

UNIVERSIDAD DE COSTA RICA

SISTEMA DE ESTUDIOS DE POSGRADO

"ECOLOGIA DE LA GERMINACION Y DEL CRECIMIENTO DE LAS
PLANTULAS DE TRES ESPECIES DEL GENERO ERYTHRINA"

TESIS SOMETIDA A LA CONSIDERACION DE LA COMISION DEL PROGRAMA
DE ESTUDIOS DE POSGRADO EN BIOLOGIA PARA OPTAR AL GRADO DE

MAGISTER SCIENTIAE

María del Rocío López Vargas

CIUDAD UNIVERSITARIA "RODRIGO FACIO"

1987

La pregunta es la yedra
que nos cubre y despista
gira ante nuestros ojos
prismas y escrucijadas.

La respuesta es la misma
pregunta disfrazada.
Va como manual
y vuelve como espejo.

Reflexión, Las Suites
Federico García Lorca

DEDICATORIA

A la memoria de mi madre, Florj,
quien me enseñó el interés por el estu
dio de las plantas.

A mi padre, Eduardo, quien ha si
do un ejemplo de hombre trabajador y
perseverante.

A los campesinos de Costa Rica,
que esperan de las ciencias, una ayuda
para desarrollar la agricultura, y que
contribuyen con su esfuerzo diario a
que la educación superior se lleve a
cabo.

AGRADECIMIENTOS

La autora desea expresar su agradecimiento:

*Al Ph. D. Luis Fournier Oríggi, Profesor con
sejero que con sus conocimientos y buen carácter me
ha guiado en mi formación académica.*

*Al Ph. D. Carlos Ramírez Martínez, quien con
las conversaciones que manteníamos en el Laborato-
rio de Microbiología de Suelos me transmitió sus co-
nocimientos sobre Rhizobiología.*

*A la M. Sc. María Isabel Morales quien ha si-
do siempre una ayuda en el Sistema de Estudios de
Posgrado de la Universidad de Costa Rica.*

ESTA TESIS FUE ACEPTADA POR LA COMISION DEL PROGRAMA DE ESTU-
DIOS DE POSGRADO EN BIOLOGIA DE LA UNIVERSIDAD DE COSTA RICA,
COMO REQUISITO PARCIAL PARA OPTAR AL GRADO DE

MAGISTER SCIENTIAE

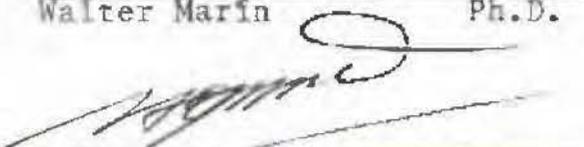
MIEMBROS DEL TRIBUNAL


María I. Morales Z., M. Sc.

Representante del Decano del
Sistema de Estudios de posgra-
do.


Walter Marín Ph.D.

Representante de la Directora
del Programa de Estudios de
Posgrado en Biología


Luis Fournier O., Ph.D.

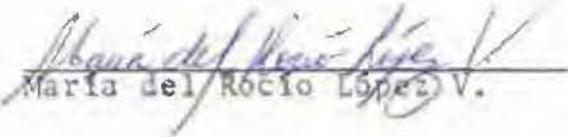
Director de la Tesis


Carlos Ramírez M., Ph.D.

Miembro del Comité


Julieta Carranza Ph.D.

Miembro del Comité


María del Rocío López V.

Candidata

CIUDAD UNIVERSITARIA "RODRIGO FACIO"

1987

- v -

INDICE

CONTENIDO:	PAGINA NO.
Resumen	vii
Summary	ix
Lista de Cuadros	xi
Lista de Figuras	xiv
I. INTRODUCCION	1
II. REVISION DE LITERATURA	3
III. MATERIALES Y METODOS	19
IV. RESULTADOS Y DISCUSION	28
V.- CONCLUSIONES	75
Bibliografía	78
Apéndice	88

El análisis de la germinación se hizo con la ayuda de gráficos. El crecimiento se analizó mediante el cálculo de la Tasa Relativa de Crecimiento (T.R.C.), la Tasa de Asimilación Neta (T.A.N.) y la Tasa de Crecimiento del Area Foliar (T.C.A.F.). La producción de biomasa se comparó mediante el análisis de variancia.

Las tres especies mostraron un comportamiento de germinación bastante diferente. Las semillas de *E. berteriana*, presentan latencia, no así las otras especies, esa latencia se pierde cuando la semilla es almacenada. El déficit hídrico reduce marcadamente la germinación en las tres especies, pero el sombrero no mostró ningún efecto. El poder germinativo de *E. berteriana* y *E. fusca* se mantiene por largo período, no así el de *E. poeppigiana*.

El crecimiento de las plantas fertilizadas fue similar al de las inoculadas con *Rhizobium*, pero los testigos crecieron mucho menos. La biomasa de raíz fue superior en las plántulas inoculadas y el desarrollo foliar fue mayor en las plántulas fertilizadas. La biomasa de los nódulos fue pequeña tanto en plántulas en el invernadero como plántulas que crecieron en el campo. El contenido de nitrógeno varió mucho en los distintos órganos de las plántulas y en las fertilizadas hubo una acumulación de este elemento en las hojas.

RESUMEN:-

Se estudió el efecto del déficit hídrico, el nivel de sombrero y la temperatura en la germinación de las semillas de tres especies de *Erythrina* (*E. berteroana*, *E. fusca* y *E. poeppigiana*). Además se observó las consecuencias de la simbiosis con *Rhizobium sp* en la tasa de crecimiento y producción de biomasa en las tres especies de *Erythrina*. El estudio se llevó a cabo en los invernaderos de la Escuela de Biología y en el Laboratorio de Microbiología de Suelos del Centro de Investigaciones Agronómicas de la Universidad de Costa Rica.

Para las pruebas de germinación las semillas se sometieron a tres tratamientos de déficit hídrico, 0, -1, -3, bares; cuatro niveles de sombrero y se evaluó el poder germinativo de las semillas por un período de dos años.

En el estudio de crecimiento las semillas se plantaron en bolsas conteniendo 2 kg de suelo estéril (tratado con bromuro de metilo). A las dos semanas de germinadas las plántulas, de cada especie, se sometieron a los siguientes tres tratamientos: 1) fertilización con Nitrato de Amonio; 2) Inoculación con *Rhizobium* (cepa CIA 947; y 3) testigos. El crecimiento se evaluó durante 18 semanas, con base en tres cosechas realizadas cada seis semanas, con diez repeticiones para cada tratamiento.

SUMMARY.-

The following comparative study was made regarding the effect of temperature, shade and hydric deficiency on the germinating seeds of three different species of Erythrina (E. berteroana, E. fusca and E. poeppigiana). In addition, the growth rate and biomass production for each species was studied in relation to the symbiotic effect of Rhizobium sp.

This research was carried out using the greenhouses of the School of Biology and the Microbiology of Soils Laboratory of the Agronomic Research Center, both of the University of Costa Rica.

In order to study germination, seeds were submitted to three hydric deficiency treatments, of 0, -1, -3 bars and to four different levels of shade. The germinative power of each seed was studied for two years.

In growth studies, seeds were planted in bags containing 2 Kg., of sterile soil (treated with methyl bromide). The resulting plants, after two weeks of germination, were submitted to the following treatments:

- 1.- Fertilizing with ammonium nitrate.
- 2.- Inoculating Rhizobium, strain CIA 947.
- 3.- Control groups.

Growth was evaluated during three harvest every six weeks, which equals a total of 18 weeks. Each treatment was repeated 10 times.

Germination data were analyzed using graphs. Growth data were analyzed by calculating the Relative Growth Rate (RGR), the Net Assimilation Rate (NAR) and the Foliage Area Growth Rate (FAGR). Biomass production was compared using variance analysis.

The three species showed a quite different germination behavior. *E. berteriana* seeds were latent, while the seeds of other species were not. This latency was lost after the seeds were stored. Hydric deficiency drastically reduced germination in all three species, but the amount of shade did not show any effect. The germinative power of *E. berteriana* and *E. fusca* persisted for a long period time, which was not true for *E. poeppigiana*.

The growth of N fertilized and *Rhizobium* inoculated plants were similar and much better than in the control groups. The root biomass was higher for inoculated plants, while leaf development was higher for fertilized plants. The nodule biomass was small, for the greenhouse plants as well as for the plants that grew under field conditions. Nitrogen contents varied much among the different organs of the plant and were found accumulated in the leaves of fertilized plants.

LISTA DE CUADROS

EN EL TEXTO:

PAGINA NO.

Cuadro N°

1	Efecto del déficit hídrico sobre el coeficiente de velocidad de germinación (C.Vel) en <i>E. berteriana</i> , <i>E. fusca</i> y <i>E. poepiggiana</i> .	35
2	Comparación de las curvas de germinación a tres niveles hídricos mediante la prueba de Kolmogorov - Smirnov valor de K - S y nivel de significancia.	36
3	Efecto del nivel de sombrero sobre la velocidad de germinación (C.Vel) de las semillas de <i>E. berteriana</i> , <i>E. fusca</i> y <i>E. poepiggiana</i> .	39
4	Biomasa (peso seco en mg) de los órganos de <i>E. berteriana</i> sometidas a tres tratamientos a las 6, 12 y 18 semanas (Promedio y variancia de diez plantas).	49
5	Biomasa (peso seco en mg) de los órganos de <i>E. fusca</i> sometidos a tres tratamientos a las 6, 12 y 18 semanas (Promedio y variancia de 10 plantas)	50
6	Biomasa (peso seco en mg) de los órganos de <i>E. poepiggiana</i> sometidos a tres tratamientos a las 6, 12 y 18 semanas (Promedio y variancia de diez plantas).	51

- 7 Resúmenes de los análisis de varian-
cia (Valor de F) realizados para las
tres especies de Erythrina en las tres
cosechas. 52
- 8 Tasa relativa de crecimiento (mg/mg/
día), de las plántulas de las tres
especies de Erythrina, sometidas a
tres tratamientos por dos períodos.- 57
- 9 Tasa de asimilación neta T.A.N. (mg
de peso seco producido por cm² por
día) de las plántulas de las tres es-
pecies de Erythrina, sometidas a dos
tratamientos durante dos períodos. 58
- 10 Tasa de crecimiento del área foliar
TCAF (cm²/mg/semana) de las plántu-
las de E. berteriana, E. fusca y E.
poepiggiana, sometidas a tres trata-
mientos durante dos períodos 59
- 11 Distribución de la biomasa (%) en ca-
da órgano de las plántulas de E. ber-
teriana en tres cosechas, para tres
tratamientos. 64
- 12 Distribución de la biomasa (%) en ca-
da órgano de las plántulas de E. fus-
ca en tres cosechas para los tres
tratamientos. 65
- 13 Distribución de la biomasa (%) en ca-
da órgano de las plántulas de E. poe-
ppigiana en tres cosechas para tres
tratamientos. 66

14	Eficiencia simbiótica, relativa al testigo (E.S.T.) relativo al tratamiento con nitrógeno en tres edades de las plántulas en <u>E. berteriana</u> , <u>E. fusca</u> y <u>E. poeppigiana</u> .	69
15	Contenido de nitrógeno (%) de cada órgano de las plántulas de <u>E. berteriana</u> , <u>E. fusca</u> y <u>E. poeppigiana</u> .	72
16	Distribución de la biomasa (%) en las plántulas encontradas en el campo en las condiciones de iluminación, luz y sombra.	73
17	Correlación de la biomasa nodular con la biomasa de diferentes órganos y del total de las plántulas de tres especies de <u>Erythrina</u> encontradas en condiciones naturales.	74

EN APENDICE:

1	Análisis del suelo usado en el experimento de crecimiento.	89
2	Proporción raíz/vástago en tres cosechas de las tres especies de <u>Erythrina</u> , para el testigo con <u>Rhizobium</u> y plantas con $\text{NO}_3 \text{NH}_4$	90

LISTA DE FIGURAS

EN EL TEXTO:		PAGINA NO.
Figura N°		
1	Curva de germinación de <u>E. berteroa-</u> <u>na</u> , <u>E. fusca</u> y <u>E. poeppigiana</u> por un período de 60 días.	29
2	Viabilidad de las semillas de <u>E. ber</u> <u>teroana</u> , <u>E. fusca</u> , <u>E. poeppigiana</u> du rante un período de 24 meses.	32
3	Curvas de germinación de las tres es pecies a 0, -1, -3 bares.	34
4	Germinación de las tres especies a cua tro niveles de sombriío en un período de 30 días	38
5	Curva de germinación de <u>E. fusca</u> y <u>E. poeppigiana</u> a 30 C y 100% humedad relativa.	40
6	Biomasa total de las tres especies en tres tratamientos, a los 6, 12 y 18 semanas.	44
7	Aumento en biomasa de las plántulas de <u>E. berteroa</u> na, total (TT), Tallo (T), Hojas (H), Raíz (R) y Nódulos (N).	45
8	Aumento en biomasa de las plántulas de <u>E. poeppigiana</u> , Total (TT), Tallo (T), Hojas, (H), Raíz (R) y Nódulos (N).	46

9	Aumento en biomasa de las plántulas de <i>E. fusca</i> , Total (TT), Tallo (T), Hojas (H), Raíz (R) y Nódulos (N).	47
10	Crecimiento en área foliar de las 3 especies, bajo tratamiento de nitrógeno, <i>Rhizobium</i> y testigo, a las 6, 12 y 18 semanas.	48
11	Relación raíz/vástago-en los tres tratamientos; testigo (T), <i>Rhizobium</i> (R), nitrógeno (N), a las 6, 12 y 18 semanas.	54
12	Distribución de la biomasa (%) en los órganos de <i>E. berteriana</i> , <i>E. fusca</i> y <i>E. poeppigiana</i> , a las 6, 12 y 18 semanas.	67

EN APENDICE

1	Temperaturas máxima, promedio y mínima en el invernadero durante los experimentos y cronograma de actividades.	91
---	--	----

I. INTRODUCCION

El nitrógeno es un elemento limitante para el crecimiento de las plantas en sistemas donde existe poca materia orgánica en el suelo o donde el elemento es inmovilizado por la microflora. En esas condiciones ha evolucionado un sistema de interacción simbiótica entre las plantas de la familia Leguminosae y bacterias del género *Rhizobium*. Las bacterias fijan el nitrógeno atmosférico y lo transfieren en forma de compuestos a la planta, y ésta a su vez transporta hacia las bacterias productos de la fotosíntesis. Este sistema permite a las plantas crecer en suelos pobres en nitrógeno mejorando a su vez el contenido de este elemento en los mismos.

La familia Leguminosae comprende cerca de siete mil géneros y diecisiete mil especies, de los cuales los árboles han recibido poca atención por parte de los investigadores. Esto motivó a estudiar tres especies de árboles muy usados en nuestro país, del género *Erythrina*. Debido a que en el campo interactúan una infinidad de factores en la germinación y establecimiento de las plántulas, este trabajo se realizó bajo condiciones controladas.

Los objetivos de esta investigación fueron:

- a) Comparar la curva de germinación de las tres especies.
- b) Estudiar el efecto del déficit hídrico, del sombrero y la temperatura sobre la germinación.
- c) Observar el efecto de la siembra con *Rhizobium* sobre la tasa de crecimiento y la producción de biomasa.

II.- REVISION DE LITERATURA.

CONTROL DE LA GERMINACION.

El proceso de la germinación está regulado por factores internos y externos. Entre los factores internos los más importantes son la viabilidad de las semillas y la latencia, y entre los externos se encuentran, el agua, luz, gases, temperatura, presencia de patógenos y herbívoros (Baskin y Baskin, 1973).

AGUA.

Al finalizar el proceso de desarrollo, las semillas se encuentran en un nivel alto de deshidratación. Este hecho es relevante para la permanencia de la semilla en el tiempo, porque las funciones metabólicas se encuentran disminuidas (Mayer, 1975; Bewley y Black, 1978, 1982).

Para iniciar el proceso que culmina con la germinación, la semilla requiere hidratarse. Debido a que el potencial hídrico es menor en la semilla que en el sustrato que la rodea, el agua se mueve hacia la semilla. El potencial hídrico inicial puede exceder a -1000 bares, y cuando se da la germinación el puede acercarse a -10 bares (Bewley y Black, 1978). La hidratación no es uniforme en la superficie de la

semilla y por lo menos al inicio, es más rápida en el micropilo. La cubierta actúa como un regulador de la captación de agua que no permite que ocurran daños irreparables en las membranas, por una entrada rápida de agua (Bewley y Black, 1978, 1982).

La capacidad de las semillas para germinar en determinadas condiciones hídricas es uno de los factores determinantes de la distribución de las especies. Una gran tolerancia le confiere a la especie la posibilidad de ocupar habitats más diversos (Poore, 1967; Kozlowsky, 1972; Mayer, 1973, Bewley y Black, 1978).

TEMPERATURA.

Cuando se induce la germinación de las semillas de una especie en diferentes temperaturas, se observa un óptimo, un mínimo y un máximo (Mayer, 1975). Estas temperaturas varían con la especie y proveen su adaptación a ambientes particulares (Kozlowsky, 1972).

Los ámbitos de germinación pueden ser amplios y pueden existir poblaciones que tienden a ser termofílicas o criofílicas (Bewley y Black, 1978).

LUZ

Los requerimientos de luz para la germinación pueden dividirse en: respuestas a la cantidad, la duración y la calidad.

Las semillas que germinan en presencia de luz, se les llama fotoblásticas y negativamente fotoblásticas, a las que no lo hacen, pero en una población cabe esperar un amplio rango de respuestas a diferentes niveles de luz (Mayer, 1975; Bewley y Black 1978, 1982).

La luz blanca puede inhibir la germinación de muchas especies, y esta inhibición está relacionada con el logaritmo de la radiación. Se considera que actúa sobre los procesos que involucran la salida de la radícula y no en los estados iniciales de imbibición (Bewley y Black, 1978).

Algunas especies son inhibidas por la luz intermitente, por lo que se asume que esta respuesta está mediada por el fitocromo (Amen, 1968; Frankland, 1980).

La calidad de luz que penetra en un bosque, cambia conforme desciende en los varios estratos. La luz roja es absorbida en los estratos superiores y pasa solamente la luz infrarroja, este tipo de luz inhibe la germinación de muchas semillas que se encuentran en el sotobosque pero otras sólo germinan en esas condiciones (Coombe, 1957; Angevine y Chabot, 1979).

Las respuestas a la luz están ligadas al éxito que pueda tener la planta en establecerse. Algunas semillas requieren de luz porque tienen poca reserva y la plántula inicia rápidamente una alta tasa fotosintética; otras especies tienen semillas grandes, cuyas plántulas pueden permanecer creciendo por algún tiempo a expensas de las reservas (Angevine y Chabot, 1979).

