

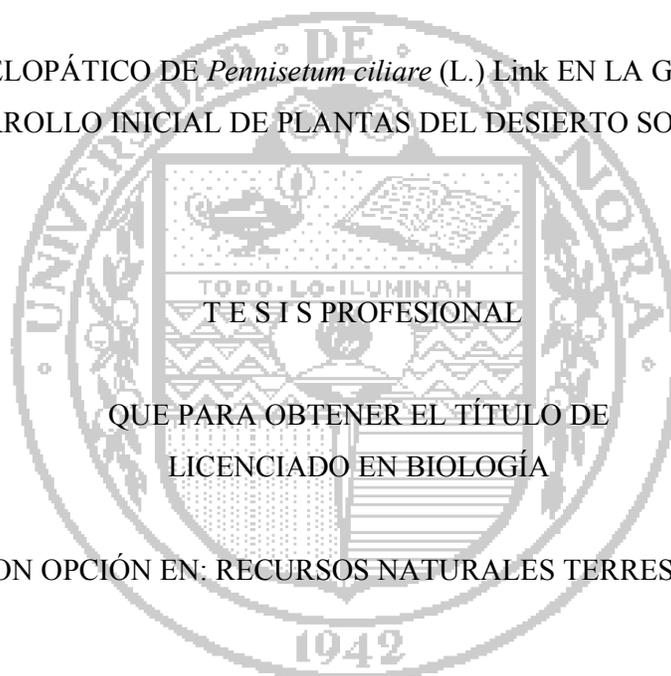
UNIVERSIDAD DE SONORA

DIVISIÓN DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD

DEPARTAMENTO DE INVESTIGACIONES CIENTÍFICAS Y TECNOLÓGICAS

LICENCIATURA EN BIOLOGÍA

EFFECTO ALELOPÁTICO DE *Pennisetum ciliare* (L.) Link EN LA GERMINACIÓN Y
DESARROLLO INICIAL DE PLANTAS DEL DESIERTO SONORENSE



TE S I S PROFESIONAL
QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
LICENCIADO EN BIOLOGÍA

CON OPCIÓN EN: RECURSOS NATURALES TERRESTRES

PRESENTA:

ADÁN SILVA FLORES

Hermosillo, Sonora.

Marzo del 2013

Repositorio Institucional UNISON



**"El saber de mis hijos
hará mi grandeza"**



Excepto si se señala otra cosa, la licencia del ítem se describe como openAccess

FORMATO DE APROBACIÓN

Los miembros del Comité de Tesis designado para revisar la Tesis de Adán Silva Flores la han encontrado satisfactoria y recomiendan que sea aceptada como requisito para obtener el Título de Licenciado en Biología con Opción en Recursos Naturales Terrestres.



Dra. Clara Tinoco Ojanguren

Director de Tesis



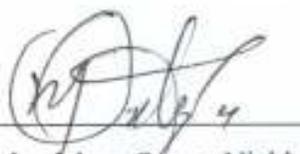
Dra. Maria Cristina Peñalba Garmendia

Sinodal Secretario



Dr. Francisco Elizandro Molina Freaner

Sinodal



Dra. Maria Magdalena Ortega Nieblas

Suplente

DEDICATORIA

Más personas de las que pudiera escribir aquí me acompañaron desde que he sido búho. Mis primeros años fueron caóticos, y solo el ímpetu Sonorense ayudó a enaltecer mi espíritu. Gracias desde por su acento, con su lenguaje golpeado y florido, por la carne asada y la tortura de pelar semillitas del malquerido. Dedico este trabajo a mi familia biológica, a mi otra familia biológica y a mi otra familia por adopción, gracias.

“Caelum non animum mutant qui trans mare currunt”

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad de Sonora, al Departamento de Investigaciones Científicas y Tecnológicas y a la Licenciatura en Biología por permitirme realizar mis estudios.

A mi directora de tesis la Dra. Clara Tinoco Ojanguren, por su apoyo, paciencia y dirección para mi tesis de licenciatura.

A la Dra. Rocío Cruz Ortega, por su colaboración a través de su invaluable experiencia.

Al M. en C. Enrique Solís Villalpando del Laboratorio de Biogeoquímica Terrestre y Clima del Instituto de Ecología de la UNAM, por el análisis químico de suelos.

Al Químico José F. Martínez Rodríguez y a la Ecóloga Anabel Díaz Martínez por su apoyo técnico.

Al Dr. Amir Maldonado y al Dr. Ramón Iñiguez del Laboratorio de Biofísica de la Universidad de Sonora por su ayuda y acceso al equipo para mediciones de potenciales osmóticos.

A mis sinodales: Dra. María Cristina Peñalba, Dr. Francisco Molina Frenner y Dra. María Magdalena Ortega Nieblas, por sus comentarios, aportaciones y apoyo en esta tesis.

A mis padres, porque sin su apoyo no habría vuelto siquiera mis ojos al bello Desierto Sonorense.

Gracias a todos pues son muchos. Llegué sin conocer a nadie, y me hice de una familia muy vasta. Mi vida y pensamientos estarán siempre ligados al Desierto Sonorense y a los sonorenses...

RESUMEN

El zacate buffel (*Pennisetum ciliare*) es nativo de África y Asia. Ha sido introducido alrededor del mundo por su alto valor como forraje y su tolerancia al pastoreo y sequía. En Sonora, alrededor de 1, 600,000 hectáreas han sido convertidas en praderas de buffel. En la actualidad, el zacate buffel ha invadido extensas áreas de la región noroeste del Estado fuera de donde fue sembrado. Esto ha ocasionado cambios notables en la estructura y funcionamiento del desierto y matorrales, además de las consecuencias asociadas a la pérdida de biodiversidad y productividad. Algunos de los mecanismos propuestos para explicar el éxito del buffel como planta invasora incluyen sus características como competidora, su rápido crecimiento, tolerancia a sequías y su capacidad de cambiar el régimen de fuego. Por otro lado, se ha propuesto a la alelopatía como otro mecanismo que facilita la invasión de buffel, sin embargo, no existen estudios al respecto para el Desierto de Sonora. En este estudio se propone que *P. ciliare* presenta un efecto alelopático en la germinación y crecimiento de plantas del Desierto Sonorense. Para probar esta hipótesis, se determinó el efecto alelopático de lixiviados de hojas, raíces e inflorescencias de buffel, y la presencia de sus aleloquímicos en el suelo, sobre la germinación, tamaño radicular y peso seco de cinco especies: *Amaranthus hypochondriacus*, *Pennisetum ciliare*, *Ipomoea arborescens*, *Stenocereus thurberi* y *Lophocereus schottii*. Se encontró que los lixiviados de hojas, inflorescencias y raíces (en ese orden) tuvieron un efecto significativo inhibiendo la germinación y tamaño radicular entre las especies. Los suelos con influencia de buffel y/o suelos superficiales tuvieron una mayor inhibición en la germinación y peso seco de las especies. Se concluye que los lixiviados de buffel y suelos con influencia de buffel tuvieron un efecto alelopático en los parámetros medidos de las especies en estudio.

CONTENIDO

| | Página |
|--|--------|
| INDICE DE FIGURAS | V |
| INDICE DE TABLAS | VI |
| I. INTRODUCCIÓN | 1 |
| II. ANTECEDENTES | 4 |
| II.1. Alelopatía | 4 |
| II.2. Alelopatía en Zonas Áridas | 7 |
| II.3. Plantas Invasoras | 8 |
| III. JUSTIFICACIÓN | 10 |
| IV. HIPÓTESIS CIENTÍFICA | 11 |
| V. OBJETIVOS | 12 |
| V.1. Objetivo General | 12 |
| V.2. Objetivos Específicos | 12 |
| VI. METODOLOGÍA | 13 |
| VI.1. Bioensayos con Lixiviados | 13 |
| VI.2. Bioensayos con Suelo | 15 |
| VI.3. Análisis Estadísticos | 16 |
| VII. RESULTADOS | 18 |
| VII.1. Potenciales Osmóticos y Potencial de Hidrógeno (pH) de Lixiviados | 18 |
| VII.2. Efecto de Lixiviados de Buffel en la Germinación y Crecimiento de la Raíz de <i>A. hypochondriacus</i> , <i>P. ciliare</i> e <i>I. arborescens</i> | 19 |
| VII.2.1. Análisis por especie en condiciones de luz | 20 |
| VII.2.2. Análisis por especie en condiciones sin luz | 24 |
| VII.3. Efecto de Lixiviados de Cubiertas de las Semillas de Buffel en la Germinación y Crecimiento de la Raíz de <i>A. hypochondriacus</i> y <i>P. ciliare</i> | 28 |
| VII.4. Efecto de Lixiviados de Buffel en la Germinación de Cactáceas (pitaya y sinita) | 30 |
| VII.4.1 Dinámica de germinación | 30 |

| | |
|---|----|
| VII.4.1.1 Análisis por especie | 31 |
| VII.5. Efecto de Suelos con y sin Influencia del zacate Buffel en la Germinación y Crecimiento de Plántulas | 33 |
| VII.5.1. Efecto de suelos con y sin influencia del zacate buffel en la germinación y crecimiento de <i>A. hypochondriacus</i> , <i>P. ciliare</i> e <i>I. arborescens</i> | 33 |
| VII.5.1.1 Análisis por especie | 34 |
| VII.5.2. Efecto de suelos con y sin influencia del zacate buffel en la germinación y crecimiento de pitaya y sinita | 36 |
| VII.5.2.1 Análisis por especie | 36 |
| VIII. DISCUSIÓN | 38 |
| IX. CONCLUSIONES | 45 |
| X. LITERATURA CITADA | 46 |
| Apéndice 1. Comparación del efecto de los distintos tipos y tratamientos del zacate buffel en la germinación y crecimiento de la radícula para el total de especies: <i>A. hypochondriacus</i> , <i>P. ciliare</i> e <i>I. arborescens</i> . Tratamientos con luz | 53 |
| Apéndice 2. Comparación del efecto de los distintos tipos y tratamientos del zacate buffel en la germinación y crecimiento de la radícula para el total de especies: <i>A. hypochondriacus</i> , <i>P. ciliare</i> e <i>I. arborescens</i> . Tratamientos sin luz | 53 |
| Apéndice 3. Comparación del efecto de los distintos tipos y tratamientos del zacate buffel en la germinación y crecimiento de <i>A. hypochondriacus</i> | 53 |
| Apéndice 4. Comparación del efecto de los distintos tipos y tratamientos del zacate buffel en la germinación y crecimiento de <i>P. ciliare</i> | 54 |
| Apéndice 5. Comparación del efecto de los distintos tipos y tratamientos del zacate buffel en la germinación y crecimiento de <i>I. arborescens</i> | 54 |
| Apéndice 6. Comparación del efecto de los distintos tipos y tratamientos del zacate buffel en la germinación y crecimiento de <i>A. hypochondriacus</i> . Tratamientos con y sin luz | 54 |

| | |
|--|----|
| Apéndice 7. Comparación del efecto de los distintos tipos y tratamientos del zacate buffel en la germinación y crecimiento de <i>P. ciliare</i> . Tratamientos con y sin luz | 55 |
| Apéndice 8. Comparación del efecto de los distintos tipos y tratamientos del zacate buffel en la germinación y crecimiento de <i>I. arborescens</i> . Tratamientos con y sin luz | 55 |

INDICE DE FIGURAS

| Figura | | Página |
|----------|--|--------|
| Figura 1 | Fuentes de aleloquímicos de una planta | 5 |
| Figura 2 | Efecto de los tratamientos de lixiviados del zacate buffel en la germinación de <i>A. hypochondriacus</i> , <i>P. ciliare</i> e <i>I. arborescens</i> a las 24 y 48 horas. Tratamientos con luz | 22 |
| Figura 3 | Efecto de los tratamientos de lixiviados del zacate buffel en el crecimiento de raíz (mm) de <i>A. hypochondriacus</i> , <i>P. ciliare</i> e <i>I. arborescens</i> a las 24 y 48 horas. Tratamientos con luz | 23 |
| Figura 4 | Efecto de los tratamientos de lixiviados del zacate buffel en la germinación de <i>A. hypochondriacus</i> , <i>P. ciliare</i> e <i>I. arborescens</i> a las 24 y 48 horas. Tratamientos sin luz | 26 |
| Figura 5 | Efecto de los tratamientos de lixiviados del zacate buffel en el crecimiento de raíz (mm) de <i>A. hypochondriacus</i> , <i>P. ciliare</i> e <i>I. arborescens</i> a las 24 y 48 horas. Tratamientos sin luz | 27 |
| Figura 6 | Efecto de los tratamientos de lixiviados de lemma/palea y glumas en la germinación y en el crecimiento de raíz (mm) de <i>A. hypochondriacus</i> y <i>P. ciliare</i> a las 24 y 48 horas | 29 |
| Figura 7 | Efecto de los tratamientos de lixiviados de los tipos de buffel seco, verde y verde seco en la dinámica de germinación (%) de pitaya y sinita | 32 |
| Figura 8 | Efecto de tratamientos de suelo con y sin influencia del zacate buffel en la germinación y peso seco de <i>A. hypochondriacus</i> , <i>P. ciliare</i> e <i>I. arborescens</i> | 35 |
| Figura 9 | Efecto de suelo con y sin influencia del zacate buffel en la dinámica de germinación y peso seco de pitaya y sinita | 37 |

LISTA DE TABLAS

| Tabla | | Página |
|------------|---|--------|
| Tabla I | Especies estudiadas | 13 |
| Tabla II | pH y potencial osmótico de los lixiviados acuosos del zacate buffel | 18 |
| Tabla III | Comparación del efecto de los distintos tipos y tratamientos de buffel en la germinación y crecimiento de la radícula para el total de especies: <i>A. hypochondriacus</i> , <i>P. ciliare</i> e <i>I. arborescens</i> | 19 |
| Tabla IV | Comparación del efecto de los distintos tipos y tratamientos de buffel en la germinación y crecimiento de la radícula dentro de las especies. Tratamientos con luz | 21 |
| Tabla V | Comparación del efecto de los distintos tipos y tratamientos de buffel en la germinación y crecimiento de la radícula dentro de las especies. Tratamientos sin luz | 25 |
| Tabla VI. | Comparación del efecto de los distintos tipos y tratamientos de cubiertas de las semillas de buffel en la germinación y crecimiento de la radícula para <i>A. hypochondriacus</i> y <i>P. ciliare</i> | 28 |
| Tabla VII | Comparación del efecto de los distintos tipos y tratamientos de cubiertas de las semillas del zacate buffel en la germinación y crecimiento de la radícula dentro de <i>A. hypochondriacus</i> y <i>P. ciliare</i> | 29 |
| Tabla VIII | Comparación del efecto de los distintos tipos y tratamientos del zacate buffel en la germinación y crecimiento de la radícula para pitaya y sinita | 30 |
| Tabla IX | Comparación del efecto de los distintos tipos y tratamientos del zacate buffel en el Inicio de germinación, germinación máxima y tasa máxima de germinación (T_{max}) dentro de pitaya y sinita | 31 |
| Tabla X | Análisis químico de suelos con influencia del zacate buffel y sin buffel | 33 |
| Tabla XI | Comparación del efecto de la especie y tratamientos (suelos con y sin influencia del zacate buffel) en las variables de respuesta de germinación (inicio de germinación, germinación final y tasa máxima de germinación (T_{max})) y peso seco para <i>A. hypochondriacus</i> , <i>P. ciliare</i> e <i>I. arborescens</i> | 34 |

| | | |
|------------|---|----|
| Tabla XII | Comparación del efecto de los tratamientos (suelos con y sin influencia del zacate buffel) en las variables de respuesta de germinación (inicio de germinación, germinación final y tasa máxima de germinación (T_{max})) y peso seco dentro de <i>A. hypochondriacus</i> , <i>P. ciliare</i> e <i>I. arborescens</i> | 34 |
| Tabla XIII | Efecto de la especie y tratamientos (suelos con y sin influencia del zacate buffel) en las variables de respuesta de germinación (inicio de germinación, germinación final y tasa máxima de germinación (T_{max})) y peso seco para pitaya y sinita | 36 |
| Tabla XIV | Efecto de los tratamientos (suelos con y sin influencia del zacate buffel) en las variables de respuesta de germinación (inicio de germinación, germinación final y tasa máxima de germinación (T_{max})) y peso seco en pitaya y sinita | 37 |

I. INTRODUCCIÓN

Las plantas interactúan con organismos vecinos en muchas formas. Pueden interactuar entre sí compitiendo por recursos tales como nutrientes, agua, luz y polinizadores; este tipo de interacción se conoce como competencia. También pueden interactuar directamente, produciendo y liberando al ambiente sustancias químicas que inhiben o estimulan la germinación o el crecimiento, o indirectamente, mediante la inhibición o estimulación de micorrizas o bacterias simbióticas; este tipo de interacción es el que conocemos como alelopatía (Rice, 1984).

La alelopatía ha sido implicada en algunos problemas agrícolas y ecológicos importantes. En sistemas agrícolas se ha asociado al decremento en riqueza y diversidad de especies, autotoxicidad en cultivos, inhibición de germinación y crecimiento de plántulas (Mallik, 2008). A nivel ecológico ha sido implicada en la formación de patrones de distribución de la vegetación, en procesos tales como la sucesión, el ciclo de nitrógeno y la dinámica de comunidades (Rice, 1984). Además, se ha postulado como un mecanismo importante en el éxito de plantas invasoras (Callaway y Ridenour, 2004). De acuerdo a esto, se ha demostrado que algunas plantas exóticas liberan al medio compuestos hidrosolubles que reducen el crecimiento de especies nativas en comunidades invadidas, facilitando con esto el proceso de invasión (Ridenour y Callaway, 2001; Bais et al., 2003).

Las plantas invasoras son aquellas que se han establecido en áreas donde no se les introdujo, que producen descendencia fértil y que además están generando daños ecológicos y económicos (Richardson et al., 2000). Las invasiones vegetales pueden disminuir la diversidad regional de especies y cambiar procesos en los ecosistemas invadidos, por ejemplo: Pueden inducir extinción de especies vulnerables, cambiar el régimen de fuego, el ciclo de nutrientes, la hidrología y alterar los reservorios de energía (Mack et al., 2000; Rout y Callaway, 2009).

El zacate buffel (*Pennisetum ciliare* (L.) Link; sinónimo = *Cenchrus ciliare* L.), especie nativa de Asia y África, ha sido ampliamente introducido como forraje en regiones semiáridas del mundo (Philips y Comus, 2000). En el estado de Sonora, México, se introdujo en la década de 1950, con el objetivo de incrementar la producción de forraje en los matorrales desérticos que usan los ganaderos como agostaderos. La inducción de praderas de zacate buffel se incrementó exponencialmente a partir de los 1970's (Franklin

et al., 2006). La conversión de matorral xerófilo a praderas de buffel para el centro del estado de Sonora ha incrementado de 7,700 ha en los 1970's a 140,000 ha al año 2000 (Franklin et al., 2006), lo que nos habla de su rápida expansión como forraje. Por otro lado, se estima que alrededor de 1.6 millones de hectáreas de matorral xerófilo y espinoso han sido desmontadas para siembra de buffel (Búrquez y Martínez-Yrizar, 2006; Franklin et al., 2006). El cambio de uso de suelo de matorral xerófilo y de matorral espinoso a pastizales inducidos de buffel ha tenido serias consecuencias en la estructura del paisaje en el estado de Sonora (Franklin et al., 2010).

