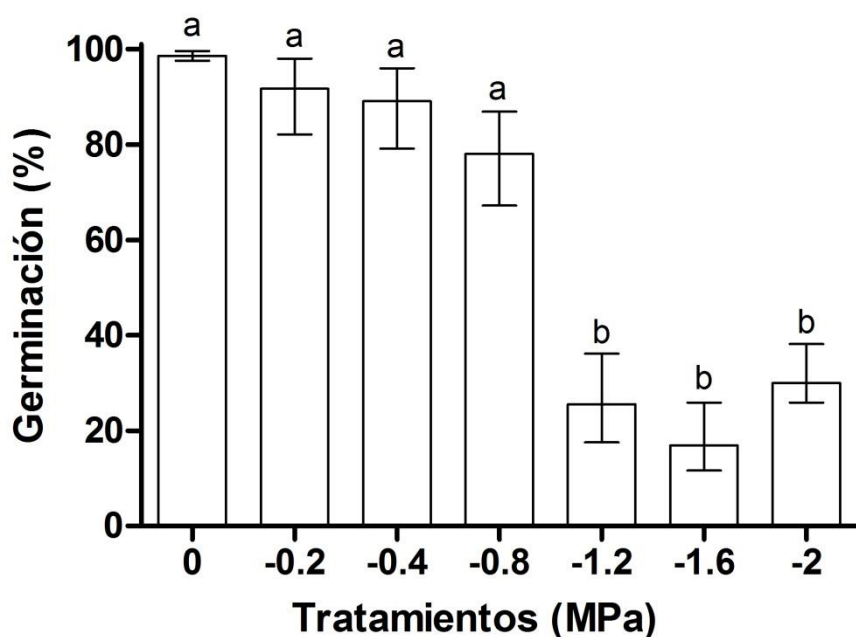


Figura 3. Porcentaje de semillas germinadas de *Gonopterodendron sarmientoi* (media \pm 95% intervalo de confianza binomial) obtenido en los diferentes tratamientos del experimento en el que se evaluó el efecto del estrés hídrico sobre la germinación. Letras diferentes indican diferencias significativas.

En *Handroanthus impetiginosus*, el porcentaje de germinación fue afectado significativamente por el estrés hídrico ($F = 24.05$, $p < 0.0001$). De los cuatro tratamientos en los que se registró germinación, esta fue significativamente más baja sólo en el tratamiento de -0.8 MPa (Fig. 4).

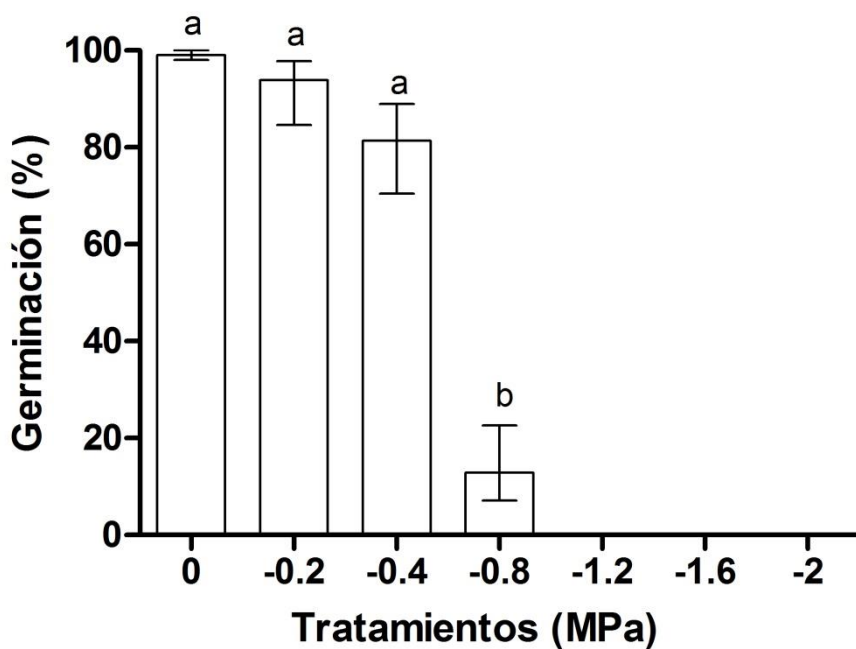


Figura 4. Porcentaje de semillas germinadas de *Handroanthus impetiginosus* (media \pm 95% intervalo de confianza binomial) obtenido en los diferentes tratamientos del experimento en el que se evaluó el efecto del estrés hídrico sobre la germinación. Letras diferentes indican diferencias significativas.

El estrés hídrico afectó significativamente el porcentaje de germinación de las semillas de *Jacaranda mimosifolia* ($F = 14.67$, $p = 0.0005$), disminuyendo significativamente a partir de -0.4 MPa. No se registró germinación a potenciales hídricos de -1.2 , -1.6 y -2 MPa (Fig. 5).

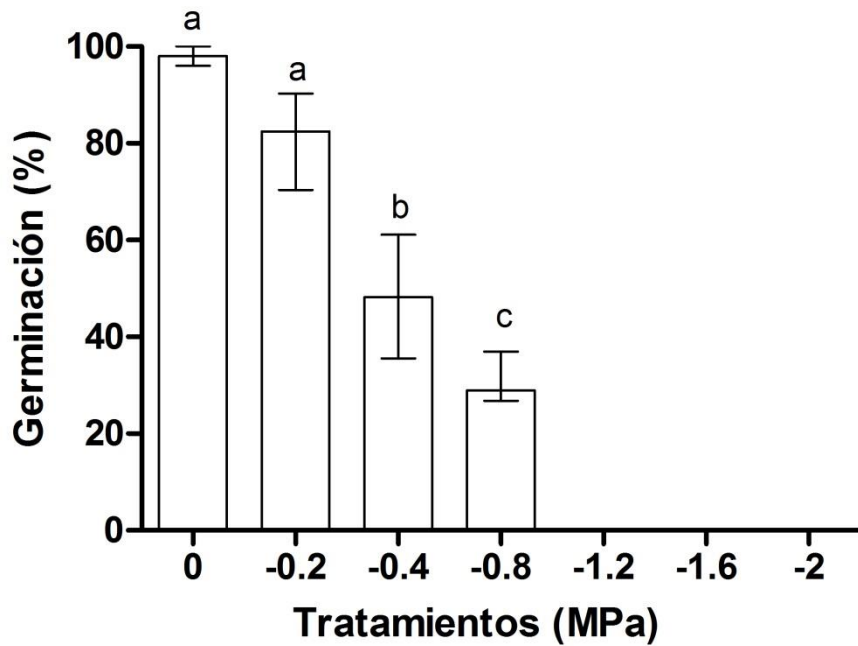


Figura 5. Porcentaje de semillas germinadas de *Jacaranda mimosifolia* (media \pm 95% intervalo de confianza binomial) obtenido en los diferentes tratamientos del experimento en el que se evaluó el efecto del estrés hídrico sobre la germinación. Letras diferentes indican diferencias significativas.

En *Libidibia paraguariensis*, se registraron diferencias significativas entre tratamientos ($F = 10.8$, $p = 0.0003$). A partir de -0.2 MPa el porcentaje de germinación disminuyó significativamente, registrando los porcentajes más bajos valores a -1.2 MPa (Fig. 6).

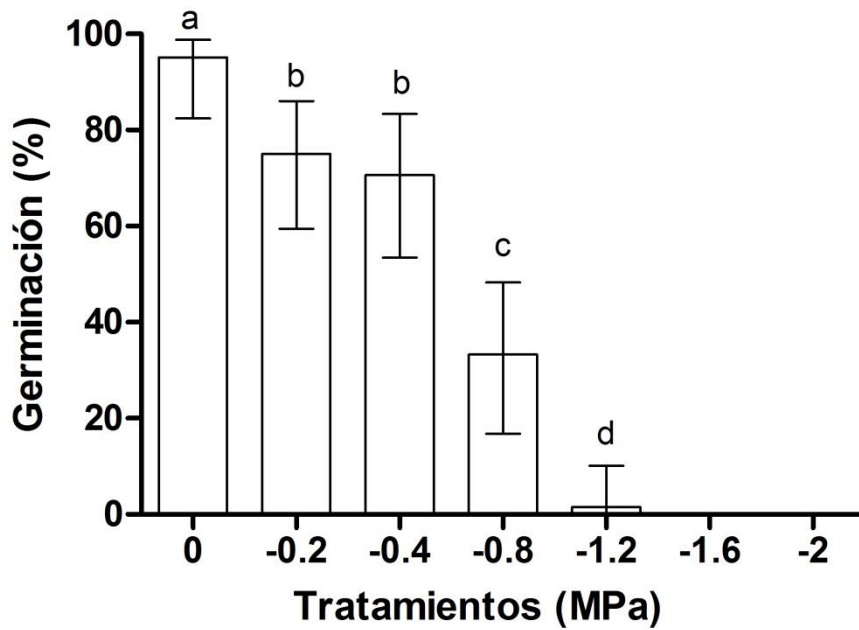


Figura 6. Porcentaje de semillas germinadas de *Libidibia paraguariensis* (media \pm 95% intervalo de confianza binomial) obtenido en los diferentes tratamientos del experimento en el que se evaluó el efecto del estrés hídrico sobre la germinación. Letras diferentes indican diferencias significativas.

La germinación de semillas de *Parapiptadenia excelsa*, difirió significativamente entre tratamientos ($F = 18.7$, $p < 0.0001$). Aun cuando a -1.2 MPa el porcentaje de germinación disminuyó significativamente, este fue relativamente alto. Las semillas no germinaron sólo a -2 MPa (Fig. 7).

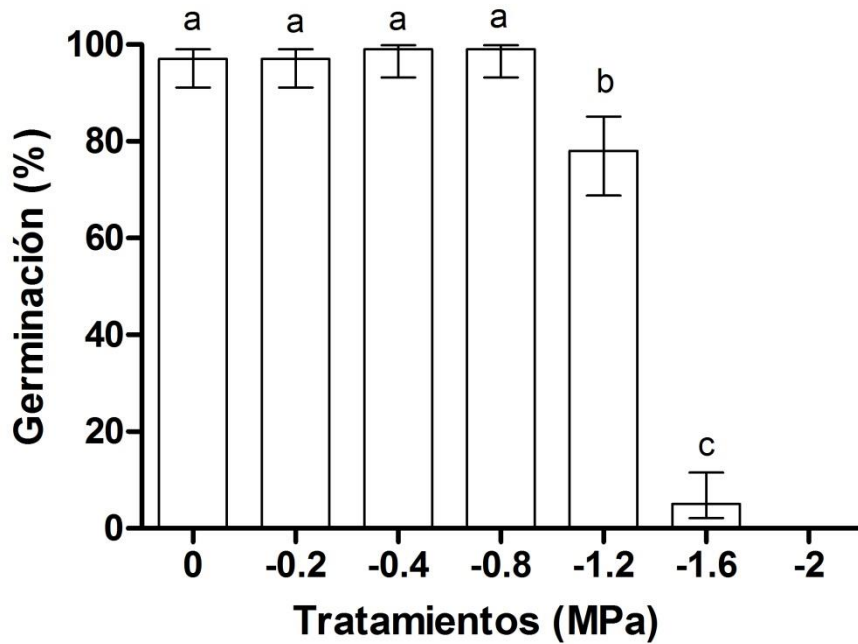


Figura 7. Porcentaje de semillas germinadas de *Parapiptadenia excelsa* (media \pm 95% intervalo de confianza binomial) obtenido en los diferentes tratamientos del experimento en el que se evaluó el efecto del estrés hídrico sobre la germinación. Letras diferentes indican diferencias significativas.