Hay ventajas obvias que se derivan de la regulación de la germinación por la luz, pero hay especies que aparentemente no tienen esta respuesta (Bewley y Black, 1978).

OXIGENO Y DIOXIDO DE CARBONO

El inicio del crecimiento del embrión, requiere de un adecuado suministro de oxígeno para la oxidación de las reservas y de los inhibidores (Mayer, 1975; Bewley y Black, 1978), un 20% de oxígeno en la atmósfera es suficiente para la germinación, aunque en el suelo no es de esperar concentraciones menores del 19%, las condiciones pueden variar en presencia de inundación. En plantas acuáticas la disponibilidad de oxígeno no limita la germinación (Mayer, 1975).

Las concentraciones de CO₂ mayores a las atmosféricas, limitan la germinación. Estas condiciones pueden presentarse en el suelo cuando la microbiota es muy abundante. Si la concentración de CO₂ no excede el 80% y hay una concentración de

oxígeno no menor del 20%, la germinación no se inhibe, al menos en semillas de especies cultivadas (Mayer, 1975).

SUELO.

El suelo afecta la germinación en la medida que condiciona la disponibilidad de agua, temperatura, la difusión de gases y la microbiota. En condiciones de suelo precarias para la germinación, ésta tiene lugar sólo en períodos cortos. Por ejemplo, en suelos con altas concentraciones de Na y Ca, las semillas sólo germinan cuando hay grandes cantidades de lluvia (Bewley y Black, 1978). Es común también el desarrollo del viviparismo cuando las condiciones no son aptas para la germinación pero sí para el crecimiento de la plántula (Stebbins, 1971).

LATENCIA.

Las semillas pueden encontrarse en condiciones óptimas para la germinación y no germinar, esta respuesta está controlada endógenamente. Este hecho es una condición adaptativa que aumenta el potencial de reproducción de la especie, distribuyendo la germinación en un tiempo largo, con mayores probabilidades de dispersión (Amen, 1968; Taylorson y Hendricks, 1977; Angevine y Chabot, 1979).

Hay tres tipos básicos de latencia: a) embrión latente; b) latencia impuesta por la cubierta; y c) latencia secundaria.

- En la latencia del embrión, éste no se desarrolla aunque se separe de las cubiertas, como es el caso de un grupo importante de especies de Rosáceas (Bewley y Black, 1978). Las causas de este tipo de latencia son: inhibidores en los cotiledones, inhibidores de la germinación como ácido abscísico (ABA) o embrión pobremente desarrollado (Watson, 1948; Weaver 1976).

- La mayor parte de las semillas latentes lo deben a estructuras que rodean el embrión. Se incluyen glumas, palea, lemna, el pericarpo, la testa, el perispermo y en endospermo, (Kozlowsky, 1972; Rolston, 1978). Las cubiertas actúan como barreras que interfieren en la hidratación, intercambio gaseoso, salida de inhibidores también pueden actuar modificando la luz que penetra y pueden restringir mecánicamente el crecimiento del embrión. Este tipo de latencia se elimina con la destrucción parcial o total de las cubiertas (Mayer, 1975; Bewley y Black, 1978).

• Algunas semillas cuya germinación ha sido inhibida, no germinan aún cuando el agente inhibidor sea eliminado (Mayer, 1975). Estas han entrado en un estado de latencia secundaria. Altas temperaturas, concentraciones salinas muy altas, o coumarinas, son factores que pueden determinar que la semilla entre en ese estado (Mayer, 1975; Bewley y Black, 1978; Baskin, 1983).

LAS SEMILLAS DE LAS PAPILIONOIDEAS.

Las semillas de las leguminosas presentan dos tipos básicos: el tipo generalizado Mimosoideal y Caesalponoideal y el derivado de las Papilionoideas. Las Papilionoideas tienen semillas asimétricas en un plano por lo menos y diversas en forma. El hilum es contiguo al punto de salida de la radícula. El embrión encorvado y la radícula varía en tamaño. Hay dos capas de células de empalizada que juntas contribuyen a la formación de una gruesa testa (Kopooshian e Isely, 1974). La testa bien desarrollada tiene una profunda influencia en la habilidad para germinar. En las leguminosas en general, 85% de las especies tienen semillas impermeables (Mayer, 1974; Gopinathan y Babu, 1985).

DINAMICA DEL NITROGENO.

El nitrógeno en nuestro planeta se encuentra en grandes cantidades en forma gaseosa, 78% de la atmósfera. Sin embargo en esa forma no está disponible para las plantas, probablemente debido a la estabilidad del nitrógeno gaseoso en el cual los átomos se encuentran unidos por el más fuerte enlace triple covalente (Brill, 1979, Schubert, 1980).

Las formas de nitrógeno disponibles para las plantas son: nitrato y amonio. Estas formas están presentes

en el suelo en cantidades que dependen de la materia orgánica, del tipo de comunidad vegetal, de la historia edafológica y de la presencia de organismos fijadores de nitrógeno. (Brill, 1979).

Debido a que las plantas requieren nitrógeno para el crecimiento, éste se hace limitante en cualquier comunidad donde exista un uso continuo del suelo, ya que es removido y no reciclado (Brill, 1979; Schubert, 1980). Ejemplo típico son los sistemas agrícolas. El nitrógeno puede también ser limitante en zonas de alto lavado o cuando existan microorganismos en el suelo que lo inmovilicen (Wiseman, et al, 1985). Esta problemática llevó al hombre al uso de desechos animales y vegetales para reincorporar el nitrógeno en los sistemas agrícolas. No fue sino hasta 1940 que Haber descubrió la fijación química del nitrógeno atmosférico (Brill, 1979).

La fijación química del nitrógeno atmosférico se lleva a cabo a 350 °C y 350 atmósferas con el hierro como catalizador (Wiseman, et al, 1985).

Cerca de sesenta millones de toneladas métricas de fertilizante de nitrógeno, son aplicadas al año a los cultivos y se espera para el año 2.000 se requiera cuatro veces ese valor (Schubert, 1980).

No obstante, el nitrógeno así aplicado es sólo el

15% de lo requerido para el crecimiento de las plantas en la agricultura; la fijación biológica provee otro 15% y este proviene en gran medida del uso de leguminosas para producción de granos básicos con una serie de ventajas como ahorro en combustible, inversión agrícola (Skinner, 1976; Brill, 1979; Schubert, 1980; Wiseman, 1985).

Las leguminosas arbóreas son un importante componente de la flora de zonas tropicales y se ha estimado que 23 - 58 kg. N/Ha/año es provisto por bosques de zonas bajas, 17 - 45 kg. N/Ha/año por bosque de zonas altas y 2 - 15 kg/Ha/año en sabanas (Franco, 1977). Según Dawson (1983), el 28% del nitrógeno fijado simbióticamente es producto de los bosques.

Algunas leguminosas arbóreas se han integrado a los sistemas combinados de producto agrícola y forestal. La leguminosa puede proveer de una gran cantidad de biomasa, rica en nitrógeno, además de usarse como sombra. Ejemplo típico es el uso del género *Erythrina* en los cafetales y cacaotales de Costa Rica (Gross, 1985 y Russo, 1983).

INTERACCION SIMBIOTICA.

La primera interacción de *Rhizobium-Leguminosa* se da en la rizosfera, el crecimiento de los rizobia se ve aumentado por el exudado de la raíz (Dart, 1975).

La respuesta del hospedero es un enrollamiento del pelo radical y hundimiento. El factor que produce el enrollamiento es liberado por *Rhizobium* se considera que es el Ácido Indol Acético (Badenoch-Jones, 1982). Luego se forma el hilo de infección que pasa a través del pelo, dirigiéndose al cor-tex, las zonas por donde penetra el hilo aumentan su contenido de ADN. El hilo se dirige hacia la estela y se ramifica. En nódulos jóvenes muchas células aparecen como poliploides, es probable que las citoquininas y auxinas producidas por *Rhizobium* estén induciendo endoduplicación de cromosomas (Badenoch-Jones, 1982). En esas células poliploides los rizobia se liberan en vesículas, ya dentro de las células los rizobia se duplican y adquieren forma bacteroide. Las células con los bacteroides se dividen varias veces y aumentan de tamaño. Posteriormente hay formación de trazas vasculares alrededor del nódulo. El nódulo maduro tiene una corteza de células no infectadas y puede tener de uno a cinco trazos vasculares que conectan con el protoxilema de la raíz (Dart, 1975).

Una vez establecido el bacteroide, requiere de fotosíntatos producidos por la planta y ésta utiliza el nitrógeno reducido que es excretado por el bacteroide (Brill, 1979; Wiseman, 1985).

El bacteroide fija el nitrógeno por medio de la nitrógenasa, una enzima compuesta de dos proteínas con el molibdeno incorporado en una de ellas y el hierro en las dos. Esta enzima se inactiva con el oxígeno, pero la presencia de la leghemoglobina en el nódulo regula la presión de oxígeno; ya que esta sustancia tiene alta afinidad por el oxígeno y permite al bacteroide respirar a menores presiones (Brill, 1979; Appleby, 1984).

La nitrógenasa reduce el nitrógeno atmosférico a la forma de NH_4 , que es excretado al citoplasma del hospedero donde se incorpora en forma de glutamina que luego pasa a glutamato, pasando en esa forma al sistema de transporte de la planta. El producto nitrogenado más común en el xilema en plantas de zonas templadas es la amida asparagina y el ureido y citrulina en plantas tropicales. Al parecer, la exportación de ureidos tiene un costo menor, pero sólo se puede realizar en sitios donde la transpiración es alta, porque los ureidos son menos solubles (Brill, 1979; Sprent, 1980; Schubert, 1986; Triplett, 1986).

RELACIONES ENERGETICAS DE LA SIMBIOSIS.

La fijación simbiótica incurre en un alto costo para la planta hospedera. Un 15 - 30% de la energía fijada en fotosíntesis pasa a los nódulos, de esto, aproximadamente 5% se usa para crecimiento; 12% para respiración y 15% retorna al hospedero en forma de asimilados de nitrógeno (Schubert, 1980; Pate, et al, 1981; Ross, 1984; Salsac, et al, 1984).

Para *Glicine* (soya) se ha determinado que la sucrosa es el fotosintato que más frecuentemente pasa a los nódulos y entre 4 - 10 g de carbono de ésta, se usan para reducir un gramo de nitrógeno (Pate, et al, 1981; Salsac, et al, 1984; Vance et al, 1983).

Si la planta redujera nitrato, requeriría 0.33 mol de glucosa / mol NH_4 producido, el costo de la reducción, en estos términos, es de 0,29 mol de glucosa / mol NH_4 producido, o sea, hay un costo similar en los dos procesos. No obstante, en condiciones naturales el nitrato puede ser limitante; y en condiciones agrícolas su aplicación requiere gastos de energía fósil y transporte; en tanto que la fijación biológica depende de la actividad fotosintética de la planta (Schubert, 1980; Pate, et al, 1981; Naylor y Abdalla; 1982; Ross, et al, 1984; Salsac, et al, 1984; Stephens, 1983).

SIGNIFICADO ECOLOGICO DE LA FIJACION SIMBIOTICA.

En sistemas biológicos en equilibrio, los requerimientos de nitrógeno externo son mínimos. Este, al igual que otros nutrimentos, circula del suelo a la biomasa y luego se renueva (Nye, 1961). En esos sistemas las leguminosas suelen presentar poca nodulación, no así las plantas que se encuentran en sitios donde el nitrógeno es limitante. La entrada de el nitrógeno al ecosistema, por la vía de la fijación simbiótica, es un proceso de adaptación a ambientes con alto lavado del suelo o inmovilización de nitrógeno por la microbiota. El mecanismo de regulación de esta actividad es la relación interna entre carbono y nitrógeno (C/N). Cuando esta relación aumenta se induce la formación de nódulos (López, 1977).

FACTORES AMBIENTALES QUE AFECTAN LA FIJACION DEL NITROGENO.

La simbiosis se ve afectada por factores ambientales: físicos, químicos y bióticos. Cuando hay deficiencia en el suelo de fósforo, potasio, azufre, calcio, molibdeno y hierro, se reduce la nodulación. El exceso de aluminio y manganeso, afectan de la misma manera (Galomo, 1982).

La temperatura óptima para la fijación simbiótica, varía de acuerdo a la especie del hospedero, pero se ha

determinado un ámbito óptimo entre 15 - 30 °C (Larcher, 1980; Ross, 1983).

La calidad y cantidad de luz afecta la fotosíntesis e indirectamente la cantidad de nódulos.

Las larvas de crisomélidos y algunos nemátodos reducen la cantidad de nódulos presente (Galomo, 1982).

ANÁLISIS DE CRECIMIENTO Y DISTRIBUCIÓN DE LA BIOMASA.

El análisis de crecimiento ha sido usado para describir las variaciones en la intensidad de aumento de biomasa. En la metodología se emplean medidas simples de cambio de peso, cambio de área foliar y de altura, hecho a intervalos definidos. Con esas medidas se determinan funciones fisiológicas que pueden ser comparativas, como por ejemplo la tasa de aumento en miligramos de peso seco por miligramos de peso seco existente por día. Evans (1972), planteó en un trabajo clásico, las bases más fuertes para este tipo de análisis; hoy día existen gran cantidad de trabajos al respecto (Erickson, 1976; Hardwick, 1984; Huges y Freeman, 1967).

La identificación de la biomasa como recurso divisible ayuda a comprender cuáles partes de la planta tienen más importancia en cierto momento del ciclo de vida.

Para la metodología se divide la planta en los órganos que la componen: raíz, tallo, hojas, flores, frutos, nódulos, etc., se evalúa el peso fresco y el peso seco de acuerdo al tipo de experimento (Radford, 1967; Saxena y Ramakrishnan, 1981).

LAS ESPECIES EN ESTUDIO.

Para este trabajo se escogieron tres especies del género *Erythrina* que son comúnmente sembradas en Costa Rica. El género pertenece a la familia Leguminosae y tiene 108 especies las cuales poseen un número cromosómico de 21. Presentan semillas rojas, café o anaranjadas, los frutos café o negros son deshiscentes. Cerca de 55 especies americanas han desarrollado la polinización ornitófila. El néctar de estas flores tiene altos niveles de sucrosa y pocos aminoácidos. Otras especies son visitadas por insectos y murciélagos, muchas han sido reportadas como autoincompatibles (Krukoff, 1939, 1976, 1977; Krukoff y Barnelry, 1974). Las semillas parecen dispersarse por agua y han sido estudiadas por su alto contenido de alcaloides (Barakat, et al, 1977).

Erythrina berteriana árbol pequeño con agujones fuertes; flores rojas con cálices tubulares; los frutos son legumbres de 20 - 30 cms de largo; que contienen semillas rojas con una línea negra. Se encuentra en elevaciones bajas a medianas, con climas secos a muy húmedos. Se propaga vegetativamente y

se usa como poste vivo en el Valle Central de Costa Rica. Se distribuye desde el Sur de México, las Antillas y Costa Rica (Holdridge y Poveda, 1975).

Erythrina fusca Loureiro: se encuentra en elevaciones bajas a bajo medianas, con climas secos o húmedos. Se usa en sombra de cacao o café. En el Pacífico hay bosques puros en ciénagas de agua dulce. Su ámbito está en las Antillas, América Central, Panamá, hasta el Amazonas (Holdridge y Poveda, 1975). Su semilla es reniforme, café oscuro (11 x 18 x 5 - 8 mm). Cotiledones de interfases irregulares (Gunn y Barnes, 1977; Gunn 1981).

Erythrina poeppigiana (Walpers) O.F. Cook: En elevaciones de bajas a medianas con climas húmedos. Introducido y utilizado desde hace tiempo como árbol de sombra para el café en Costa Rica y Guatemala (Holdridge y Poveda, 1975). Con semilla monocrémica, café, oblonga o elipsoide (8 x 18 x 4 - 7 mm). Interfases cotiledonares rectas o encorvadas (Gunn y Barnes, 1977; Gunn, 1981).

III.- MATERIALES Y METODOS.-

FACTORES ECOLOGICOS EN LA GERMINACION.

Las pruebas de germinación se realizaron en los invernaderos de la Escuela de Biología de la Universidad de Costa Rica en San Pedro de Montes de Oca, y durante el experimento se llevó un registro de la temperatura dentro del invernadero (Figura #1 del Apéndice).

PROCEDENCIA DE LA SEMILLA.

La semilla se recogió en la zona denominada "El peaje" en la vía que conduce a Ciudad Colón, en propiedad de los señores Trejos Montealegre, Pavas, San José, 84° Long. O., y 10° Lat. N. (Instituto Geográfico Nacional, 1971). La zona tiene una precipitación promedio anual de 1655,4 mm y una temperatura promedio anual de 21,1 °C.

La semilla de *Erythrina berteroana* se recogió en un total de 17 árboles usados como postes vivos. La de *Erythrina fusca* se recogió de seis árboles y la de *Erythrina poeppigiana* de 4 árboles, estas dos últimas especies son utilizadas como sombra en el cultivo de café.

Toda la semilla se limpió y se secó al sol durante una semana, luego se almacenó para ser utilizada en los experimentos de germinación y crecimiento.

CURVAS DE GERMINACION.-

Se tomaron 400 semillas recién recogidas de cada una de las especies y se colocaron en platos de aluminio con suelo, luego se cubrieron con una capa delgada (1.0 cms) de suelo. El suelo se mantuvo siempre húmedo. Los datos de semillas germinadas se tomaron cada dos días por un período de dos meses.

GERMINACION EN CUATRO NIVELES DE LUZ.

Se fabricaron cajas de madera de 1 x 0.5 x 0.8 m., las cuales se cubrieron con Nylon. El nylon usado permitió la entrada de luz en 70, 50 y 20%; además se utilizó un testigo sin nylon. La entrada de luz total para el invernadero, está en el ámbito 250-260 microeinsteins/m²/seg. Para tomar ese dato se usó el fotómetro Li Cor Modelo LI 185. En cada caja se colocaron 200 semillas de cada especie en platos de aluminio con papel de toalla comercial. Se tomaron datos de las tres especies, cada dos días, por un período de un mes.

EVALUACION DEL DEFICIT HIDRICO.

Para este fin se usó polietilenglicol 6000 Fisher (P.E.G.), en soluciones de 0, -1 y 3 bares. Para cada tratamiento se usaron platos de aluminio con papel de toalla, donde se colocaron 200 semillas inmersas en la solución. Los

platos se taparon con plástico para evitar la evaporación y la solución se cambió cada 8 días, para evitar el efecto de concentración de soluto, debido a evaporación. Los datos de germinación se tomaron cada dos días, por un período de un mes.

VIABILIDAD DE LAS SEMILLAS.

Las semillas de las tres especies se almacenaron cubiertas con fungicida Captan (Orthocide 50%), en bolsas plásticas a 5°C y 50% de humedad relativa. La viabilidad se evaluó en las semillas recién colectadas, a los 6, 12, 24 meses, con una muestra de 400 semillas en condiciones de invernadero (Figura # 1, Apéndice). Al final de cada prueba se determinó el porcentaje de germinación.