El zacate buffel es una especie que se ha identificado como invasora en diferentes partes del mundo, como son: Australia, el sur de los Estados Unidos, Hawái y México. En el Estado de Sonora el zacate buffel ha comenzado a invadir ecosistemas naturales, mostrando un alto potencial de invasibilidad, por lo que se considera como una de las invasoras más importantes en el estado, y que además pone en riesgo paisajes y ecosistemas en los cuales originalmente no se pensó introducirlo (Van Devender et al., 1997; Ávila-Jiménez, 2005; Castellanos et al., 2010; Franklin et al., 2010).

La invasibilidad del zacate buffel en Sonora ha sido atribuida a múltiples factores genéticos, ecológicos, ambientales y antropogénicos, sin embargo se conoce poco de sus características como invasora (Castellanos et al., 2002). Algunas características de especies exóticas ligadas a una alta capacidad de invasión son: su capacidad de producir y dispersar gran cantidad de semillas, su rápida germinación, tolerancia al estrés hídrico, y su alta eficiencia en la captura y uso de recursos, lo que les permite ser mejores competidores que las especies nativas (Stratton y Goldstein 2001; Shea y Chesson 2002; Gorchov y Trisel 2003). En el buffel se reconoce su habilidad como competidora, su capacidad de rebrote después de incendios, y sus bajos requerimientos de agua para germinar (Castellanos et al., 2002; Ward et al., 2006). Además, Nurdin y Fulbright (1990), aportan evidencia sobre el efecto alelopático del zacate buffel, y sugieren que el efecto fitotóxico de lixiviados de *P. ciliare* podrían explicar por qué es un buen invasor. Aunque éste y otros estudios (Hussain et al., 2010; Hussain et al., 2011) son un buen precedente, tienen algunas limitaciones metodológicas que pueden afectar sus interpretaciones. Los estudios muestran además que el efecto alelopático del zacate buffel varía dependiendo de la especie receptora.

Para determinar el potencial alelopático del zacate buffel y contribuir al conocimiento de sus mecanismos de invasión en el matorral es importante seguir protocolos estándar más recientes, y determinar el efecto en especies nativas del matorral

xerófilo. En este trabajo se explora el posible papel alelopático del zacate buffel en varias especies nativas del Desierto Sonorense, como un posible mecanismo de invasión en esta área.

II. ANTECEDENTES

II.1. Alelopatía

La alelopatía es entendida ampliamente como el efecto dañino de una planta sobre otra mediante la liberación de compuestos al ambiente próximo (Inderjit y Callaway, 2003). Desde la antigüedad se conocen interacciones negativas entre plantas, algunas por liberación de compuestos. Los compuestos producidos por plantas han sido usados en la medicina tradicional, y la interacción negativa entre plantas ha sido usada en la agricultura, con el uso de plantas que actúan como barreras para controlar el crecimiento de plantas indeseables o plagas de insectos (Chang-Hung, 2006; Aliotta et al., 2008). Hans Molisch (1937) introdujo el término alelopatía (allelon=reciproco; pathos=sufrimiento) definiéndola como la interacción bioquímica, dañina o benéfica, entre plantas, y entre plantas y microorganismos. Una planta puede tener un efecto negativo sobre otra sin que haya compuestos liberados involucrados, por ejemplo la competencia. La competencia es una interacción negativa donde una planta tiene su efecto sobre otra que está utilizando los mismos recursos, tales como: nutrientes, agua, luz y polinizadores. Muller (1969) hace la distinción entre competencia y alelopatía, haciendo notar que en la primera el efecto dañino es por la competencia por recursos limitados, y el efecto negativo de la alelopatía ocurre por la presencia de compuestos liberados al medio. El mismo autor denomina a la suma de ambas interacciones como interferencia. Rice (1984), define la alelopatía como cualquier daño o beneficio directo o indirecto de una planta (incluidos los microorganismos) sobre otra a través de la producción de compuestos químicos liberados al ambiente. Finalmente, en 1996, en el primer congreso mundial de alelopatía, en Cádiz, España, se llegó a la conclusión de que la alelopatía es cualquier proceso que involucre metabolitos secundarios producidos por plantas, algas, bacterias y hongos, que influya sobre el crecimiento y desarrollo de sistemas biológicos (Anaya, 2003).

En la alelopatía, los compuestos liberados por las plantas son llamados aleloquímicos. La mayoría de éstos, son clasificados como metabolitos secundarios, porque no forman parte del metabolismo primario de la planta (fotosíntesis, respiración, transporte de solutos, translocación, síntesis de proteínas, asimilación de nutrientes). Dichos metabolitos intervienen en interacciones ecológicas de la planta con el ambiente

(Metlen et al., 2009). Tales interacciones ecológicas donde participan metabolitos secundarios pueden ser: protección contra herbívoros, contra patógenos, alelopatía, asociaciones simbióticas e interacciones con polinizadores; otros dan protección contra rayos ultravioleta o altas temperaturas (Metlen et al., 2009). Una gran variedad de aleloquímicos han sido identificados como: ácidos fenólicos, cumarinas, terpenoides, flavonoides, alcaloides, glucósidos y glucosinolatos (Nasr y Shariati, 2005).

Se pueden encontrar aleloquímicos en flores, frutos, semillas, hojas, tallos y raíces, también los que se generan por la descomposición de residuos de plantas (Rice, 1984; Friedman, 1995) (Figura 1). Los compuestos pueden ser de naturaleza volátil, o formar parte de lixiviados o exudados de diferentes partes de las plantas (Inderjit y Nilsen, 2003; Bais et al., 2004; Inderjit et al., 2009). El ambiente y estrés físico, químico y biológico que experimentan las plantas puede afectar la producción de aleloquímicos (Bertin et al., 2003; Inderjit y Nielsen, 2003; Inderjit y Weston, 2005).

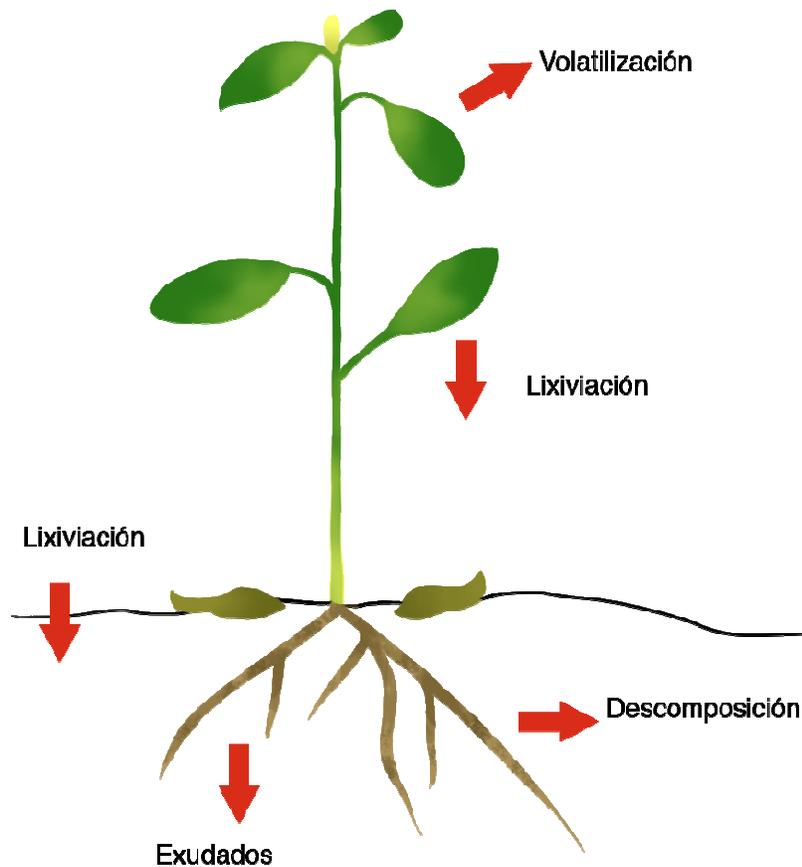


Figura 1. Fuentes de aleloquímicos en una planta. Modificado de: Callaway et al., (2002)

Las plantas liberan diferentes tipos de químicos con distintas funciones. Los exudados de raíces incluyen sustancias alelopáticas y no alelopáticas (Bertin et al., 2003). Las raíces exudan una variedad de moléculas orgánicas de bajo peso, que incluyen azúcares y polisacáridos simples, aminoácidos, ácidos orgánicos, y compuestos fenólicos. Algunos de estos compuestos, principalmente los fenoles, influyen en el crecimiento y desarrollo de plantas vecinas y microorganismos del suelo. Además, producen moléculas de alto peso tales como flavonoides, enzimas, ácidos grasos, reguladores del crecimiento, nucleótidos, taninos, carbohidratos, esteroides, terpenoides, alcaloides, poliacetilenos, y vitaminas. Muchos de estos compuestos están involucrados en procesos metabólicos primarios y secundarios, al igual que en la defensa de la planta y relaciones mutualistas (Bertin et al., 2003). Algunos compuestos volátiles los podemos reconocer en los aromas, fitohormonas y atrayentes de polinizadores liberados por hojas, tallos y principalmente por flores (Inderjit et al., 2009). La producción de metabolitos secundarios en hojas puede ocurrir en respuesta a luz UV y estrés ambiental, incluida la herbivoría (Metlen et al., 2009).

Los aleloquímicos no son específicos, pues pueden afectar a distintos grupos de organismos, por lo que generalmente se usan las palabras aleloquímicos o compuestos alelopáticos como nombres genéricos para referirse a ellos. Se nombra generalmente a los organismos que liberan compuestos y que tienen efecto en otro organismo como donadores y a los organismos afectados como receptores (Anaya, 2003).

Hay muchos modos de acción de los compuestos alelopáticos en plantas, tales como: efecto en la división y elongación celular; efecto en la permeabilidad de membrana; efecto en la absorción de minerales, en la fotosíntesis, respiración, síntesis de proteínas, lípidos y metabolismo de ácidos orgánicos; estimulación o inhibición de la actividad enzimática específica; en las relaciones hídricas y en la síntesis de ADN y ARN (Rice, 1984). Básicamente la fitotoxicidad de estos compuestos es causada durante los ciclos de oxidación-reducción en el metabolismo de aleloquímicos que generan moléculas que causan estrés oxidativo (ROS, reactive oxygen species). El estrés oxidativo es causado por un desequilibrio entre la producción de especies reactivas del oxígeno y la capacidad de un sistema biológico de detoxificar rápidamente los reactivos intermedios o reparar el daño resultante (Testa, 1995; Cruz-Ortega et al., 2007). La concentración de los aleloquímicos determina el grado de fitotoxicidad. Existen además múltiples mecanismos de acción de los aleloquímicos en procesos fisiológicos, como por ejemplo daño en el proceso de fotosíntesis (Weir et al., 2004).

Los compuestos aleloquímicos no son toxinas específicas. La producción de unos pocos compuestos con un amplio espectro de acción, implica un menor costo energético. Las plantas que producen metabolitos secundarios con potencial autotóxico, deben presentar métodos para evitar dañarse a sí mismas (Friedman y Waller, 1985). En algunos casos la autotoxicidad presenta beneficios en la adecuación de las plantas. Los beneficios incluyen la regulación de la germinación por la presencia de auto-inhibidores, como un tipo de regulación denso-dependiente, y defensa contra posibles fitopatógenos (Friedman y Waller, 1985; Inderjit et al., 2005).

Los métodos para resistir o evitar la autotoxicidad pueden variar en la misma planta, en la planta entera, órganos, tejidos, células, estructuras celulares y moleculares. Por ejemplo, los inhibidores pueden ser secuestrados en tejidos específicos, vivos o muertos (Friedman y Waller, 1985).

II.2. Alelopatía en Zonas Áridas

Las zonas áridas y semiáridas ocupan alrededor de una tercera parte de la superficie continental. Los desiertos son esencialmente lugares con pocas lluvias e irregulares donde la evapotranspiración excede a la precipitación. La vegetación no es muy densa, y no se forma un dosel continuo, ya que el crecimiento de las plantas en estos lugares, ocurre generalmente en lugares donde se concentran las condiciones más favorables y por otro lado ocurre en periodos cortos de tiempo. Bajo tales condiciones de heterogeneidad espacial y temporal, las plantas han adoptado diversas estrategias adaptativas (Ezcurra et al., 2006). Las plantas de diversos *taxa* presentan distintos grados de adaptación a las condiciones xéricas de los desiertos. Estas adaptaciones incluyen diferencias en su ciclo y formas de vida, tiempo de floración, esfuerzo reproductivo, dispersión de semillas, estrategias de germinación (Friedman, 1995).

Muchos de los primeros estudios en alelopatía fueron hechos en zonas áridas y semiáridas. Aquí, la vegetación dispersa permite monitorear la germinación, crecimiento o mortalidad de plantas individuales, con lo cual pueden evaluarse las relaciones entre plantas (Friedman y Waller, 1985). Se sabe en general que los aleloquímicos inhiben las funciones de una planta a una concentración particular y estimulan a una menor concentración (Einhelling, 1989; Duke et al., 2006); por lo que se ha propuesto la

alelopatía como uno de los mecanismos que determinan la distribución de la vegetación en zonas áridas (Rice, 1984). En este tipo de ambientes con poca precipitación, la lluvia, neblina y rocío son agentes naturales que lavan aleloquímicos y los arrastran a suelos (Friedman y Waller, 1985).

En los desiertos, la germinación de semillas y establecimiento de plántulas, son los estadios más críticos para la sobrevivencia durante el ciclo de vida de una planta. La germinación es una transición riesgosa del estado más tolerante a las temperaturas y sequías extremas de los desiertos, al estado más vulnerable en el desarrollo de la planta (Kiegel, 1995). Las estrategias de germinación presentes en las plantas del desierto no obedecen solo al requerimiento de agua para llevar a cabo el proceso, intervienen también señales endógenas y del ambiente (ej. lixiviado de inhibidores, toxinas liberadas por plantas vecinas). En las semillas, o en otras unidades de dispersión, el periodo de latencia puede ser mantenido por autotoxinas (Inderjit et al., 2005). Es frecuente la presencia de inhibidores en el embrión, la testa o en otro tejido de la unidad de dispersión (pericarpio, estructuras florales, etc.), que previenen la germinación después de las lluvias (Kiegel, 1995). Así, la germinación puede ser detenida en condiciones donde pelagra el establecimiento de plántulas. Por ejemplo, en desiertos bajo condiciones de lluvia no predecibles, la presencia de aleloquímicos que inhiban la germinación y sean lavados por lluvia, puede asegurar que la germinación ocurra cuando las condiciones de disponibilidad de agua sean favorables para el establecimiento (Friedman y Waller, 1985).

II.3. Plantas Invasoras

La introducción de plantas que se convierten en invasoras es uno de los principales cambios antropogénicos que afectan los ecosistemas naturales. Las plantas invasoras logran abundancias más altas que las de su región de origen, causando decremento, por interferencia, en la abundancia de especies nativas. Las invasiones de plantas en ocasiones aumentan la mortalidad en poblaciones nativas y tienen el potencial de ser una poderosa fuerza selectiva (Callaway et al., 2005).

Las plantas invasoras son aquellas exóticas que colonizan áreas nuevas sin ayuda del hombre, introduciéndose a las comunidades naturales y afectando su estructura y funcionamiento (Richardson et al., 2000). A pesar de que muchas plantas exóticas llegan a

naturalizarse en muchos ambientes donde son introducidas, pocas son las que en realidad se convierten en invasoras y afectan significativamente los ecosistemas (Callaway y Aschehoug, 2000). Los mecanismos que facilitan la invasión de plantas exóticas, conllevan el desplazamiento de plantas nativas, y son una fuente directa o indirecta de interferencia. Muchas especies invasoras no son competidoras dominantes en sus sistemas naturales, pero competitivamente erradican a sus nuevos vecinos en los ecosistemas invadidos (Amarasekare, 2002).

Se han planteado diversas hipótesis que intentan explicar por qué algunas plantas exóticas tienen bajas densidades en sus rangos originales de distribución, y tienen en cambio un crecimiento poblacional exacerbado en los lugares donde han sido introducidas. Algunas de estas son: la hipótesis del nicho vacante propone que en hábitats de reciente formación (ej. islas volcánicas), con pocas especies nativas, existe poca resistencia biológica a la invasión. Otra hipótesis plantea que especies exóticas al ser introducidas en un medio ajeno carecen de sus enemigos naturales, lo que les permite mejorar su crecimiento, longevidad y adecuación. La hipótesis de riqueza de especies en las comunidades, es una variante de la hipótesis del nicho vacante; en ella, se propone que comunidades con una riqueza de especies mayor no tendrán ausencia de nichos y por tanto serán menos vulnerables a la invasión. La hipótesis de invasión por disturbio, sugiere que si las plantas nativas no pueden adaptarse eficientemente después de un disturbio las especies exóticas pueden volverse abundantes (Mack et al., 2000). Además, Callaway y Aschehoug (2000) proponen la hipótesis de las armas nuevas, la cual dice que algunas plantas exóticas se vuelven invasoras liberando compuestos aleloquímicos que inhiben a plantas y microorganismos del suelo de ecosistemas invadidos. En este contexto, las plantas y microorganismos no han coevolucionado con estos compuestos lo que le confiere una ventaja a la invasora.

Las invasiones vegetales pueden disminuir la diversidad regional de especies y cambiar procesos en los ecosistemas invadidos, por ejemplo, a través de la extinción de especies vulnerables, el cambio del régimen de fuego, del ciclo de nutrientes, de la hidrología y de la alteración de los reservorios de energía (Mack et al., 2000; Rout y Callaway, 2009).

III. JUSTIFICACIÓN

Se ha sugerido que la alelopatía puede estar involucrada en la invasión de comunidades naturales. Sin embargo, no existen estudios sobre el posible efecto alelopático de buffel en las especies de plantas del matorral xerófilo del Sur del Desierto Sonorense. En este trabajo se explora el potencial alelopático del zacate buffel en la germinación y desarrollo de plantas nativas del Desierto Sonorense, con el fin de entender en parte los mecanismos que subyacen en su gran capacidad de invasión. El conocimiento detallado de los mecanismos involucrados en la invasión del buffel nos permitirá definir de manera más certera la forma de controlar este fenómeno y conservar la diversidad biológica del estado.

IV. HIPÓTESIS

El zacate buffel es una planta exótica e invasora que presenta un efecto alelopático hacia las plantas nativas del Desierto Sonorense, como parte de los mecanismos que le pueden permitir invadir hábitats nuevos. Tal interacción se manifiesta en la inhibición de la germinación y el desarrollo, y en la reducción de la talla de las plantas nativas.