El porcentaje de germinación de las semillas de *Prosopis alba* var. *alba* fue afectado significativamente por el estrés hídrico ($F = 15.93$, $p = 0.0001$), disminuyendo a partir de -0.8 MPa. No se registró germinación en los tratamientos -1.6 y -2 MPa (Fig. 8).

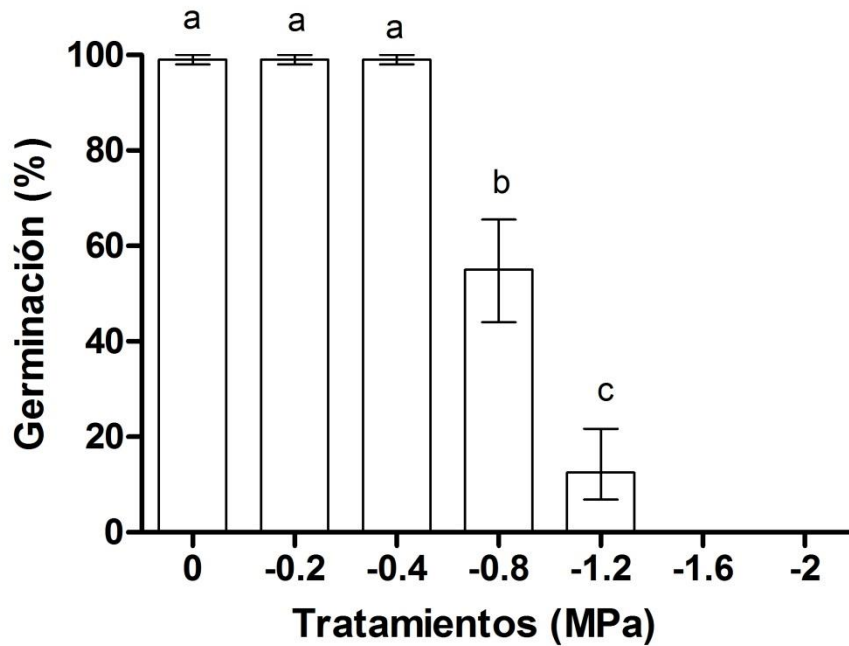


Figura 8. Porcentaje de semillas germinadas de *Prosopis alba* var. *alba* (media \pm 95% intervalo de confianza binomial) obtenido en los diferentes tratamientos del experimento en el que se evaluó el efecto del estrés hídrico sobre la germinación. Letras diferentes indican diferencias significativas.

En *Pterogyne nitens*, se registraron diferencias significativas entre tratamientos ($F = 23.68$, $p < 0.0001$). El porcentaje de germinación, aunque alto, disminuye significativamente a -0.8 MPa. Si bien se registró germinación a -1.6 MPa esta fue muy baja (Fig. 9).

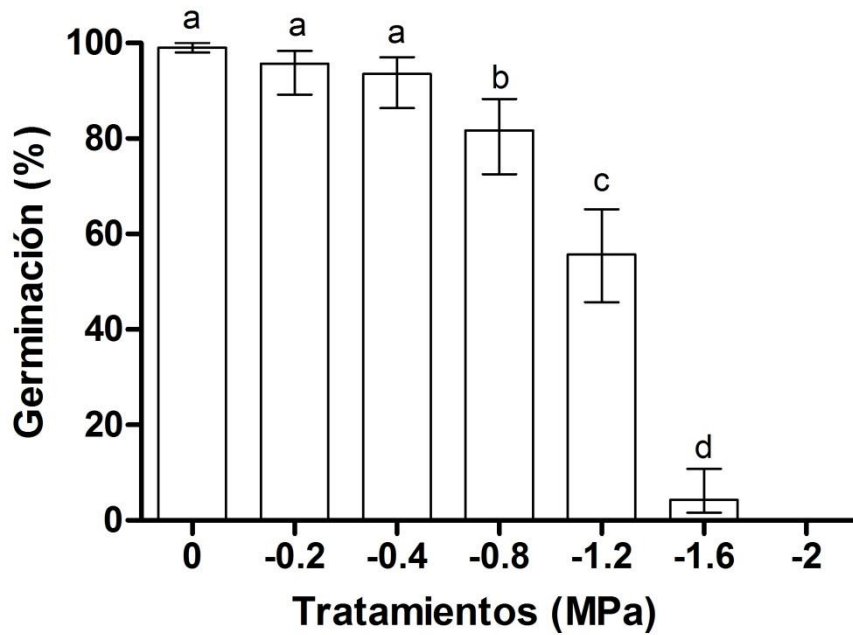


Figura 9. Porcentaje de semillas germinadas de *Pterogyne nitens* (media \pm 95% intervalo de confianza binomial) obtenido en los diferentes tratamientos del experimento en el que se evaluó el efecto del estrés hídrico sobre la germinación. Letras diferentes indican diferencias significativas.

En *Schinopsis lorentzii*, el porcentaje de germinación disminuyó significativamente sólo a -1.2 MPa ($F = 10.31$, $p = 0.0006$). No se registró germinación en los tratamientos -1.6 y -2 MPa (Fig. 10).

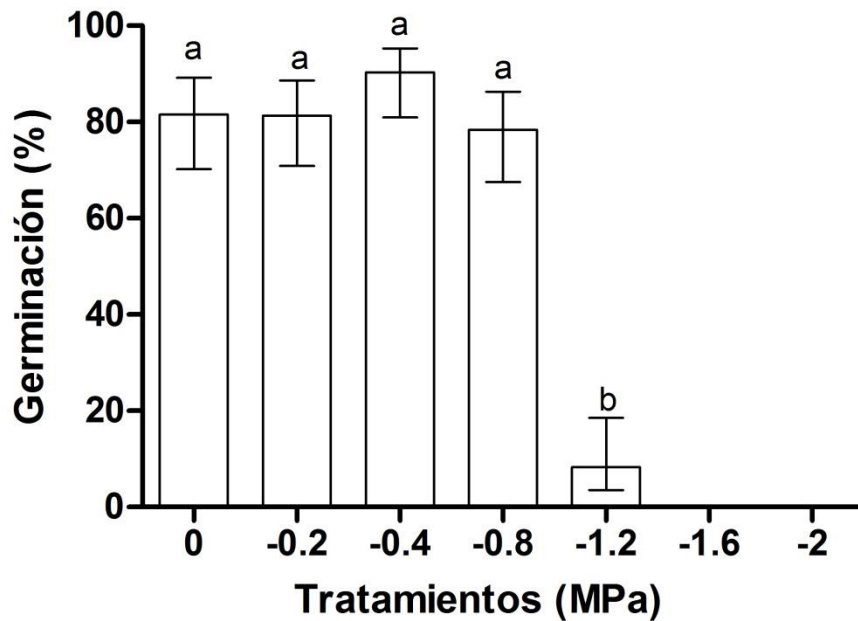


Figura 10. Porcentaje de semillas germinadas de *Schinopsis lorentzii* (media \pm 95% intervalo de confianza binomial) obtenido en los diferentes tratamientos del experimento en el que se evaluó el efecto del estrés hídrico sobre la germinación. Letras diferentes indican diferencias significativas.

Modelo de tiempo hídrico

El $\Psi_{b(50)}$ fue muy variable entre especies, siendo el más alto -0.35 MPa (*J. mimosifolia*) y el más bajo -1.47 MPa (*P. nitens*). De igual manera, el hidrotiempo (ΘH) fue muy variable entre las especies, siendo el más corto 0.70 MPa-día (*J. mimosifolia*) y el más largo 12.11 MPa-día (*S. lorentzii*), aunque la mayoría de las especies (80%) presentaron ΘH entre 1.1 y 4.5 MPa-día. (Tabla 3).

Tabla 3. El potencial base ($\Psi_{b(50)}$) expresado MPa y el tiempo hídrico (ΘH) expresado en MPa-día, para cada una de las diez especies de árboles nativos de la Provincia de Salta.

Especie	$\Psi_{b(50)}$	ΘH
<i>Anadenanthera colubrina</i> var. <i>cebil</i>	-0.94	2.87
<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i>	-1.22	4.06
<i>Gonopterodendron sarmientoi</i>	-0.99	2.61
<i>Handroanthus impetiginosus</i>	-0.68	3.07
<i>Jacaranda mimosifolia</i>	-0.35	0.70
<i>Libidibia paraguariensis</i>	-0.74	1.88
<i>Parapiptadenia excelsa</i>	-1.41	1.23
<i>Prosopis alba</i> var. <i>alba</i>	-0.96	1.13
<i>Pterogyne nitens</i>	-1.47	4.43
<i>Schinopsis lorentzii</i>	-1.38	12.11

DISCUSIÓN

De acuerdo a los resultados, en todas las especies estudiadas la germinación de las semillas fue afectada por el estrés hídrico, registrándose los efectos más negativos sobre la germinación a condiciones más restrictivas (-1.6 y -2 MPa). Estudios previos han indicado que, si bien las especies de plantas pueden germinar bajo un amplio rango de potenciales hídricos, algunas especies presentan mayor sensibilidad al estrés hídrico que otras (Daws et al. 2008, Zeng et al. 2010, Guillemín et al. 2013, Dürr et al. 2015, Hardegree et al. 2015, Chamorro et al. 2017). En este capítulo, la sensibilidad a este factor varió entre las especies estudiadas. En un extremo se registraron especies muy sensibles (*Aspidosperma quebracho-blanco*, *Jacaranda mimosifolia* y *Libidibia paraguariensis*), en las que la germinación disminuyó significativamente a potenciales altos (-0.2 y -0.4 MPa). En el otro extremo, se ubicaron especies con menor sensibilidad a este factor (*Gonopterodendron sarmientoi*, *Parapiptadenia excelsa* y *Schinopsis lorentzii*), en las que la germinación sólo se vio afectada por potenciales agua más bajos que el resto de las especies (-1.2 MPa), mostrando así capacidad para germinar en condiciones secas. Este comportamiento no puede explicarse por el tipo de ambiente en el que las mismas se distribuyen, ya que en ambos grupos extremos encontramos especies características de Yungas y Chaco, los dos tipos de ecosistemas boscosos presentes en la Provincia de Salta. Estas regiones difieren espacio-temporalmente en la cantidad y frecuencia de las precipitaciones. Por lo tanto, estos resultados sugieren que las respuestas germinativas frente al estrés hídrico pueden ser variables para una misma forma de vida (árbol) y en un mismo ecosistema. La existencia de respuestas variables en especies que coexisten en un mismo tipo de ecosistema podría explicarse por la heterogeneidad de microambientes presentes en los mismos, y que son consecuencia de la dinámica típica de los bosques (Daws et al. 2008). Futuros estudios, deberán evaluar

si los comportamientos germinativos frente al estrés hídrico son específicos de las especies o por el contrario pueden variar entre las poblaciones. Esto es muy importante porque permitiría comprender como las especies podrían responder a cambios en las condiciones ambientales.

La alta sensibilidad al estrés hídrico de algunas especies podría ser una estrategia, por la cual las especies germinarían sólo cuando la disponibilidad de agua en el suelo no sea restrictiva, no tanto para la germinación *per se*, sino, y sobre todo, para facilitar la supervivencia de las plántulas, el estadio más sensible a la desecación (Zeng et al. 2010). Por otro lado, aquellas especies con menor sensibilidad al estrés hídrico podrían reclutar más exitosamente en un rango más amplio de condiciones micro-ambientales, como así también en condiciones variables temporalmente. En este sentido, estas especies podrían hacer frente de mejor manera a cambios en los patrones en las precipitaciones (frecuencia y magnitud) a lo largo del tiempo. Futuros estudios deberían evaluar mediante experimentos de campo, estas ideas, incluyendo en dichos estudios los efectos del estrés sobre la germinación de semillas y la supervivencia de las plántulas.