EFFECTO DE LA TEMPERATURA.

Para evaluar el efecto de la temperatura, se usaron cámaras de germinación ajustadas a de 20 °C y 90% de humedad relativa. Para cada especie se utilizaron 400 semillas en bandeja con papel de germinación. Para esta prueba se evaluaron sólo *Erythrina fusca* y *Erythrina poeppigiana* y las observaciones se hicieron cada dos días. La evaluación de *Erythrina berteroana* no se llevó a cabo por la escasez de semilla.

DETERMINACION DEL EFECTO DE LA SIMBIOSIS CON *Rhizobium*
SOBRE LA TASA DE CRECIMIENTO Y LA DISTRIBUCION DE BIOMASA
EN LAS PLANTULAS DE *Erythrina berteriana*, *Erythrina fusca* y *Ery-
thrina poeppigiana*.

PREPARACION DEL SUELO.

El suelo se obtuvo de un terreno abandonado, situado en el cantón de Moravia, provincia de San José. El terreno se usaba antiguamente en el cultivo de café. En el cuadro # 1 del Apéndice N^o 1, se muestra el análisis químico de este suelo.

El suelo se cubrió con una doble capa de plástico y se fumigó con Bromuro de Metilo (gas 98%), dos días. Posteriormente se empacó en bolsas de plástico con capacidad para dos kilogramos.

PREPARACION DE LA SEMILLA.

La semilla se esterilizó con Na Cl O al 5%, luego se lavó 3 veces con agua destilada estéril. Debido a que la germinación de *Erythrina berteriana* se encuentra muy dispersa en el tiempo, se practicó escarificación manual con papel lija. Se utilizaron 100 bolsas con suelo para cada especie de *Erythrina*, en cada bolsa se colocaron 10 semillas y se regó con agua destilada.

DISEÑO DEL EXPERIMENTO.

Cada especie se sometió a tres tratamientos; fertilización con nitrógeno 100 p.p.m. en forma de nitrato de amonio, aplicado cada dos semanas, *Rhizobium* cepa CIA 947 en una solución de 10^{10} bacterias/ml de solución salina, 5 ml por bolsa y el testigo. Durante el tiempo de crecimiento se regó las plántulas con agua destilada y se rotaron para evitar el efecto de posición en el invernadero. A la tercer semana se dejó sólo una planta por bolsa, se procuró la mayor uniformidad de tamaño para cada especie. Se realizó 3 cosechas de 10 plántulas por cada tratamiento, a las 6, 12 y 18 semanas.

ANÁLISIS DE CRECIMIENTO.

Las plántulas se dividieron en tallo, raíz, hojas y nódulos, todas las partes se secaron en horno a una temperatura de 70 °C (hasta peso constante).

El área foliar se obtuvo por medio de un dibujo de las hojas de cada plántula en un papel de área y peso conocidos, los dibujos se recortaron y se determinó el área de las hojas.

ANÁLISIS DE NITROGENO.

En la última cosecha se realizaron análisis por el

método de MICROKJEDAHN (López, 1976), de una muestra de 5 plantas por tratamiento, estos se llevaron a cabo en el Centro de Investigaciones Agronómicas de la Universidad de Costa Rica.

PLANTULAS EN EL CAMPO,

Se recogieron plántulas de la zona de colecta de la semilla, y se les determinó: calidad de luz del sitio, peso seco de tallo, hojas, raíces y nódulos.

PARAMETROS ESTIMADOS,

Con los datos de las cosechas de plántulas se calcularon los siguientes índices.

Índice de crecimiento relativo (I.C.R.)

Indica el aumento en biomasa por unidad de biomasa, existente en un intervalo de tiempo.

$$I.C.R. = \frac{\ln P_2 - \ln P_1}{T_2 - T_1}$$

Índice de asimilación neta (IAN)

Indica el aumento en biomasa por unidad de área foliar en el intervalo (Evans).

$$I.A.N. = \frac{P_2 - P_1}{(A_2 - A_1)} \frac{(\ln A_2 - \ln A_1)}{(T_2 - T_1)}$$

Tasa de crecimiento del área foliar (TAF).

Indica el aumento en área foliar, por biomasa existente, por intervalo.

$$T.A.F. = \frac{(A_2 - A_1) (\ln P_2 - \ln P_1)}{(\ln A_2 - \ln A_1) (T_2 - T_1)}$$

Donde:

P_1 y P_2 son los pesos en el tiempo uno y dos.

A_2 y A_1 son las áreas foliares en el tiempo uno y dos.

T_2 y T_1 son el tiempo uno y dos.

\ln los respectivos logaritmos naturales.

EFICIENCIA SIMBIOTICA.

Se calculó un índice de eficiencia basándose en el peso seco, este índice es una modificación del usado por Gibson (1978), y lo que hace es comparar el peso seco de las plantas con *Rhizobium* con el tratamiento con nitrógeno y con el testigo.

Eficiencia de la simbiosis respecto al testigo:

$$E.S./T = \frac{\text{Peso seco plantas con nódulos}}{\text{Peso seco plantas testigo}}$$

Eficiencia de la simbiosis con respecto al tratamiento con nitrógeno.

$$E.S./N = \frac{\text{Peso seco plantas con nódulos}}{\text{Peso seco plantas con Nitrógeno}}$$

ANALISIS DE DATOS.

El análisis de datos de germinación se hizo por medio de gráficas, porcentaje de germinación y el coeficiente de velocidad de germinación (Scott, et al, 1984).

$$C. Vel = 100 \frac{\sum Ni}{\sum Niti}$$

Donde:

Ni = semillas germinadas en el tiempo Ti

Las curvas de germinación para el efecto del déficit hídrico se compararon mediante la prueba no paramétrica de Kolmogorov-Smirnof (Daniel, 1979). En esta prueba se tomaron los resultados de los tres tratamientos a los cuales sometió la especie y se evaluaron por pares, con el objetivo de determinar si existía diferencia estadística en las curvas de porcentaje acumulado de germinación.

El crecimiento de las tres especies se evaluó por comparación de los índices calculados. Se realizaron análisis de variancia para las biomásas totales de los

tratamientos, así como de la biomasa de los órganos bajo diferentes tratamientos.

La distribución de la biomasa se analizó por medio del uso de porcentajes y estos datos se compararon con datos obtenidos en el campo.

Se realizó un análisis exploratorio con los datos de plántulas en el campo y se correlacionó la biomasa nodular con la biomasa de los otros órganos de la planta.

IV.- RESULTADOS Y DISCUSION.

CURVAS DE GERMINACION Y VIABILIDAD.

En la Figura # 1 se muestra la distribución de la germinación en el tiempo, para las tres especies. *Erythrina fusca* alcanza un 90% de germinación en sólo 18 días, con una gran aceleración en los primeros días. En esta especie hay una gran aceleración en los primeros días. En esta especie hay un 7% de la semilla que continúa el proceso de germinación para alcanzar un total en 50 días.

Erythrina poeppigiana distribuye un poco la germinación en los primeros días, alcanza el 90% en 16 días y el total en 30 días.

Erythrina berteroana sólo logra un 36% de germinación en 56 días, gran parte de la semilla no germinó. La semilla que fue escarificada sólo aumenta en un 10% la germinación, y parece haberse dañado en el proceso.

El coeficiente de velocidad en el proceso fue de 8.57 para *Erythrina fusca* fue el mayor valor alcanzado, seguido por el de *Erythrina poeppigiana* con 6,77 y por último *Erythrina berteroana* con sólo 4,29.

Erythrina fusca y *Erythrina poeppigiana* muestran una respuesta rápida a la imbibición, lo que sugiere una rápida germinación en

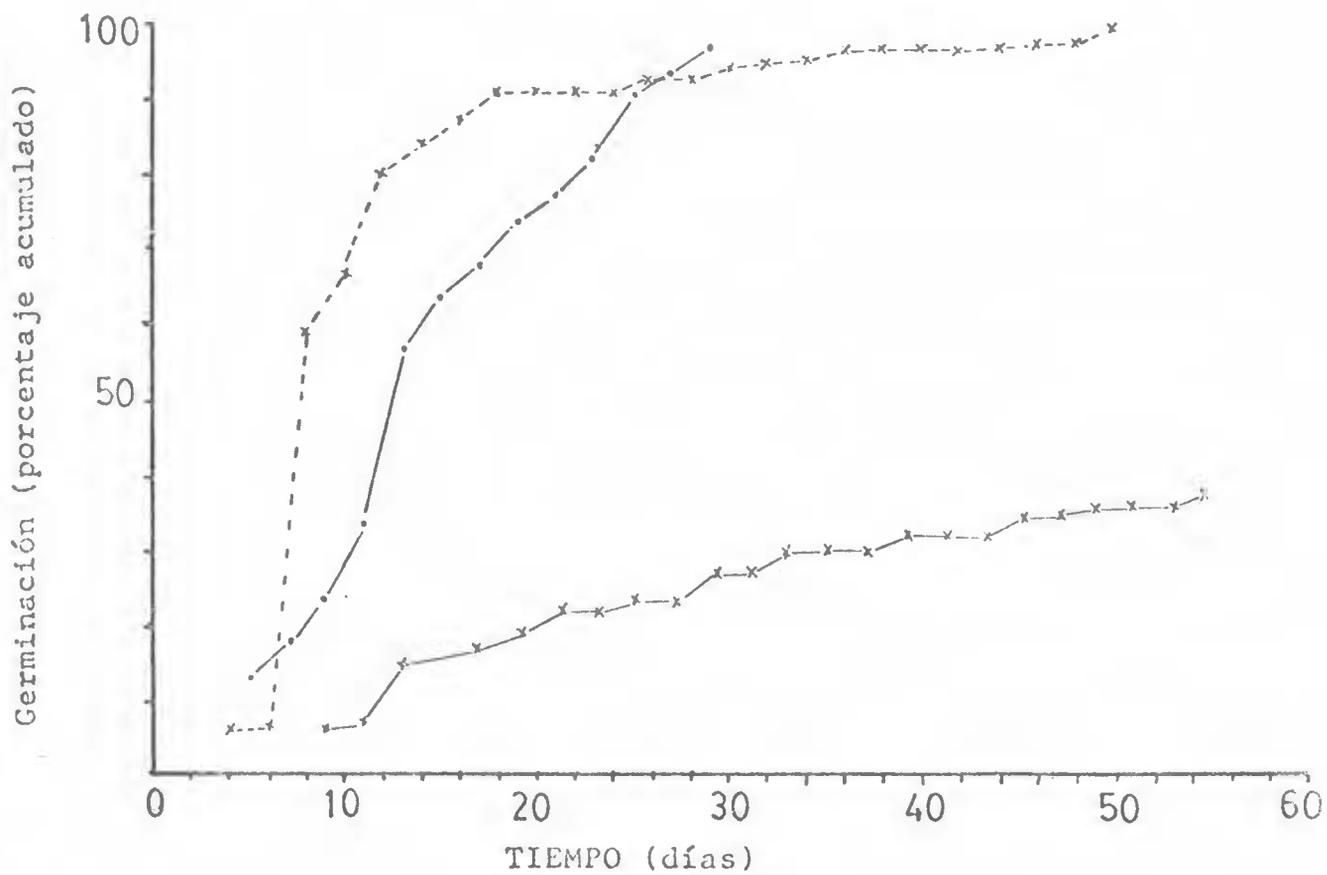


Figura 1: Curva de germinación de *Erythrina berteroana* (-x-x-), *Erythrina fusca* (-x-x-) y *Erythrina poeppigiana* (—•—), por un período de 60 días, bajo condiciones de invernadero.

condiciones naturales. En *Erythrina fusca* un 7% de las semillas germinó en un período más prolongado, lo que permite esperar una respuesta similar en el campo.

Erythrina berteriana distribuye más uniformemente la germinación (Figura #1), lo que puede ser ventajoso en caso de competencia intraespecífica o como medio de dispersión (Taylorson y Hendricks, 1977). Sin embargo, es difícil deducir las ventajas de distribuir la germinación en un período mayor, ya que la planta ya no existe en muchos lugares donde se distribuía anteriormente, las pocas plántulas que se observaron en el campo, se encontraron en bordes de bosques. Esta especie tiene semillas con capacidad para permanecer mucho tiempo latentes y germinar esporádicamente; la latencia puede ser finalizada por temperaturas fluctuantes muy comunes en bordes de bosque (Silvertown, 1984).

La latencia de *Erythrina berteriana* se puede deber a cubiertas seminales que impiden la entrada de agua y oxígeno, las cuales han sido observadas en muchas leguminosas, pero también podría estar involucrado un inhibidor endógeno (Amén, 1968; Mayer y Shain, 1974; Gopinathan y Babu, 1985).

La semilla latente es una forma avanzada de adaptación de gran valor de sobrevivencia, ya que mantiene la semilla viva y aumenta la probabilidad de ser dispersada. Este mecanismo de adaptación puede aumentar el potencial

reproductivo y generalmente representa un escape a condiciones desfavorables en determinado período (Amón, 1968; Siver-town, 1984; Ratchcke y Lacey, 1985). Estas presiones de selección pueden haber conducido a esta especie a presentar una germinación como la observada.

En la figura 2, se muestran los resultados del experimento de viabilidad de semillas a los 6, 12 y 24 meses.

E. fusca mostró un pequeño descenso en la viabilidad, pero *E. poeppigiana* fue la especie cuya viabilidad se perdió más rápidamente. El descenso se puede explicar por el deterioro de las membranas, desorganización del A.D.N., y reducción de la actividad enzimática, procesos cuyas causas no son bien comprendidas (Mayer y Shain, 1974; Mayer, 1975; Bewley y Black, 1972, 1982).

E. berteriana (Figura 2) aumentó el número de semillas germinadas en un período de 30 días, conforme aumentó el tiempo de almacenaje. La desaparición de la latencia en esta especie, indica la presencia de algún inhibidor de la germinación que pierde su actividad. Este hecho ha sido observado en otras leguminosas y cambios de este tipo pueden inducirse por temperaturas fluctuantes (Mayer y Shain, 1974). Esto sugiere que la especie puede romper la latencia en claros de bosque y bordes, condiciones en las que fue localizada creciendo.-

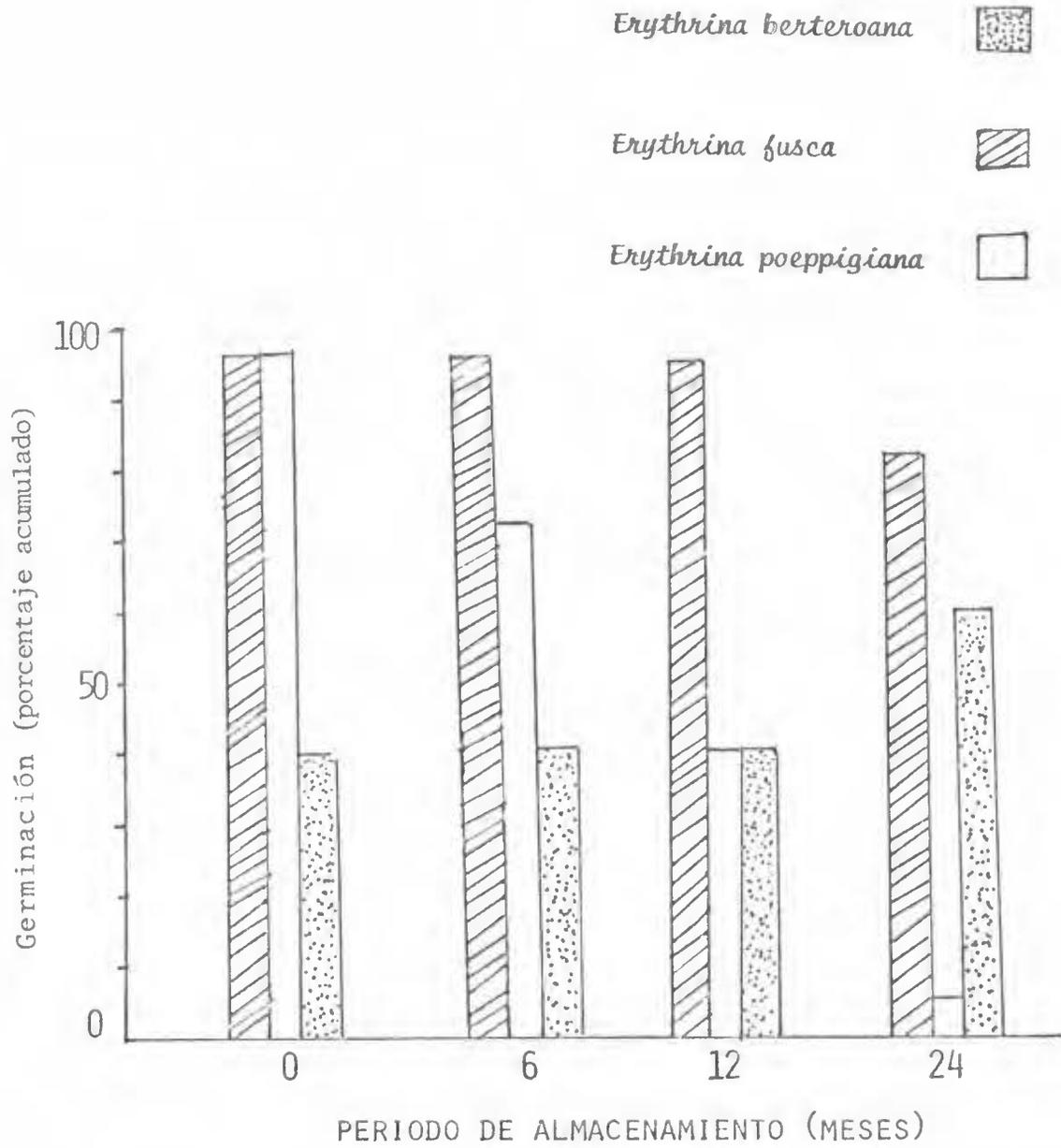


FIGURA 2: Viabilidad de las semillas de *Erythrina berteroana*, *Erythrina fusca* y *Erythrina poeppigiana*, almacenadas a 5°C y 50% de humedad relativa por un período de 24 meses.

EFFECTO DE LA SIMULACION DEL DEFICIT HIDRICO.

El aumento en el déficit de humedad disminuyó la velocidad de germinación, como se observa en el Cuadro 1. En la Figura 3, se puede observar como no sólo disminuye la velocidad de germinación, sino el porcentaje germinado.

El el Cuadro 2, se resume el resultado de la prueba de Kolmogorov-Smirnof. Todas las comparaciones fueron estadísticamente diferentes, con excepción de la prueba para comparar *E. berteriana* a 0 y -1 bares.