V. OBJETIVOS

V.1. Objetivo General

Determinar la interacción alelopática de lixiviados de hojas, raíces e inflorescencias del zacate buffel (*Pennisetum ciliare*) y de suelos de praderas de buffel, en la germinación y crecimiento inicial de *Amaranthus hypochondriacus* (amaranto), *Pennisetum ciliare* (buffel) y tres plantas nativas del Desierto Sonorense: *Ipomoea arborescens* (palo santo), *Stenocereus thurberi* (pitaya) y *Lophocereus schottii* (sinita).

V.2. Objetivos Específicos

Describir el efecto alelopático de lixiviados de hojas, raíces y flores de buffel en la germinación, desarrollo y talla de las plantas en estudio

Comparar el efecto alelopático del buffel en distintas etapas de su ciclo de crecimiento

Determinar el efecto autotóxico del zacate buffel

Determinar el efecto por acumulación de aleloquímicos en suelo bajo influencia de buffel en la germinación, desarrollo y talla de las plantas en estudio

VI. METODOLOGÍA

La detección del efecto alelopático de buffel (*Pennisetum ciliare*) en la germinación y crecimiento inicial de plántulas de diferentes especies, se determinó a través de bioensayos de dos tipos: 1) bioensayos con lixiviados de diferentes órganos de buffel, y 2) bioensayos en suelos. Para estos últimos, se utilizó suelo bajo influencia y sin influencia de buffel. Los dos tipos de bioensayos se llevaron a cabo en cinco especies: amaranto, que es una especie susceptible a compuestos aleloquímicos (Anaya et al., 1990), la cual se utilizó como control, zacate buffel para probar autotoxicidad, y tres especies nativas del Desierto Sonorense (Tabla 1).

Tabla I. Especies estudiadas

| Familia | Especie | Tamaño de semilla |
|----------------|---|-------------------|
| Amaranthaceae | <i>Amaranthus hypochondriacus</i> (amaranto) | 1.3 x 1.2 mm |
| Poaceae | <i>Pennisetum ciliare</i> (buffel) | 1.4 x 0.75 mm |
| Convolvulaceae | <i>Ipomoea arborescens</i> (palo santo, ipomea) | 11.2 x 5.1 mm |
| Cactaceae | <i>Stenocereus thurberi</i> (pitaya) | 1.4 x 1.8 mm |
| Cactaceae | <i>Lophocereus scottii</i> (sinita) | 1.8 x 1.75 mm |

VI.1. Bioensayos con Lixiviados

Para conocer si existen diferencias en el potencial alelopático entre órganos del buffel, se usaron lixiviados de hojas, raíces, flores y cubiertas de las semillas (lemma, palea y glumas). También se evaluó el posible efecto alelopático de tejido fresco y seco, a través de bioensayos con lixiviados de buffel de dos estadios de su ciclo anual: con tejido verde y fresco (época de lluvias), y con tejido seco y amarillo (época de secas). Además, se utilizó un estado que se denominó verde seco, para lo cual se usaron plantas verdes que se dejaron secar a temperatura ambiente. Estos diferentes estados del zacate buffel que se utilizaron para hacer lixiviados se denominarán en adelante como tipos de buffel; las variantes en concentración de los lixiviados dentro de cada tipo de buffel (hojas y raíces del material

verde seco al 1 y 2% (g/v), hojas y raíces frescas al 15 % (g/v) se denominarán tratamientos de buffel (Cruz-Ortega et al., 2002).

Lixiviados de buffel seco: En este caso las plantas maduras y secas de *P. ciliare* se obtuvieron de una colecta en la época de sequía, mayo del 2011, del rancho El Refugio. De estas se elaboraron lixiviados al 1 y 2 %, de raíces y hojas.

Lixiviados de buffel verde: Se utilizaron plantas frescas de *P. ciliare* que se colectaron en el verano de 2011 en el Centro Ecológico de Sonora. De estas plantas se obtuvieron lixiviados de hojas, raíces e inflorescencias al 15 %.

Lixiviados de buffel verde seco: Se usaron plantas frescas de *P. ciliare* que se colectaron en verano de 2011 en el Centro Ecológico de Sonora, las cuales se deshidrataron en bolsas de papel bajo condiciones ambientales de laboratorio por al menos tres semanas. De estas se obtuvieron lixiviados al 1 y 2 % de raíces, hojas e inflorescencias.

Los lixiviados fueron preparados sumergiendo el tejido (hojas, tallos e inflorescencias), en distintas concentraciones % (g/v), en 100 ml de agua desionizada estéril por tres horas. Para el lixiviado de raíces, estas fueron sacudidas y enjuagadas brevemente para eliminar la mayor cantidad de tierra posible. Las hojas y raíces se cortaron con tijeras en trozos de tamaño regular. Los lixiviados se filtraron en dos ocasiones, a través de papel Whatman No. 4. Los lixiviados obtenidos de raíz además, se filtraron en papel Whatman No. 1, con el fin de que quedarán con la menor cantidad de partículas. Se midieron los potenciales osmóticos y pH's de cada uno de los lixiviados en un osmómetro 3320 (Advanced Instruments Inc.), y un potenciómetro (YK-21PH, TL Lutron), respectivamente. La técnica utilizada se basó en los trabajos de Cruz-Ortega et al., 2002.

Se pusieron a germinar semillas de las cinco especies estudiadas en cajas Petri sobre papel filtro Whatman No. 4, y se humedecieron con los lixiviados obtenidos. Se tuvieron un total de 5 repeticiones con 10 semillas por especie y tratamiento. Se usaron cajas Petri de 60 X 15 mm, excepto en el caso de *I. arborescens*, para la cual se usaron cajas Petri de 110 X 15 mm por el tamaño mayor de sus semillas. Las cajas se

humedecieron con 1.5 ml de extracto o 7 ml para el caso de *I. arborescens*. Los controles se prepararon de la misma manera, pero se humedecieron con agua desionizada estéril. Las cajas Petri fueron selladas con plástico tipo kleen pack, e incubadas en una cámara de germinación (Conviron 125L) a 27°C, con un fotoperíodo de 12 hrs y lámparas fluorescentes de 20 W. Las pruebas en los distintos tratamientos de lixiviados se hicieron bajo dos condiciones de iluminación: sin luz, para lo cual se envolvieron las cajas con papel aluminio; y con luz, donde las cajas fueron puestas a germinar sin envoltura. Se cuantificó la germinación y se midió el tamaño radicular, a las 24 y 48 horas de incubación. Para la toma de datos de tamaño radicular (longitud de raíces), solo se midieron raíces que medían más de 2 mm. Sin embargo, para la toma de datos de germinación se consideraron como germinadas las semillas de las que emergió la raíz aunque estas fueran menores a 2 mm. En el caso de las dos especies de cactáceas y debido a su germinación heterogénea y lenta, se midió la germinación por al menos 12 días. Además, debido a que su raíz principal tiene crecimiento determinado (Shishkova et al., 2008), deja de crecer muy pronto después de germinar, y desarrolla múltiples raíces laterales, por lo que no se realizaron mediciones de crecimiento de raíces en estas especies.

Se realizaron bioensayos comparando el efecto de lixiviados de lemma-palea y glumas de buffel en la germinación y crecimiento radicular de *A. hypochondriacus* y *P. ciliare*. Se usó la misma metodología arriba enunciada, con lixiviados de dos concentraciones 1 y 2 %, y sin luz. Se midió el tamaño de las raíces y la germinación a las 24 y 48 horas de incubación.

VI.2. Bioensayos con Suelo

Se hizo un bioensayo en macetas para explorar la posible acumulación de aleloquímicos de buffel en el suelo. Los suelos se colectaron en el mismo sitio en que se colectaron las plantas de buffel. El muestreo se realizó en el verano, en dos sitios, uno donde crece buffel (bajo influencia de buffel) y el otro en un área contigua donde no crecía buffel (sin influencia de buffel), y de dos profundidades: 0-10 cm y 10-20 cm. En total se tuvieron cuatro tratamientos: 0-10 cm con buffel, 10-20 cm con buffel, 0-10 cm sin buffel y 10-20 cm sin buffel.

Se determinaron parámetros químicos de los cuatro tratamientos de suelos con las siguientes técnicas: La materia orgánica se determinó por oxidación-humedad con ácido sulfúrico y dicromato de potasio (Black, C.A. Methods of Soil Analysis, 1965). El pH se determinó con 10 g de muestra agitada por media hora en 25 ml de agua destilada (Bates, 1959). La textura se determinó con 50 g de suelo reposado un día en una solución de calgon al 5 %, después se agitó por un minuto y se aforó a volumen en una probeta de 1 litro. A los cuarenta segundos se tomó la primera lectura con un densímetro (para medir arenas), y a las 2 horas se realizó la segunda lectura (para medir arcillas) (Bouyoucos, 1963). Para determinar nitrógeno y fósforo total las muestras en tubos digestores (1g de muestra + 7 ml de ácido sulfúrico) a 375 °C se colocaron en parrillas de digestión, se aforaron y se filtraron los lixiviados en viales. Se prepararon diluciones 1 a 10 (para N total) y se leyeron en el autoanalizador (Technicon Industrial System, 1977).

Para probar el efecto alelopático de suelos de buffel se usaron recipientes de plástico de dos capacidades (300 y 800 g), dependiendo del tamaño de las semillas. Las semillas de las cinco especies fueron puestas, en la superficie de las macetas. Se tuvo un total de 5 repeticiones con 10 semillas por especie y tratamiento. Las macetas se incubaron en una cámara de germinación (Conviron 125L) a 27 °C, con un fotoperiodo de 12 hrs, y lámparas fluorescentes de 20 W. Las macetas se regaron con una misma cantidad de agua desionizada estéril diariamente.

Se registró la dinámica de germinación de: *A. hypochondriacus*, *P. ciliare* e *I. arborescens*, en los distintos tratamientos durante 10 días. Terminado dicho periodo, las plantas se cosecharon y secaron en una estufa a 60 °C de 24 a 48 horas, y después de esto se determinó el peso seco. Para las cactáceas el tiempo de permanencia en las macetas fue de 20 días y, posteriormente, se cosecharon, secaron y pesaron al igual que el resto de las especies.

VI.3. Análisis Estadísticos

Se realizaron pruebas estadísticas para evaluar si existen diferencias significativas entre los diferentes tratamientos, tipos de buffel y entre las especies. Los datos que cumplieran con los supuestos de las pruebas paramétricas se analizaron con pruebas de ANOVA de una vía. Para los datos que no cumplieron con los supuestos de normalidad y homocedasticidad se

realizaron pruebas estadísticas no paramétricas. Todos los análisis estadísticos se llevaron a cabo con el programa estadístico JMP versión 8.0.2 (SAS Institute, 2000). Para analizar la dinámica de germinación de cactáceas en el bioensayo con lixiviados, y de todas las especies en el bioensayo con suelos, se realizó un ajuste de las curvas de germinación y se obtuvo la tasa máxima de germinación con el programa TableCurve 2D v5.01.02 (SYSTAT Software inc., 2002).

VII. RESULTADOS

VII.1 Potenciales Osmóticos y Potencial de Hidrógeno (pH) de Lixiviados

Se determinaron los potenciales osmóticos de los lixiviados del zacate buffel para descartar los efectos que puedan tener soluciones concentradas con osmolaridades altas en la germinación y crecimiento de las raíces. En general los potenciales osmóticos y pH's estuvieron dentro de los rangos recomendados para este tipo de bioensayos (Tabla II) (Anaya y Rovalo, 1976).

Tabla II. pH y potencial osmótico de los lixiviados acuosos de zacate buffel

| Tipo de extracto | Órgano/ Concentración | pH | Potencial (mOsm/kg) |
|-----------------------|-----------------------|-----|---------------------|
| Buffel seco | Hoja 1% | 6.9 | 12 |
| | Hoja 2% | 7.2 | 19 |
| | Raíz 1% | 7.6 | 5 |
| | Raíz 2% | 7.7 | 6 |
| Buffel verde | Hoja 15% | 6.8 | 11 |
| | Raíz 15% | 7.3 | 7 |
| | Flores 15% | 7.2 | 26 |
| Buffel verde seco | Hoja 1% | 6.9 | 21 |
| | Hoja 2% | 7.1 | 36 |
| | Raíz 1% | 7.1 | 4 |
| | Raíz 2% | 7.2 | 5 |
| | Flores 1% | 7.3 | 14 |
| | Flores 2% | 7.3 | 16 |
| Cubiertas de semillas | Lemma-Palea 1% | 7.3 | 18 |
| | Lemma-Palea 2% | 7.1 | 29 |
| | Glumas 1% | 7.4 | 15 |
| | Glumas 2% | 7.5 | 26 |

VII.2. Efecto de Lixiviados del Zacate Buffel en la Germinación y Crecimiento de la Raíz de *A. hypochondriacus*, *P. ciliare* e *I. arborescens*

Se evaluaron 4 variables de respuesta en este experimento: germinación a las 24 y 48 horas, y crecimiento de la radícula a las 24 y 48 horas. Estas variables de respuesta se evaluaron para saber si existen diferencias entre especies, entre tratamientos de luz y oscuridad, entre tipos de buffel y entre tratamientos de lixiviados. El análisis global de los resultados mostró una influencia significativa de varios factores como la especie, condiciones de luz, tipo y tratamiento de buffel en las variables de respuesta (Tabla III).

La germinación y tamaño de radícula a las 24 y 48 horas fueron significativamente diferentes entre las especies y tratamientos de buffel (lixiviados de diferentes partes), y en el tamaño de la radícula a las 24 horas entre los tipos de buffel. Los tratamientos de luz afectaron significativamente la germinación evaluada a las 24 horas y el tamaño de raíces estimado a las 24 y 48 horas; la germinación y tamaño de raíz fueron menores en los tratamientos con luz (Tabla III).

Tabla III. Comparación del efecto de los distintos tipos y tratamientos del zacate buffel en la germinación y crecimiento de la radícula para las especies: *A. hypochondriacus*, *P. ciliare* e *I. arborescens*. Se muestran los valores de χ^2 y P de Wilcoxon.

| | Especie | | Tratamiento con y sin luz | | Tipo de buffel | | Tratamientos (lixiviados) | |
|------------------|----------|--------|---------------------------|--------|----------------|-------|---------------------------|--------|
| | χ^2 | P | χ^2 | P | χ^2 | P | χ^2 | P |
| Germinación 24 h | 92.088 | <0.001 | 26.948 | <0.001 | 1.568 | 0.457 | 36.809 | <0.001 |
| Germinación 48 h | 156.626 | <0.001 | 0.0022 | 0.963 | 0.879 | 0.644 | 26.856 | 0.001 |
| Radícula 24 h | 222.557 | <0.001 | 23.838 | <0.001 | 6.242 | 0.044 | 24.935 | 0,003 |
| Radícula 48 h | 216.086 | <0.001 | 45.217 | <0.001 | 2.347 | 0.309 | 29.955 | 0,001 |

Debido a la clara influencia de la especie y los tratamientos de luz en las variables determinadas, en esta tesis describo los resultados del efecto de los tratamientos de lixiviados por especie, considerando dos secciones en relación al factor luz (tratamientos con y sin luz). Los resultados derivados del análisis de estos datos que contribuyeron en menor medida a explicar estas dos directrices se encuentran en la sección XI como apéndices.

VII.2.1. Análisis por especie en condiciones de luz

Germinación de *A. hypochondriacus*. En esta especie, el buffel verde y el verde seco tuvieron un efecto inhibitorio y significativo en su germinación a las 24 y 48 horas (Tabla IV, tipo de buffel). En estos tipos de buffel, los tratamientos de hojas verdes (fresco) al 15% y hojas verdes secas al 2% mostraron un mayor efecto inhibitorio (Tabla IV; Figura 2; 1b y 1c). Los lixiviados de buffel seco no inhibieron la germinación a las 24 ni a las 48 horas, y la germinación fue cercana al 100% (Tabla IV; Figura 2; 1a).

Tamaño de radícula de *A. hypochondriacus*. Los tipos de buffel verde y verde seco también inhibieron significativamente el crecimiento de la raíz a las 24 y 48 horas (Tabla IV, tipo de buffel); el tratamiento de hojas al 2% mostró el efecto mayor (Tabla IV; Figura 3; 1a y 1c). El tipo de buffel seco solo tuvo efecto en el tamaño de la raíz a las 24 horas pero el efecto no se mantuvo a las 48 horas.

Germinación de *P. ciliare*. El buffel seco tuvo un efecto inhibitorio en la germinación a las 48 horas, y el buffel verde seco solo a las 24 horas (Tabla IV, tipo de buffel). El tratamiento de hojas al 2%, en ambos tipos de buffel, mostró el efecto mayor (Figura 2; 2a y 2c).

Tamaño de radícula de *P. ciliare*. Los tipos de buffel seco y verde tuvieron un efecto negativo y significativo en el tamaño de la radícula a las 48 horas; además el tipo de buffel verde seco tuvo un efecto significativo a las 24 y 48 horas (Tabla IV, tipo de buffel). Los tratamientos de hojas y flores mostraron el efecto mayor. El tipo de buffel verde seco fue el que más inhibió el crecimiento de la raíz (Figura 3; 2a, 2b y 2c).

Germinación de *I. arborescens*. No se observó ningún efecto significativo de los tipos de buffel en la germinación de Ipomoea, ni a las 24 ni a las 48 horas (Tabla IV, tipo de buffel).

Tamaño de radícula de *I. arborescens*. Los tipos de buffel seco y verde tuvieron un efecto negativo y significativo en el tamaño de radícula a las 24 horas (Tabla IV, tipo de buffel); mientras en el extracto del buffel verde seco el crecimiento de la raíz se vio afectado a las 24 y 48 horas (Tabla IV).

Tabla IV. Comparación del efecto de los distintos tipos y tratamientos del zacate buffel en la germinación y crecimiento de la radícula dentro de las especies. Se incluye solamente los tratamientos con luz. Se muestran los valores de F y P de las ANOVA y χ^2 y P Wilcoxon.

| Tipo de buffel | <i>A. hypochondriacus</i> | | | | | | <i>P. ciliare</i> | | | | | | <i>I. arborescens</i> | | | | | |
|----------------|---------------------------|-------|--------|-------|--------|-------|-------------------|-------|--------|-------|-------|-------|-----------------------|---|------|---|--|--|
| | 24 h | | 48 h | | 24 h | | 48 h | | 24 h | | 48 h | | 24 h | | 48 h | | | |
| | F | P | F | P | F | P | F | P | F | P | F | P | F | P | F | P | | |
| Germinación | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Seco | 1.62 | 0.206 | *6.31 | 0.177 | 1.63 | 0.206 | *11.85 | 0.019 | 0.93 | 0.468 | *2.24 | 0.691 | | | | | | |
| Verde | 8.83 | 0.001 | *16.03 | 0.001 | 0.77 | 0.525 | *0.94 | 0.817 | 0.06 | 0.979 | *3.23 | 0.358 | | | | | | |
| Verde seco | 16.87 | 0.001 | *13.83 | 0.032 | 3.33 | 0.013 | *6.31 | 0.389 | *11.43 | 0.076 | *7.39 | 0.286 | | | | | | |
| Radícula (mm) | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Seco | 4.15 | 0.016 | 2.24 | 0.101 | *9.17 | 0.057 | 4.40 | 0.010 | 10.21 | 0.001 | 0.73 | 0.585 | | | | | | |
| Verde | 12.13 | 0.003 | *17.59 | 0.001 | 0.22 | 0.669 | 5.07 | 0.010 | 4.08 | 0.025 | *0.78 | 0.854 | | | | | | |
| Verde seco | 22.23 | 0.001 | 45.01 | 0.001 | *19.08 | 0.004 | 4.49 | 0.003 | 14.70 | 0.001 | 5.12 | 0.001 | | | | | | |

* Datos a los que se aplicó estadística no paramétrica. Los valores son de χ^2 .