En las especies estudiadas, a excepción de *J. mimosifolia*, los potenciales base (Ψ_b (50)) se encuentran dentro del rango de los registrados para otras especies de árboles del mundo (Dürr et al. 2015, Dantas et al. 2020), aunque los valores más comúnmente registrados en las especies de esta forma de vida son mucho más bajos (< -2 MPa; Dürr et al. 2015). En *J. mimosifolia*, se ha registrado el valor más alto de Ψ_b (50) de todos los conocidos para árboles hasta el presente, ampliando de esta manera el rango de potenciales base posibles para las especies de esta forma de vida de regiones tropicales. En esta especie, que fue clasificada como muy sensible, se registró el tiempo hídrico (Θ_H) más corto (0.7 MPa-día). Estos resultados confirman que *J. mimosifolia* presenta

restricciones para germinar bajo condiciones secas. Las especies con este comportamiento se caracterizarían por germinar rápidamente sólo luego de eventos de precipitación abundantes, lo que facilitaría el establecimiento de la plántula (Pires et al. 2009, Dürr et al. 2015). El ΘH más largo fue registrado para *S. lorentzii* (12.11 MPa-día), una de las especies clasificada como menos sensible al estrés hídrico. Este comportamiento germinativo muestra que la misma puede germinar en condiciones de sequía. Sin embargo, el ΘH registrado para esta especie está entre los más largos registrados hasta el presente en árboles (Arnold et al. 2014, Dantas et al. 2020), mientras que en el resto de las especies estudiadas el ΘH sólo varió entre 1.13 y 4.43 MPa-día.

La variación en las respuestas germinativas al estrés hídrico registrada en las especies estudiadas y en otras especies de árboles (Daws et al. 2008, Dantas et al. 2020), sugieren que las especies de un mismo ecosistema no tienen una estrategia única para hacer frente a la heterogeneidad espacial y temporal existente en los bosques, con relación a la disponibilidad de agua en el suelo. En los extremos de un continuo, algunas especies sólo germinarían cuando los potenciales hídricos del suelo son altos, haciéndolo de manera más rápida, permitiendo así que la plántula pueda aprovechar la disponibilidad de agua en el sustrato. Otras especies en cambio podrían germinar a potenciales hídricos más bajos y de manera más lenta aprovechando microambientes más restrictivos, momentos del año más secos o años con precipitaciones más bajas. Futuros estudios, deberían evaluar si el comportamiento descrito en el presente estudio es específico de las especies, o por el contrario el mismo varía entre poblaciones a lo largo del rango geográfico de las mismas. En el contexto actual, donde el cambio en el uso del suelo y el cambio climático generan modificaciones en las condiciones ambientales a diferentes escalas espaciales y temporales, conocer las respuestas que las especies podrían tener frente a ellos es clave, sobre todo de las fases más críticas del

ciclo de vida, como lo son las del establecimiento temprano (germinación y supervivencia de plántulas).

REFERENCIAS

- Arnold S, Kailichova Y y Baumgartl T. 2014. Germination of *Acacia harpophylla* (Brigalow) seeds in relation to soil water potential: implications for rehabilitation of a threatened ecosystem. PeerJ 2: 268.
- Baskin CC y Baskin JM. 2014. Seeds: Ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination. Academic Press. Estados Unidos.
- Bewley JD, Bradford KJ, Hilhorst HW y Nonogaki H. 2013. Seeds. Springer NY. Estados Unidos.
- Bradford KJ. 1990. A water relations analysis of seed germination rates. Plant Physiol. 94: 840-849.
- Bradford KJ. 1995. Water relations in seed germination. En Kigel J (ed). Seed Development and Germination. CRC Press. Estados Unidos.
- Bradford KJ. 1997. The hydrotime concept in seed germination and dormancy. En Basic and applied aspects of seed biology. Springer Dordrecht. Holanda.
- Bradford KJ. 2002. Applications of hydrothermal time to quantifying and modeling seed germination and dormancy. Weed Sci. 50: 248-260.
- Bradford KJ y Still DW. 2004. Applications of hydrotime analysis in seed testing. Seed Technol. 26: 75-85.
- Chamorro D, Luna B, Ourcival JM, Kavgacı A, Sirca C, Mouillot F y Moreno JM. 2017. Germination sensitivity to water stress in four shrubby species across the Mediterranean Basin. Plant Biol. 19: 23-31.

- Dantas BF, Moura MS, Pelacani CR, Angelotti F, Taura TA, Oliveira GM y Seal CE. 2020. Rainfall, not soil temperature, will limit the seed germination of dry forest species with climate change. *Oecologia* 192: 529-541.
- Daws MI, Crabtree LM, Dalling JW, Mullins CE y Burslem DF. 2008. Germination responses to water potential in neotropical pioneers suggest large-seeded species take more risks. *Ann. Bot.* 102: 945-951.
- Di Rienzo JA, Guzmán AW y Casanoves F. 2002. A multiple-comparisons method based on the distribution of the root node distance of a binary tree. *J. Agric. Biol. Environ. Stat.* 7: 129-142.
- Dürr C, Dickie JB, Yang XY y Pritchard HW. 2015. Ranges of critical temperature and water potential values for the germination of species worldwide: contribution to a seed trait database. *Agric. For. Meteorol.* 200: 222-232.
- Fabroni M y Novara L. 2009. Fabaceae-Tribu Mimoseae. Parte A. *Aportes Botánicos de Salta-Serie Flora* 8: 1-34.
- Fenner M y Thompson K. 2005. *The Ecology of Seeds*. Cambridge University Press. Estados Unidos.
- Galíndez G, Ceccato D, Bubillo R, Lindow-López L, Malagrina G, Ortega-Baes P y Baskin CC. 2018. Three levels of simple morphophysiological dormancy in seeds of *Ilex* (Aquifoliaceae) species from Argentina. *Seed Sci. Res.* 28: 131-139.
- García-Huidobro J, Monteith JL y Squire GR. 1982. Time, temperature and germination of pearl millet (*Pennisetum typhoides* S. & H.) I. Constant temperature. *J. Exp. Bot.* 33: 288-296.

- Guillemin JP, Gardarin A, Granger S, Reibel C, Munier-Jolain N y Colbach N. 2013. Assessing potential germination period of weeds with base temperatures and base water potentials. *Weed Res.* 53: 76-87.
- Gummerson RJ. 1986. The effect of constant temperatures and osmotic potential on the germination of sugar beet. *J. Exp. Bot.* 37: 729-741.
- Hardegree SP, Walters CT, Boehm AR, Olsoy PJ, Clark PE y Pierson FB. 2015. Hydrothermal germination models: comparison of two data-fitting approaches with probit optimization. *Crop Sci.* 55: 2276-2290.
- Matteucci SD, Rodríguez AF y Silva ME. 2017. La vegetación de la Argentina. *Fronteras* 15: 4-29.
- Michel BE y Kaufmann MR. 1973. The osmotic potential of polyethylene glycol 6000. *Plant Physiol.* 51: 914-916.
- Morello J, Rodríguez A y Silva M. 2012. Ecorregión del Chaco Seco. En: Morello J (ed). *Ecorregiones y complejos ecosistémicos argentinos*. Orientación Gráfica Editora. Argentina.
- Ni BR y Bradford KJ. 1992. Quantitative models characterizing seed germination responses to abscisic acid and osmoticum. *Plant Physiol.* 98: 1057-1068.
- Ortega-Baes P, Aparicio-González M, Galíndez G, del Fueyo P, Sühring S y Rojas-Aréchiga M. 2010. Are cactus growth forms related to germination responses to light? A test using *Echinopsis* species. *Acta Oecol.* 36: 339-342.
- Oyarzabal M, Clavijo J, Oakley L, Biganzoli F, Tognetti P, Barberis I y Oesterheld M. 2018. Unidades de vegetación de la Argentina. *Ecol. Austral* 28: 40-63.
- Pires LA, Cardoso VJM, Joly CA, Rodrigues RR. 2009. Germination of *Ocotea pulchella* (Nees) Mez (Lauraceae) seeds in laboratory and natural restinga environment conditions. *Braz. J. Biol.* 69: 935-942.

Zeng YJ, Wang YR y Zhang JM. 2010. Is reduced seed germination due to water limitation a special survival strategy used by xerophytes in arid dunes? *J. Arid Environ.* 74: 508-511.

Zuloaga FO, Morrone O y Belgrano MJ. 2008. Catálogo de las plantas vasculares del Cono Sur. Missouri Botanical Garden Press. Estados Unidos.

CAPÍTULO IV

**Conservación *ex situ* de semillas de cuatro especies de árboles nativos de la
Provincia de Salta: comportamiento durante el almacenamiento y longevidad
potencial**

INTRODUCCIÓN

Las estrategias de conservación *ex situ* permiten la conservación de una amplia variedad de especies, resguardando la diversidad genética en un espacio relativamente reducido por un largo periodo de tiempo (Chen y Sun 2018). Estas estrategias son consideradas complementarias a las estrategias de conservación *in situ*, especialmente para especies amenazadas, endémicas y con valor de uso para nuestra sociedad (Li y Pritchard 2009). El almacenamiento de la diversidad genética en forma de semillas es el método de conservación *ex situ* mejor investigado, más ampliamente usado y más adecuado, que, por ser práctico y económico, permite conservar, por un largo periodo de tiempo y en un espacio reducido, muestras representativas de la diversidad genética de una gran cantidad de especies de plantas (Gold et al. 2004, Engels y Visser 2007). La capacidad de tolerar el secado a bajos niveles de humedad y el almacenamiento a bajas temperaturas ha llevado a clasificar a las especies en tres grupos principales: 1) ortodoxas, cuando toleran la desecación a niveles de contenidos de humedad muy bajos (ej. 3-7 %) y el almacenamiento a temperaturas por debajo de los 0°C, 2) intermedias, cuando pueden desecarse, aunque no a tan bajos niveles como las ortodoxas y con frecuencia son sensibles al frío y 3) recalcitrantes, cuando son muy sensibles a la desecación y al frío (Hong y Ellis 1996, Pritchard et al. 2014). El comportamiento ortodoxo es considerado el más común ya que se ha registrado en el 75-80% de las especies de Angiospermas, por lo que ellas podrían conservarse en Bancos de Germoplasma por un largo periodo de tiempo (Dickie y Pritchard 2002, Walters et al. 2013). Si bien el tipo de comportamiento se puede predecir por la presencia de algunas características de la semilla, la pertenencia de la especie a un determinado taxón y las características del ambiente donde las mismas se distribuyen, es necesario establecer el comportamiento que presentan las semillas de cada especie antes de almacenarlas, ya

que, de ser clasificadas erróneamente, pueden verse dañadas por los procedimientos estándares realizados en los Bancos de Semillas. (Pritchard et al. 2014).