Estos resultados muestran que para las tres espe - cies el agua es un elemento altamente limitante de la germinación. Un descenso de -1 bar, es capaz de disminuir en forma significativa la velocidad y el porcentaje de germinación.

Según Hoveland y Buckanan (1973), en soya, que es también una papilionada, la reducción en la germinación cuando se aumenta el déficit hídrico, es mayor que en otras espe - cies. En este experimento se hizo evidente la alta sensibi - lidad de las semillas de estas especies a la disminución del agua disponible en el medio.

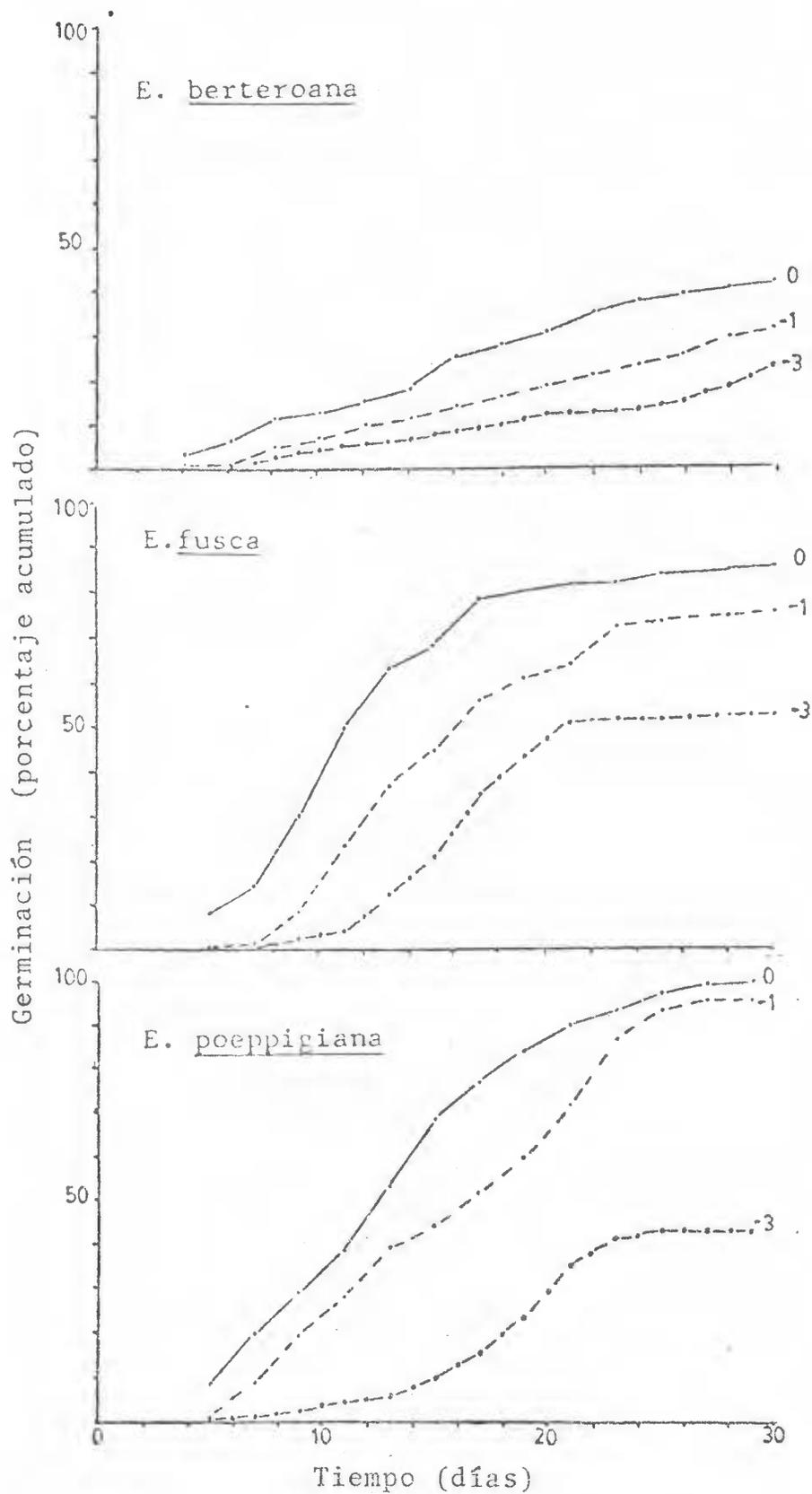


FIGURA 3: Curvas de germinación de tres especies de *Erythrina* a 0, -1, -3 bares, en condiciones de invernadero.-

CUADRO N° 1

EFFECTO DEL DEFICIT HIDRICO SOBRE EL COEFICIENTE DE VELOCIDAD DE GERMINACION (C. VEL.) EN *Erythrina berteroana*, *Erythrina fusca* y *Erythrina poeppigiana*

Especie	Nivel del déficit (bares)		
	0	-1	-3
<i>Erythrina berteroana</i>	5,84	5,09	4,38
<i>Erythrina fusca</i>	8,65	6,93	6,07
<i>Erythrina poeppigiana</i>	7,71	6,08	5,31

CUADRO 2

COMPARACIÓN DE LAS CURVAS DE GERMINACION A TRES
NIVELES HIDRICOS MEDIANTE LA PRUEBA DE
KOLMOGOROV - SMIRNOF VALOR DE K - S Y
NIVEL DE SIGNIFICANCIA

	<i>E. berteriana</i>		<i>E. fusca</i>		<i>E. poeppigiana</i>		
	bares		bares		bares		
	-1	0	-1	0	-1	0	
Bares	-1	0.08 (N.S)	—	0.24***	—	0.37***	—
	-3	0.35***	0.29***	0.51***	0.30***	0.58***	0.27***

(N.S) es no significativo

*** con una probabilidad menor a 0.001

GERMINACION EN DIFERENTES NIVELES DE SOMBRIO.

En la Figura 4, se muestra la germinación en diferentes niveles de sombrio. No hubo una clara separación de curvas para ninguna de las tres especies, lo que indica que las semillas no se encuentran restringidas para germinar cuando la luz es baja.

En el Cuadro 3, se observa el resultado del cálculo de coeficiente de velocidad. *E. berteriana* tiene una tendencia a germinar más rápido, conforme aumenta el nivel de sombrio. *E. fusca* muestra resultados similares, pero *E. poeppigiana* tiene resultados muy ambiguos. Es común para las tres especies, que la germinación más rápida no se da en condiciones de luz total y se puede deber a que se alcancen temperaturas muy altas que puedan ser limitantes para la germinación, (Taylorson y Hendricks, 1977). Esta reducción de la velocidad a plena luz, tiene sentido si se piensa que el óptimo de germinación no se esperaría en condiciones de alta radiación, donde el crecimiento de la plántula puede restringirse por sequía (Angevine y Chabot, 1979; Ratchkey y Lacey, 1985).

EFFECTO DEL AUMENTO EN LA TEMPERATURA.

Como se observa en la Figura 5, la germinación ocurrió en un tiempo menor, cuando se realizó la prueba a 30°C, que cuando se hizo la prueba en suelo (Figura 1).

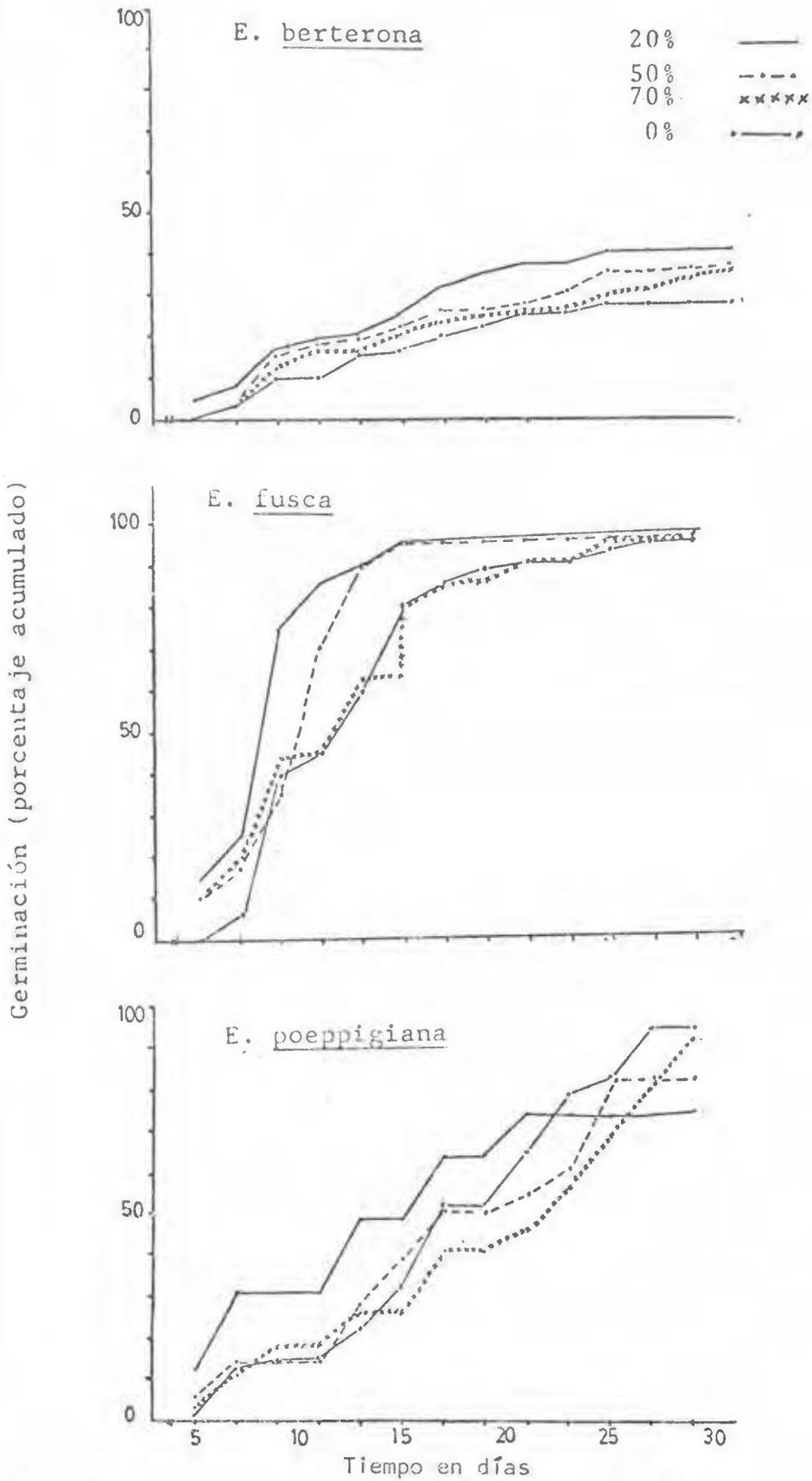


Figura 4: Germinación de las tres especies a cuatro niveles de sombrío, en un período de 30 días, en condiciones de invernadero.

CUADRO 3

EFFECTO DEL NIVEL DE SOMBRIO SOBRE LA VELOCIDAD
DE GERMINACION (*) DE LAS SEMILLAS DE
Erythrina berteroana, *Erythrina fusca* *Erythrina poeppigiana*

Especie	Nivel de sombrio en porcentaje			
	0	25	50	75
<i>E. berteroana</i>	6,72	5,33	7,74	8,09
<i>E. fusca</i>	8,08	7,98	9,94	11,24
<i>E. poeppigiana</i>	5,62	8,53	7,76	8,14

(*) Velocidad de germinación es dada por $\frac{100 \text{ Ni}}{\text{NiTj}}$

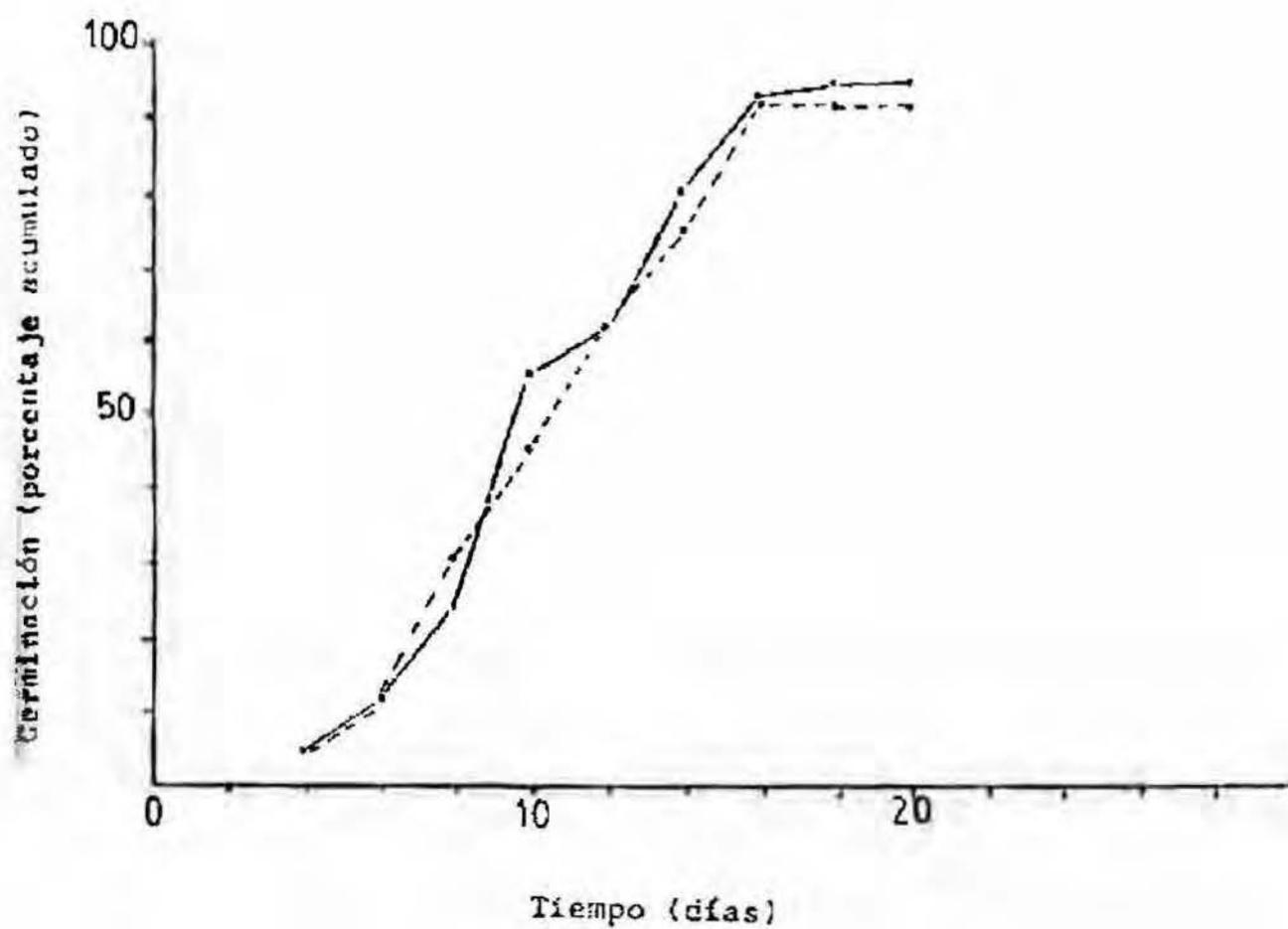


Figura 5 : Curva de germinación de *E. fusca* (—•—) y *E. poeppigiana* (---•---) a 20 °C y 50% humedad relativa.

Estos resultados son similares a los comunicados para otras especies (Mayer, 1975; Bewley y Black, 1978; Ratchkey y La cey, 1985).

El coeficiente de velocidad de *E. fusca* en el invierno de 8,57 pasó a ser 2,42 a 30°C; y el de *E. poeppigiana* pasó de 6,77 a 2,73. El aumento en la velocidad de germinación está relacionado con la aceleración de las funciones metabólicas al aumentar la temperatura (Mayer y Shain, 1974; Gelmond, 1978).

DINAMICA DE LA PRODUCCION DE BIOMASA Y CRECIMIENTO DE ORGANOS.

En la figura 6, se muestra la producción de biomasa de cada especie bajo los diferentes tratamientos. *E. fusca* es la especie que alcanza la mayor biomasa, le sigue *E. poeppigiana* y en último lugar se sitúa *E. berteriana*.

En las figuras 7, 8 y 9, se observa el crecimiento total y el de cada uno de los órganos en las tres especies. Se nota una tendencia de las plántulas con nódulos a aumentar la biomasa destinada a la raíz y de las plantas con fertilizante a aumentar la biomasa en tallo y hojas.

En la figura 10, se muestra el crecimiento en área foliar. En todos los casos la línea superior en el segundo período corresponde al tratamiento con nitrógeno.

En los cuadros 4, 5 y 6, se resumen los datos de la producción de biomasa de cada uno de los órganos y el total en todos los tratamientos. Para estos datos se muestra en el Cuadro 7, el resumen del resultado del análisis de variancia para cada especie, en los diferentes tratamientos y bajo las tres cosechas.

Las diferencias en biomasa total no fueron significativas en la primera cosecha para *E. fusca* y *E. poeppigiana*, pero

la situación cambió en la segunda y tercera cosecha. Es alto el nivel de significancia de las diferencias entre tratamientos, para la biomasa total y para los órganos de plántulas, bajo diferentes tratamientos. Conforme la simbiosis se establece, se obtienen mayores diferencias en producción tanto de biomasa total como de los distintos órganos.