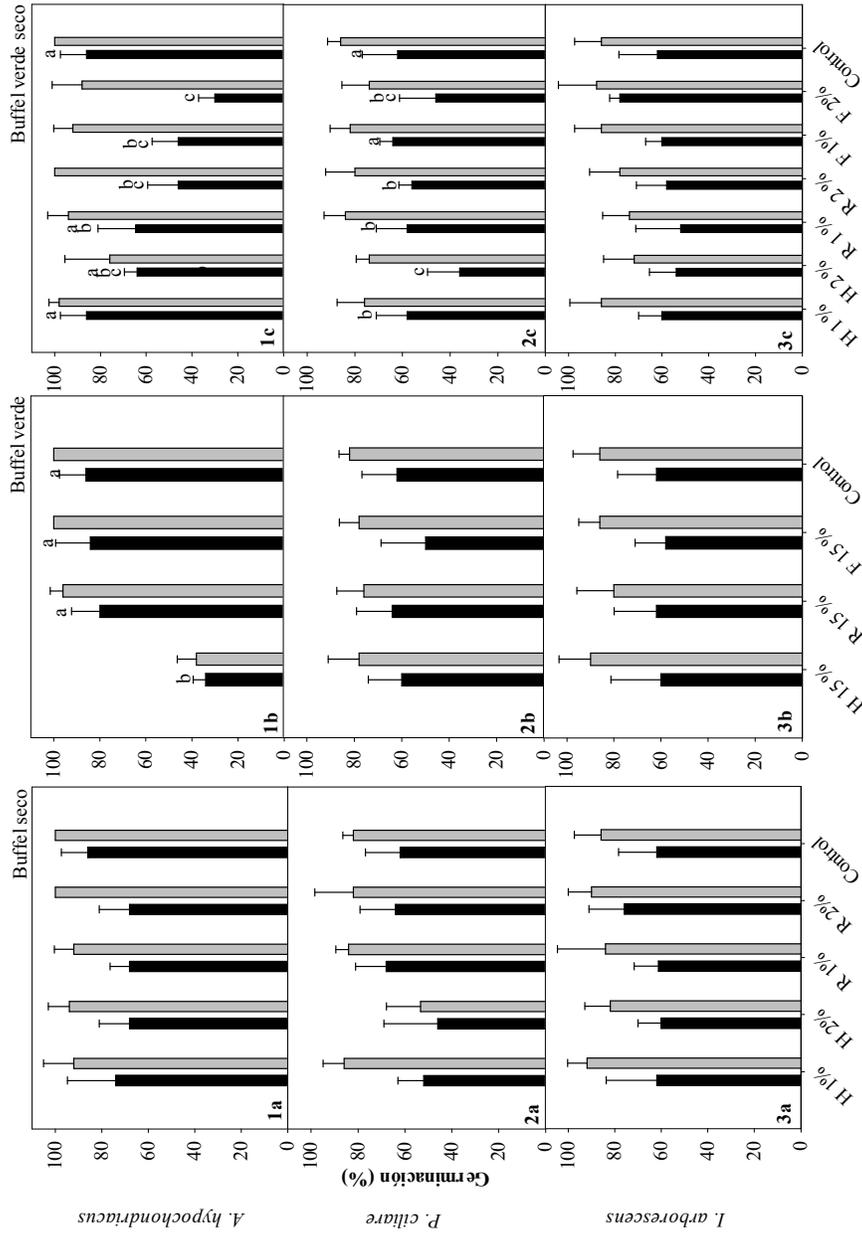


Figura 2. Efecto de los tratamientos de lixiviados de buffel en la germinación de *A. hypochondriacus*, *P. ciliare* e *I. arborescens* a las 24 (barras negras) y 48 horas (barras grises), tratamientos con luz. Las barras representan la media \pm desviaciones estándar (n=5). Letras diferentes en columnas del mismo color indican diferencias significativas (ANOVA, $P < 0.05$). H1% (Hojas al 1%); H2% (Hojas al 2%); R1% (Raíz al 1%); R2% (Raíz al 2%); H15% (Hojas al 15%); H2% (Hojas al 15%); R15% (Raíz al 15%); F1% (Inflorescencias al 1%); F2% (Inflorescencias al 2%).

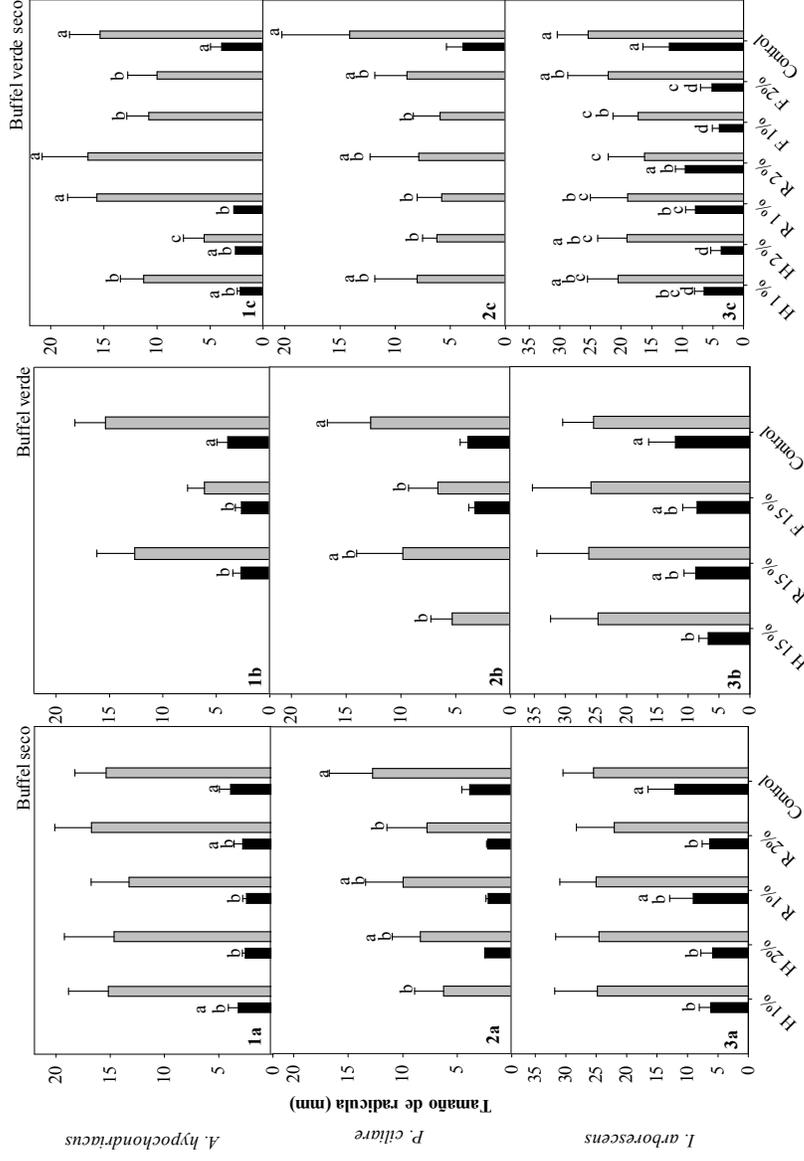


Figura 3. Efecto de los tratamientos de lixiviados de buffel en el crecimiento de raíz (mm) de *A. hypochondriacus*, *P. ciliare* e *I. arborescens* a las 24 (barras negras) y 48 horas (barras grises), tratamientos con luz. Las barras representan la media \pm desviaciones estándar (n=5). Letras diferentes en columnas del mismo color indican diferencias significativas (ANOVA, $P < 0.05$). En algunos tratamientos hubo protrusión de raíz pero no crecimiento posterior, por lo que en las gráficas no se observan valores a las 24 horas. H1% (Hojas al 1%); H2% (Hojas al 2%); R1% (Raíz al 1%); R2% (Raíz al 2%); H15% (Hojas al 15%); R15% (Raíz al 15%); H2% (Inflorescencias al 2%); R2% (Inflorescencias al 2%).

VII.2.2 Análisis por especie en condiciones sin luz

Germinación de *A. hypochondriacus*. Los tipos de buffel verde (fresco) y el verde seco tuvieron un efecto significativo e inhibitorio en la germinación (a las 24 y 48 horas respectivamente), (Tabla V, tipo de buffel); mientras la germinación no se vio afectada a las 24 ni a las 48 horas por lixiviados del buffel seco (% cercano al 100%) (Tabla V; Figura 4; 1c). El tratamiento de hojas verdes al 15% mostró el efecto mayor inhibitorio a las 24 horas pero ya no se observó a las 48 horas, mientras que el de hojas al 2% del buffel verde seco tuvo un efecto mayor a las 48 horas (Figura 4; 1b, Tabla V).

Tamaño de radícula de *A. hypochondriacus*. Los tipos de buffel verde y verde seco tuvieron un efecto negativo y significativo en el tamaño de radícula a las 24 y 48 horas (Tabla V, tipo de buffel); el tipo de buffel seco no tuvo efecto en el tamaño de la raíz. Las diferencias aumentaron significativamente de las 24 a las 48 horas en el tratamiento de buffel verde y se redujo en verde seco (Tabla V). Los lixiviados de hojas al 2 y 15%, y de flores al 15 % mostraron el efecto inhibitorio mayor (Figura 5; 1a, 1b y 1c, Tabla V).

Germinación de *P. ciliare*. El tipo de buffel seco tuvo un efecto negativo y significativo en la germinación a las 48 horas, el tipo de buffel verde tuvo un efecto a las 24 y 48 horas, y el tipo de buffel verde seco no tuvo efecto en la germinación (Tabla V, tipo de buffel). El tratamiento de hojas al 15% mostró el efecto inhibitorio mayor (Figura 4; 2b).

Tamaño de radícula de *P. ciliare*. El tipo de buffel verde seco tuvo un efecto negativo y significativo en el crecimiento de la raíz a las 24 horas; el tipo de buffel verde tuvo un efecto solo a las 48 horas. Por otro lado, el buffel seco no tuvo efecto alguno en el tamaño de la raíz, ni a las 24, ni a las 48 horas (Tabla V, tipo de buffel). El lixiviado de buffel verde fue el que más inhibió; el tratamiento de hoja al 15% mostró el efecto mayor (Figura 5; 2b).

Germinación de *I. arborescens*. Ninguno de los tipos de buffel tuvo un efecto significativo en la germinación de Ipomoea, ni a las 24, ni a las 48 horas. Esto sugiere una menor susceptibilidad de Ipomoea a los lixiviados o puede deberse al mayor tamaño de su semilla.

Tamaño de radícula de *I. arborescens*. Los tipos de buffel seco y verde seco tuvieron un efecto negativo y significativo en el tamaño de radícula a las 24 y 48 horas; mientras que el tipo de buffel verde no tuvo un efecto significativo en el tamaño de la radícula (Tabla V, tipo de buffel). El extracto de buffel verde seco fue el que más inhibió el crecimiento de la radícula; el lixiviado de hojas secas al 2% mostró el efecto mayor (Figura 5; 3a y 3c).

Tabla V. Comparación del efecto de los distintos tipos y tratamientos del zacate buffel en la germinación y crecimiento de la raíz dentro de las especies. Se incluye solamente los tratamientos sin luz. Se muestran los valores de F y P de las ANOVA y χ^2 y P de Wilcoxon.

| Tipo de buffel | <i>A. hypochondriacus</i> | | | | | | <i>P. ciliata</i> | | | | | | <i>I. arborescens</i> | | | | | |
|----------------|---------------------------|--------|--------|--------|-------|-------|-------------------|-------|-------|-------|-------|-------|-----------------------|---|------|---|--|--|
| | 24 h | | 48 h | | 24 h | | 48 h | | 24 h | | 48 h | | 24 h | | 48 h | | | |
| | F | P | F | P | F | P | F | P | F | P | F | P | F | P | F | P | | |
| Germinación | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Seco | *5.39 | 0.250 | *0.96 | 0.915 | *4.15 | 0.387 | *10.53 | 0.033 | *1.77 | 0.779 | *2.93 | 0.570 | | | | | | |
| Verde | *14.90 | 0.001 | 6.84 | 0.077 | 0.89 | 0.469 | 4.82 | 0.014 | 3.12 | 0.055 | 1.32 | 0.301 | | | | | | |
| Verde seco | *8.74 | 0.189 | *16.86 | 0.009 | 1.59 | 0.953 | 5.02 | 0.541 | *8.16 | 0.227 | 1.76 | 0.144 | | | | | | |
| Radícula (mm) | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Seco | 1.72 | 0.186 | 1.37 | 0.279 | 0.28 | 0.887 | 0.13 | 0.971 | 3.61 | 0.023 | 4.08 | 0.014 | | | | | | |
| Verde | 8.13 | 0.009 | 50.03 | <0.001 | *8.28 | 0.041 | 3.77 | 0.032 | 0.48 | 0.698 | 2.35 | 0.111 | | | | | | |
| Verde seco | 28.45 | <0.001 | 3.59 | 0.009 | 4.52 | 0.014 | 1.72 | 0.153 | 6.39 | 0.001 | 2.91 | 0.025 | | | | | | |

*Datos a los que se aplicó estadística no paramétrica. Los valores son de χ^2 .

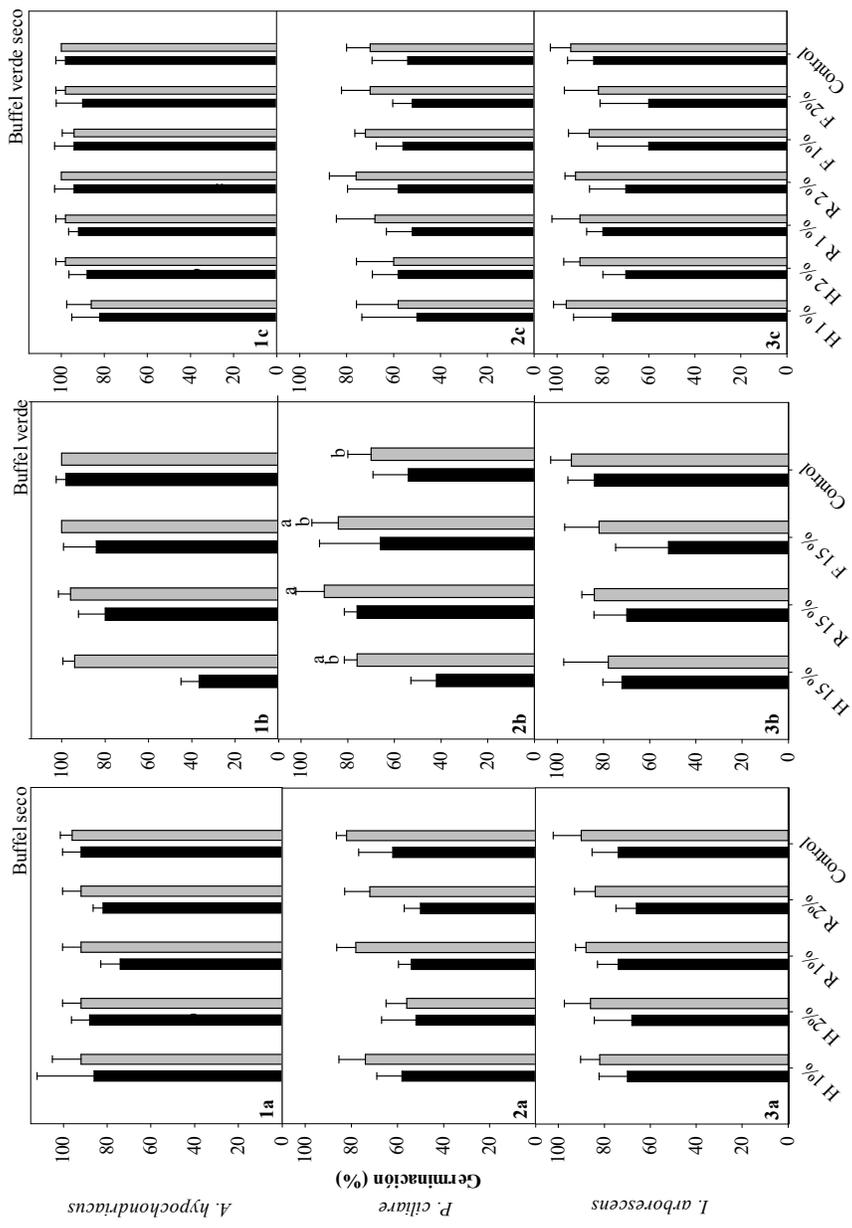


Figura 4. Efecto de los tratamientos de lixiviados del zacate buffel en la germinación de *A. hypochondriacus*, *P. ciliare* e *L. arborescens* a las 24 (barras negras) y 48 horas (barras grises), tratamientos sin luz. Las barras representan la media \pm desviaciones estándar (n=5). Letras diferentes en columnas del mismo color indican diferencias significativas (ANOVA, $P < 0.05$). H1% (Hojas al 1%); H2% (Hojas al 2%); R1% (Raíz al 1%); R2% (Raíz al 2%); H15% (Hojas al 15%); H15% (Raíz al 15%); F15% (Inflorescencias al 15%); F1% (Inflorescencias al 1%); F2% (Inflorescencias al 2%).