Por otro lado, la longevidad potencial de las semillas o el tiempo que pueden sobrevivir almacenadas en seco es variable, disminuyendo a mayor contenido de humedad y temperatura de almacenamiento (Walters et al. 2005, Probert et al. 2009). En los Bancos de Germoplasma, la longevidad potencial se determina mediante ensayos de envejecimiento acelerado, a partir de la ecuación básica de viabilidad de las semillas elaborada por Ellis y Roberts (1980). Esta ecuación puede ser usada sólo para semillas ortodoxas y predice la proporción de semillas en una población que serán viables después de un período de almacenamiento dado en una amplia gama de ambientes (Flynn y Turner 2004). Sin embargo, las constantes específicas necesarias para estimarla sólo están disponibles actualmente para 56 especies, la mayoría de las cuales son de importancia agrícola (Liu et al. 2008). Es por ello que se ha desarrollado un método que permite comparar la longevidad de las semillas de una especie determinada, con la longevidad conocida de otras especies (*i.e.*, longevidad comparativa, Newton et al. 2014). De esta manera, es posible estimar, mediante el envejecimiento acelerado, si las semillas son de vida larga, intermedia o corta, empleando variables como la tasa de pérdida de viabilidad (σ , σ) o el tiempo para que la viabilidad de las semillas caiga a 50% (P50; Walters et al. 2005, Probert et al. 2009).

Los árboles son un grupo de especial interés para acciones de conservación debido a su valor de uso ecológico, económico y social, sumado a los niveles de amenaza y extinción que han registrado en los últimos tiempos (Rivers 2017), por lo que se han desarrollado para ellos diferentes estrategias de conservación tanto *in situ* como *ex situ* (Pritchard et al. 2014). A nivel mundial, el comportamiento durante el almacenamiento se ha registrado en las semillas de 345 árboles tropicales provenientes

de Asia, África y del Neotrópico, de las cuales sólo el 48% son ortodoxas (Kettle 2012), mientras que las constantes de viabilidad se han establecido sólo para 16 especies de árboles en todo el mundo (Kew Royal Botanic Gardens 2014, Pritchard et al. 2014). Por lo tanto, es poco lo que se conoce sobre el comportamiento durante el almacenamiento y la longevidad potencial de las semillas de especies de árboles nativos de la Provincia de Salta (Sautu et al. 2006, Morandini et al. 2013, Galíndez et al. 2015, 2019). Es por ello que el objetivo de este capítulo fue estudiar el comportamiento de las semillas durante el almacenamiento y determinar su longevidad potencial. La hipótesis planteada es que la tolerancia a las condiciones durante el almacenamiento y la longevidad potencial de las semillas están asociadas al tipo de hábitat en el cual se distribuyen. Se espera que las semillas de especies que se distribuyen en regiones húmedas (Yungas) sean más sensibles a la desecación y menos longevas que las semillas de especies que se distribuyen en regiones más secas (Chaco).

MATERIALES Y MÉTODOS

Especies estudiadas

En este capítulo se estudiaron cuatro especies de importancia forestal que habitan en la Provincia de Salta. Las características del área de estudio fueron descritas en el Capítulo 1. Las especies seleccionadas fueron aquellas de las que se disponían más de 4000 semillas al momento de iniciar los experimentos: *Handroanthus impetiginosus*, *Jacaranda mimosifolia*, *Prosopis alba* var. *alba* y *Schinopsis lorentzii*. La nomenclatura de las especies sigue a Zuloaga et al. (2008).

Recolección de semillas

Durante el período de dispersión natural de cada especie, se cosecharon frutos maduros de entre cinco y siete individuos por población, dependiendo del estado sanitario y de la cantidad de individuos sanos presentes en cada población (Tabla 1). En el laboratorio, se realizó la limpieza del material, extrayendo las semillas de los frutos, a excepción de *S. lorentzii* dónde no fue posible separar las semillas de los frutos indehiscentes, por lo que de ahora en más los mismos se denominarán como “semillas”. Una vez realizada la limpieza de las semillas, las mismas fueron almacenadas en bolsas de papel a temperatura ambiente hasta su utilización, por un período no mayor a diez días.

Tabla 1. Ubicación geográfica de las poblaciones estudiadas de cada especie. En cada población se indica entre paréntesis el número de individuos recolectados.

Especie	Población	Latitud	Longitud
<i>Handroanthus impetiginosus</i>	El Galpón (7)	-25°22'	-64°47'
<i>Jacaranda mimosifolia</i>	Chicoana (6)	-25°04'	-65°31'
<i>Prosopis alba</i> var. <i>alba</i>	La Viña (5)	-25°27'	-65°33'
<i>Schinopsis lorentzii</i>	El Recreo (7)	-23°30'	-62°49'

Contenido de humedad inicial y capacidad germinativa

Previo al inicio de los ensayos, se estableció el contenido de humedad inicial de las semillas de cada especie mediante el secado en estufa, siguiendo la metodología propuesta por el ISTA (2008). Para ello, tres réplicas de entre cinco y diez semillas cada una (dependiendo de la especie) se pesaron en una balanza analítica de precisión de 0.1 mg y fueron puestas durante 24 hs en estufa a 105°C ± 2°C. Posterior a este período, las semillas se dejaron enfriar y se pesaron nuevamente. El contenido de humedad, expresado en porcentaje, se estimó a partir de la relación entre el peso fresco y el peso

seco de cada muestra de semillas. Para evaluar la capacidad germinativa inicial, se sembraron cuatro réplicas de 25 semillas cada una en cajas de Petri sobre papel de filtro, regadas con agua destilada e incubadas en cámaras de germinación a 25°C bajo luz blanca (fotoperiodo 8/16 hs luz-oscuridad). En *P. alba* var. *alba*, las semillas fueron escarificadas mecánicamente debido a que tienen dormición física. Los recuentos de germinación se realizaron diariamente por un período de 30 días, considerando como criterio de germinación la emergencia de la radícula. Las variables de respuesta fueron el porcentaje de semillas germinadas y la tasa de germinación ($1/t_{50}$). Para obtener $1/t_{50}$, se graficó el porcentaje de semillas germinadas en función del tiempo y se estimó el tiempo necesario para alcanzar el 50% de germinación (t_{50}). La tasa de germinación se calculó como el recíproco del t_{50} ($1/t_{50}$). Esta variable no pudo ser calculada para los tratamientos que no alcanzaron el 50% de germinación.

Comportamiento durante el almacenamiento

El comportamiento de las semillas durante el almacenamiento (ortodoxas, intermedias o recalcitrantes) se determinó, siguiendo la metodología propuesta por Hong y Ellis (1996). Para ello, entre 2730 y 2860 semillas (dependiendo de la especie) se colocaron dentro de desecadores con CaNO_3 y LiCl a 25°C con el fin de generar una humedad relativa en el ambiente de 50 y 13%, respectivamente. Al cabo de tres semanas aproximadamente, se determinó el contenido de humedad de las semillas y la capacidad germinativa, como se describió anteriormente. Posteriormente, las semillas de cada tratamiento se colocaron en bolsas de aluminio trilaminadas y se almacenaron en cuatro temperaturas distintas (-20, 5, 20 y 35°C) durante un período de 12 meses. A intervalos regulares de tiempo (3, 6 y 12 meses) se evaluó el contenido de humedad de las semillas y su capacidad germinativa durante el almacenamiento, tal como fue descrito inicialmente.

Longevidad potencial de las semillas

Para determinar la longevidad potencial de las semillas, se realizaron ensayos de envejecimiento acelerado siguiendo la metodología propuesta por Probert et al. (2009). Para ello, se colocarán 1200 semillas por especie en recipientes herméticos con CaNO_3 para simular 60% de humedad a 45°C. Estas condiciones fueron controladas durante todo el experimento, registrando la humedad relativa y la temperatura dentro de los recipientes, mediante un sensor data logger (HOBO UX 100). La capacidad germinativa de las semillas se evaluó en al menos 12 intervalos regulares de tiempo (variable entre especies) y hasta registrar 0% de germinación (por ejemplo: 1, 2, 5, 10, 20, 30, 50, 75, 100, 125 y 150 días). Para establecer la capacidad germinativa en cada intervalo de tiempo, cuatro réplicas de 25 semillas cada una fueron sembradas en cajas de Petri con papel de filtro, regadas con agua destilada e incubadas en cámaras de germinación a 25°C bajo luz blanca (fotoperiodo 8/16 hs luz-oscuridad). Los recuentos de germinación se realizaron diariamente por un período de 30 días, tomando como criterio de germinación la emergencia de la radícula. Mediante la construcción de curvas de germinación en función del tiempo de almacenamiento y una posterior conversión con *Probit*, se calculó el valor de la tasa de pérdida de viabilidad o Sigma (σ), que es la inversa de la pendiente de cada recta, es decir, el tiempo en días en que la viabilidad baja 1 probit. El tiempo requerido para que la viabilidad disminuya al 50% (P50) se calculó empleando la ecuación de viabilidad descrita por Probert et al. (2009). Los valores obtenidos de P50 permitieron clasificar a las especies (corta, intermedia, larga o muy larga vida) comparándolas con otras cuya longevidad fue establecida previamente por Probert et al. (2009).

Análisis estadístico

El efecto de la desecación, la temperatura y el tiempo de almacenamiento sobre el porcentaje de semillas germinadas y el $1/t_{50}$ se evaluaron mediante modelos lineales generalizados mixtos (MLGM) por su comportamiento binomial y ANOVA, respectivamente. Se utilizó la prueba DGC (Di Rienzo et al. 2002) para establecer las diferencias entre las medias cuando los factores tuvieron efecto significativo. Los tratamientos en los que la germinación fue cero en todas las réplicas, no fueron incluidos en el análisis.

RESULTADOS

Contenido de humedad inicial y capacidad germinativa

El contenido de humedad inicial de las semillas fue muy variable entre las especies estudiadas. A excepción de *Jacaranda mimosifolia* ($8.1 \pm 0.2\%$), las semillas tuvieron contenidos de humedad inicial de entre 5.1 y 6.9%. La capacidad germinativa inicial fue superior a 90%, excepto en *Schinopsis lorentzii* ($76.43 \pm 11.32\%$; Tabla 2).

Tabla 2. Contenido de humedad inicial (CH; media \pm error estándar) y capacidad germinativa (CG; media \pm 95% intervalo de confianza binomial), expresadas en %, de las especies estudiadas.

Especie	CH	CG
<i>Handroanthus impetiginosus</i>	5.1 ± 0.1	98.75 ± 1.25
<i>Jacaranda mimosifolia</i>	8.1 ± 0.2	90 ± 2.04
<i>Prosopis alba</i> var. <i>alba</i>	6.9 ± 0.03	93 ± 1
<i>Schinopsis lorentzii</i>	6.5 ± 0.01	76.43 ± 11.32

Comportamiento durante el almacenamiento

Durante todo el experimento, las semillas de *Handroanthus impetiginosus* mantuvieron contenidos de humedad promedio de $6.9 \pm 0.1\%$ y $4.1 \pm 0.1\%$ luego de ser almacenadas a 50% (CaNO_3) y 13% (LiCl) de humedad ambiente, respectivamente. En comparación con la capacidad germinativa inicial, las semillas no registraron diferencias significativas en su porcentaje de germinación luego de ser sometidas a estos dos tratamientos ($F = 4.3562$, $p = 0.0475$). La tasa de germinación ($1/t_{50}$) incrementó significativamente en ambos casos, con respecto a las semillas frescas ($F = 42.69$, $p < 0.0001$). Luego de ser almacenadas, el porcentaje de germinación de las semillas no registró diferencias significativas con la capacidad germinativa inicial, excepto a 20°C en las semillas almacenadas en LiCl durante 12 meses ($F = 2.36$, $p = 0.003$). En todas las condiciones de almacenamiento los $1/t_{50}$ fueron significativamente inferiores a los valores registrados post-desección (D0; $F = 29.30$, $p < 0.0001$), aunque estos fueron similares a los de las semillas frescas. A partir de los tres meses de almacenamiento, la germinación fue nula en las semillas sometidas a 35°C en CaNO_3 (Fig. 1).