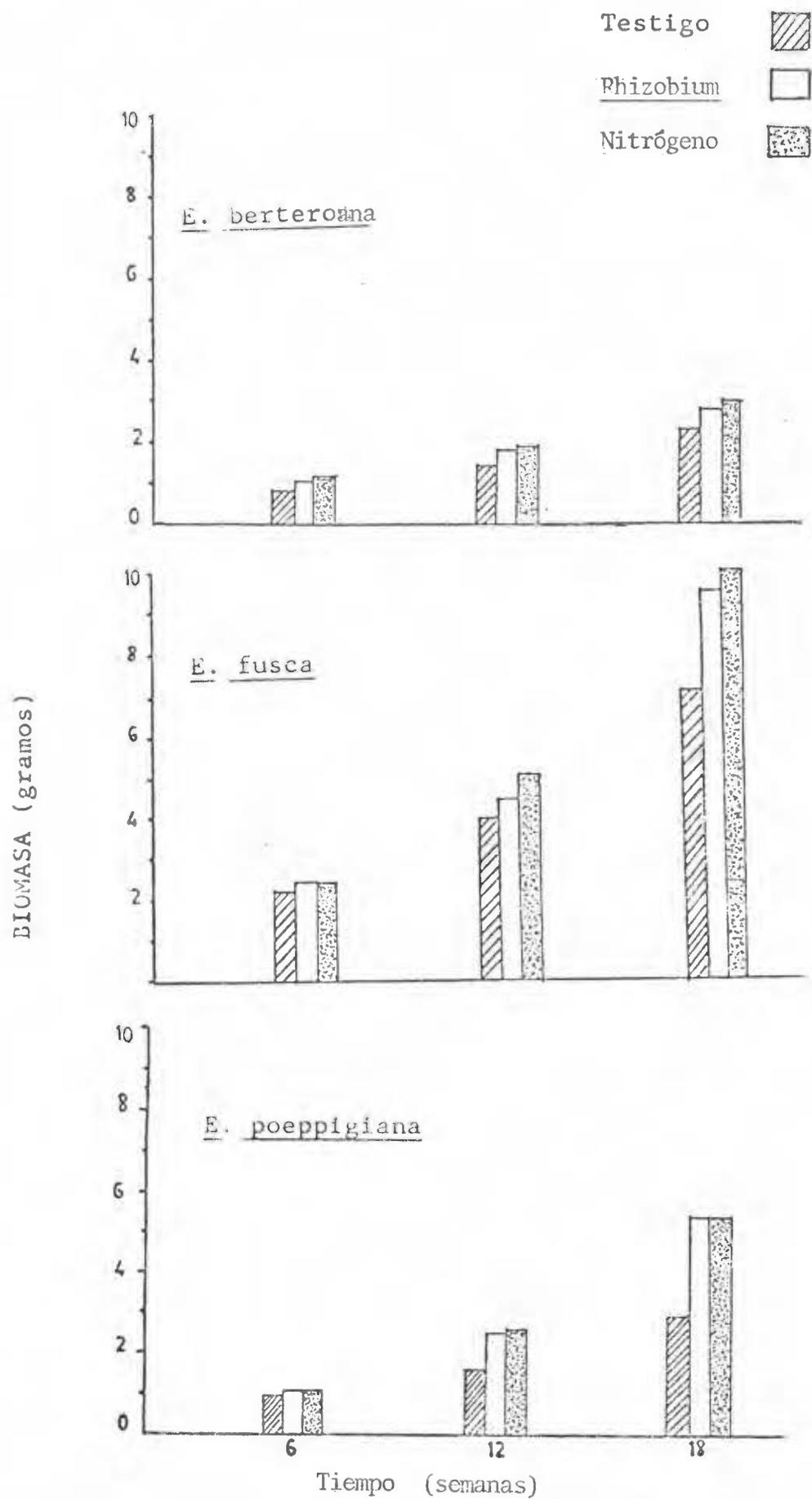


Figura 6: Biomasa total alcanzada por *Erythrina berteriana*, *Erythrina fusca* y *Erythrina poeppigiana* a las 6, 12 y 18 semanas de crecimiento en condiciones de invernadero.

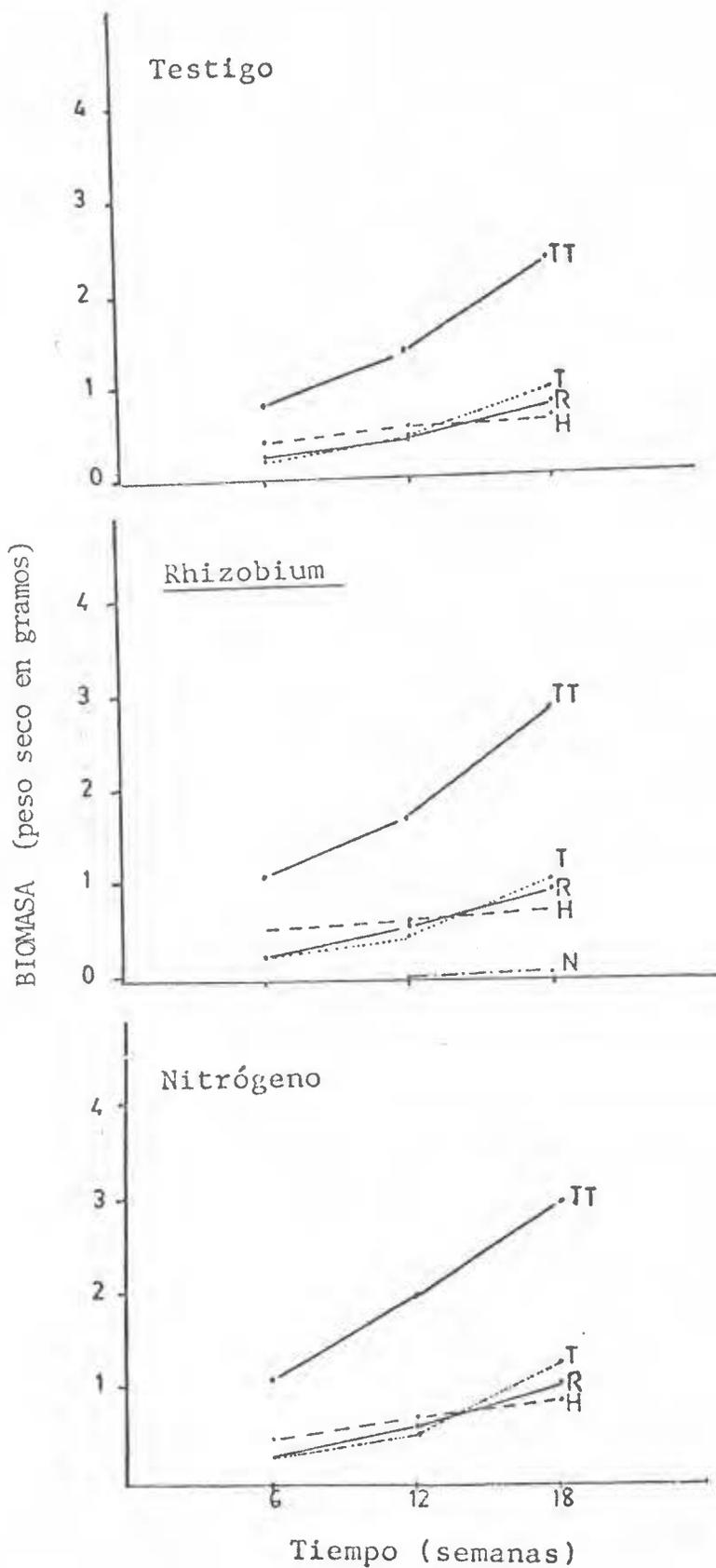


Figura 7: Aumento en biomasa de las plántulas de Erythrina berteroana, total (TT), tallo (T), hojas (H), raíz (R) y nódulos (N), bajo tres tratamientos.

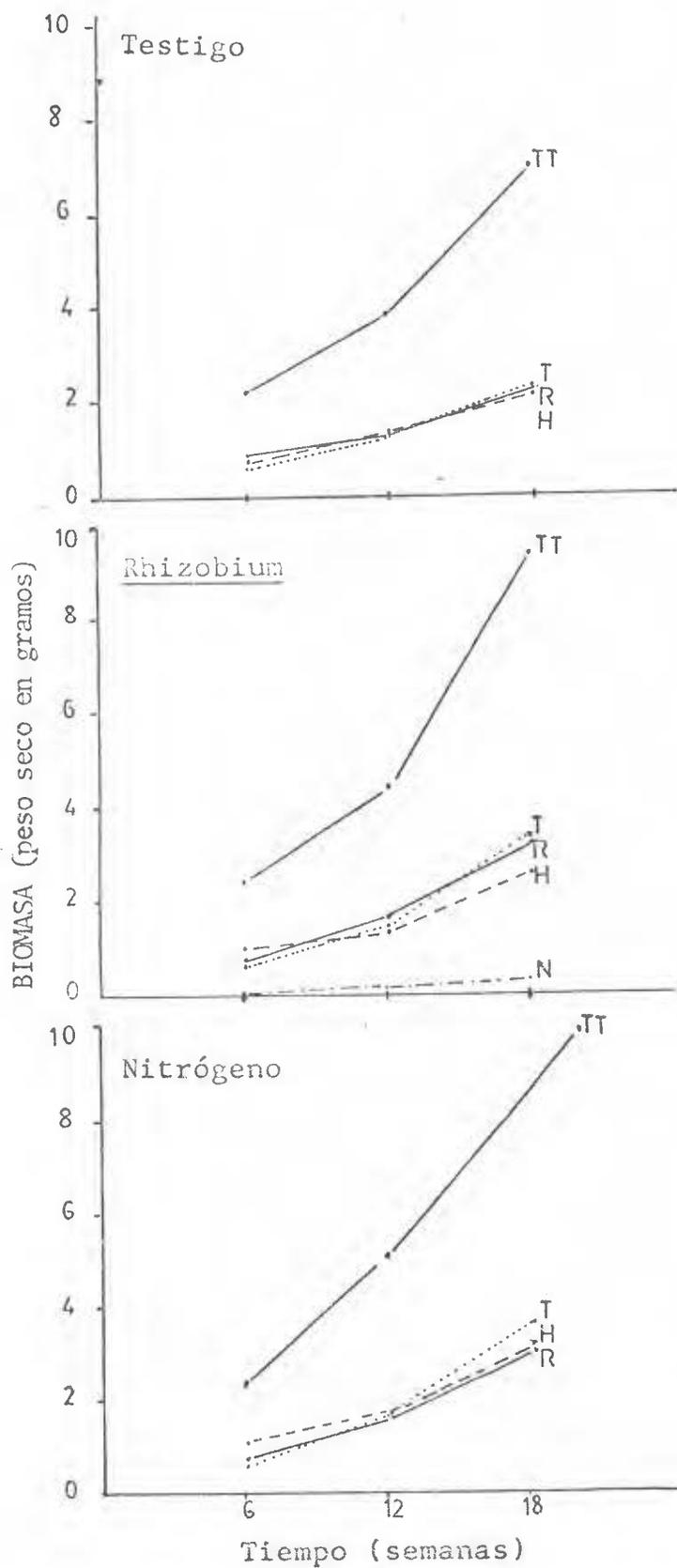


Figura 8: Aumento en biomasa de las plántulas de Erythrina fusca, total (TT), tallo (T), hojas (H), raíz (R) y nódulos (N), bajo tres tratamientos.

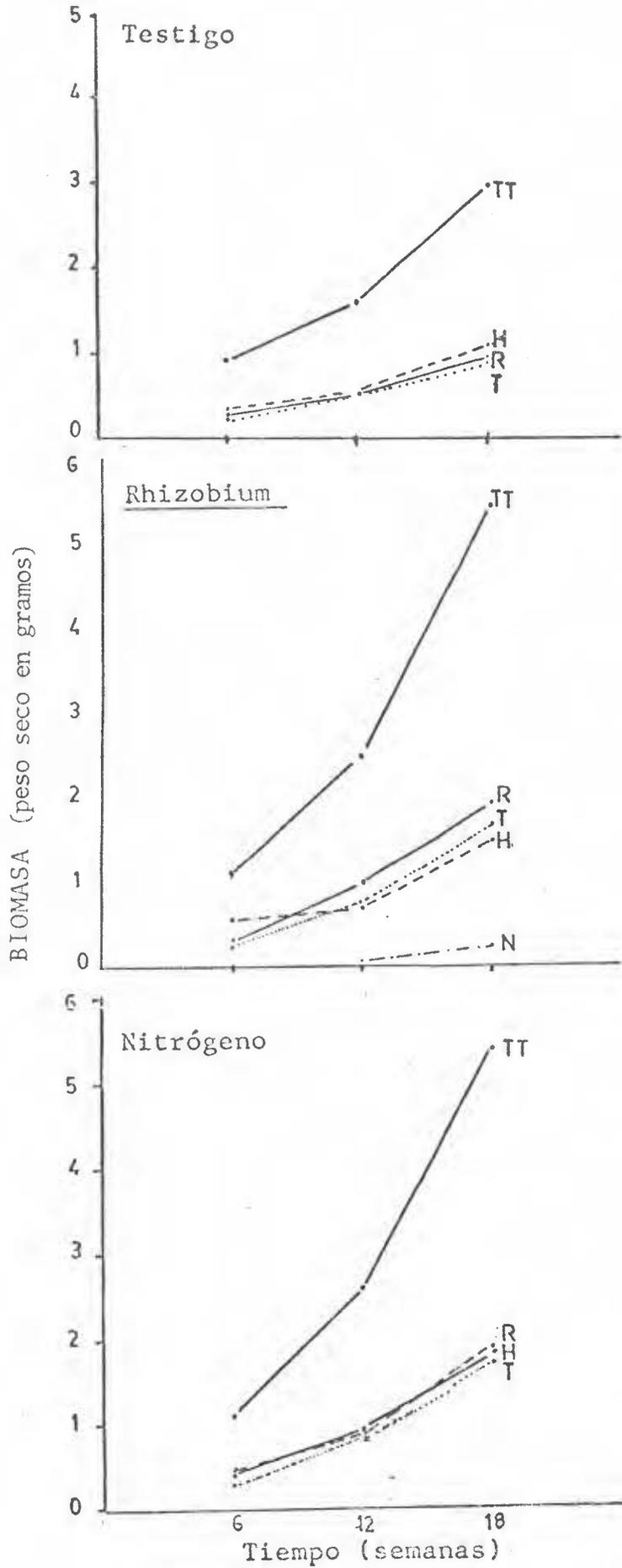


Figura 9: Aumento en biomasa de las plántulas de Erythrina poeppigiana, total (TT), tallo (T), hojas (H), raíz (R) y nódulos (N), bajo tres tratamientos.

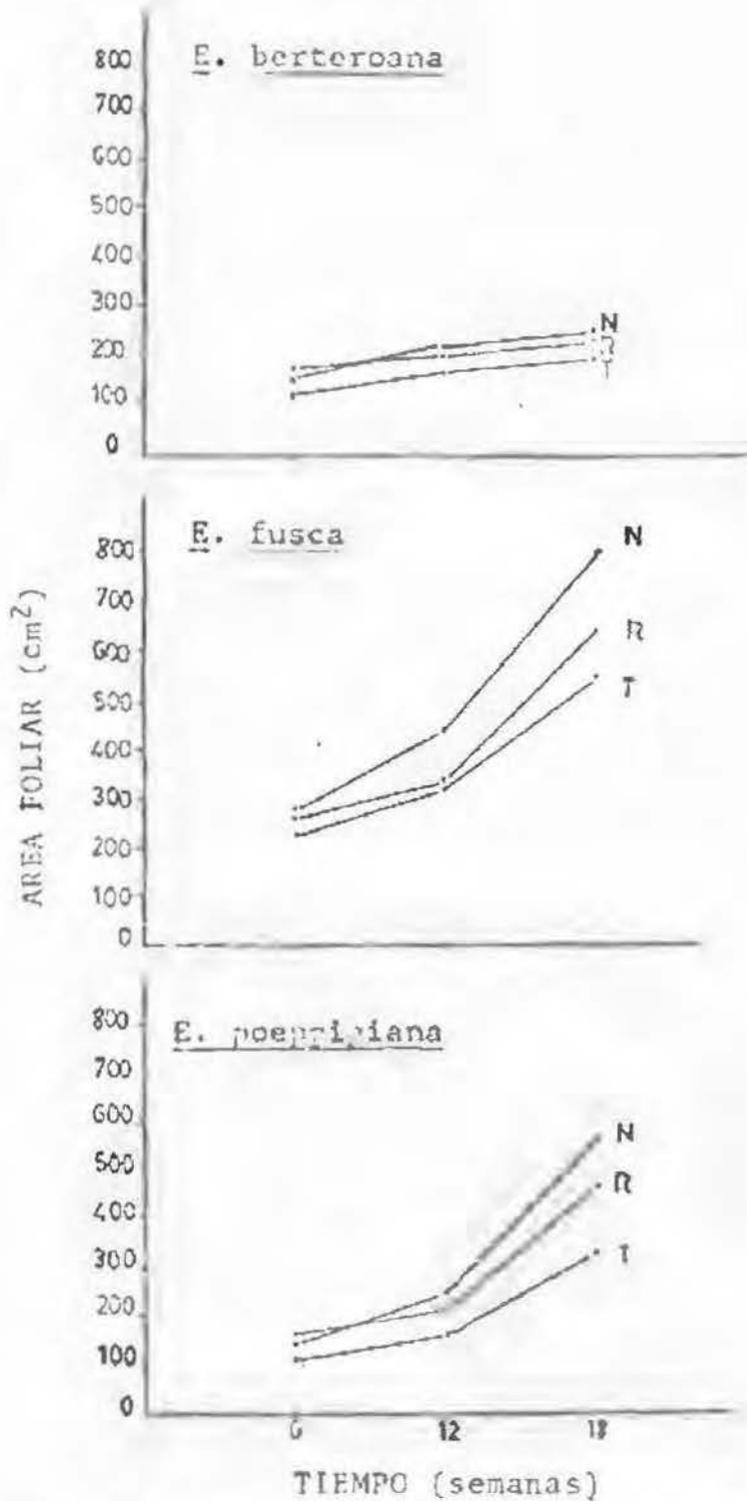


Figura 10: Aumento en área foliar de las tres especies de *E. thrina*, bajo tratamiento de nitrógeno (N), *Rhizobium* (R) y testigo (T) a las 6, 12 y 18 semanas.