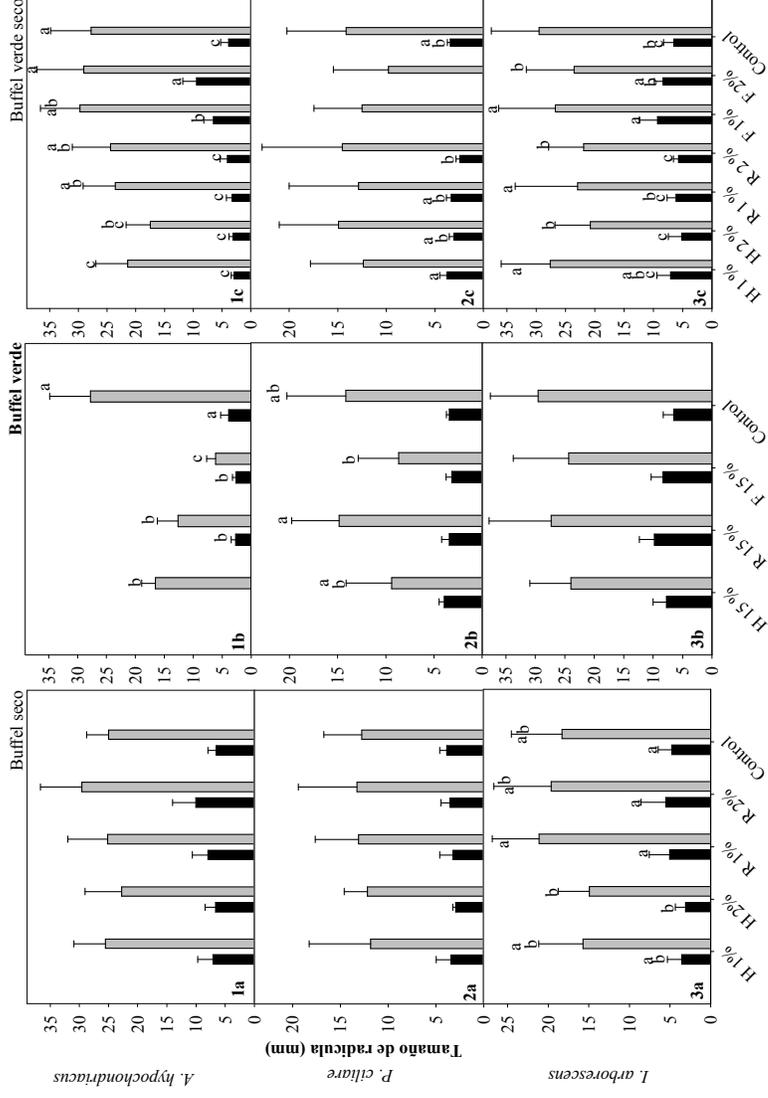


Figura 5. Efecto de los tratamientos de lixiviados del zacate buffel en el crecimiento de Raíz (mm) de *A. hypochondriacus*, *P. ciliare* e *L. arborescens* a las 24 (barras negras) y 48 horas (barras grises), tratamientos sin luz. Las barras representan la media \pm desviaciones estándar (n=5). Letras diferentes en columnas del mismo color indican diferencias significativas (ANOVA, P < 0.05). H1% (Hojas al 1%); H2% (Hojas al 2%); R1% (Raíz al 1%); R2% (Raíz al 2%); F1% (Inflorescencias al 15%); F2% (Inflorescencias al 2%).

VII.3. Efecto de Lixiviados de Cubiertas de las Semillas del Zacate Buffel en la Germinación y Crecimiento de la Raíz de *A. hypochondriacus* y *P. ciliare*

El análisis global de los resultados mostró que la respuesta de la germinación y la longitud de la radícula a los lixiviados de la lemma-palea y glumas fue diferente entre las especies (Tabla VI). En contraste, los tratamientos no tuvieron efecto en la germinación ni en el tamaño de la radícula (Tabla VI).

Tabla VI. Comparación del efecto de la especie, y los distintos tratamientos de cubiertas de las semillas del zacate buffel en la germinación y crecimiento de la radícula para *A. hypochondriacus* y *P. ciliare*. Se muestran los valores de F y P de las ANOVA y χ^2 y P de Wilcoxon.

| | Especie | | Tratamientos (lixiviados) | |
|------------------|----------|--------|---------------------------|-------|
| | χ^2 | P | χ^2 | P |
| Germinación 24 h | 37.995 | <0.001 | 0.654 | 0.957 |
| Germinación 48 h | 37.425 | <0.001 | 1.259 | 0.868 |
| Radícula 24 h | 24.90 | <0.001 | 1.999 | 0.736 |
| Radícula 48 h | *198.91 | <0.001 | *0.307 | 0.871 |

* Análisis de varianza, valores de F.

El efecto de los tratamientos para cada una de las especies se muestra en la Figura 6. En *A. hypochondriacus* los tratamientos no tuvieron un efecto en su germinación a las 24 ni a las 48 horas (Figura 6; 1b). Respecto al tamaño radicular, en *A. hypochondriacus* los tratamientos tuvieron un efecto significativo a las 24 horas y a las 48 horas. A las 24 horas el lixiviado de lemma/palea al 1% mostró un efecto estimulador en el crecimiento de la raíz, el cual ya no se observa a las 48 horas. A las 48 horas el tratamiento de glumas al 2% también tuvo un efecto estimulador (Figura 6; 1a). En *P. ciliare* tampoco se observó efecto en la germinación a las 24 horas pero sí hubo efecto a las 48 horas (Figura 6; 2b). Para esta especie, los tratamientos no tuvieron un efecto distintivo en el crecimiento radicular a las 24 ni a las 48 horas (Figura 6; 2a). Nótese que en el tamaño de radícula a las 24 horas no hay barra para lemma-palea 2%, ya que este lixiviado inhibió completamente el crecimiento radicular.

Tabla VII. Comparación intraespecífica del efecto de los distintos tratamientos de cubiertas de las semillas del zacate buffel en la germinación y crecimiento de la radícula de *A. hypochondriacus* y *P. ciliare*. Se muestran los valores de F y P de las ANOVA y χ^2 y P de la prueba de Wilcoxon.

| | <i>A. hypochondriacus</i> | | <i>P. ciliare</i> | |
|------------------|---------------------------|--------|-------------------|-------|
| | χ^2 | P | χ^2 | P |
| Germinación 24 h | 7.961 | 0.093 | 6.267 | 0.180 |
| Germinación 48 h | 8.347 | 0.796 | 9.912 | 0.042 |
| Radícula 24 h | *11.409 | <0.001 | *0.559 | 0.656 |
| Radícula 48 h | *13.197 | <0.001 | *0.639 | 0.694 |

* Análisis de varianza, valores de F

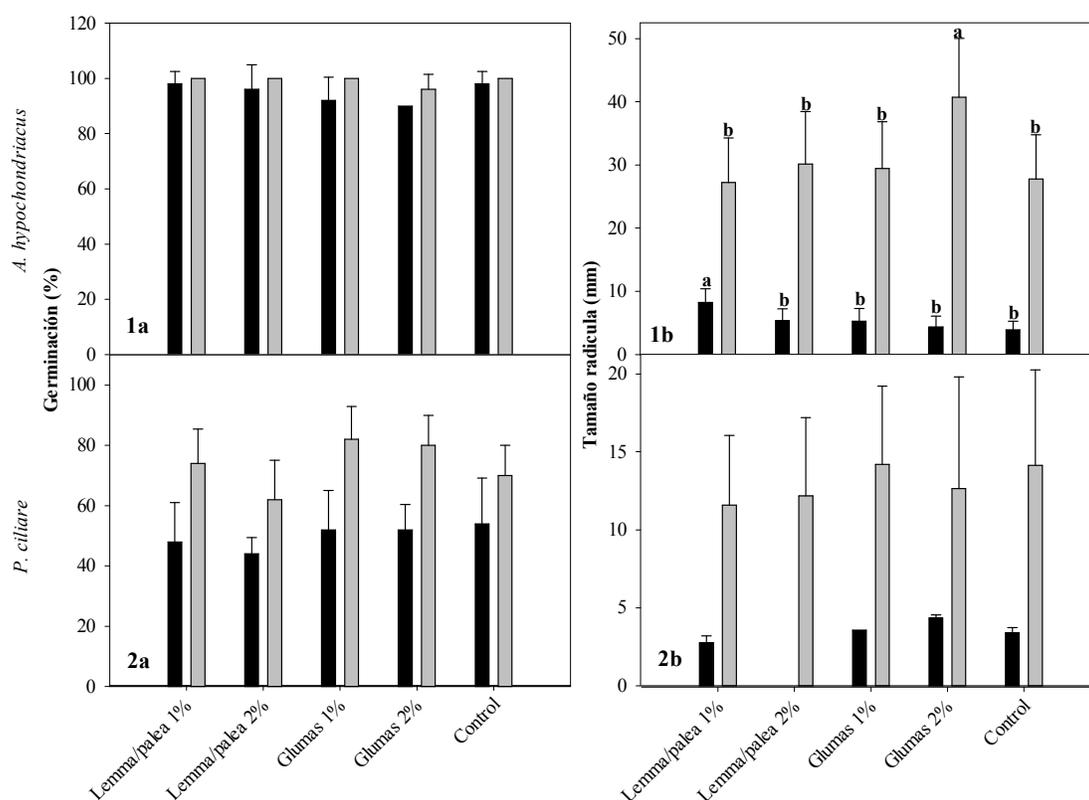


Figura 6. Efecto de los tratamientos de lixiviados de lemma/palea y glumas en la germinación y en el crecimiento de raíz (mm) de *A. hypochondriacus* y *P. ciliare* a las 24 (barras negras) y 48 horas (barras grises). El bioensayo se llevó a cabo sin luz. Las barras representan la media \pm desviaciones estándar (n=5). Los valores con letras diferentes indican diferencias significativas (ANOVA, P < 0.05).

VII.4. Efecto de Lixiviados del zacate Buffel en la Germinación de Cactáceas (pitaya y sinita)

VII.4.1. Dinámica de germinación

Las especies de cactáceas presentaron una dinámica de germinación diferente a las otras especies estudiadas. En las cactáceas la germinación comenzó desde el primer día, pero progresó lentamente en el tiempo, de manera que en los bioensayos en lugar de determinar la germinación a las 24 y 48 horas, se siguió la dinámica de germinación por un periodo de tiempo mayor. No se midió el efecto de los lixiviados en el crecimiento de la raíz debido a que la raíz principal de las cactáceas presenta crecimiento determinado, dejando de crecer rápidamente, y dando paso a raíces de segundo y tercer orden. Las curvas de germinación se analizaron en base a tres parámetros: 1) Los días transcurridos hasta el inicio de la germinación (inicio de germinación), 2) La Tasa máxima de germinación (primera derivada máxima de la curva, T_{max}) y 3) La germinación final.

El análisis global de los resultados mostró diferencias significativas entre especies, entre el tipo y tratamientos de buffel en las variables de respuesta (Tabla VIII). La pitaya mostró valores mayores de T_{max} y de germinación final en comparación con sinita. Los tipos de buffel verde y verde seco tuvieron un efecto inhibitor mayor en el inicio de la germinación y la tasa máxima de germinación, la germinación final no se vio afectada, y fue homogénea en todos los tratamientos. También se encontró un efecto inhibitorio significativo de los lixiviados de hojas y flores al 15% y hojas al 2% (Tabla VIII).

Tabla VIII. Comparación del efecto de los distintos tipos y tratamientos del zacate buffel en la germinación y crecimiento de la radícula para pitaya y sinita. Se muestran los valores de χ^2 y P de la prueba de Wilcoxon.

| | Especie | | Tipo de buffel | | Tratamientos (lixiviados) | |
|--------------------|----------|--------|----------------|--------|---------------------------|--------|
| | χ^2 | P | χ^2 | P | χ^2 | P |
| Inicio germinación | 3.003 | 0.083 | 30.483 | <0.001 | 43.535 | <0.001 |
| T_{max} | 15.311 | <0.001 | 23.707 | <0.001 | 38.115 | <0.001 |
| Germinación final | 47.803 | <0.001 | 1.885 | 0.389 | 50.558 | <0.001 |

VII.4.1.1. Análisis por especie

En pitaya el inicio y final de la germinación presentaron diferencias significativas entre los tratamientos, presentando mayor inhibición con el lixiviado de hojas al 15% en buffel verde y de hojas y flores al 2% en buffel verde seco, sin embargo no se presentaron diferencias en buffel seco (Tabla IX; Figura 7). Por otro lado, en la tasa máxima de germinación se presentaron diferencias significativas en buffel verde, siendo el lixiviado de hojas al 15% el que inhibió más la tasa de germinación. Sin embargo no se presentaron diferencias en buffel seco y verde seco (Tabla IX; Figura 7).

Para sinita el inicio de la germinación presentó diferencias significativas solo en el tipo de buffel verde seco, el lixiviado al 2% de hojas retardaron más el inicio de la germinación (Tabla IX; Figura 7). La germinación máxima disminuyó significativamente en el tipo de buffel verde (hojas, flores y raíces al 15%) y el tipo de buffel verde seco (menor germinación en los extractos de hojas al 1 y 2%, flores al 2%, y raíz al 1%), sin embargo no se presentaron diferencias en el tipo de buffel seco (Tabla IX; Figura 7). Para la tasa máxima de germinación se presentaron diferencias significativas en los tipos buffel seco y verde, no obstante, no se presentaron diferencias en el tipo de buffel verde seco (Tabla IX; Figura 7).

Tabla IX. Comparación del efecto de los distintos tipos y tratamientos del zacate buffel en el Inicio de la germinación, germinación máxima y tasa máxima de germinación (T_{max}) dentro de pitaya y sinita. Se muestran los valores de χ^2 y P de Wilcoxon.

| Tipo de buffel | Inicio germinación | | Germinación final | | T_{max} | |
|----------------|--------------------|-------|-------------------|--------|-----------|-------|
| | χ^2 | P | χ^2 | P | χ^2 | P |
| Pitaya | | | | | | |
| Seco | 86,154 | 0.072 | 3,076 | 0.545 | *0.401 | 0.805 |
| Verde | 25.042 | 0.001 | 16.223 | 0.001 | *27,799 | 0.030 |
| Verde seco | 14.836 | 0.001 | 18.621 | 0.005 | *3.167 | 0.053 |
| Sinita | | | | | | |
| Seco | 2.453 | 0.653 | 6.893 | 0.142 | 9.569 | 0.048 |
| Verde | 1.443 | 0.695 | *28.066 | <0.001 | *11.468 | 0.009 |
| Verde seco | 22.258 | 0.001 | 15.672 | 0.015 | 122.777 | 0.056 |

* Análisis de varianza, valores de F

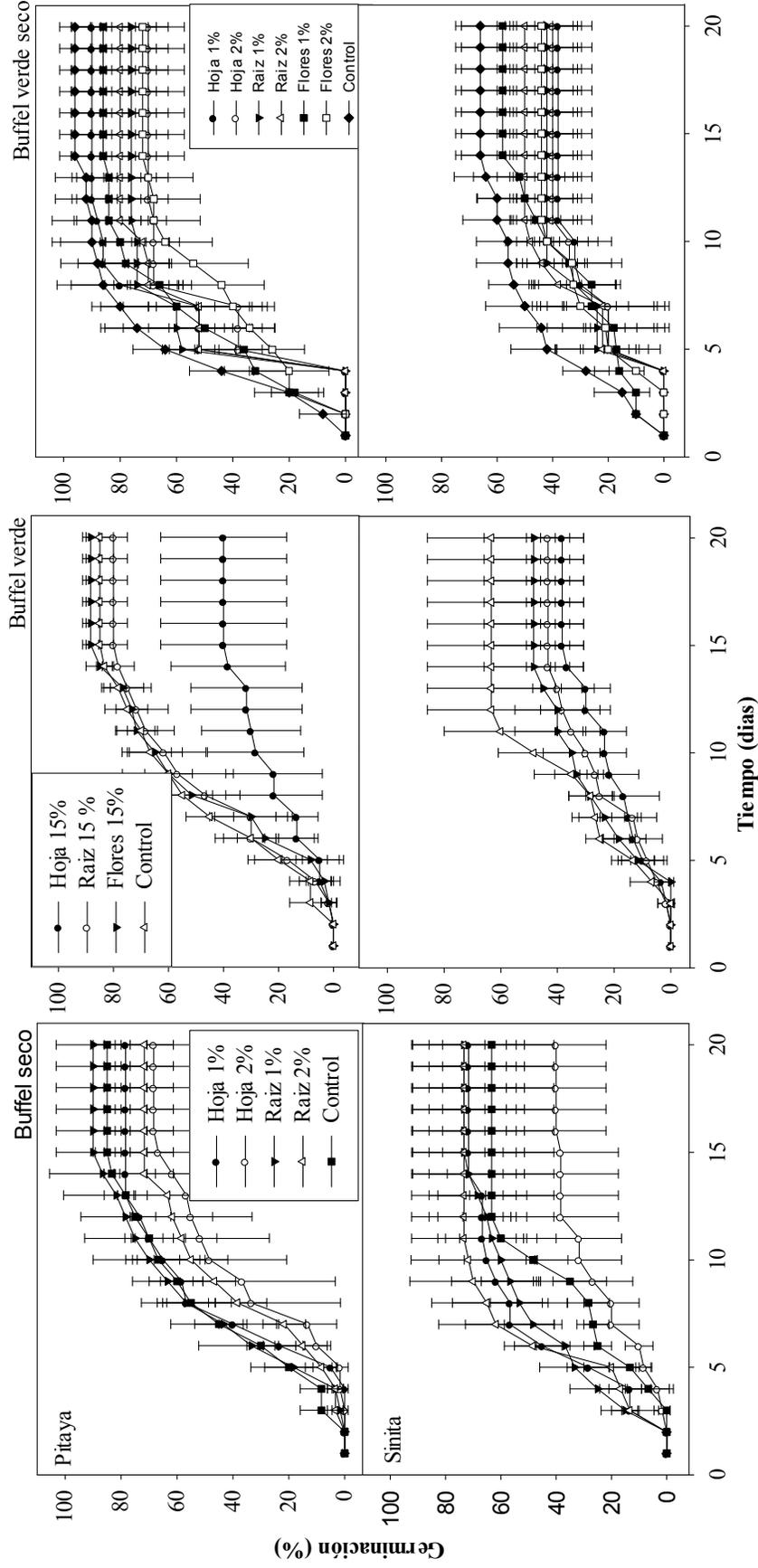


Figura 7. Efecto de los tratamientos de lixiviados de buffel seco, verde y verde seco en la dinámica de germinación de pitaya y sinita. Todos los tratamientos fueron hechos con luz. Las curvas representan la media \pm desviaciones estándar por tratamiento (n=5).

VII.5. Efecto de Suelos con y sin Influencia del Zacate Buffel en la Germinación y Crecimiento de Plántulas

Los suelos bajo influencia de buffel fueron de textura fina a media, y con más nutrientes (fosfatos, fósforo, nitrógeno y materia orgánica), a diferencia de los suelos sin buffel. El pH en todos los suelos fue neutro. Los suelos de 10-20 cm con y sin influencia de buffel fueron aparentemente más ricos en materia orgánica que los suelos más superficiales (Tabla X). Como no se analizaron repeticiones, no se puede saber si existen diferencias significativas entre los tipos de suelo.

Tabla X. Análisis químico de suelos con influencia del zacate buffel y sin buffel

| Muestra | 0-10 cm con buffel | 10-20 cm con buffel | 0-10 cm sin buffel | 10-20 cm sin buffel |
|---------------------------|-----------------------|------------------------|-----------------------|------------------------|
| pH 1:2.5 H ₂ O | 7.66 | 7.65 | 7.77 | 7.92 |
| Materia Orgánica (%) | 1.41 | 1.63 | 0.61 | 0.95 |
| N total ppm | 1398 | 1529 | 565 | 939 |
| P total ppm | 96 | 102 | 80 | 89 |
| Ortofosfatos ppm | 11 | 9 | 8 | 10 |
| Textura | Migajón limoso | Migajón limoso | Migajón Arenoso | Franco |

VII.5.1. Efecto de suelos con y sin influencia del zacate buffel en la germinación y crecimiento de *A. hypochondriacus*, *P. ciliare* e *I. arborescens*

En el análisis global se observaron diferencias entre especies en inicio de la germinación, tasa máxima de germinación y peso seco de las plantas. Por otro lado, los tratamientos tuvieron un efecto significativo solamente en la germinación final (Tabla X).