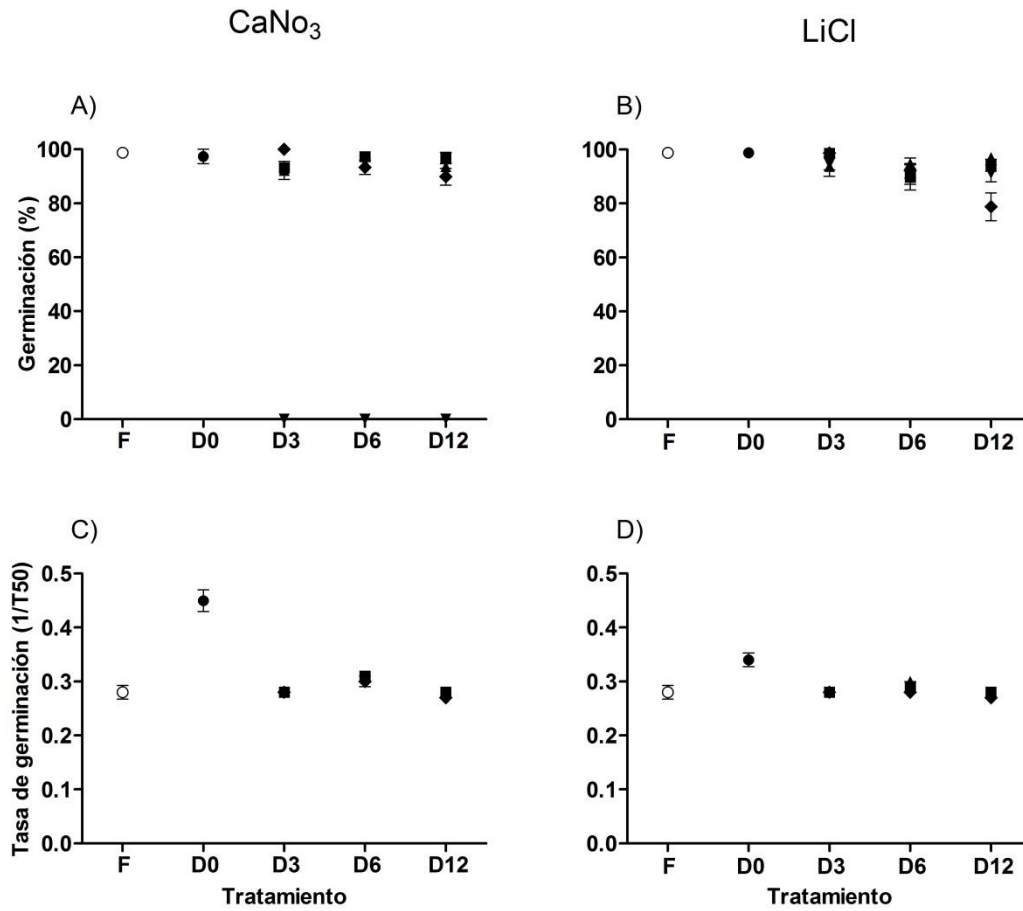


Figura 1. (A) y (B) Porcentaje de germinación de *Handroanthus impetiginosus*. (media \pm 95% intervalo de confianza binomial) y (C) y (D) tasa de germinación ($1/t_{50}$, media \pm error estándar) de la de las semillas frescas (F: o), después de la desecación con las sales CaNO_3 y LiCl (D0: ●) y después de ser sometidas a un almacenamiento hermético a -20°C (▲), 5°C (■), 20°C (◆) y 35°C (▼) durante 3, 6 y 12 meses (D3, D6 y D12, respectivamente).

Las semillas de *Jacaranda mimosifolia* mantuvieron durante todo el experimento contenidos de humedad promedio de $9.1 \pm 0.1\%$ y $4.9 \pm 0.3\%$, luego de ser almacenadas a CaNO_3 y LiCl , respectivamente. En comparación con la capacidad germinativa inicial, las semillas no registraron diferencias luego de ser sometidas a LiCl , aunque el porcentaje de germinación disminuyó a CaNO_3 ($F = 7.268$, $p = 0.0132$). Después de la desecación (D0), los $1/t_{50}$ disminuyeron significativamente con respecto al registrado para las semillas frescas ($F = 6.2$, $p = 0.0237$). Luego de ser almacenadas, el porcentaje de germinación de las semillas, con relación a la capacidad germinativa inicial, registró diferencias significativas a los tres meses de almacenamiento a -20 y 5°C (CaNO_3) y 35°C (LiCl), así como a los 12 meses almacenadas a 20°C (CaNO_3 ; $F = 8.99$, $p < 0.0001$). Con relación a las semillas frescas, $1/t_{50}$ disminuyó significativamente a los tres meses a -20 y 5°C (CaNO_3), 20°C (ambas condiciones) y 35°C (LiCl), a los seis meses a 5°C (LiCl) y a los 12 meses -20°C (CaNO_3), 5°C (ambas condiciones) y 20 y 35°C (LiCl ; $F = 2.57$, $p = 0.0016$), aunque fue similares a $1/t_{50}$ después de la desecación (D0). A partir de los tres meses de almacenamiento, la germinación fue nula en las semillas sometidas a 35°C en CaNO_3 (Fig. 2).

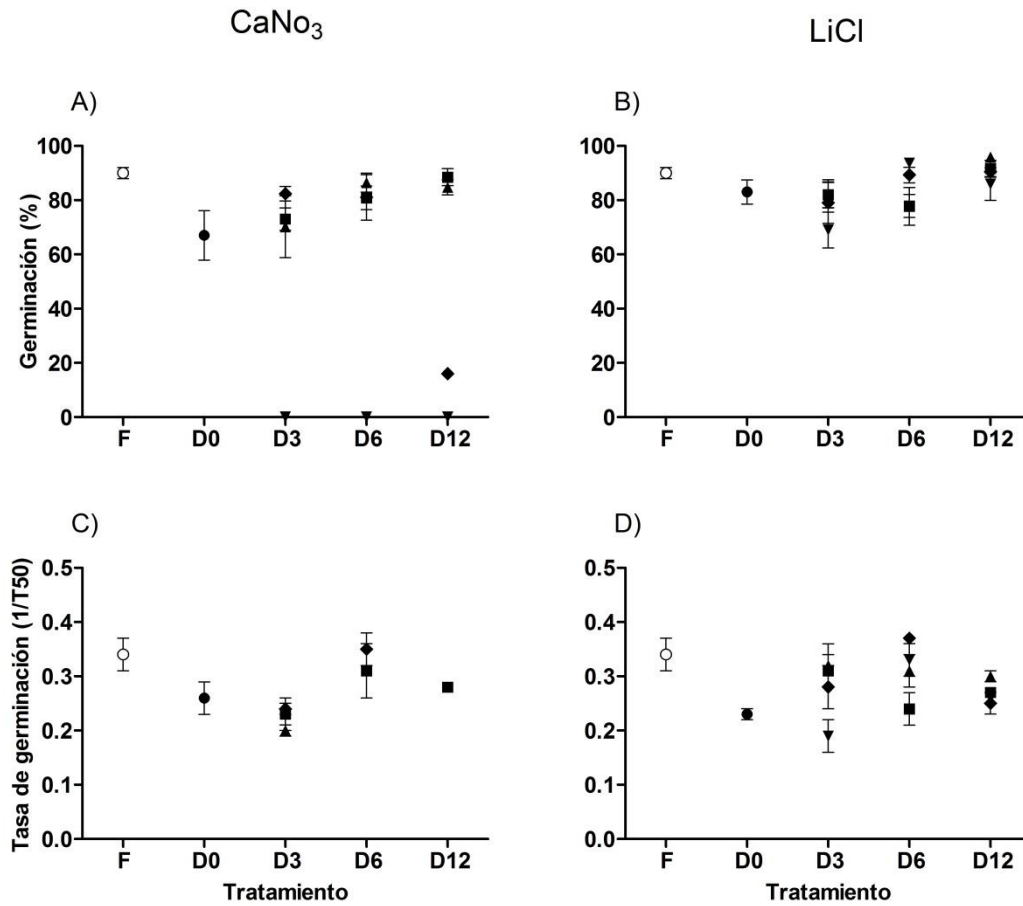


Figura 2. (A) y (C) Porcentaje de germinación de *Jacaranda mimosifolia* (media \pm 95% intervalo de confianza binomial) y (B) y (D) tasa de germinación ($1/t_{50}$, media \pm error estándar) de las semillas frescas (F: o), después de la desecación con las sales CaNO₃ y LiCl (D0: ●) y después de ser sometidas a un almacenamiento hermético a -20°C (▲), 5°C (■), 20°C (◆) y 35°C (▼) durante 3, 6 y 12 meses (D3, D6 y D12, respectivamente).

Para *Prosopis alba* var. *alba*, las semillas mantuvieron durante todo el experimento contenidos de humedad promedio de $7.5 \pm 0.3\%$ y $4.2 \pm 0.1\%$, luego de ser almacenadas a CaNO_3 y LiCl , respectivamente. En comparación con las semillas frescas, no se registraron diferencias significativas en el porcentaje de germinación, luego de ser sometidas a CaNO_3 y a LiCl (D_0 ; $F = 0.9294$, $p = 0.4296$). La tasa de germinación ($1/t_{50}$) incrementó significativamente en las semillas sometidas a LiCl y disminuyó significativamente en las semillas sometidas a CaNO_3 ($F = 62.85$, $p < 0.0001$). Luego de ser almacenadas, el porcentaje de germinación de las semillas disminuyó significativamente a los tres meses almacenadas a -20 y 20°C (LiCl), a los seis meses a 35°C (CaNO_3) y a los 12 meses a 20°C (LiCl), -20 y 35°C (CaNO_3 , $F = 6.51$, $p < 0.0001$). En comparación con las semillas frescas, el $1/t_{50}$ se incrementó a -20 y 5°C (ambas condiciones), 20 y 35°C (CaNO_3) a los 12 meses de almacenamiento ($F = 13.44$, $p < 0.0001$), aunque estos valores fueron similares a los registrados posterior a la desecación con LiCl (D_0 ; Fig. 3).