CUADRO 4

BIOMASA (peso seco en mg) DE LOS ORGANOS DE *Erythrina berteroana* SOMETIDAS A TRES TRATAMIENTOS A LAS 6, 12 Y 18 SEMANAS DE CRECIMIENTO EN CONDICIONES DE INVERNADERO
(Promedio y variancia de diez plantas)

TRATAMIENTO	TESTIGO			RHIZOBIUM			NITROGENO		
	6	12	18	6	12	18	6	12	18
Hojas	410,7	531,2	637,83	560,90	640,03	754,39	507,40	699,10	801,64
	33,2	37,18	51,18	59,10	66,72	64,11	34,80	53,26	67,26
Tallo	217,1	403,97	911,02	279,90	484,20	1034,65	284,88	558,5	1272,99
	32,3	47,88	62,60	30,10	58,30	123,30	19,86	64,0	151,14
Raíz	230,6	408,64	757,07	249,40	602,90	977,30	284,70	665,03	1075,74
	55,7	60,12	87,98	29,60	75,70	135,20	25,70	63,68	111,84
Nódulos	-	-	-	-	18,80	91,77	-	-	-
					6,44	27,82			
Total	858,4	1338,89	2311,63	1090,2	1727,64	2835,19	1076,98	1922,95	3028,25
	99,80	118,83	191,13	106,49	16,42	271,63	53,78	166,72	283,50

CUADRO 5

BIOMASA (peso seco en mg) DE LOS ORGANOS DE *Erythrina Fusca* SOMETIDOS A TRES TRATAMIENTOS A LAS 6, 12 Y 18 SEMANAS DE CRECIMIENTO EN CONDICIONES DE INVERNADERO (Promedio y variancia de diez plantas)

TRATAMIENTO	TESTIGO			R H I Z O B I U M			N I T R O G E N O		
	6	12	18	6	12	18	6	12	18
Hojas	883,45	1261,37	2175,78	1027,8	1335,90	2545,31	1077,40	1728,50	3171,40
	122,60	150,40	93,40	153,76	125,90	118,00	207,50	140,20	404,60
Tallo	614,20	1314,62	2478,34	659,30	1441,60	3338,63	599,30	1708,01	35731,20
	73,20	132,70	211,20	105,10	120,40	167,30	104,03	150,20	426,70
Raíz	770,30	1320,22	2314,38	689,30	1568,20	3240,54	723,60	1628,55	3040,63
	74,30	100,20	157,33	101,80	121,79	106,10	91,5	139,8	154,5
Nódulos	-	-	-	22,97	91,10	277,29	-	-	-
				19,6	21,50	61,59			
Total	2267,80	3896,21	6968,50	2382,2	4412,52	9401,11	2400,40	5065,12	9847,4
	207,50	362,09	415,50	331,2	274,70	407,70	314,50	411,92	726,20

CUADRO 6

BIOMASA (peso seco en mg) DE LOS ORGANOS DE *Erythrina poeppigiana* SOMETIDOS A TRES TRATAMIENTOS A LAS 6, 12 Y 18 SEMANAS DE CRECIMIENTO EN CONDICIONES DE INVERNADERO
(Promedio y variancia de diez plantas)

TRATAMIENTO	TESTIGO			RHIZOBIUM			NITROGENO		
	6	12	18	6	12	18	6	12	18
Hojas	367,70	548,10	1148,80	534,82	709,10	1524,13	462,60	819,50	1806,94
	105,90	96,31	136,80		69,65	85,50	223,90	77,51	
Tallo	245,70	533,80	891,55	245,00	761,18	1690,40	305,00	874,59	1796,47
	59,10	96,31	133,68	92,60	68,89	160,60	87,50	130,30	102,10
Raíz	291,15	531,20	915,72	340,30	1008,80	1980,67	384,90	918,10	1796,90
	33,50	105,60	77,40	97,90	57,28	186,50	63,00	115,80	178,30
Nódulos	-	-	-	-	67,64	248,90	-	-	-
					21,30	16,01			
Total	904,55	1606,99	2957,09	1121,88	2528,67	5442,48	1096,19	2611,60	5401,27
	202,00	275,70	325,10	309,00	182,30	420,80	372,40	243,10	372,70

CUADRO 7

RESUMEN DE LOS ANALISIS DE VARIANCA (VALOR DE F) REALIZADOS PARA LAS TRES ESPECIES DE *Erythrina* EN LAS TRES COSECHAS.

E. berteroana

Tiempo (semanas)	6	12	18
Biomasa total	21,35***	37,91***	16,94***
Biomasa tallo	18,30***	38,55***	60,55***
Biomasa raíz	4,86**	84,06***	20,76***
Biomasa hojas	29,88***	41,60***	22,24***

E. fusca

Tiempo (semanas)	6	12	18
Biomasa total	0,51N.S.	27,36***	83,14***
Biomasa tallo	1,48N.S.	6,97**	7,20**
Biomasa raíz	3,37N.S.	18,02**	118,94***
Biomasa hojas	4,80**	33,79***	33,70***

E. poeppigiana

Tiempo (semanas)	6	12	18
Biomasa total	1,87N.S.	47,79***	144,07***
Biomasa tallo	7,20**	29,10***	29,88***
Biomasa raíz	40,70***	69,17***	133,71***
Biomasa hojas	3,09**	33,68***	72,29***

** Con una probabilidad menor a 0.01

*** Con una probabilidad menor a 0.001

RELACION RAIZ/VASTAGO

En la figura 11, se presentan los valores de esta relación, que fue siempre mayor cuando había nódulos, y por el contrario, la relación disminuyó en las plántulas tratadas con nitrato de amonio. En el testigo de *E. benthamiana* aumentó esta relación, pero *E. fusca* *E. peaplgiana* se desarrollaron más en las partes aéreas.

La tendencia a un mayor desarrollo de las partes aéreas en plantas fertilizadas, ha sido descrita para otras especies (Dawson y Jordon, 1979; Wodledge, 1983). Olubukanka, (1985) encontraron una disminución de esta relación al incrementar la concentración de nitrógeno en el fertilizante. Dicha respuesta parece estar determinada genéticamente y al desarrollar la planta menos la raíz, podría utilizar más energía en crecimiento de estructuras fotosintéticas, que implica la posibilidad de una tasa de crecimiento más alta.

Las plantas con nódulos presentan un mayor desarrollo de la raíz, esto puede ser porque *Rhizobium* está produciendo hormonas que inducen a este resultado. Badenoch-Jones (1982) indica que estas bacterias producen citoquininas y auxinas en la etapa de formación del nódulo; pero nada se ha dicho de la síntesis de hormonas por el bacterioide. La bacteria se vería beneficiada porque habría más área para desarrollo nodular, y la planta tendría más superficie para absorción de nutrientes

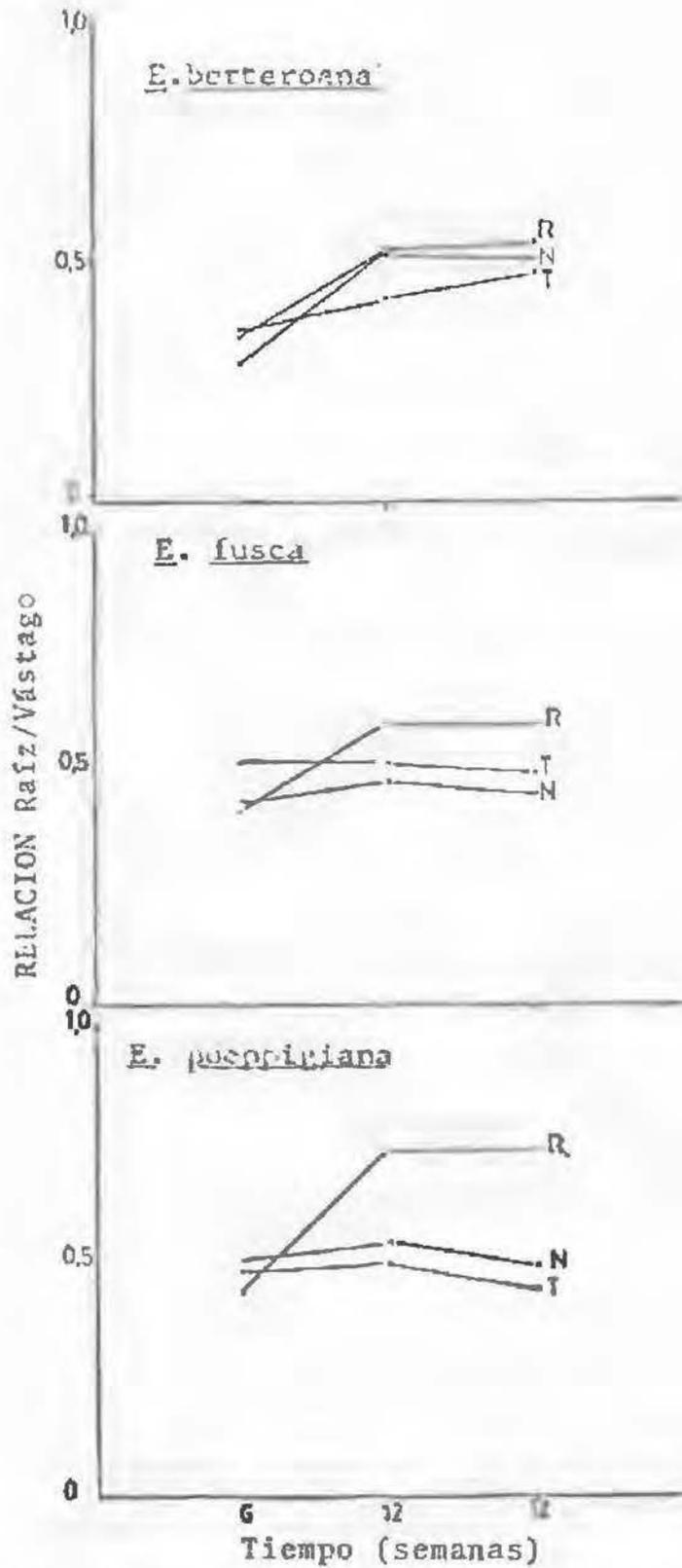


Figura 11: Relación Raíz/Vástago en los tres tratamientos: testigo (T), Rhizobium (R), nitrógeno (N), a las 6, 12 y 18 semanas, de crecimiento de las tres especies de Erythrina.

de esta forma la producción de hormonas por parte de *Rhizobium*, habría sido seleccionada positivamente.

ANÁLISIS DE CRECIMIENTO DE *Erythrina baxteroana*.

En el cuadro 8, se presentan las tasas reativas de crecimiento (T.R.C.) para *E. baxteroana*. Las pequeñas diferencias entre los tratamientos, producen diferencias significativas en las cosechas totales, como se observa en el cuadro 7. En esta especie las diferencias de biomasa total alcanzada por los tres tratamientos, no son tan altas como las alcanzadas por *E. fusca* y *E. poeppigiana* (Figura 6). Esto se debe a que la tasa de crecimiento es más baja o que no hubo una respuesta clara a los tratamientos.

La tasa de crecimiento de las plantas con *Rhizobium*, es sólo ligeramente superior a la del testigo en el primer período, pero en el segundo período es superior.

La T.A.N. es la menor de las tres especies, como se puede ver en el cuadro 9.

Según el cuadro 10, la T.C.A.F. de *E. baxteroana* es la menor de las tres especies. Inicialmente, el tratamiento con nitrógeno mostró el menor valor, pero en el segundo período, subió, superando al tratamiento con *Rhizobium*.

ANALISIS DE CRECIMIENTO DE *Erythrina fusca*.

Como se observa en el cuadro 8, la T.R.C., fue mayor en *E. fusca* en el tratamiento con fertilizante, y en el segundo período el testigo superó a los tratamientos. El análisis de variancia muestra las diferencias significativas entre tratamientos (Cuadro 7).

El aumento de la T.R.C., en el segundo período en plantas con nódulos, se debe a que éstos se encuentran bien desarrollados y probablemente en completa actividad.

En el cuadro 9, se incluyen los valores de T.A.N. y como se puede ver, son mayores en el segundo período. Las plantas con nódulos tienen una respuesta superior a las nitrogenadas. La tasa de asimilación neta de *E. fusca* es la más alta de las tres especies.

En el cuadro 10, se puede notar que *E. fusca* tiene la T.C.A.F., más alta de las tres especies y el tratamiento con nitrato de amonio supera al tratamiento con nódulos. El tratamiento con *Rhizobium* supera al testigo, pero no marcadamente.

CUADRO 8

TASA RELATIVA DE CRECIMIENTO (MG/MG/DIA), DE PLANTULAS DE
Erythrina berteroana, *Erythrina fusca* y *Erythrina poeppigiana*,
 SOMETIDAS A TRES TRATAMIENTOS POR DOS PERIODOS
 EN CONDICIONES DE INVERNADERO

Especie	Tratamiento	Período		Total
		1	2	
<i>E. berteroana</i>	Testigo	0,01058	0,0130	0,0117
	<u>Rhizobium</u>	0,0109	0,0117	0,0113
	Nitrógeno	0,0138	0,0108	0,0123
<i>E. fusca</i>	Testigo	0,0128	0,0138	0,0130
	<u>Rhizobium</u>	0,01467	0,0180	0,0160
	Nitrógeno	0,0177	0,0158	0,0160
<i>E. poeppigiana</i>	Testigo	0,0144	0,01451	0,0144
	<u>Rhizobium</u>	0,0193	0,0182	0,0187
	Nitrógeno	0,0206	0,0173	0,0192

CUADRO 9

TASA DE ASIMILACION NETA T.A.N., (mg de peso seco producido por cm² por día) DE LAS PLANTULAS DE *Erythrina berteroana*, *Erythrina fusca* y *Erythrina poeppigiana* SOMETIDAS A TRES TRATAMIENTOS DURANTE DOS PERIODOS, EN CONDICIONES DE INVIERNO DERO,

Especie	Tratamiento	Período 1	Período 2
<i>E. berteroana</i>	Nitrógeno	0,1070	0,1115
	<u>Rhizobium</u>	0,8030	0,1000
	Testigo	0,0775	0,1264
<i>E. fusca</i>	Nitrógeno	0,1842	0,1894
	<u>Rhizobium</u>	0,1660	0,2296
	Testigo	0,1461	0,1744
<i>E. poeppigiana</i>	Nitrógeno	0,1959	0,1765
	<u>Rhizobium</u>	0,1256	0,1066
	Testigo	0,1265	0,1357

CUADRO 10

TASA DE CRECIMIENTO DEL AREA FOLIAR TCAF (cm²/mg/semana) DE LAS PLANTULAS DE *Erythrina berteroana*, *Erythrina Fusca* y *Erythrina poeppigiana*, SOMETIDAS A TRES TRATAMIENTOS DURANTE DOS PERIODOS, EN CONDICIONES DE INVERNADERO.

Especie	Tratamiento	Período 1	Período 2
<i>E. berteroana</i>	Nitrógeno	1,9666	3,0678
	<u>Rhizobium</u>	2,2280	2,8207
	Testigo	2,0369	1,9809
<i>E. fusca</i>	Nitrógeno	6,1222	9,4086
	<u>Rhizobium</u>	4,2734	6,8314
	Testigo	5,4201	5,8117
<i>E. poeppigiana</i>	Nitrógeno	3,7875	6,5077
	<u>Rhizobium</u>	3,5269	5,7340
	Testigo	1,9080	3,4388

ANALISIS DE CRECIMIENTO DE Erythrina poeppigiana

En el Cuadro 9, se resumen los resultados del cálculo de la tasa relativa de crecimiento (T.R.C.) para esta especie. El tamaño inicial de la plántula es pequeño y la T.C.R., es la más alta de las tres especies. En la primera etapa el crecimiento de las plantas con nitrógeno fue mayor, pero en la segunda las plantas con nódulos superaron en T.R.C., a las plántulas con nitrógeno. La tasa de crecimiento en el tratamiento con Rhizobium fue superior al testigo en 0.004 mg/mg/día.

La T.A.N., fue superior en las plantas con nitrógeno, y en el segundo período las plantas con nódulos bajaron el valor de T.A.N. (Cuadro 9).

Como se puede ver en el Cuadro 10, el crecimiento relativo del área foliar fue muy alto en los tratamientos con nitrógeno, sobre todo en el segundo período.

ANÁLISIS DE CRECIMIENTO DE LAS TRES ESPECIES.

Se puede afirmar, con base en los resultados del estudio de crecimiento, que aunque el suelo no fue bajo en materia orgánica, que funciona como fuente de nitrógeno (Apéndice, Cuadro 1), se produjo un aumento en la T.R.C., debido a la simbiosis. Este aumento es notorio, sobre todo en la segunda etapa, cuando los nódulos son más activos.

La T.R.C., de las plántulas noduladas nunca fue tan alto como el de las plántulas tratadas con nitrato de amonio, como ha sido observado por otros autores (Dawson, 1979; Wodledge, 1983). Esto se debe a que gran parte de los fotosintatos de las plántulas con nódulos se utilizan para mantención del nódulo (Pate, et al, 1981; Salsac, et al, 1984).

Por su parte, las plantas con nitrógeno utilizan ese equivalente de energía en crecimiento, sobre todo de las partes fotosintéticas, que conlleva a mayores T.R.C. y T.A.N. Se puede esperar que plántulas de *Erythrina* que crecen en lugares donde hay una alta tasa de reciclaje de nitrógeno, no presenten nódulos. Esa condición es poco común, ya que estas especies de *Erythrina* se encuentran sólo en sitios alterados, donde la simbiosis tienen un alto significado ecológico (López, 1977). Estas especies logran así establecerse en condiciones en las cuales el nitrógeno es limitante e introducen este nutrimento al

sistema bajo el único costo de los fotosintatos de la planta. Esto sugiere que estas especies se pueden emplear para restablecer suelos pobres en materia orgánica, en particular *E. poeppigiana* por su alta tasa de crecimiento relativo.

Los resultados de la producción de raíces son interesantes y se puede afirmar que la contribución de materia orgánica al suelo, por plantas noduladas, es bastante alto. Así que el valor de estas especies no está sólo en una alta producción de follaje, sino en una alta producción de biomasa radicular. Stade y Vance (1984) encontraron que el nitrógeno derivado de la simbiosis es trasladado principalmente a la raíz y al tallo, y que 25% del nitrógeno foliar se deriva de la simbiosis y 45 - 65% del nitrógeno de raíces y tallos.

Esta información permite deducir que gran parte del nitrógeno derivado de la simbiosis está siendo trasladado al crecimiento de la raíz.

DISTRIBUCION DE LA BIOMASA.

En los cuadros 11, 12 y 13, se muestra la distribución de la biomasa (porcentaje) en los diferentes órganos de las plantas de las tres especies.

En la primera cosecha el porcentaje invertido en hojas es muy alto, pero conforme avanza el tiempo hay un aumento de la biomasa en los tallos de todas las especies. En las plántulas con nódulos, conforme la planta crece, aumenta el porcentaje de biomasa radicular y lo mismo sucede en las fertilizadas con nitrógeno con respecto al vástago. En la Figura 12, se observa cómo, conforme la planta crece, la cantidad de biomasa invertida en hojas es menor, lo que determina una tasa de crecimiento baja, muy diferente a la encontrada en herbáceas que tienen un gran desarrollo foliar (Evans, 1972; Grime y Roderick, 1975). Esto no tiene mucha relevancia en el ciclo de vida tan largo de un árbol, y en algunos árboles maduros la biomasa de hojas representa sólo entre 1 - 5% de la biomasa total (Larcher, 1980).

Es de notar el hecho de que el porcentaje de biomasa que representan los nódulos es muy bajo.

CUADRO 11

DISTRIBUCION DE LA BIOMASA (porcentaje) EN CADA ORGANO DE LAS PLANTULAS

DE *Erythrina berteroana* EN TRES COSECHAS (6, 12, 18 semanas)

PARA TRES TRATAMIENTOS

	T R A T A M I E N T O								
	Testigo			<u>Rhizobium</u>			Nitrógeno		
Tiempo (semanas)	6	12	18	6	12	18	6	12	18
Organo:									
Hojas	47,84	39,67	27,59	51,44	37,04	26,60	47,11	36,35	26,47
Tallo	25,29	30,17	39,41	25,67	28,02	36,49	26,45	29,04	42,03
Raíz	26,86	30,52	32,75	22,87	34,89	34,47	26,43	34,58	35,52
Nódulos					1,08	3,23			

CUADRO 12

DISTRIBUCION DE LA BIOMASA (porcentaje) EN CADA ORGANO DE LAS PLANTULAS DE *Erythrina fúisca* EN TRES COSECHAS (6, 12 y 18 semanas) PARA LOS TRES TRATAMIENTOS.