Tabla XI. Comparación del efecto de la especie y tratamientos (suelos con y sin influencia del zacate buffel) en las variables de respuesta de germinación (inicio de germinación, germinación final y tasa máxima de germinación (T_{max})) y peso seco para *A. hypochondriacus*, *P. ciliare* e *I. arborescens*. Se muestran los valores de χ^2 y P de la prueba de Wilcoxon.

| Variables de respuesta | Especie | | Tratamientos (Suelos) | |
|------------------------|----------|-------|-----------------------|-------|
| | χ^2 | P | χ^2 | P |
| Inicio germinación | 14.629 | 0.001 | 2.397 | 0.492 |
| T_{max} | 9.465 | 0.008 | 3.782 | 0.286 |
| Germinación final | 2.141 | 0.343 | 10.996 | 0.011 |
| Peso seco | 39.389 | 0.001 | 2.455 | 0.484 |

VII.5.1.1. Análisis por especie

En *A. hypochondriacus* e *I. arborescens* se observaron diferencias significativas solo en la germinación final. Sin embargo no se encontraron diferencias en el inicio de la germinación, la tasa máxima de germinación ni en el peso seco (Figura 8; 2a y 2c). En *P. ciliare* no se observaron diferencias significativas en ninguno de los parámetros de germinación (Tabla XII). Los tratamientos tuvieron un efecto significativo en el peso seco de *P. ciliare*, donde el tratamiento de 0-10 cm con buffel tuvo un menor peso (Figura 8; 2b).

Tabla XII. Comparación intraespecífica del efecto de los tratamientos (suelos con y sin influencia del zacate buffel) en las variables de respuesta de germinación (inicio de germinación, germinación final y tasa máxima de germinación (T_{max})) y peso seco de *A. hypochondriacus*, *P. ciliare* e *I. arborescens*. Se muestran los valores de F y P de las ANOVA y χ^2 y P de Wilcoxon.

| Variables de respuesta | <i>A. hypochondriacus</i> | | <i>P. ciliare</i> | | <i>I. arborescens</i> | |
|------------------------|---------------------------|-------|-------------------|-------|-----------------------|-------|
| | χ^2 | P | χ^2 | P | χ^2 | P |
| Inicio germinación | 0.721 | 0.868 | 2.99 | 0.393 | 2.111 | 0.549 |
| T_{max} | 7.108 | 0.069 | 3.934 | 0.269 | 1.615 | 0.655 |
| Germinación final | 7.998 | 0.046 | 1.925 | 0.588 | *4.833 | 0.011 |
| Peso seco | *1.281 | 0.314 | *3.683 | 0.036 | *0.417 | 0.743 |

* Análisis de varianza, valor de F

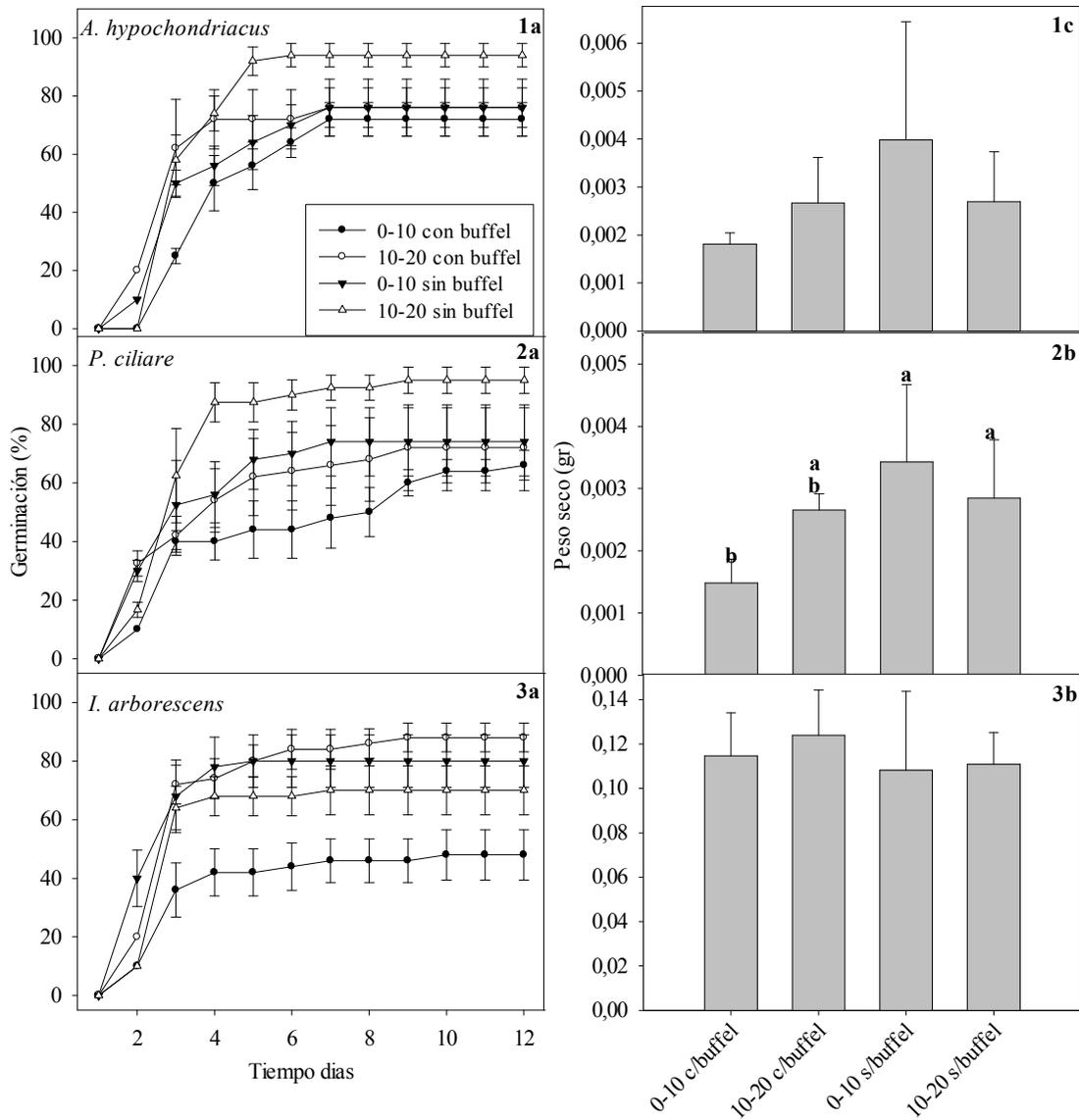


Figura 8. Efecto de tratamientos de suelo con y sin influencia del zacate buffel en la germinación y peso seco de *A. hypochondriacus*, *P. ciliare* e *I. arborescens*. Las curvas y barras representan la media \pm desviación estándar (n=5). Los valores con letras diferentes indican diferencias significativas (ANOVA, $P < 0.05$).

VII.5.2. Efecto de suelos con y sin influencia del zacate buffel en la germinación y crecimiento de pitaya y sinita

En el análisis global se observaron diferencias significativas entre especies solo en el peso seco de las plántulas y no en los parámetros de germinación. La pitaya presentó valores mayores de estas variables. Por otro lado, solo presentaron diferencias significativas en la germinación final. Los tratamientos de 10-20 cm con y sin influencia de buffel, los suelos de mayor profundidad, presentaron los valores más altos en cuanto al porcentaje final de germinación (Tabla XIII).

Tabla XIII. Efecto de la especie y tratamientos (suelos con y sin influencia del zacate buffel) en las variables de respuesta de germinación (inicio de germinación, germinación final y tasa máxima de germinación (T_{max})) y peso seco para pitaya y sinita. Se muestran los valores de F y P de las ANOVA y χ^2 y P Wilcoxon.

| Variables de respuesta | Especie | | Tratamiento (Suelos) | |
|------------------------|----------|-------|----------------------|-------|
| | χ^2 | P | χ^2 | P |
| Inicio germinación | 0.001 | 0.973 | 2.639 | 0.451 |
| Tmax | 0.387 | 0.534 | 2.021 | 0.567 |
| Germinación final | *0.281 | 0.599 | *6.034 | 0.001 |
| Peso seco | *3.350 | 0.032 | *2.359 | 0.134 |

* Análisis de varianza, valores de F

VII.5.2.1. Análisis por especie

En pitaya se observaron diferencias significativas tanto entre tratamientos en los días para el inicio de la germinación como en la tasa máxima de germinación; el tratamiento de 0-10 cm con buffel presentó los valores menores en los parámetros de germinación. Sin embargo no se presentaron diferencias significativas en la germinación final. Además, se encontraron diferencias significativas en el peso seco de pitaya debidas a los tratamientos. En los tratamientos de suelo con buffel de 0-10 y 10-20 cm se observaron las plántulas con el menor peso seco (Tabla XIV; Figura 9, 2a). En sinita no se presentaron diferencias significativas en ninguno de los parámetros: inicio de germinación, tasa máxima de germinación, germinación final y peso seco (Tabla XIV).

Tabla XIV. Efecto de los tratamientos (suelos con y sin influencia del zacate buffel) en las variables de respuesta de germinación (inicio de germinación, germinación final y tasa máxima de germinación (T_{max})) y peso seco de pitaya y sinita. Se muestran los valores de F y P de las ANOVA y χ^2 y P Wilcoxon.

| Variables de respuesta | Pitaya | | Sinita | |
|------------------------|----------|-------|----------|-------|
| | χ^2 | P | χ^2 | P |
| Inicio germinación | 8.321 | 0.039 | 3.161 | 0.367 |
| T_{max} | 8.355 | 0.039 | 1.389 | 0.708 |
| Germinación final | *3.094 | 0.057 | 3.012 | 0.061 |
| Peso seco | *6.612 | 0.004 | *1.466 | 0.269 |

* Análisis de varianza, valores de F

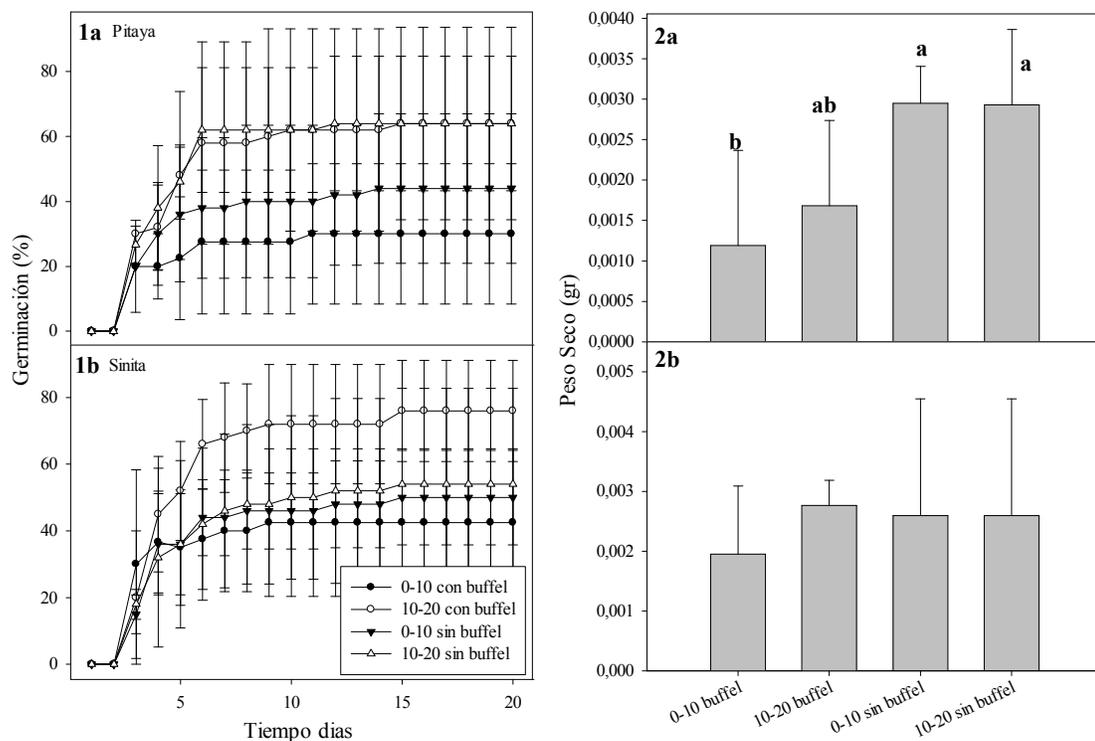


Figura 9. Efecto de suelo con y sin influencia del zacate buffel en la dinámica de germinación y peso seco de pitaya y sinita. Las curvas y barras representan la media \pm desviaciones estándar ($n=5$). Los valores con letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos (ANOVA, $P < 0.05$).

VIII. DISCUSIÓN

Los resultados de este estudio muestran que los lixiviados de diferentes partes de plantas de buffel, en las concentraciones usadas, inhiben la germinación y/o el crecimiento de raíces de las diferentes especies, y en algunos casos pueden estimular estos procesos. El efecto varió dependiendo de las especies y del tipo de buffel, indicando diferente susceptibilidad de las especies a los lixiviados, y un mayor efecto alelopático del tipo de buffel verde, ya sea fresco o seco. Se observó también un potencial alelopático diferencial en las diferentes partes de la planta de buffel. En general los lixiviados de hojas y flores, es decir de estructuras aéreas, presentaron un mayor potencial alelopático que los extractos de raíces. Esta tendencia se observó en extractos de los tres tipos de buffel. Además del potencial alelopático de los extractos, se observó un efecto inhibitorio de suelos de praderas de buffel en la germinación y crecimiento de plántulas, lo que indica la posible acumulación de lixiviados con efecto alelopático. Asimismo, también se mostró un efecto autotóxico de buffel.

Aunque la alelopatía es un fenómeno complejo y difícil de comprobar (como lo menciona Weidenhamer, 2006), los resultados de este estudio y otros previos aportan evidencia clara del efecto alelopático del zacate buffel (Cheam 1984 a, b; Nurdin y Fulbright, 1990; Hussain et al., 2010; Hussain et al., 2011). Estos estudios sugieren la presencia de compuestos hidrosolubles en los lixiviados de plantas que funcionan como aleloquímicos, o compuestos con actividad aleloquímica (Hussain et al., 2011). En general, la presencia de compuestos hidrosolubles ha sido relacionada con la inhibición de la germinación y crecimiento radicular (Anaya y Rovalo, 1976; Callaway y Aschehoug, 2000). En estudios como el presente, en los que se utilizan bioensayos, otros factores como el pH y la presión osmótica pueden inhibir la germinación y el crecimiento inicial de las especies. En este estudio, los niveles de pH y de potencial osmótico medidos en los lixiviados estuvieron dentro del rango que se considera suficientemente bajo (Tabla II), como para atribuirles un efecto en la germinación y crecimiento debido a la acidez y/o baja disponibilidad de agua (Anaya y Rovalo, 1976). Hussain et al. (2010 y 2011) Reportan efecto alelopático en lixiviados de diferentes partes de buffel, sin embargo no reportan datos de pH y potencial osmótico, a pesar de que sus lixiviados fueron preparados con una mayor cantidad de biomasa de las diferentes partes de la planta, de manera que no se puede probar la posible influencia de pH y potencial osmótico en sus resultados. En este estudio, se usaron concentraciones menores a las usadas por Hussain (2010) y se obtuvieron resultados

cualitativamente similares, las partes aéreas (hojas y flores) mostraron un efecto inhibitorio mayor al de las raíces. Se han hecho intentos recientes por identificar algunos de los compuestos liberados por el zacate buffel y que fungen como aleloquímicos. Los compuestos obtenidos de lixiviados son principalmente ácidos orgánicos: clorogénico, ferúlico, cafeico, *p*-OH-benzoico, *p*-cumárico, vanílico, siríngico y gentísico (Hussain et al., 2011). Estos compuestos también han sido reportados como aleloquímicos en plantas nativas o en cultivos (Mack et al., 2000), en árboles (Warrag, 1995), y en zacates (Wardle et al., 1995; Sanchez-Moreiras et al., 2004).

Los tratamientos de lixiviados en general tuvieron un efecto en la germinación y crecimiento de la mayoría de las especies (Tabla III). Sin embargo se observó un potencial alelopático diferencial entre las diferentes partes de las plantas de buffel, la concentración de los lixiviados, el tipo de buffel y el tiempo de medición de las variables de respuesta. Estos resultados son consistentes con los obtenidos por Hussain et al. (2010 y 2011). En general los lixiviados de hojas y flores, es decir de estructuras aéreas, presentaron un mayor efecto que los lixiviados de raíces; esto concuerda con otros estudios (Anaya y Rovalo, 1976; Gorchoy y Trisel, 2003; Dorning y Cipollini 2006). En contraste, el estudio de Cheam (1984), considera el efecto inhibitorio de suelo con influencia de buffel en el crecimiento de *Calotropis procera* (Apocynaceae), como el resultado de la acumulación de un compuesto aleloquímico que es exudado por la raíz viva. Él autor encuentra mayor efecto inhibitorio en la parte de la superficie del suelo, que es donde se produce más raíz. En nuestro estudio en algunos casos se observó un efecto inhibitorio de lixiviados de raíz, sin embargo el efecto fue menor que el de las partes aéreas. Esta diferencia puede deberse a que en el experimento de Cheam (1984) la secreción de exudados ocurrió a partir de las raíces vivas y en suelo, y en el presente estudio se utilizaron raíces cortadas que posiblemente no tenían la capacidad de secreción de exudados. También se tiene que contemplar la presencia de microorganismos en el suelo que pueden cambiar químicamente los exudados y muchas veces los hacen fitotóxicos cuando no lo son. Las hojas presentaron un mayor efecto alelopático, seguido de las flores y después de las raíces. En los ensayos de lixiviados de cubiertas de la semilla no se observó un efecto inhibitorio, al contrario algunas estructuras presentaron un efecto estimulador (Tabla VII, Figura 6). Esto podría ser debido a que los metabolitos secundarios que pudieran tener estas cubiertas hubieran cambiado durante el desarrollo de la semilla, o debido a que en concentraciones bajas algunos aleloquímicos tienen un efecto estimulador sobre la planta blanco (Duke et al., 2006).

Los tratamientos de mayor concentración tuvieron un mayor efecto inhibitorio, y de los tipos de buffel, el verde fue el que inhibió mayormente los parámetros de respuesta. El tipo de buffel verde corresponde a la etapa más activa de la planta y se puede suponer que contiene mayor cantidad y/o diversidad de aleloquímicos (Callaway et al., 2002).

El periodo de tiempo en el que se mide el efecto de los lixiviados puede afectar los resultados. En este estudio, en algunos tratamientos, los datos muestran que a las 24 horas la inhibición de tratamientos de lixiviados fue significativa con respecto a los controles (Tablas IV, V, VI; Figuras 2, 3, 4, 5). Sin embargo en algunos casos las diferencias desaparecían a las 48 horas. Posiblemente se deba a que en las primeras 24 horas los compuestos presentes en los lixiviados inhibieron la germinación y tamaño de radícula, pero que al transcurso de las siguientes 24 horas la concentración de los compuestos se haya reducido lo suficiente, para permitir que el crecimiento de radícula y germinación fueran homogéneas, y no se observaran diferencias significativas. Por lo anterior, estudios en condiciones de campo nos permitirían observar si el efecto continúa en el tiempo.