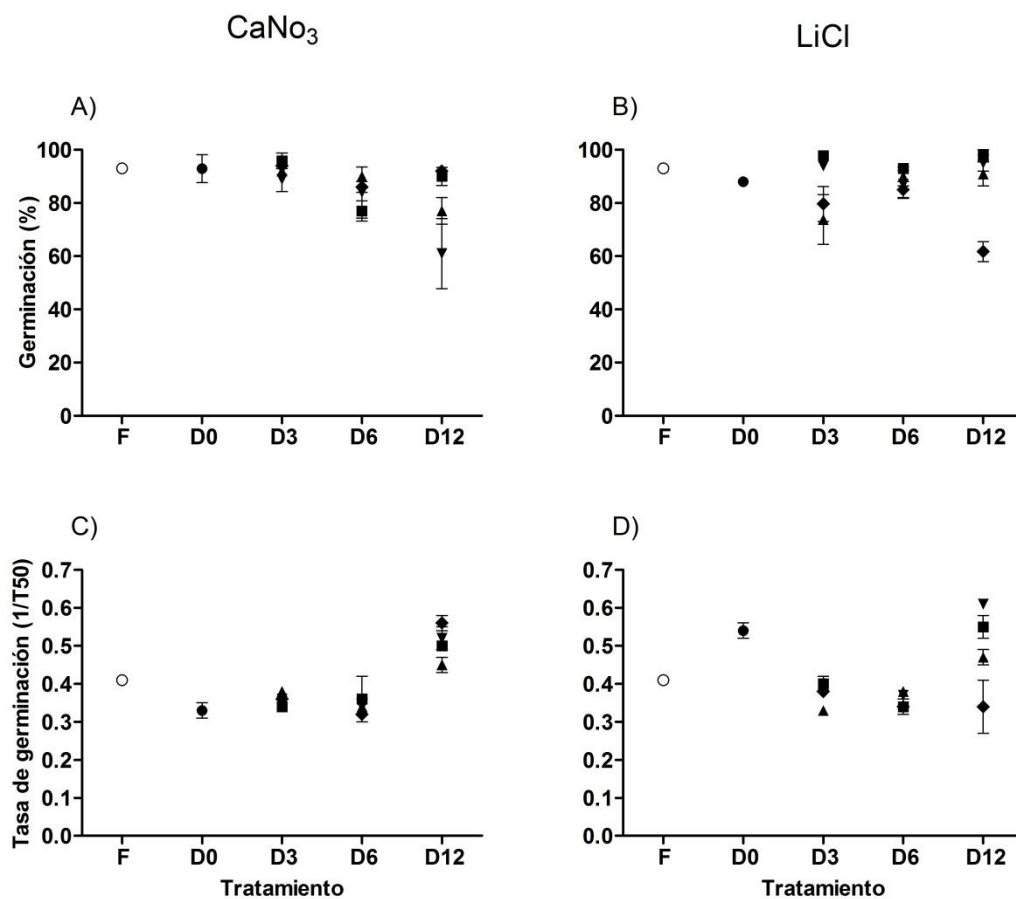


Figura 3. (A) y (C) Porcentaje de germinación de *Prosopis alba* var. *alba* (media \pm 95% intervalo de confianza binomial) y (B) y (D) tasa de germinación ($1/t_{50}$, media \pm error estándar) de las semillas frescas (F: o), después de la desecación con las sales CaNO₃ y LiCl (D0: ●) y después de ser sometidas a un almacenamiento hermético a -20°C (▲), 5°C (■), 20°C (◆) y 35°C (▼) durante 3, 6 y 12 meses (D3, D6 y D12, respectivamente).

Las semillas de *Schinopsis lorentzii*, mantuvieron contenidos de humedad promedio de $8.1 \pm 0.04\%$ y $4.7 \pm 0.03\%$, durante todo el experimento, luego de ser almacenadas a CaNO_3 y LiCl , respectivamente. El porcentaje de germinación no difirió significativamente entre semillas frescas y semillas sometidas a CaNO_3 y LiCl ($F = 1.9353$, $p = 0.1975$). En ambos tratamientos, la tasa de germinación ($1/t_{50}$) disminuyó significativamente, con respecto a las semillas frescas ($F = 5.15$, $p = 0.0365$). Luego de ser almacenadas, el porcentaje de germinación de las semillas no mostró diferencias significativas con la capacidad germinativa inicial, excepto a 20°C en las semillas almacenadas en LiCl por 12 meses ($F = 1.95$, $p = 0.0136$). En las semillas desecadas (D0), el $1/t_{50}$ fue significativamente inferior en comparación con las semillas almacenadas a -20 y 20°C (CaNO_3) durante seis meses y a -20°C (CaNO_3), 20 y 35°C (ambas condiciones) durante 12 meses ($F = 4.62$, $p < 0.0001$), siendo similares a los obtenidos para las semillas frescas. La tasa más alta se registró a los seis meses a 5°C (CaNO_3). La germinación fue nula a los doce meses de almacenamiento en las semillas sometidas a 35°C en CaNO_3 (Fig. 4).

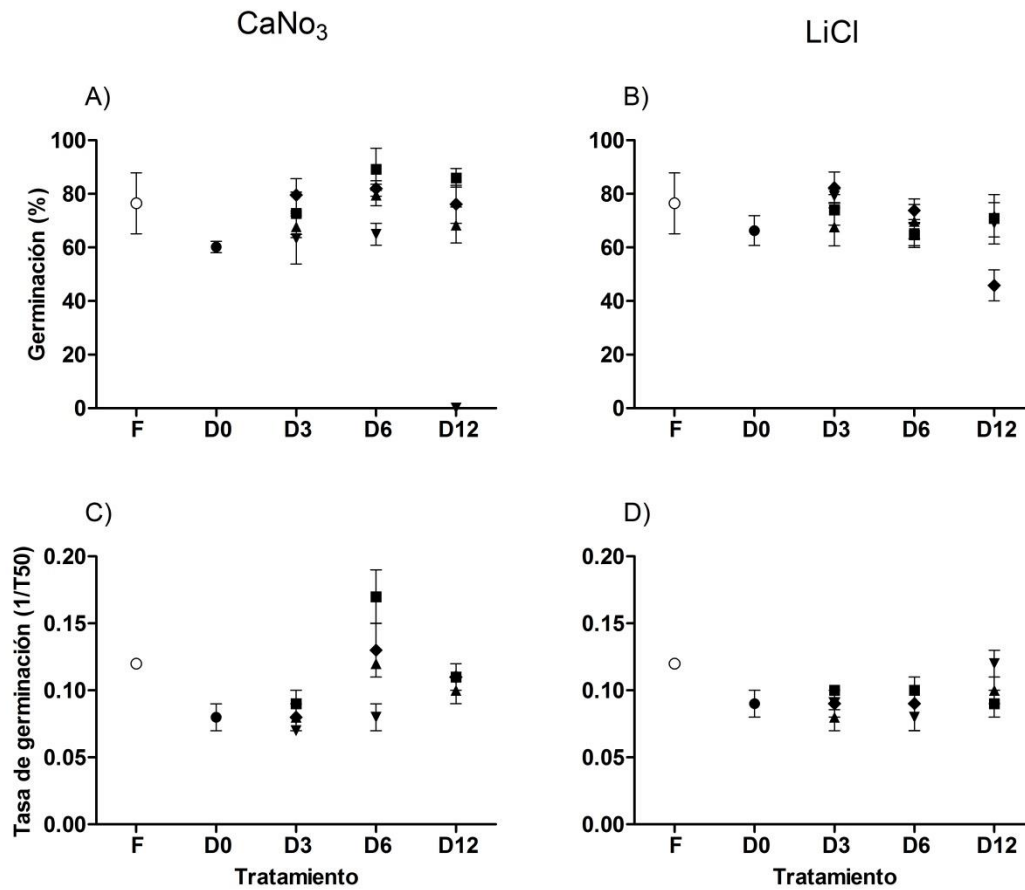


Figura 4. (A) y (B) Porcentaje de germinación de *Schinopsis lorentzii* (media \pm 95% intervalo de confianza binomial) y (C) y (D) tasa de germinación ($1/t_{50}$, media \pm error estándar) de las semillas frescas (F: o), después de la desecación con las sales CaNO₃ y LiCl (D0: ●) y después de ser sometidas a un almacenamiento hermético a -20°C (▲), 5°C (■), 20°C (◆) y 35°C (▼) durante 3, 6 y 12 meses (D3, D6 y D12, respectivamente).

Longevidad potencial de las semillas

Los tiempos a los cuáles ninguna semilla germinó fueron variables entre especies. Los valores de P50 y σ , se ajustaron con $R^2 > 0.8$, en todos los casos. *Handroanthus impetiginosus* fue la especie con menores σ (5.22) y P50 (33.66 días), mientras que *P. alba* var. *alba* registró los valores más altos ($\sigma = 714.29$, P50 = 4323.21 días). Sin embargo, la mayoría de los valores de σ no superaron 21, y los de P50 fueron siempre menores a 128 días.

Tabla 3. Tasa de pérdida de la viabilidad (σ) y tiempo requerido para que la viabilidad disminuya al 50% (P50) para las cuatro especies estudiadas.

Especie	σ	P50 (días)
<i>Handroanthus impetiginosus</i>	5.22	33.66
<i>Jacaranda mimosifolia</i>	14.33	92.29
<i>Prosopis alba</i> var. <i>alba</i>	714.29	4323.21
<i>Schinopsis lorentzii</i>	20.41	127.06

DISCUSIÓN

De acuerdo a los resultados, las cuatro especies de árboles estudiadas toleraron la disminución del contenido de humedad de sus semillas a valores de 4-5%, sin que el porcentaje y, en general, la tasa de germinación ($1/t_{50}$) se vean afectados; aunque $1/t_{50}$ en *Jacaranda mimosifolia* y *Schinopsis lorentzii* disminuyeron levemente después de la desecación. Resultados similares se han observado en otras especies pertenecientes a las Yungas que toleran la desecación, pero que presentan una sensibilidad variable (Galíndez et al. 2015, 2019). Se ha indicado que la tolerancia a la desecación es una característica que se adquiere durante el desarrollo de las semillas, por lo que es esperable que varíe entre especies y poblaciones (Hong y Ellis 1996, Hay y Smith 2003). En este sentido, el contenido de humedad de las semillas durante el tiempo de

dispersión podría ser un buen predictor de su tolerancia a la desecación, ya que varía tanto con el momento de recolección como con el secado y las condiciones de temperatura y humedad a las que han sido sometidas las semillas durante su desarrollo y maduración (Hong y Ellis 1996, Hay y Smith 2003, Galíndez et al. 2019). Coincidente con esto, en este trabajo las especies presentaron contenidos de humedad inicial inferiores a 15%, como se ha observado en otras especies de comportamiento ortodoxo (Hamilton et al. 2013, Vaz et al. 2015, Pérez y Kane 2017, Galíndez et al. 2019), siendo *J. mimosifolia*, la especie con el mayor contenido de humedad inicial, una de las especies más sensibles a la desecación.

De acuerdo a los resultados, todas las especies mantuvieron altos porcentajes y tasas de germinación cuando las semillas con bajos contenidos de humedad (4-5%) se almacenaron a -20°C durante 12 meses. Es por esto que las semillas de las cuatro especies evaluadas en este capítulo podrían clasificarse como ortodoxas, al igual que otras especies de árboles nativos de la Provincia de Salta como *Amburana cearensis*, *Cordia americana*, *C. saccellia*, *C. trichotoma*, *Pterogyne nitens* y *Prosopis ferox* (Morandini et al. 2013, Galíndez et al. 2015, 2019). Sin embargo, se registraron diferencias en las respuestas de las semillas al contenido de humedad y las temperaturas a las cuales fueron almacenadas a lo largo del tiempo. En todos los casos, el deterioro de las semillas fue registrado cuando estas se almacenaron a contenidos de humedad altos (7-9%) y temperaturas elevadas (35°C), siendo *Handroanthus impetiginosus* y *J. mimosifolia* las especies más sensibles a estas condiciones. En estas especies no se registró germinación a partir de los tres meses de almacenamiento. Esto se debe a que el almacenamiento en condiciones de alto contenido de humedad y alta temperatura generaría un deterioro en las semillas, lo que conduce a una pérdida del vigor y finalmente a la reducción de la viabilidad (Hong y Ellis 1996, Ellis et al. 2007,

Balešević-Tubić et al 2010). Tal como indicaron Galíndez et al. (2019) la humedad y la temperatura son claves en el deterioro, siendo algunas especies y poblaciones más sensibles a las condiciones de almacenamiento que otras. Asimismo, se ha asociado el comportamiento de las semillas durante el almacenamiento con el tipo de hábitat en el cual se distribuyen (Hong y Ellis 1996, Galíndez et al. 2019). En este sentido, las dos especies más sensibles durante el almacenamiento a condiciones extremas (*H. impetiginosus* y *J. mimosifolia*) habitan las Yungas, lo que podría apoyar la idea planteada inicialmente de que las semillas provenientes de regiones húmedas son más sensibles a la desecación y al almacenamiento a altas temperaturas que las semillas provenientes de regiones secas. Si bien resultados similares se han observado en poblaciones del género *Cordia* y de *Myroxylon peruiferum* (Galíndez 2015, 2019), es necesario corroborar que estas respuestas ocurren en otras especies nativas de la región, por lo que futuros estudios deberían evaluar este patrón en otras especies y a lo largo del rango geográfica en esta región.