	T R A T A M I E N T O								
	Testigo			<u>Rhizobium</u>			Nitrógeno		
Tiempo (semanas)	6	12	18	6	12	18	6	12	18
Organo:									
Hojas	38,95	32,37	31,22	43,14	30,27	27,07	44,88	34,12	32,20
Tallo	27,07	33,74	35,56	27,67	32,67	35,51	24,96	33,72	36,20
Raíz	33,96	33,88	33,21	28,93	35,53	34,46	30,14	32,15	30,80
Nódulos				0,96	2,06	2,94			

CUADRO 13

DISTRIBUCION DE LA BIOMASA (porcentaje) EN CADA ORGANO DE LAS PLANTULAS DE
Erythrina poeppigiana EN TRES COSECHAS (6, 12, 18 semanas)
 PARA LOS TRES TRATAMIENTOS

	T R A T A M I E N T O								
	Testigo			<u>Rhizobium</u>			Nitrógeno		
Tiempo (semanas)	6	12	18	6	12	18	6	12	18
Organo:									
Hojas	40,67	34,10	38,84	47,67	28,04	28,00	42,20	31,37	33,40
Tallo	27,08	33,21	30,14	21,83	30,10	31,05	27,82	33,46	33,2
Raíz	32,20	33,05	30,96	30,33	39,89	36,39	35,11	35,15	33,2
Nódulos					2,67	4,57			

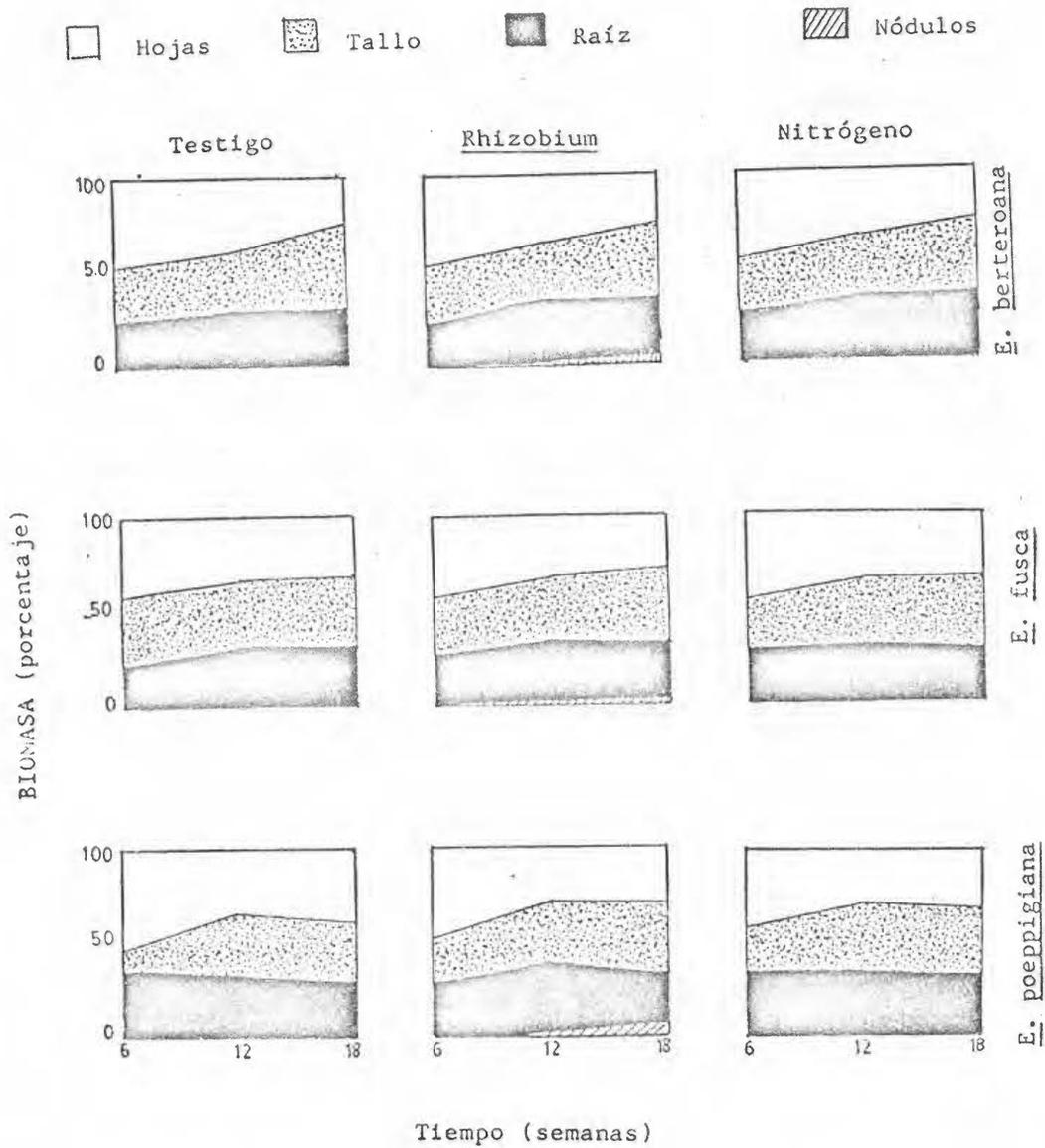


Figura 12: Distribución de la biomasa (porcentaje) en los órganos de *Erythrina berteroana*, *Erythrina fusca* y *Erythrina poeppigiana*, a las 6, 12 y 18 semanas.

EFICIENCIA DE LA SIMBIOSIS.

Como se observa en el Cuadro 14, la eficiencia en el crecimiento con respecto al testigo, fue en aumento sobre todo en *E. poeppigiana*, la cual casi dobla la biomasa al final del período. Para las tres especies hay un aumento conforme los nódulos empiezan a crecer. Sólo *E. berteriana* mostró un ligero descenso a las 18 semanas.

Una mayor eficiencia en el crecimiento de las plántu las noduladas, comparadas con los testigos, puede conferir una mayor capacidad de competencia en condiciones naturales. Grime y Rodrick (1975) y Saxena y Ramakrishnan (1981) deducen que cualquier característica que confiera a las plantas un mayor tamaño, proporciona una mayor capacidad de competencia por luz y nutrientes, esta ventaja estaría dada por la presencia de nódulos en las plántulas de *Erythrina*.

La eficiencia con respecto a las plantas con nitrato de amonio, fue muy alta en *E. poeppigiana* durante las tres cosechas.

Se puede decir que *E. poeppigiana* mostró la mejor respuesta a la inoculación, ya que el inóculo provenía de un hospedero de esa especie. Aunque en las otras especies si hubo nodulación, la respuesta más positiva la mostró *E. poeppigiana*. Tenemos entonces cierto grado de especificidad, no en la nodulación propiamente, sino en el grado de eficiencia de la interacción; algo similar fue observado por Allen y Allen (1936).

CUADRO 14

EFICIENCIA SIMBIOTICA, EN RELACION AL TESTIGO (E.S.T.) Y EN RELACION AL TRATAMIENTO CON NITROGENO (E.S.N.) EN TRES EDADES DE LAS PLANTULAS (6, 12 y 18 semanas) DE *Erythrina berteroana*, *Erythrina fusca* y *Erythrina poeppigiana*.

Edad (semanas)	E.S/T			E.S/N		
	6	12	18	6	12	18
Especie:						
<i>E. berteroana</i>	1,27	1,29	1,22	1,01	0,89	0,93
<i>E. fusca</i>	1,05	1,13	1,34	0,99	0,87	0,95
<i>E. poeppigiana</i>	1,24	1,57	1,84	1,02	0,96	1,00

CONTENIDO DE NITROGENO.

El Cuadro 15, muestra que la distribución del nitrógeno en las plantas depende del órgano; en hojas y nódulos es donde se acumula la mayor cantidad, tal como ha sido observado por otros autores (Dawson, 1979; Sellstedt, 1986). Entre los testigos y las plantas noduladas no hay grandes diferencias en el nitrógeno de cada órgano, pero en las plantas tratadas con nitrógeno hay una acumulación en las hojas.

PLANTULAS EN CONDICIONES NATURALES.

En el campo se obtuvieron sólo plántulas pequeñas de las tres especies y los datos de estas observaciones se resumen en el Cuadro 16. La distribución de la biomasa es muy similar a la obtenida en el invernadero.

La biomasa de nódulos es mayor en plántulas que crecen a plena luz, ya que muestran entre 5 - 7% de biomasa nodular, pero en condiciones de sombra este valor es de 0.36 - 2.71%

En plántulas a la luz, la biomasa asignada a hojas es menor entre 31 - 39%, en tanto que en condiciones de sombra el ámbito es 35 - 48%; las plantas en obscuridad asignan

más biomasa a los órganos fotosintéticos, porque en esas condiciones el elemento más limitante es luz.

La característica más variable es la biomasa nodular, aún bajo las mismas condiciones de iluminación.

En el cuadro 17, se muestran los resultados de un análisis exploratorio para determinar cuál fracción de la biomasa se correlaciona mejor con la biomasa nodular de plantas encontradas en el campo.

Este estudio sugiere, que la raíz y la biomasa total son los elementos que mejor se correlacionan a la biomasa en nódulos.

CUADRO 15

CONTENIDO DE NITROGENO (%) DE CADA ORGANO DE LAS PLANTULAS DE
Erythrina berteroana, *Erythrina fusca* y *Erythrina poeppigiana*
 (Promedio y variancia de 5 plántulas)

Especie	Tratamiento	Hojas	Tallo	Raíz	Nódulo
<i>E. berteroana</i>	Testigo	3,05±0,30	1,18±0,22	2,64±0,18	5,69±0,1
	Rhizobium	3,15±0,15	1,49±0,15	2,50±0,15	
	Nitrógeno	5,59±0,18	1,47±0,23	2,52±0,12	
<i>E. fusca</i>	Testigo	2,52±0,15	1,65±0,15	2,32±0,12	5,14±0,3
	Rhizobium	2,53±0,17	1,72±0,18	2,50±0,15	
	Nitrógeno	5,26±0,25	1,83±0,17	2,64±0,18	
<i>E. poeppigiana</i>	Testigo	3,12±0,22	1,35±0,15	2,02±0,06	4,26±0,1
	Rhizobium	3,14±0,17	1,24±0,14	2,40±0,15	
	Nitrógeno	6,62±0,12	1,52±0,12	2,36±0,17	

CUADRO 16

DISTRIBUCION DE LA BIOMASA (porcentaje) EN PLANTULAS ENCONTRADAS EN
EL CAMPO EN LAS CONDICIONES DE ILUMINACION, LUZ Y SOMBRA

Especie	Número de Plantas	Hojas	Tallo	Raíz	Nódulos	Iluminación
<i>E. poeppigiana</i>	11	39,11 ± 5,05	34,20 ± 4,52	19,16 ± 2,95	7,51 ± 2,10	Luz
<i>E. fusca</i>	15	31,01 ± 5,08	29,05 ± 5,95	33,60 ± 4,21	6,32 ± 1,85	Luz
<i>E. berteriana</i>	6	33,05 ± 8,38	38,56 ± 6,25	23,15 ± 3,72	5,22 ± 1,2	Luz
<i>E. fusca</i>	8	33,89 ± 5,52	33,38 ± 2,87	28,00 ± 2,31	2,71 ± 2,05	Sombra
<i>E. poeppigiana</i>	10	48,46 ± 4,05	34,10 ± 3,78	16,15 ± 3,69	1,26 ± 1,7	Sombra
<i>E. poeppigiana</i>	9	48,10 ± 5,18	23,12 ± 7,10	28,32 ± 6,74	0,44 ± 0,10	Sombra
<i>E. poeppigiana</i>	25	48,60 ± 8,88	29,55 ± 4,63	21,47 ± 7,08	0,36 ± 0,14	Sombra
<i>E. fusca</i>	47	37,07 ± 11,79	34,46 ± 9,49	27,55 ± 7,28	0,91 ± 1,91	Sombra

CORRELACION DE LA BIOMASA NODULAR CON LA BIOMASA DE DIFERENTES ORGANOS
Y DEL TOTAL DE LAS PLANTULAS DE TRES ESPECIES DE
ERYTHRINA ENCONTRADAS EN CONDICIONES NATURALES.

Especie	Condiciones	Número de Plántulas	Hojas	Tallo	Raíz	Total	F	R
<i>E. poeppigiana</i>	Luz	11	0,84	0,82	0,90	0,93	31,71	0,93
<i>poeppigiana</i>	Luz	10	0,24	0,19	0,66	0,52	6,95	0,77
<i>berteroana</i>	Luz	6	0,71	0,77	0,94	0,93	27,19	0,97
<i>fusca</i>	Sombra	47	0,43	0,53	0,56	0,83	20,55	0,58
<i>fusca</i>	Luz	15	0,16	0,18	0,14	0,63	1,78	0,11
<i>fusca</i>	Sombra	8	0,59	0,60	0,53	0,67	3,66	0,73

V.- CONCLUSIONES.-

- 1.- Las tres especies de *Erythrina* mostraron un comportamiento de germinación diferente, y *E. berteroana* tuvo una germinación más distribuida en el tiempo.
- 2.- La viabilidad de *E. fusca* y *E. berteroana* no mostró una disminución marcada, pero sí la de *E. peoppigiana*.
- 3.- Las semillas de *E. berteroana* almacenadas disminuyeron su latencia, es probable que el inhibidor que la condiciona pierde su actividad cuando las semillas se almacenan.
- 4.- El déficit hídrico disminuye marcadamente la tasa y el porcentaje de germinación, aún con una ligera disminución del agua presente en el medio.
- 5.- El aumento en el nivel de sombrero no disminuyó en forma significativa la germinación, y la exposición a una alta radiación solar no lleva a un óptimo en la germinación.
- 6.- Hay un ligero aumento en la velocidad de germinación con un incremento en la temperatura.
- 7.- La biomasa alcanzada por las plántulas provistas con nódulos, es similar a la lograda por las plantas fertilizadas con nitrógeno y mayor que en el testigo.

- 8.- El desarrollo de las raíces fue superior en plantas con nódulos, lo que sugiere una interacción hormonal que acelera el crecimiento radical.
- 9.- La capacidad de las plántulas con nódulos de crecer más que las plántulas testigos, y desarrollar más el sistema radical que las plántulas fertilizadas, puede proporcionar una mayor capacidad de competencia en condiciones naturales.
- 10.- El desarrollo foliar fue más alto en los tratamientos con nitrógeno, lo que redundó en un aumento en la tasa de cre - cimiento y la biomasa
- 11.- Conforme las plántulas se desarrollaron, se hizo eviden - te la mayor inversión en biomasa del tallo y la raíz, u - na estrategia propia del crecimiento de árboles.
- 12.- La biomasa nodular de plántulas que crecieron en el in -vernadero y plántulas de campo, es pequeña, el ámbito se encuentra entre 0,3 y 7% de la biomasa total.
- 13.- La especie que alcanza una mayor eficiencia simbiótica es *E. poeppigiana*, es probable que exista cierto grado de especificidad del inóculo empleado; ya que la cepa prove nsa de un hospedero de esa especie.

14.- El contenido de nitrógeno (porcentaje) fue muy diferente en los distintos órganos de las plántulas, y se notó una acumulación de nitrógeno en las hojas de las plántulas tratadas con nitrato de amonio.

BIBLIOGRAFIA

- 1.- ALLEN, N. G. y ALLEN, E. K. 1936. Root nodule bacteria of some tropical leguminous plants: I Cross-inoculation studies with *Vigna sinensis* L. Tech. Paper Nº 90. Exp. Sta. Pin. Prod. Uni. Hawai. pp. 61-73
- 2.- AMEN, Q. D. 1968. A model of seed dormancy - Bot. Rev. 34: 1-31.
- 3.- ANDREW, C. S. 1977. Legumes in acid soils. In Dobereiner, J. et al. Limitations and potentials for biological nitrogen fixation in the tropics. New York, Plenum Press. pp. 135-161.
- 4.- ANGEVINE, W. y CHAROT, B. P. 1979. Seed germination syndromes in higher plants. In Solbrig, O. T. (ed) Demography and evolution in plant population - Los Angeles. University of California Press. pp. 188-207.
- 5.- APPLEBY, C. A. 1984. Leghemoglobin and *Rhizobium* respiration, Ann Rev Plant. Physiol, 35: 443-478
- 6.- BADENOCH-JONES, J. ROLFE, B. G. y LETHAM, D. S. 1984.- Phytohormones, *Rhizobium* mutants, and nodulation of Legumes Plants. Physiol 74:239-246.
- 7.- _____ . 1982. Mass spectromic quantifications of indole -3- acetic acid in *Rhizobium* culture supernatants: relations to hair curling and nodulation initiation. Appl. Environ. Biol 44: 275-280.
- 8.- BARAKAT, I. JACKSON, A. H. y ABSULLA, M. I. 1977. Further studies of *Erythrina* alkaloids. Llodia 40: 471-475.
- 9.- BASKIN, J. M. 1983. Germination ecology of *Veronica arvensis*. J. Ecol. 71: 57-66.

- 10.- BASKIN, J. M. y BASKIN, C. C. 1973. Plant populations differences in dormancy and germination characteristics of seeds: Heredity and environment. Amer Nat. 90: 493-498.
- 11.- BEEVERS, L. 1979. Energetics of nitrogen assimilation and translocation. In Kende, H. J. y Zeevaar, J. A. Partitioning of assimilates. Summary Reports of a Workshop, Michigan State University. East Lansing, Michigan, May 7-9. pp. 10-13.
- 12 - BOWLEY, J. D. y BLACK, M. 1978. Physiology and Biochemistry of seeds: In relation to germination. New York, Springer-Verlag, Vol I. pp. 1-130.
- 13.- _____, 1982. Physiology and Biochemistry of seeds: in relation to germination. Springer-Verlag, Vol. 2. 1-120
- 14.- BRILL, W. J. 1979 Nitrogen Fixation: Basic to applied. Amer. Sci. 67: 458-466.
- 15 - COOMBE, D. T. 1975 The spectral composition of shade light in woodlands. J. Ecol. 45:283-830.
- 16.- DANIEL, W. W. 1979. Biestadística: base para el análisis de las ciencias de la salud. México, Editorial Limusa. pp 374-377.
- 17.- DART, P. J. 1975. Legume nodule initiation and development. In Torrey, J. G. y Clarkson. The development and function of roots. New York, Academic Press. pp. 469-506.
- 18.- DAWSON, J. O. 1983. Dinitrogen fixation in forest ecosystems. Can. J. Micr. 29: 979-992.
- 19.- DAWSON, J. O. y GORDON, J. C. 1979. Nitrogen Fixation in relation to photosynthesis in *Alnus glutinosa*. Bot. Gaz. 140 (Suppl.): 570-575.