La germinación de semillas de *A. hypochondriacus*, *P. ciliare*, e *I. arborescens* fue independiente de las condiciones de luz (apéndices 3, 4, 5). En ambas condiciones, con y sin luz, el crecimiento de radícula fue un mejor indicador del efecto alelopático del zacate buffel (apéndices 6, 7, 8). Pero en los tratamientos sin luz la germinación fue más homogénea dentro de los tratamientos por lo que la diferencia entre tratamientos fue más clara (apéndice 1,2).

Las especies estudiadas presentaron una respuesta diferencial a la exposición de lixiviados de buffel. Estas diferencias pueden deberse a la susceptibilidad intrínseca de las especies, el tamaño de la semilla y densidad de individuos (Leslie, 1996; Weidenhammer, 2006). En el presente estudio, las semillas de *I. arborescens* no presentaron inhibición al exponerlas a los lixiviados, lo que se observó al no haber diferencias significativas en los tratamientos de germinación y tamaño de radícula. Esta baja susceptibilidad de *I. arborescens* sugiere una resistencia a los lixiviados, o puede deberse al mayor tamaño de la semilla y que por tal, necesitaba una mayor cantidad de aleloquímicos para mostrar un efecto inhibitorio. De acuerdo a Weidenhammer (2006) las semillas, además de competir por recursos, se reparten equitativamente los aleloquímicos, siendo las semillas de mayor tamaño menos susceptibles a la presencia de aleloquímicos debido a que cuentan con una cantidad de nutrientes suficiente para alcanzar tallas mayores antes de que se vean irreversiblemente inhibidos (Tabla I, IV, V). En el caso de *I. arborescens*, posiblemente los aleloquímicos, al no tener una fuente constante, fueron disminuyendo en concentración y

efecto inhibitorio durante el tiempo. Bajo este criterio, las semillas de tamaño pequeño se ven más afectadas; el retraso en la germinación puede considerarse una desventaja bajo condiciones de competencia por luz, nutrientes y agua. La germinación es además un periodo importante en el reclutamiento y dinámica de poblaciones (Ai-Ping et al. 2009). Cada una de las especies presentó diferencias, que podrían ser atribuibles a distintos grados de susceptibilidad. Por ejemplo, *A. hypochondriacus* presentó una inhibición de la germinación y crecimiento de radícula aparente en muchos de los tratamientos y bioensayos, debido a que esta es una especie susceptible a aleloquímicos (Anaya et al., 1990). Por otro lado, la semilla del buffel no presentó una diferenciación clara, sin embargo en algunos tratamientos se observó un efecto autotóxico notable. El tamaño de radícula fue distinto entre las especies, lo que se supone es debido a la naturaleza de estas, además del tamaño de las semillas. En el caso de las cactáceas, estas presentaron un crecimiento generalmente lento y una germinación errática (observación personal), por lo que fue difícil trabajar con estas especies. En la dinámica de germinación de cactáceas, se observó que si bien en un principio algunos tratamientos inhiben drásticamente la germinación afectando los días al inicio de la germinación, después de unos días algunas semillas alcanzan una germinación final similar al control. Esto denota un retraso en la germinación y crecimiento de radícula al ser expuestas las especies a los distintos tratamientos. La pitaya presentó resultados más representativos donde los tipos de lixiviado de buffel: verde y verde seco inhibieron mayormente su germinación, mientras que la sinita presentó menores diferencias significativas (Tabla VIII, XIX; Figura 7). Así, la inhibición de la germinación y el crecimiento inicial pueden ser una limitación para el establecimiento natural de especies nativas. Weidenhammer (2006) considera también la abundancia de individuos como un factor importante en la efectividad de la fitotoxicidad, ya que a mayor densidad de semillas o plantas, la concentración de aleloquímicos por unidad es menor. También depende de las características intrínsecas de la especie, así, por ejemplo las semillas con una germinación temprana consumirá los fitotóxicos primero que otra que tarde más en germinar. Esta sensibilidad diferencial ha sido observada en campo, invernadero y experimentos de laboratorio con residuos, lixiviados y aleloquímicos purificados (Leslie, 1996). También se ha reportado que la respuesta alelopática de plantas invasoras, en cuanto a interferencia o actividad, depende de las plantas que se encuentren como vecinas (Callaway, 2002) o de la susceptibilidad debida a la no coevolución con los compuestos liberados por las invasoras (Ridenour y Callaway, 2004).

Además del potencial alelopático de los lixiviados, se observó un efecto inhibitorio de suelos de praderas de buffel en la germinación y crecimiento de plántulas. La acumulación de aleloquímicos en suelo puede provocar un efecto directo en la germinación y crecimiento (gráfica 12), o indirecto, modificando las condiciones abióticas del suelo o interfiriendo en las interacciones positivas entre la planta blanco y comunidades microbianas (van der Putten et al., 2007). Se ha probado que el suelo de buffel puede acumular o presentar compuestos químicos que interfieren con la presencia de plantas, teniendo su efecto en parámetros como crecimiento (Cheam, 1984; El-Darier y Youssef, 2000). La inhibición se atribuye a la acumulación de compuestos que son secretados por la raíz de buffel (Cheam, 1984; El-Darier y Youssef, 2000). El movimiento de fluidos que genera la evaporación favorece la acumulación de fitotoxinas en la parte superficial de los suelos generando áreas que intoxican a las plantas susceptibles (Callaway et al., 2002). En este estudio, los suelos colectados en sitios con buffel, aunque aparentemente tenían relativamente más nutrientes que los otros suelos sin buffel (Tabla X), inhibieron más a las especies estudiadas. Se observó un efecto mayor en el suelo colectado más cerca de la superficie, lo que coincide con otros estudios, ya que en general los compuestos alelopáticos tienden a concentrarse en la parte superficial del suelo, donde hay mayor actividad biológica (Thorpe y Callaway, 2006; Inderjit y Weiner, 2001). Los compuestos en el suelo están expuestos a la degradación y transformación, por lo cual el efecto puede variar en el tiempo y en las especies con distintas susceptibilidades (Thorpe y Callaway, 2006). La actividad biológica de los aleloquímicos en la rizosfera puede alterarse rápidamente por el rompimiento químico por microbios, los compuestos pueden ser inmovilizados en partículas del suelo, y/o sufrir oxidación química. La alteración puede ocurrir antes de que los compuestos alcancen la planta blanco (Bertin et al., 2003).

En éste trabajo también se mostró un efecto autotóxico de buffel. En general, los resultados de lixiviados y suelos mostraron diferencias respecto a los controles. En algunos bioensayos se observó menor susceptibilidad de *P. ciliare* a sus propios lixiviados, pero se muestra una clara inhibición de los tratamientos en el desempeño de esta especie (Tabla XII, Figura 8). Estos resultados sugieren autotoxicidad y una probable acumulación de compuestos alelopáticos, los cuales llegan a inhibir la germinación y/o crecimiento de buffel y otras especies. Esto podría explicar en parte el fenómeno de vida limitada de las praderas de buffel. Se ha observado que las praderas de buffel con un manejo inadecuado tienen una vida limitada o que requieren resiembras frecuentes; se menciona además, que después de unos años las praderas de buffel se vuelven improductivas y que es difícil su

restauración o que el proceso de sucesión es inapreciable a corto e incluso mediano plazo (Celaya, 2010).

Basado en los resultados obtenidos se sugiere a la alelopatía como un mecanismo que favorece el establecimiento e invasión del zacate buffel en el Desierto Sonorense e interfiere en la presencia de plantas nativas. El éxito parcial del buffel como invasora en el Desierto Sonorense puede deberse en parte a que la vegetación ejerce una barrera y la fuerza de competencia es desigual o similar. Un grado de resistencia igual o mayor al que presenta el buffel no permite su establecimiento e invasión (McIvor, 2003). En condiciones de disturbio (ej. un incendio), cambian las cosas, se favorece al buffel que está adaptado a incendios, además de que ya no estaría invadiendo un ecosistema estable, sino un ecosistema debilitado (Cox et al., 1988; McIvor, 2003; De la Barrera, 2008).

A pesar de que se conoce que el zacate buffel puede afectar de manera importante la vegetación nativa del Desierto Sonorense (Castellanos et al., 2002), no se han estudiado detalladamente los procesos y mecanismos que operan en la invasión de matorrales y su consecuente transformación a praderas de buffel, por ejemplo la alelopatía. Se han reportado efectos de plantas invasoras en ecosistemas naturales en diferentes niveles de organización, ya sea poblacional, de comunidad o de ecosistema (Levine et al., 2003). El efecto de las plantas invasoras se manifiesta de manera evidente a nivel poblacional en la reducción de la regeneración de plantas nativas, afectando su abundancia y crecimiento poblacional (Morales y Molina Freaner, 2008; Morales et al., 2012); en las comunidades el efecto es en la composición y diversidad; mientras que a nivel ecosistémico el efecto ocurre en la alteración del régimen de fuego y de ciclos de nutrientes (Parker et al., 1999). Sin embargo se conoce poco del papel de los aleloquímicos y de la perturbación previa a la invasión, que incrementen las posibilidades de que esta ocurra. El buffel produce un cambio en el régimen de fuego de las áreas donde es introducido o ha invadido. Incendios repetidos favorecen el establecimiento de pastos adaptados al fuego y disminuyen gradualmente la presencia de vegetación arbustiva y arbórea (Vitousek, 1996). En un incendio el banco de semillas en el suelo resulta afectado, sobre todo si las semillas están cerca de la superficie y son afectadas por temperaturas altas. En contraste, las plantas de buffel son favorecidas por los incendios, ya que tienen yemas de crecimiento en la base que les permiten rebrotar, y al ser quemadas las hojas viejas rebrotan con una mayor densidad y talla respecto a las condiciones anteriores al incendio. Estas características ecológicas del buffel y su capacidad aleloquímica le pueden dar ventajas para interferir directa o indirectamente en la sucesión, afectando la germinación de semillas, crecimiento y densidad de plantas nativas. Puede

además interferir en el éxito de individuos establecidos de especies nativas mediante estrés aleloquímico, en la parte aérea y subterránea de plantas (mediante volatilización y exudación, principalmente), además puede alterar la presencia de microorganismos benéficos y así interferir indirectamente afectando procesos biogeoquímicos y relaciones simbióticas (afectando la disponibilidad de nutrientes).

IX. CONCLUSIONES

Se concluye que los lixiviados de hojas verdes (ya sea secas o frescas), y en menor proporción raíces y flores de buffel tienen un efecto inhibitorio en la germinación y/o crecimiento de la raíz en las especies estudiadas. Los lixiviados de hojas ejercieron una mayor inhibición con respecto a la realizada por lixiviados de raíces y flores. Los suelos con influencia de buffel tuvieron un mayor efecto que aquellos sin influencia de este; en estos suelos, aquellos más cercanos a la superficie presentaron un mayor efecto inhibitorio en las especies. Como lo muestra este estudio la alelopatía puede ser un fenómeno importante concerniente al comportamiento de esta especie exótica y su potencial invasivo.

Este estudio permitió utilizar y probar una metodología aplicable para que se continúen los estudios de alelopatía en más especies del Desierto Sonorense. Se sugiere se continúe este campo de investigación, el cual permitirá una mayor comprensión del zacate buffel como planta invasora. Además, se proponen temas de investigación tales como: Bioensayos con otras plantas nativas con tamaños de semilla parecidos y con germinación uniforme, curvas de respuesta a la concentración de los lixiviados. Estudios de germinación en campo, en pradera y en matorral espinoso. En el caso de cactáceas que presentan generalmente crecimiento lento, se sugiere usar la metodología aquí empleada para un análisis exploratorio; además, se propone incorporar el estudio de la persistencia de aleloquímicos y la incorporación de herramientas moleculares. Se sugieren además, experimentos con otros pastos africanos introducidos en el estado (ej. *Pennisetum setaceum*), además de incluir pastos nativos del género *Pennisetum* (ej. *Pennisetum multiflorus*). Por otro lado, son cruciales los experimentos de acumulación de aleloquímicos en suelos, además de experimentos que impliquen la inclusión de microorganismos (interferencia química indirecta), y cómo esto afecta los ciclos biogeoquímicos.

X. LITERATURA CITADA

- Ai-Ping, W., Y. Hua, G. Shu-Qin, H. Zhen-Ying, H. Wei-Ming, M. Shi-Li, y D. Ming. 2009. Differential belowground allelopathic effects of leaf and root of *Mikania micrantha*. *Trees* 23:11–17
- Aliotta, G., A. U. Mallik y A. Pollio. 2008. Historical examples of allelopathy and ethnobotany from the mediterranean region. 11-24 p. En: Zeng, R. S., A.U. Mallik, y S.M. Luo, (Eds). *Allelopathy in sustainable agriculture and forestry*. Springer Science Business Media, New York. Estados Unidos de America.
- Amarasekare, P. 2002. Interference competition and species coexistence. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 269:2541-2550.
- Anaya, A. L. 2003. *Ecología Química*. Instituto de Ecología, UNAM y Plaza y Valdés Editores, México, D.F.
- Anaya, A. L., M. R. Calera, R. Mata y R. Pereda-Miranda. 1990. Allelopathic potential of compounds isolated from *Ipomoea tricolor* Cav. (Convolvulaceae). *Journal of Chemical Ecology* 16:2145-2152.
- Anaya, A. L. y M. Rovalo. 1976. Alelopatía en plantas superiores: Diferencias entre el efecto de la presión osmótica y los alelopáticos sobre la germinación y el crecimiento de algunas especies de la vegetación secundaria de una zona cálido-húmeda de México. 388-427 p. En: Gómez Pompa A., C. Vázquez, S. del Amo, y A. Butanda (Eds). *Investigaciones sobre la Regeneración de Selvas en Veracruz, México*. Compañía Editorial Continental, S.A. México.
- Arriaga, L., A. E. Castellanos y E. J. Moreno-Alarcon, 2002. Potential ecological distribution of alien invasive species and risk assessment: A case study of buffel Grass in arid regions of Mexico. *Conservation Biology* 18(6):1504-1514
- Avila-Jiménez, D. Z. 2005. Changes in the Pinacate reserve ecosystems: invasion of non-native plants. *USDA Forest Service Proceedings RMRS-P-36*.
- Bais, H. P., P. Sang-Wook, T. L. Weir, R. M. Callaway y J. M. Vivanco. 2004. How plants communicate using the underground information superhighway. *Trends in Plant Science* 9(1):26-32
- Bais, H. P., R. Vepachedu, S. Gilroy, R. M. Callaway y J. M. Vivanco. 2003. Allelopathy and exotic plant invasion: from molecules and genes to species interactions. *Science* 301:1377–1380

- Bakker, J. D. y S. D. Wilson. 2004. Using ecological restoration to constrain biological invasion. *Journal of Applied Ecology* 41:1058-1064.
- Bates, R. G. 1959. *Electrometric Ph Determination*. John Willey and Sons Inc., New York. Estados Unidos de America
- Bertin, C., X. Yang y L. Weston. 2003. The role of root exudates and allelochemicals in the rhizosphere. *Plant and Soil* 256:67-83
- Black, A.C. 1965. *Methods of Soil Analysis*. American Society of Agronomy, Inc. Wisconsin USA
- Bouyoucos, G. J. 1963. Directions for making mechanical analysis of soil by hydrometer method. *Soil Science* 42:25-30.
- Búrquez, A. y A. Martínez-Yrizar. 2006. Conservación, transformación del paisaje y biodiversidad en el noroeste de México. En: Toledo V.M., K. Oyama y A. Castillo (Eds). *Manejo, conservación y restauración de recursos naturales en México: perspectivas desde la investigación científica*. UNAM Centro de investigación en ecosistemas. Siglo XXI editores. México.
- Callaway, R. 2008. Ecological biochemistry: allelopathy and defense against herbivores. 445-477 p. En: Lambers H., F. Stuart Chapin y T. L. Pons. *Plant Physiological Ecology*. Estados Unidos de America.
- Callaway, R. 2002. The detection of neighbors by plants. *Trends in Ecology and Evolution* 17(3):104-105
- Callaway, R. M. y E. T. Aschehoug. 2000. Invasive plants versus their new and old neighbours: a mechanism for exotic invasion. *Science* 290:521-523.
- Callaway, R. M., W. M. Ridenour, T. Laboski, T. Weir y J. M. Vivanco. 2005. Natural selection for resistance to the allelopathic effects of invasive plants. *Journal of Ecology* 93:576-583
- Callaway, R. M. y W. M. Ridenour. 2004. Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability. *Frontiers in Ecology Environment* 2:436-443
- Castellanos, A. E., G. Yanes y D. Valdez-Zamudio. 2002. Drought - Tolerant exotic buffel - grass and desertification. p. 99-112. En: Tellman B. (Ed). *Weeds across borders. Proceedings of a North American Conference*, Arizona-Sonora Desert Museum. Tucson, Arizona.
- Castellanos, A. E., L. C. Bravo, G. W. Koch, J. M. Llano, D. López, R. Méndez, J. C. Rodríguez, J. R. Romo, T. Sisk y G. Yáñez. 2010. Impactos Ecológicos por el Uso del

- Terreno en el Funcionamiento de Ecosistemas Áridos y Semiáridos de Sonora. En Molina-Freaner F., T. R. Van Devender (Eds). Diversidad Biológica del Estado de Sonora. CONABIO - UNAM., Hermosillo Sonora, México.
- Chang-Hung, C. 2006. Introduction to allelopathy. 1-9 p. En: Reigosa M. J., Pedrol N. y González L. (Eds). Allelopathy: A Physiological Process with Ecological Implications. Springer. Holanda.
- Cheam, A. H. 1984. Allelopathy in buffel grass (*Cenchrus ciliaris* L.) Part 1. Influence of buffel grass association on Calotrope (*Calotropis procera* (Alt.) W.T Alt). Australian Weeds 3(4):133-139
- Chick, T. A. y J. J. Kielbaso. 1998. Allelopathy as an inhibition factor in Ornamental tree growth: implications from the literature. Journal of Arboriculture 24(5):274-279
- Cox, J. R., M. H. Martin, F. A. Ibarra, J. H. Fourie, N. F. G. Rethman y D. G. Wilcox. 1988. The influence of climate and soils on the distribution of four African grasses. Journal of Range Management 41:127-139.
- Cruz-Ortega, R., A. Lara-Núñez y A. L. Anaya. 2007. Allelochemical stress can trigger oxidative damage in receptor plants, mode of action of phytotoxicity. Plant Signaling and Behavior 2(4):269-270
- Cruz-Ortega, R., G. Ayala-Cordero y A. L. Anaya. 2002. Allelochemical stress produced by the aqueous leachate of *Callicarpa acuminata*: effects on roots of bean, maize, and tomato. Physiologia Plantarum 116:20-27
- De La Barrera, E., 2008. Recent invasion of buffel grass (*Cenchrus ciliaris*) of a natural protected area from the southern Sonoran Desert. Revista Mexicana de Biodiversidad 79:385-392
- Dorning, M. y D. Cipollini. 2006. Leaf and root extracts of the invasive shrub, *Lonicera maackii*, inhibit seed germination of three herbs with no autotoxic effects. Plant Ecology 184:287-296
- Duke, S. O., N. C. Green, E. D. Velini y R. G. Belz. 2006. Hormesis: Is it an important factor in herbicide use and allelopathy? Outlooks on Pest Management 17:29-33
- Einhellig, F. A. 1989. Interactive effects of allelochemicals and environmental stress, pp 101-118. En Chou, C.H., y G.R.Waller (Eds). Phytochemical Ecology: Allelochemicals, Mycotoxins and Insect Pheromones and Allomones. Institute of Botany, Academia Sinica Monograph Series No. 9. Taipei, R.O.C.