Por otro lado, los resultados obtenidos indican que la longevidad potencial de las semillas es muy variable entre las cuatro especies estudiadas en este capítulo. Probert et al. (2009), han indicado que especies con valores de P50 comprendidos entre 0.1 y 22 días tienen vida corta, mientras que especies con P50 entre 152 y 771 días tienen vida larga. De acuerdo a esto, las semillas de *H. impetiginosus*, *J. mimosifolia* y *S. lorentzii* se clasificarían como de vida intermedia, mientras que *P. alba* var. *alba*, por presentar un P50 muy superior al de las especies registradas por Probert et al. (2009) tendría semillas de vida muy larga. Estos autores han sugerido una relación entre las características ambientales y la longevidad potencial, proponiendo que la longevidad prolongada sería una característica adaptativa que le permitiría a las especies persistir en condiciones secas en ambientes que se caracterizan por presentar variaciones espaciales

y temporales en las precipitaciones. Los resultados obtenidos para *P. alba* var. *alba* apoyan esta idea.

En síntesis, las cuatro especies estudiadas en este capítulo se comportaron como ortodoxas, por lo que pueden ser conservadas en Bancos de Germoplasma en condiciones de bajos contenido de humedad y temperatura, siendo *H. impetiginosus* y *J. mimosifolia* las especies más sensibles a las condiciones de contenido de humedad y temperaturas altas durante el almacenamiento. De acuerdo a la longevidad comparativa, las semillas de *H. impetiginosus*, *J. mimosifolia* y *S. lorentzii* se clasificaron como de vida intermedia, mientras que las semillas de *P. alba* var. *alba* como de muy larga vida. Esta información permitirá diseñar protocolos de conservación *ex situ* en Bancos de Germoplasma para estas cuatro especies de árboles nativos de la Provincia de Salta.

REFERENCIAS

- Balešević-Tubić S, Tatić M, Đorđević V, Nikolić Z y Đukić V. 2010. Seed viability of oil crops depending on storage conditions. *Helia* 33: 153-160.
- Chen G y Sun W. 2018. The role of botanical gardens in scientific research, conservation, and citizen science. *Plant Divers.* 40: 181-188.
- Di Rienzo JA, Guzmán AW y Casanoves F. 2002. A multiple-comparisons method based on the distribution of the root node distance of a binary tree. *J. Agric. Biol. Environ. Stat.* 7: 129-142.
- Dickie JB y Pritchard HW. 2002. Systematic and evolutionary aspects of desiccation tolerance in seeds. En: Black M y Pritchard HW (eds). *Desiccation and survival in plants: drying without dying*. CAB International. Reino Unido.
- Ellis RH y Roberts EH. 1980. Improved equations for the prediction of seed longevity. *Ann. Bot.* 45: 13-30.

- Ellis RH, Mai-Hong T, Hong TD, Tan TT, Xuan-Chuong ND, Hung LQ, Ngoc-Tam B y Le-Tam VT. 2007. Comparative analysis by protocol and key of seed storage behaviour of sixty Vietnamese tree species. *Seed Sci. Technol.* 35: 460-476.
- Engels JMM y Visser L. 2007. Guía para el manejo eficaz de un Banco de Germoplasma. Biodiversity International. Italia.
- Flynn S y Turner RM. 2004. Seed Viability Equation: Viability Utility (release 1.0, September 2004). Disponible en: <http://data.kew.org/sid/viability/index.html>
- Galíndez G, Malagrina G, Ceccato D, Ledesma T, Lindow-López L y Ortega-Baes P. 2015. Dormición física y conservación *ex situ* de semillas de *Amburana cearensis* y *Myroxylon peruiferum* (Fabaceae). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 50: 153-161.
- Galíndez G, Ledesma T, Álvarez A, Pastrana-Ignes V, Bertuzzi T, Lindow-López L y Ortega-Baes P. 2019. Intraspecific variation in seed germination and storage behaviour of *Cordia* tree species of subtropical montane forests of Argentina: Implications for *ex situ* conservation. *S. Afr. J. Bot.* 123: 393-399.
- Gold G, León-Lobos P y Way M. 2004. Manual de recolección de semillas de plantas silvestres para la conservación a largo plazo y restauración ecológica. Instituto de Investigaciones Agropecuarias. Centro Regional de Investigación INTIHUASI. Chile.
- Hamilton KN, Offord C, Cuneo P y Deseo MA. 2013. A comparative study of seed morphology in relation to desiccation tolerance and other physiological responses in 71 Eastern Australian rainforest species. *Plant Species Biol.* 28: 51-62.

- Hay FR y Smith RD. 2003. Seed Maturity: when to collect seeds from wildplants. En: Smith RD, Dickie JD, Linington SH, Pritchard HW y Probert RJ (eds). Seed conservation: turning science into practice. Kew Royal Botanic Gardens. Reino Unido.
- Hong TD y Ellis RH. 1996. A protocol to determine seed storage behavior. Tech Bull 1. Biodiversity International. Italia.
- ISTA. 2008. International Rules for Seed Testing. International Seed Testing Association. Suiza.
- Kew Royal Botanic Gardens. 2014. Seed Information Database (SID). Versión 7.1. Disponible en: <http://data.kew.org/sid/>
- Kettle CJ. 2012. Seeding ecological restoration of tropical forests: Priority setting under REDD+. Biol. Conserv. 154: 34-41.
- Li DZ. y Pritchard HW. 2009. The science and economics of *ex situ* plant conservation. Trends Plant Sci. 14: 614-621.
- Liu K, Eastwood RJ, Flynn S, Turner RM y Stuppy WH. 2008. Seed information database (release 7.1). Disponible en: <http://www.kew.org/data/sid>
- Morandini N, Giamminola E y de Viana ML. 2013. Tolerancia a la desecación de semillas de *Prosopis ferox* y *Pterogyne nitens* (Fabaceae). Rev. Biol. Trop. 61: 335-342.
- Newton R, Hay F y Probert R. 2014. Protocol for comparative seed longevity testing. Millennium Seed Bank Partnership. Reino Unido.
- Pritchard HW, Moat JF, Ferraz JB, Marks TR, Camargo JLC, Nadarajan J y Ferraz ID. 2014. Innovative approaches to the preservation of forest trees. For. Ecol. Manage. 333: 88-98.

- Probert RJ, Daws MI y Hay FR. 2009. Ecological correlates of *ex situ* seed longevity: a comparative study on 195 species. *Ann. Bot.* 104: 57-69.
- Pérez HE y Kane ME. 2017. Different plant provenance same seed tolerance to abiotic stress: implications for *ex situ* germplasm conservation of a widely distributed coastal dune grass (*Uniola paniculata* L.). *Plant Growth Regul.* 82: 123-137.
- Rivers M. 2017. The Global Tree Assessment—red listing the world's trees. *BGjournal* 14: 16-19.
- Sautu A, Baskin JM, Baskin CC y Condit R. 2006. Studies on the seed biology of 100 native species of trees in a seasonal moist tropical forest, Panama, Central America. *For. Ecol. Manage.* 234: 245-263.
- Vaz TAA, Rodrigues-Junior AG, Tonetti OAO, Davide AC y José AC. 2015. The implications of the morphophysiology of *Cordia trichotoma* seeds to their collection and propagation. *Seed Sci. Technol.* 43: 390-398.
- Walters C, Wheeler LM y Grotenhuis JM. 2005. Longevity of seeds stored in a gene bank: species characteristics. *Seed Sci. Res.* 15: 1-20.
- Walters C, Berjak P, Pammenter N, Kennedy K y Raven P. 2013. Preservation of recalcitrant seeds. *Science* 339: 915-916.
- Zuloaga FO, Morrone O y Belgrano MJ. 2008. Catálogo de las plantas vasculares del Cono Sur. Missouri Botanical Garden Press. Estados Unidos.

DISCUSIÓN GENERAL

Los bosques son ecosistemas importantes a nivel mundial ya que proveen bienes y servicios fundamentales para la humanidad (FAO 2018). A pesar de su valor, estos ecosistemas, y la biodiversidad presente en ellos, siguen siendo amenazados por la constante pérdida, degradación y fragmentación del hábitat, causadas por las actividades antrópicas (Kettle et al. 2012). Ante este escenario, es clave desarrollar estrategias de conservación de especies, tanto *in situ* como *ex situ*, orientadas a conservar la biodiversidad de los mismos. Entre estas estrategias, los Bancos de Semillas constituyen uno de los métodos más valiosos para la conservación *ex situ*. Siendo prácticos y económicos, estas instalaciones permiten conservar, por largo tiempo y en un espacio reducido, muestras representativas de la diversidad genética de una gran cantidad de especies de plantas (Gold et al. 2004). Sin embargo, el número de especies forestales nativas conservadas en los Bancos de Germoplasma es relativamente bajo en comparación con otros grupos de importancia agronómica (Hay y Probert 2013). A esta situación, deben sumarse las limitaciones existentes en el conocimiento sobre las especies en aspectos relevantes para este propósito, tales como: distribución geográfica, requerimientos de germinación y comportamiento durante el almacenamiento en Bancos de Germoplasma, siendo esta información esencial para diseñar adecuadamente estrategias de conservación *ex situ* (Pritchard et al. 2014).

En este contexto, en la presente tesis se estudiaron los requerimientos de germinación y el comportamiento en condiciones de almacenamiento en semillas de especies de árboles nativos de importancia forestal de la Provincia de Salta. Para planificar la recolección de germoplasma se modelaron las distribuciones geográficas de las 12 especies bajo estudio, para lo cual se usó Maxent y un algoritmo para la selección de sitios. Estas herramientas permitieron optimizar la recolección de germoplasma,

seleccionando sitios donde estaba presente más de una especie, con una meta de selección *a priori* de tres poblaciones por especie. De acuerdo a los resultados obtenidos en esta tesis doctoral, los modelos tuvieron un buen desempeño en predecir la distribución potencial de las 12 especies estudiadas de árboles nativos, confirmando la importancia de Maxent como una herramienta útil para la construcción de mapas de distribución de especies. Las 12 especies estudiadas se distribuyeron en las cinco provincias del NOA, aunque no todas ellas han sido citadas previamente para toda la región. De las especies estudiadas, *Libidibia paraguariensis* fue la que presentó el mayor rango de distribución en la Provincia de Salta, mientras que *Handroanthus impetiginosus* fue la de distribución más restringida. Teniendo en cuenta los resultados informados en este capítulo, *Anadenanthera colubrina* var. *cebil*, *Aspidosperma quebracho-blanco*, *Gonopterodendron sarmientoi*, *H. impetiginosus*, *Jacaranda mimosifolia* y *Parapiptadenia excelsa* son raras geográficamente en la Provincia de Salta, con relación al resto de las especies estudiadas (comunes). El algoritmo de selección de áreas, Marxan, permitió identificar 16 sitios con el objetivo de cumplir con la meta de representación de tres poblaciones por especie. Sin embargo, no siempre fue posible recolectar germoplasma en todas las poblaciones, debido principalmente a limitaciones asociadas a la disponibilidad de frutos. En cuanto a la evaluación del germoplasma recolectado, se registró variación inter-poblacional en el peso de la semilla en cinco de las ocho especies analizadas (*A. quebracho-blanco*, *H. impetiginosus*, *L. paraguariensis*, *Pterogyne nitens* y *Schinopsis lorentzii*). La alta capacidad germinativa registrada en la mayoría de las especies y poblaciones estudiadas, indicó que las mismas carecen de dormición fisiológica y que en general, la semilla recolectada fue de buena calidad. A diferencia de esto, los resultados sugirieron

presencia de dormición fisiológica en semillas de *Cordia saccellia* y de *S. lorentzii*, lo que deberá ser corroborado en futuros estudios.