- 20.- DE SOUSA, D. I. A. 1966. Nodulation of indigenous Trinidad Legumes Trop. Agric, Trin. 43 (3): 265-267.
- 21.- ERICKSON, R. O. 1976. Modeling of plant growth. Ann. Rev. Plant Physiol. 27: 407-434.
- 22.- EVANS, G. C. 1972. The quantitative analysis of plant growth. B. Berkeley, University of California Press. pp. 11-169, 237-284.
- 23.- FRANCO, A. A. 1977. Contribution of the Legume-*Rhizobium* symbiosis to the ecosystem and food production. In Doberreiner, J. et al. Limitations and potentials for biological nitrogen fixation in the tropics. New York, Plenum Press. pp. 65-74.
- 24.- FRANKLAND, B. 1980. Phytochrome and seed germination. What's new in plant Physiol. 11:29-32.
- 25.- GALONDO, T. 1982. Caracterización agronómica de cinco leguminosas comestibles asociadas con maíz. Tesis Magister Scientiae. Turrialba. CATIE. pp.11-13.
- 26.- GARCIA, A. H. 1976. Algunos aspectos del ciclo de vida de dos especies arbóreas tropicales de diferentes estados sucesionales. In Gómez-Pompa, et al (ed) Regeneración de Selvas. México, SECSA.
- 27.- GELMOND, H. 1978. Physiological aspects of seed germination. Seed, Sc. and Technol. 6:625-638.
- 28.- GIBSON, A. H. 1980. Methods for legumes in glass houses and controlled environment cabinets. In Bergersen, F. J. Methods for evaluating biological nitrogen fixation. Camberra, Wiley and Sons. pp- 140-183.
- 29.- GOPINATHAN, M. C. y BABU, C. R. 1985. Structural diversity and its adaptive significance in seeds of *Vigna minima* (Roxb) Ohwi y Ohashi and its allies (Leguminosae-Papilionoidae) Ann. Bot. 56:723-732

- 30.- GRIME, J. P. y RODERICK, H. 1975. Relative growth rate. Its range and adaptive significance in a local flora. *J. Ecol.* 63: 393-422.
- 31.- GROSS, L. 1985. Respuesta de plántulas de *Erythrina poeppigiana* (Walpers) O. F. Cook (Poró gigante) en tres suelos de Costa Rica a la inoculación con cepas seleccionadas de *Rhizobium*. Tesis Magister Scientiae. Turrialba. CATIE. pp. 10-15.
- 32.- GUNN, C. E. 1981. Topography in the Fabaceae. *Seed Sci. and Technol.* 9:757-757.
- 33.- GUNN, E. E. y BARNES, D. 1977. Seed Morphology of *Erythrina* (Fabaceae). *Lloydia.* 40:455-470.
- 34.- HALE, H. G., MOORE, D. D. y GRIFFIN, G. J. 1978. Root exudates and exudation. In Dommergues, Y. R. y Krypa, S. V. (eds). *Interaction between non pathogenic soil microorganisms and plants*, Amsterdam, Elsevier Publishing Co. pp. 163-165.
- 35 - HARDWICE, R. C. 1984. Some recent development in growth analysis. A review. *Ann. Bot.* 54:807-812.
- 36.- HOLDRIDGE, L. R. y POVEDA, L. J. 1975. Arboles de Costa Rica. *Centro Científico Tropical*, pp. 154-162.
- 37.- HOWELAND, C. S. y BUCKANAN, 1973. Weed seed germination under simulated drought. *Weed Sci.* 21: 322-324.
- 38.- HUGHES, A. P. y FREEMAN, P. R. 1967. Growth analysis using frequent small harvest. *J. Appl. Ecol.* 4:553-560.
- 39.- Instituto Geográfico Nacional. 1971. Valle Central Costa Rica. San José, Costa Rica. Instituto Geográfico Nacional. Ministerio de Transportes. 1:150.000 colores.

- 40.- JAIN, N. C y BABU, C. R. 1982. Seed-coat polymorphism in *Vigna Calcarata* and its evolutionary significance Seed. Sci. Tech. 10:451-456.
- 41.- KERR, P. S., HUBERT, S. C. y ISRAEL, D. W. 1984. Effect of N source on Soybean leaf sucrose Phosphate Synthase, starch formation, and whole plant Growth. Physiol. 75:483-488.
- 42.- KOLLER, D. y HADAS, A. 1972. Water relations in the germination of seeds. In Lange, O. L. et al. Physiological Plant Ecology II: Water relations and carbon assimilation, New York, Springer-Verlag pp.401-431.
- 43.- KOPOOSHIAN, H. e ISELY, D. 1974. Seed character relationships in the Leguminosae. Iowa Agr. and Home Econ. Exp. Sta Paper N. J5389.
- 44.- KOZLOWSKY, T. T. 1972. Seed biology, New York, Academic Press. Vol 1. pp. 50-56.
- 45.- KRUKOFF, B. A. 1939. The American Species of *Erythrina* Brittonia 3: 204-337.
- 46.- KRUKOFF, B. A. 1976. Notes on the species of *Erythrina* VIII Phytol. 33:342-356.
- 47.- KRUKOFF, B. A. 1977. Notes on the species of *Erythrina* Phytol. 36: 1-11.
- 48.- KRUKOFF, B. A. y BARNELRY, R. C. 1974. Conspectus of species of Genus *Erythrina*. Lloydia 37:332-464.
- 49.- KUHN-STILK, W. 1984. Quantitative descriptions of development. Ann. Rev. Plant Physiol 35:479-518
- 50.- LARCHER, W. 1980. Physiological plant ecology. Trad M. A. Bierderman-Thorson New York, Springer-Verlag, pp. 134-142.

- 51.- LOPEZ, E. S. 1977. Ecology of Legume-*Rhizobium* symbiosis In Limitations and potential for biological nitrogen in the tropics, New York, Plenum Press. pp. 173-190.
- 52.- LOPEZ C. A. 1976. Manual de laboratorio de fertilidad de suelos. Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica. p. 27.
- 53.- MAYER, A. M. 1975. The germination of seeds. New Jersey, Pergamon Press. pp. 21-43 y 153-177.
- 54.- MAYER, A. M. y SHAIN, Y. 1974. Control of seed germination. Ann. REV. Plant Physiol. 25:167-193
- 55.- NYE, P. H. 1961. Organic matter and nutrient cycles under moist tropical forest, Plant and Soil. 8: 333-346.
- 56.- NAYLOR, R. E. L. y ABDALLA, A. F. 1982. Variation in germination behaviour, Seed Sci. Technol. 10: 67-76.
- 57.- OAKS, A. y HIREL, B. 1985. Nitrogen metabolism in roots. Ann. Rev. Plant Physiol. 36:345-65.
- 58.- OLUBUKANKA, T. 1985. The Growth of *Luffa aegyptiaca* in response to various nitrogen sources and concentrations. Can. J. Bot. 63: 2283-2287.
- 59.- PATE, J. S. ATKINS, C. A. RAINBIRD, R. M. 1981. Theoretical and experimental costing of nitrogen fixation and related processes in nodules of legumes In Gibson, A; Newton, W. E. Current perspective in nitrogen fixation. Camberra, Australian Acad. Sci. pp:105-116.
- 60.- PHILLIPS, D. A. 1980. Efficiency of simbiotic nitrogen fixation in legumes. Ann. Rev. Plant. Physiol. 13: 29-49.

- 61.- POORE, M. F. D. 1967. The concept of the association in tropical rain forest. *J. Ecol.* 55:46-47.
- 62.- RADFORD, P. J. 1967. Growth analysis formulae, their use and abuse. *Crop. Sci.* 7:171-175.
- 63.- RATCHCKE, B. y LACEY, E. 1985. Phenological Patterns of terrestrial plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 16: 179-214.
- 64.- RAVEN, P. H. 1977. *Erythrina* Symposium II. *Intr. to Symp. Lloydia* 40(5): 401-406.
- 65.- RHOADS, D. F. 1979. Evolution of plant chemical defense against herbivores. *In* Rosental, G. A. y Jansen, D. H. *Herbivores: their interaction with secondary plant metabolites.* New York. Academic Press pp. 3-54.
- 66.- ROLSTON, M. P. 1978. Water impermeable seed dormancy. *The Bot. Rev.* 44:365-391.
- 67.- ROSS, M. 1983. Effect of temperature on nitrogenase functioning in cowpea nodules. *Plant. Physiol.* 73: 392-394.
- 68 - ROSS, M HITZ, W. D. y HARDY, R. 1984. Experimental determination of the respiration associated with soybean-*Rhizobium* Nitrogenase Function, Nodule Maintenance and total Nodule Nitrogen fixation. *Plant. Physiol.* 75:49-53
- 69.- RUSSO, R. 1985. Efecto de la poda de *Erythrina poeppigiana*, (Walpers) O. F. Cook (poró) sobre la nodulación, producción de biomasa y contenido de nitrógeno en el suelo en un sistema agroforestal, "café-poró". Tesis Magister Scientae, Universidad de Costa Rica. CATIE.

- 70.- SALSAC, L. DREVON, J. J. ZENGBE, M. CLEYET-MAREL, J.C. y OBATON, M. 1984. Energy requirements of simbiotic nitrogen fixation. *Physiol. Veg.* 22(4):509-521.
- 71.- SAXENA, K. G. y RAMA KRISHNAN, P. S. 1981. Growth and allocation strategies of some perennial weeds of Slash and burn agriculture (Jhum) in North eastern India. *Can. J. Bot.* 61:1300-1306.
- 72.- SCOTT, S. J. JONES, R. A. y WILLIAMS, W. A. 1984. Review of data analysis methods for seed germination. *Crop. Sc.* 24:1192-1199.
- 73.- SCHUBERT, K. R. 1980. The energetics of biological nitrogen fixation. Gull Lake Conference Center Michigan State University, 27-30 abril. pp.1-30.
74. SCHUBERT, K. R. 1986. Products of biological nitrogen fixation in higher plants: Synthesis transport and metabolism. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 37:539-574.
- 75.- SELLSTEDT, A. 1986. Nitrogen fixation and biomass production in symbiosis between *Alnus incana* and *Frankia* strains with different hydrogen metabolism. *Physiol. Plant.* 66: 99-107.
- 76.- SKINNER, K. J. 1976. Nitrogen fixation: Key to a brighter future in agriculture, *Chem, Eng. News.* 4 Oct. 22 - 35.
- 77.- SILVERTOWN, J. W. 1984. Phenotypic variety in seed germination behaviour: the ontogeny and evolution of somatic polymorphism in seeds. *The Am. Nat.* 124 (1): 1-16.
- 78.- SMIRNOFF, N. y STEWART, G. R. 1985. Nitrate assimilation and translocation by higher plants: comparative physiology and ecological consequences. *Physiol. Plant.* 64:133-140.

- 79.- SOMESEGARAN, P., HOBEN, H. y HALLIDAY, J. 1981. Ejercicios prácticos en Tecnología de *Rhizobium*-Leguminosa. Trad. E. Cuantle Chapingo, México. Cedef. pp. 5-9.
- 80.- SPRENT, J. I. 1980. Root nodule anatomy Type of Export product and Evolutionary origin in some Leguminosae. PL. Cell. Environ. 3:35-43.
81. STADE, C. P. y VANCE, R. L. 1984. Nitrate assimilation and nitrogen fixation in birds foot trefoil. Supp. Plant Physiol. Agosto 12-17.
- 82.- STEBBINS, G. L. 1971. Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms: II seeds and seedlings Ann. Rev. Ecol. Syst. 2:237-259.
- 83.- STEPHENS, B. D. y NEYRA, C. A. 1983. Nitrate and Nitrite reduction in relation to nitrogenase activity in soybean nodules and *Rhizobium japonicum* bacteroids. Plant. Physiol. 71:731-735.
- 84.- TAYLORSON, R. B. y HENDRICKS, S. A. 1977. Dormancy in seeds. Ann. REV. Plant. Physiol. 28:331-354.
- 85.- TRIPLET, C. W. 1986. Two indirect methods for detecting ureide synthesis by nodulated legumes. Plant Physiol. 81:566-571.
- 86.- VANCE, C. P. STADE, S. y MAXWELL, C. A. 1983. Alfalfa root nodule carbon dioxide fixation. Plant. Physiol. 72:469-473.
87. WAREING, P. F. y SAUNDERS, P. F. 1971. Hormones and dormancy. Ann. REV. Pl. Physiol. 22:261-288.
- 88.- WATSON, D. P. 1984. Structure of the testa and its relation to germination in the papilionaceae tribes trifolia and loteae. Annals of Botany 12:385-409.

- 89.- WATSON, D. J. 1985. The dependence of net assimilation rate on leaf area index. *Ann. Bot.* 22:37-54.
- 90.- WEAVER, R. J. 1976. Reguladores del crecimiento de las plantas en la agricultura. México, Ed. Trillas. pp. 173-205.
- 91.- WHITEHEAD, F. H. y MYERSCOUGH, P. J. 1962. Growth analysis of plants the ratio of mean rate to mean relative rate of leaf increase. *New Phytol.* 61:314-321.
- 92.- WISEMAN, A. HARTMAN, G. C. y SMITH, B. E. 1985. Biological Nitrogen fixation. *J. of Biol. Ed.* 19 (1): 24-30.
- 93.- WOLIDGE, J. y CALLEJA, S. 1983. The Growth and Photosynthesis of seedling plants of white clover at low temperature. *Ann. Bot.* 52:239-245.

A P E N D I C E

CUADRO 1

ANALISIS DEL SUELO¹ USADO EN EL EXPERIMENTO DE CRECIMIENTO

PH		%	PPM		Meg/100 g suelo				P.P.M.		
KO	H ₂ O	M.O	P	K	Ca	Mg	Al	Fe	Cu	Zn	Mn
5,5	6,6	7,3	0,4	0,7	0,7	4,2	0,1	2	5	2	19

CUADRO 2

PROPORCION RAIZ/VASTAGO EN TRES COSECHAS DE LAS TRES ESPECIES,
 E. BERTEROANA, E. FUSCA Y E. POEPIGGIANA, PARA EL TESTIGO
 PLANTAS CON RHIZOBIUM Y PLANTAS CON NO₃ NH₄

Tratamiento	Testigo			<u>Rhizobium</u>			NO ₃ NH ₄		
Tiempo (semanas)	6	12	18	6	12	18	6	12	18
E. <u>berteroana</u>	0.3673	0.4369	0.1887	0.2966	0.5362	0.5462	0.3593	0.5288	0.5185
E. <u>fusca</u>	0.5143	0.5125	0.4972	0.4148	0.5974	0.5978	0.4215	0.4738	0.4308
E. <u>poepiggiana</u>	0.474	0.4912	0.4489	0.4363	0.7321	0.7396	0.5000	0.3419	0.4986

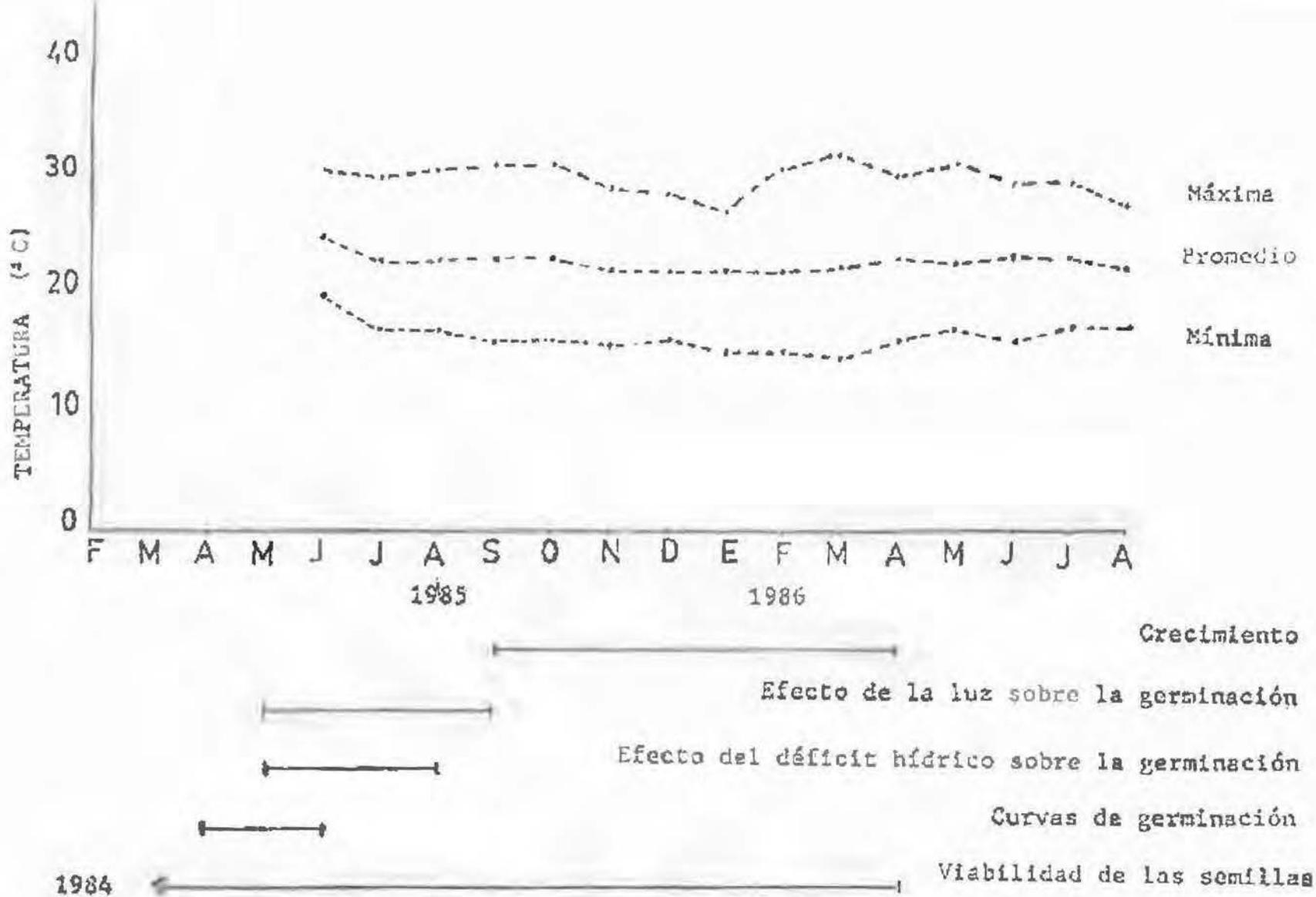


Figura 1: Temperaturas máxima, promedio y mínima en el invernadero durante los experimentos de germinación y crecimiento. Abajo, cronograma de actividades.