Como fue descrito en el segundo capítulo, las especies estudiadas fueron indiferentes a la luz ya que sus semillas germinaron tanto en luz blanca como en oscuridad. Estos resultados, coincidieron con lo registrado previamente para *A. colubrina* var. *cebil*, *J. mimosifolia* y *Prosopis alba* (Socolowski y Takaki 2004, Figliolia et al. 2009, Funes et al. 2009, Venier et al. 2015), aunque fueron diferentes a los obtenidos para *C. saccellia* y *H. impetiginosus* (Silva et al. 2004, Oliveira et al. 2005, Galíndez et al. 2019). Particularmente, para *C. saccellia* los resultados estarían asociados a una baja calidad de las semillas en la población recolectada. En este sentido, se considera necesario que futuros estudios evalúen la respuesta germinativa a este y otros factores para un rango amplio de poblaciones y para diferentes años. Esto permitirá conocer si existen variaciones inter-poblacionales en los requerimientos de luz para germinar y cuáles son las causas de esa variación.

Con relación a la temperatura, se registraron respuestas positivas y neutras al efecto de las temperaturas alternas sobre la germinación. Estos resultados apoyan la idea de que las especies reclutarían de mejor manera en microambientes con fluctuaciones de temperatura como ha sido registrado en estudios previos para *P. alba* y otras especies que se distribuyen en la región chaqueña (Funes et al. 2009, Venier et al. 2015). El efecto de la alternancia sobre la germinación se ha reflejado en los modelos de tiempo térmico. Como lo expresan los resultados, las temperaturas base variaron entre regímenes de temperatura, como había sido indicado previamente por Galíndez et al. (2016). Sin embargo, este parámetro varió de forma inversa a lo registrado por estos autores, ya que las temperaturas base disminuyeron a temperaturas alternas, incrementando el rango sub-óptimo de las especies estudiadas. Es importante destacar

que de acuerdo a los resultados se registraron, para algunas especies, más de una temperatura óptima. Esto fue registrado tanto a regímenes constantes como alternos, observándose que para una misma familia (Bignoniaceae y Fabaceae) algunas especies pueden tener temperaturas óptimas múltiples y otras temperaturas óptimas únicas, tal como fue registrado por Seal et al. (2017) para la familia Cactaceae.

De acuerdo a los resultados, las especies mostraron diferentes grados de sensibilidad al estrés hídrico. En un extremo, se ubicaron especies con alta sensibilidad a este factor (*A. quebracho-blanco*, *J. mimosifolia* y *L. paraguariensis*), mientras que en el extremo opuesto se ubicaron especies con menor sensibilidad (*G. sarmientoi*, *P. excelsa* y *S. lorentzii*), mostrando capacidad para germinar en condiciones secas. Este patrón en la respuesta germinativa al estrés hídrico no estuvo relacionado con el tipo de ambiente en el que las especies se distribuyen, ya que en ambos grupos extremos se registraron especies, tanto de Yungas como del Chaco. Así, los resultados de este trabajo sugieren que las respuestas germinativas al estrés hídrico serían variables entre especies de árboles que habitan un mismo ecosistema, lo que se asociaría con los cambios en el ambiente propios de la dinámica de los bosques (Daws et al. 2008). De igual manera, los modelos de tiempo hídrico reflejaron este comportamiento, observándose gran variabilidad en el potencial base de especies provenientes de las Yungas, similar a lo registrado para especies que coexisten en ecosistemas boscosos de América tropical (Daws et al. 2008, Dantas et al. 2020). Los valores más bajos, correspondientes a *H. impetiginosus* y *J. mimosifolia*, concuerdan con lo señalado por Dürr et al. (2015), quienes indicaron que las especies de regiones tropicales húmedas presentan los valores más bajos entre las especies de árboles estudiadas hasta la actualidad.

Considerando el presente estudio, las semillas de *H. impetiginosus*, *J. mimosifolia*, *P. alba* var. *alba* y *S. lorentzii* son tolerantes a la desecación y al almacenamiento a temperaturas bajo cero (-20°C) durante largos periodos de tiempo, por lo que se clasificaron como ortodoxas. Sin embargo, *J. mimosifolia* fue más sensible a la desecación. Esta especie conjuntamente con *H. impetiginosus* fueron las especies más sensibles a condiciones de almacenamiento a altas temperaturas y contenidos de humedad. Dado que estas especies se distribuyen en las Yungas, los resultados sugieren que las semillas provenientes de regiones húmedas pueden ser más sensibles a la desecación y al almacenamiento a altas temperaturas que las semillas provenientes de regiones más secas. Futuros estudios deberían poner a prueba esta idea con un mayor número de especies. Por otro lado, la longevidad potencial de las semillas fue muy variable entre las cinco especies evaluadas. Así, *H. impetiginosus*, *J. mimosifolia* y *S. lorentzii* clasificaron como de vida intermedia, mientras que *P. alba* var. *alba* como de vida muy larga. Estos resultados apoyarían la idea de que las especies que habitan regiones más áridas tendrían una longevidad mayor.

Consideraciones finales

La información generada en este trabajo permitió ampliar el conocimiento sobre la germinación de semillas y la conservación *ex situ* de especies nativas de importancia forestal de la Provincia de Salta. En este sentido, y dada la información fragmentaria que existía para algunas especies, la presente tesis se considera el punto de partida para el desarrollo de estudios comprensivos sobre el nicho regenerativo de las especies arbóreas que habitan uno de los centros de biodiversidad más importante del país. Tal como expresan los resultados, el factor más limitante de la germinación de semillas fue el estrés hídrico, lo que es relevante en el contexto de la pérdida, degradación y

fragmentación que ha sufrido el bosque nativo en esta región y además por la amenaza potencial que enfrenta este patrimonio natural frente al cambio climático. Si bien el presente trabajo se ha limitado a experimentos de laboratorio, la información obtenida es de suma importancia para futuros estudios sobre los factores limitantes del establecimiento temprano, que deberán abordar cuáles son relevantes en la supervivencia de plántulas. Adicionalmente, se hace necesario el abordaje de experimentos de campo que pongan a prueba alguna de las ideas que se han explicitadas como resultado del proyecto realizado. Un aspecto que se considera fundamental es la necesidad de ampliar significativamente el número de especies estudiadas y el número de poblaciones por especie. Estos nuevos estudios deberán tener en cuenta otros determinantes asociadas a las especies como lo son el tamaño de la semilla y la filogenia, de tal manera de deslindar la importancia de estos dos factores en los comportamientos registrados. Desde el punto de vista aplicado, se hace necesario incrementar el conocimiento sobre los aspectos abordados ya que son de suma utilidad tanto para programas de conservación *in situ* como *ex situ*, como así también para programas de restauración y reintroducción de especies. Por último y dado el valor de uso que las especies arbóreas tienen para la sociedad, no solo por su madera, la información generada aquí, como la que será el resultado de futuras investigaciones, serán de suma utilidad en programas silvícolas, los que deberán revalorizar a las especies del bosque nativo de este importante hotspots de biodiversidad.

Referencias

Dantas BF, Moura MS, Pelacani CR, Angelotti F, Taura TA, Oliveira GM y Seal CE. 2020. Rainfall, not soil temperature, will limit the seed germination of dry forest species with climate change. *Oecologia* 192: 529-541.

- Daws MI, Crabtree LM, Dalling JW, Mullins CE y Burslem DF. 2008. Germination responses to water potential in neotropical pioneers suggest large-seeded species take more risks. *Ann. Bot.* 102: 945-951.
- Dürr C, Dickie JB, Yang XY y Pritchard HW. 2015. Ranges of critical temperature and water potential values for the germination of species worldwide: contribution to a seed trait database. *Agric. For. Meteorol.* 200: 222-232.
- Figliolia MB, de Aguiar IB y Silva A. 2009. Germinação de sementes de três espécies arbóreas brasileiras. *Rev. Inst. Flor.* 21: 107.
- Funes G, Diaz S y Venier P. 2009. La temperatura como principal determinante de la germinación en especies del Chaco seco de Argentina. *Ecol. Austral* 19: 129-138.
- FAO. 2018. El estado de los bosques del mundo. Disponible en:
<http://www.fao.org/3/I9535ES/i9535es.pdf>
- Galíndez G, Seal CE, Daws MI, Lindow-López L, Ortega-Baes P y Pritchard HW. 2016. Alternating temperature combined with darkness resets base temperature for germination (T_b) in photoblastic seeds of *Lippia* and *Aloysia* (Verbenaceae). *Plant Biol.* 19: 41-45.
- Galíndez G, Ledesma T, Álvarez A, Pastrana-Ignes V, Bertuzzi T, Lindow-López L y Ortega-Baes P. 2019. Intraspecific variation in seed germination and storage behavior of *Cordia* tree species of subtropical montane forests of Argentina: Implications for *ex situ* conservation. *S. Afr. J. Bot.* 123: 393-399.
- Gold G, León-Lobos P y Way M. 2004. Manual de recolección de semillas de plantas silvestres para la conservación a largo plazo y restauración ecológica. Instituto de Investigaciones Agropecuarias. Centro Regional de Investigación INTIHUASI. Chile.

- Hay FR y Probert RJ. 2013. Advances in seed conservation of wild plant species: a review of recent research. *Conserv. Physiol.* 1: 1.
- Kettle CJ. 2012. Seeding ecological restoration of tropical forests: Priority setting under REDD+. *Biol. Conserv.* 154: 34-41.
- Oliveira LM, Moreira de Carvalho ML, Almeida Silva TT y Borges DI. 2005. Temperatura e regime de luz na germinação de sementes de *Tabebuia impetiginosa* (Martius ex A. P. de Candolle) Standley e *T. serratifolia* Vahl Nich. – Bignoniaceae. *Ciênc. Agrotec.* 29: 642-648.
- Pritchard HW, Moat JF, Ferraz JB, Marks TR, Camargo JLC, Nadarajan J y Ferraz ID. 2014. Innovative approaches to the preservation of forest trees. *For. Ecol. Manage.* 333: 88-98.
- Seal CE, Daws MI, Flores J, Ortega-Baes P, Galíndez G, León-Lobos P, Sandoval A, Stuva AC, Bullón NR, Dávila-Aranda P, Ordoñez CA, Yáñez-Espinosa L, Ullian T, Amosso C, Zubani L, Bilbao AT y Pritchard HW. 2017. Thermal buffering capacity of the germination phenotype across the environmental envelope of the Cactaceae. *Glob. Change Biol.* 23: 5309-5317.
- Silva EAA, Davide AC, Rocha-Faria JM, Bandeira de Melo DL y Barbosa de Abreu G. 2004. Germination studies on *Tabebuia impetiginosa* Mart. seeds. *Cerne* 10: 1-9.
- Socolowski F y Takaki M. 2004. Germination of *Jacaranda mimosifolia* (D. Don – Bignoniaceae) Seeds: Effects of Light, Temperature and Water Stress. *Braz. Arch. Biol. Technol.* 47: 785-792.
- Venier P, Ferreras AE, Verga A y Funes G. 2015. Germination traits of *Prosopis alba* from different provenances. *Seed Sci. Technol.* 43: 548-553.