- El-Darier, S. M. y R. S. Youssef, 2000. Effect of soil type, salinity and allelochemicals on germination and seedling growth of a medicinal plant *Lepidium sativum* L. *Annals of Applied Biology* 136:273-279.
- Ezcurra, E. 2006. Natural History and Evolution of the World's Deserts. En: Global deserts outlook. <http://www.pnuma.org/deat1/pdf/Global/Deserts/Outlook.pdf>
- Fenner, M. y K. Thompson. 2005. The ecology of seeds. Cambridge University Press. EUA
- Franklin, K. A., K. Lyons, P. L. Nagler, D. Lampkin, E. P. Glenn, F. Molina-Freaner, T. Markow y A. R. Huete. 2006. Buffelgrass (*Pennisetum ciliare*) land conversion and productivity in the plains of Sonora, Mexico. *Biological Conservation* 127:62–71
- Franklin, K. A., y F. Molina-Freaner. 2010. Consequences of buffelgrass pasture development for primary productivity, perennial plant richness, and vegetation structure in the drylands of Sonora, Mexico. *Conservation Biology* 24(6):1664–1673
- Friedman, J. 1995. Allelopathy, autotoxicity, and germination. En: Kiegel J. y G. Galili (eds). Seed development and germination. Editorial Marcel Dekker. EUA.
- Friedman, J. y G. R. Waller. 1985. Allelopathy and autotoxicity. *TIBS; Trends In Biotechnological Science* 47-50
- Gorchov, D. L. y D. E. Trisel. 2003. Competitive effects of the invasive shrub, *Lonicera maackii* (Rupr.) Herder (Caprifoliaceae) on the growth and survival of native tree seedlings. *Plant Ecology* 166:13-24.
- Hussain, F., I. Ilahi, S. A. Malik, A. A. Dasti, y B. Ahmad. 2011. Allelopathic effects of rain leachates and root exudates of *Cenchrus ciliaris* L. and *Bothriochloa pertusa* (L.) A. Camus. *Pakistan Journal of Botany* 43(1):341-350
- Hussain, F. y I. Ilahi. 2010. Allelopathic potential of *Cenchrus ciliaris* L., and *Bothriochloa pertusa* (L.) A. Camus. *Journal Science and Technology* 33:47-55
- Inderjit, C. C. Von Dahl y I. T. Baldwin. 2009. Use of silenced plants in allelopathy bioassays: a novel approach. *Planta* 229:569–575
- Inderjit, y E. T. Nilsen. 2003. Bioassays and field studies for allelopathy in terrestrial plants: progress and problems. *Critical Review of Plant Science* 22:221–238
- Inderjit, L. A. Weston y S. O. Duke. 2005. Challenges, achievements and opportunities in allelopathy research. *Journal of Plant Interactions* 1:69-81
- Inderjit, y R. M. Callaway 2003 Experimental designs for the study of allelopathy. *Plant Soil* 256:1–11.
- Inderjit, y S. O. Duke. 2003. Ecophysiological aspects of allelopathy. *Planta* 217:529–539

- Inderjit, y J. Weiner. 2001. Plant allelopathic interference or soil chemical ecology? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 4:3-12.
- Kiegel, J. 1995. Seed germination in arid and semiarid regions. 645-699 p. En: Kiegel, J. y G. Galili (Eds). *Seed Development and Germination*. Marcel Dekker. Nueva York.
- Levine, J. M., M. Vila, M. D. D'Antonio, J. F. Dukes, K. Grigulis y S. Lavorel. 2003. Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. *Proceedings of the Royal Society of London series B. Biological Science* 270:775-781
- Mack, R. N., D. S. Chair, W. M. Lonsdale, H. E. M. Clout y F. Bazzaz. 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences and control. *Issues in Ecology* 5:1-21
- Mallik, A. U. 2008. Allelopathy in Forested Ecosystems. 363-383 p. En: *Allelopathy in Sustainable Agriculture and Forestry*. Springer. Holanda.
- Melvor, J. L. 2003. Competition affects survival and growth of buffel grass seedlings – is buffel a coloniser or an invader? *Tropical Grasslands* 37:175-181
- Metlen, K. L., E. T. Aschehoug y R. M. Callaway. 2009. Plant behavioural plasticity in secondary metabolites. *Plant Cell Environment* 32:641–653.
- Morales-Romero, D., Molina-Freaner, F. 2008. Influence of buffelgrass pasture conversion on the regeneration and reproduction of the columnar cactus, *Pachycereus pecten-aboriginum*, in northwestern Mexico. *Journal of Arid Environments* 72:228-237.
- Morales-Romero, D., Godínez-Álvarez, H., Campo-Alves, J., Molina-Freaner, F. 2012. Effects of land conversion on the regeneration of *Pachycereus pecten-aboriginum* and its consequences on the population dynamics in northwestern Mexico. *Journal of Arid Environments* 77:123-129.
- Nasr, M., y M. Shariati. 2005. The use of allelochemicals to delay germination of *Astragalus cycluphyllus* seeds. *Journal of Agronomy* 4(1):147-150
- Nurdin, y T. E. Fulbright. 1990. Germination of 2 legumes in leachate from introduced grasses. *Journal of Range Management* 43:466-467.
- Parker, I. M., D. Simberloff, W. M. Lonsdale, K. Goodell, M. Wonham, P. M. Kareiva, M. H. Williamson, B. Von Holle, P. B. Moyle, J. E. Byers y L. Goldwasser. 1999. Impact: Toward a framework to understanding the ecological effects of invaders. *Biological invasions* 1:3-19
- Phillips, S. J., y P.W. Comus. 2000. *A Natural History of the Sonoran Desert*. Arizona-Sonora Desert Museum. Tucson, Arizona. Estados Unidos de América.

- Rejmanek, M. y D. M. Richardson. 1996. What attributes make some plant species more invasive? *Ecology* 77:1655-1660
- Rice, E. L. 1984. Allelopathy. Academic Press. Estados Unidos de América.
- Richardson, D. M., P. Pysek, M. Rejmanek, M. G. Barbour, y C. J. West. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions* 6:93–107
- Ridenour, W. M. y R. M. Callaway. 2001. The relative importance of allelopathy in interference: the effects of an invasive weed on a native bunchgrass. *Oecologia* 126:444–450
- Rout, M. E. y R. M. Callaway. 2009. An Invasive Plant Paradox. *Science* 324:734-735
- Sanchez-Moreiras, A. M., O. A. Weiss y M. J. Reigosa-Roger. 2004. Allelopathic Evidence in the Poaceae. *The Botanical Review* 69(3):300-319
- Shea, K. y P. Chesson. 2002. Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 17:170-176.
- Shishkova, S., T. L. Rost y J. G. Dubrovsky. 2008. Determinate root growth and meristem maintenance in angiosperms. *Annals of Botany* 101:319–340
- Stratton, L.C. y Goldstein, G. 2001. Carbon uptake, growth and resource-use efficiency in one invasive and six native Hawaiian dry forest tree species. *Tree Physiology* 21: 1327-1334.
- Technicon Industrial System. 1977. Technicon Industrial Method No 329-74 W/B individual and simultaneous determinations of nitrogen and/or phosphorus in BD acid digest. Technicon Industrial Systems, Tarrytown, New York. EUA
- Thorpe, A.S. y R.M. Callaway. 2006. Interactions between invasive species and soil ecosystems: Positive feedbacks and their potential to persist. 323-341 p. En: Cadotte, W., S.M. McMahon, y T. Fukami (Eds). *Conceptual Ecology and Invasions Biology: Reciprocal Approaches to Nature*. Kluwer. Holanda.
- Van Devender, T. R., R. S. Felger y A. Búrquez. 1997. Exotic Plants in the Sonoran Desert Region, Arizona and Sonora. California Exotic Pest Plant Council. Symposium Proceedings
- Van der Putten, W. H., G. A. Kowalchuk, E. P. Brinkman, G. T. A. Doodeman, R. M. Van Der Kaaij, A. F. D. Kamp, F. B. J. Menting, E. M. Veenendaal. 2007. Soil feedback of exotic savanna grass relates to pathogen absence and mycorrhizal selectivity. *Ecology* 88(4):978-988.

- Vitousek, P. M., C. M. D'Antonio, L. L. Loope, y R. Westbrooks. 1996. Biological invasions as global environmental change. *American Scientist* 84:468-478.
- Vokou, D., D. Chalkos, K. Karamanoli. 2006. Microorganisms and allelopathy: A one-sided approach. 341-371 p. En: Reigosa, M. J., P. Nuria, L. Gonzalez (Eds). *Allelopathy: a physiological process with ecological implications*. Springer. Verlag
- Wardle, D. A., K. S. Nicholson y A. Rahman. 1995. Use of a comparative approach to identify allelopathic potential and relationship between allelopathy bioassays and competition experiments for ten grassland and plant species. *Journal of Chemical Ecology* 22(5):933-948
- Warrag, M. O. A. 1995. Autotoxic potential of foliage on seed germination and early growth of mesquite (*Prosopis juliflora*). *Journal of Arid Environments* 31:415-421
- Weidenhamer, J. D. 2006. Distinguishing allelopathy from resource competition: the role of density. 85-103 p. En: Reigosa M. J., N. Pedrol y L. González, (Eds), *Allelopathy: a physiological process with ecological implications*. Springer. Holanda.
- Weir, T. L, S.W. Park, J. M. Vivanco. 2004. Biochemical and physiological mechanisms mediated by allelochemicals. *Current Opinion in Plant Biology* 7:472-479.
- Ward, J. P. S. E. Smith, S. E. McClaran. 2006. Water requirements for emergence of buffelgrass (*Pennisetum ciliare*). *Weed Science* 54:720-725.

Apéndice 1. Comparación del efecto de los distintos tipos y tratamientos del zacate buffel en la germinación y crecimiento de la radícula para el total de especies: *A. hypochondriacus*, *P. ciliare* e *I. arborescens*. Se incluye solamente los tratamientos con luz. Se muestran los valores de χ^2 y P de Wilcoxon.

| Variables de respuesta | Especies | | Tipos de buffel | | Tratamientos (lixiviados) | |
|------------------------|----------|--------|-----------------|-------|---------------------------|-------|
| | χ^2 | P | χ^2 | P | χ^2 | P |
| Germinación 24 h | 13.173 | 0,001 | 11.247 | 0,004 | 31.035 | 0,001 |
| Germinación 48 h | 55.396 | <0.001 | 5.745 | 0,056 | 23.115 | 0.006 |
| Radícula 24 h | 160.465 | <0.001 | 7.349 | 0.025 | 24.738 | 0.003 |
| Radícula 48 h | 156.615 | <0.001 | 2.496 | 0.287 | 22.354 | 0,008 |

Apéndice 2. Comparación del efecto de los distintos tipos y tratamientos del zacate buffel en la germinación y crecimiento de la radícula para el total de especies: *A. hypochondriacus*, *P. ciliare* e *I. arborescens*. Se incluye solamente los tratamientos sin luz. Se muestran los valores de F y P de las ANOVA y χ^2 y P de Wilcoxon. Esta última se utilizó cuando no se cumplieron los supuestos de la estadística paramétrica.

| Variables de respuesta | Especies | | Tipos de buffel | | Tratamientos (lixiviados) | |
|------------------------|----------|--------|-----------------|-------|---------------------------|--------|
| | χ^2 | P | χ^2 | P | χ^2 | P |
| Germinación 24 h | 101.288 | <0.001 | 1.839 | 0.399 | 20.407 | 0.016 |
| Germinación 48 h | 106.581 | <0.001 | 2.678 | 0.262 | 11.449 | 0.246 |
| Radícula 24 h | 80.904 | <0.001 | 3.107 | 0.212 | 11.538 | 11.241 |
| Radícula 48 h | F=85.751 | <0.001 | F=2.837 | 0.061 | F=3.031 | 0,001 |

Apéndice 3. Comparación del efecto de los distintos tipos y tratamientos del zacate buffel en la germinación y crecimiento de *A. hypochondriacus*. Se muestran los valores de χ^2 y P de Wilcoxon.

| Variables de respuesta | Tratamiento (con luz y sin luz) | | Tipo de buffel | | Tratamientos (lixiviados) | |
|------------------------|---------------------------------|--------|----------------|--------|---------------------------|--------|
| | χ^2 | P | χ^2 | P | χ^2 | P |
| Germinación 24 h | 38.729 | <0.001 | 0.956 | 0.620 | 41.395 | <0.001 |
| Germinación 48 h | 0.0003 | 0.985 | 0.494 | 0.781 | 44.078 | <0.001 |
| Radícula 24 h | 48.278 | <0.001 | 29.682 | <0.001 | 38.786 | <0.001 |
| Radícula 48 h | 66.249 | <0.001 | 21.772 | <0.001 | 50.421 | <0.001 |

Apéndice 4. Comparación del efecto de los distintos tipos y tratamientos del zacate buffel en la germinación y crecimiento de *P. ciliare*. Se muestran los valores de F y P de las ANOVA y χ^2 y P de Wilcoxon. Esta última se utilizó cuando no se cumplieron los supuestos de la estadística paramétrica.

| Variables de respuesta | Tratamiento (con luz y sin luz) | | Tipo de buffel | | Tratamientos (lixiviados) | |
|------------------------|------------------------------------|--------|----------------|-------|------------------------------|-------|
| | χ^2 | P | χ^2 | P | χ^2 | P |
| Germinación 24 h | 0.189 | 0.663 | 2.735 | 0.255 | 17.538 | 0.041 |
| Germinación 48 h | 9.774 | 0.001 | 4.373 | 0.112 | 26.805 | 0.001 |
| Radícula 24 h | 37.844 | <0.001 | 10.399 | 0.005 | 17.567 | 0.001 |
| Radícula 48 h | 40.314 | <0.001 | 1.169 | 0.557 | 29.399 | 0.001 |

Apéndice 5. Comparación del efecto de los distintos tipos y tratamientos del zacate buffel en la germinación y crecimiento de *I. arborescens*. Se muestran los valores de F y P de las ANOVA y χ^2 y P de Wilcoxon. Esta última se utilizó cuando no se cumplieron los supuestos de la estadística paramétrica.

| Variables de respuesta | Tratamiento (con luz y sin luz) | | Tipo de buffel | | Tratamientos (lixiviados) | |
|------------------------|------------------------------------|-------|----------------|--------|------------------------------|--------|
| | χ^2 | P | χ^2 | P | χ^2 | P |
| Germinación 24 h | 13.757 | 0.001 | 0.181 | 0.914 | 12.312 | 0.196 |
| Germinación 48 h | 1.835 | 0.176 | 0.032 | 0.984 | 7.605 | 0.574 |
| Radícula 24 h | F=9.729 | 0.002 | F=11.753 | <0.001 | F=6.588 | <0.001 |
| Radícula 48 h | F=0.039 | 0.842 | F=12.902 | <0.001 | F=4.259 | <0.001 |

Apéndice 6. Comparación del efecto de los distintos tipos y tratamientos del zacate buffel en la germinación y crecimiento de *A. hypochondriacus*. Se incluyen tratamientos con y sin luz. Se muestran los valores de F y P de las ANOVA y χ^2 y P de Wilcoxon. Esta última se utilizó cuando no se cumplieron los supuestos de la estadística paramétrica.

| Variables de respuesta | Con luz | | | | Sin luz | | | |
|------------------------|----------------|--------|------------------------------|--------|----------------|-------|------------------------------|-------|
| | Tipo de buffel | | Tratamientos (lixiviados) | | Tipo de buffel | | Tratamientos (lixiviados) | |
| | F | P | F | P | F | P | F | P |
| Germinación 24 h | *6.546 | 0.039 | *51.545 | <0.001 | 2.569 | 0.277 | 14.626 | 0.102 |
| Germinación 48 h | *1.271 | 0.529 | *39.194 | <0.001 | 1.607 | 0.447 | 14.142 | 0.117 |
| Radícula 24 h | 15.799 | <0.001 | 6.121 | 0.001 | 10.43 | 0.005 | 19.243 | 0.023 |
| Radícula 48 h | *14.289 | 0.001 | *51.460 | <0.001 | 4.958 | 0.083 | 16.875 | 0.050 |

Apéndice 7. Comparación del efecto de los distintos tipos y tratamientos del zacate buffel en la germinación y crecimiento de *P. ciliare*. Se incluyen tratamientos con y sin luz. Se muestran los valores de F y P de las ANOVA y χ^2 y P de Wilcoxon. Esta última se utilizó cuando no se cumplieron los supuestos de la estadística paramétrica.

| Variables de respuesta | Con luz | | | | Sin luz | | | |
|------------------------|----------------|-------|---------------------------|-------|----------------|-------|---------------------------|--------|
| | Tipo de buffel | | Tratamientos (lixiviados) | | Tipo de buffel | | Tratamientos (lixiviados) | |
| | χ^2 | P | χ^2 | P | χ^2 | P | χ^2 | P |
| Germinación 24 h | 1.519 | 0.468 | 17.627 | 0.039 | 1.489 | 0.475 | 17.322 | 0.043 |
| Germinación 48 h | 0.077 | 0.962 | 18.447 | 0.03 | 9.346 | 0.009 | 20.761 | 0.013 |
| Radícula 24 h | 10.664 | 0.005 | 26.651 | 0.001 | F=4.39 | 0.015 | F=5.078 | <0.001 |
| Radícula 48 h | 2.222 | 0.329 | 29.407 | 0.001 | F=0.407 | 0.667 | F=2.389 | 0.02 |

Apéndice 8. Comparación del efecto de los distintos tipos y tratamientos del zacate buffel en la germinación y crecimiento de *L. arborescens*. Se incluyen tratamientos con y sin luz. Se muestran los valores de F y P de las ANOVA y χ^2 y P de Wilcoxon. Esta última se utilizó cuando no se cumplieron los supuestos de la estadística paramétrica.

| Variables de respuesta | Con luz | | | | Sin luz | | | |
|------------------------|----------------|--------|---------------------------|--------|----------------|--------|---------------------------|--------|
| | Tipo de buffel | | Tratamientos (lixiviados) | | Tipo de buffel | | Tratamientos (lixiviados) | |
| | χ^2 | P | χ^2 | P | χ^2 | P | χ^2 | P |
| Germinación 24 h | 0.774 | 0.679 | 11.319 | 0.254 | 0.576 | 0.749 | 16.049 | 0.065 |
| Germinación 48 h | 3.272 | 0.195 | 10.203 | 0.334 | 3.891 | 0.143 | 9.712 | 0.374 |
| Radícula 24 h | F=3.918 | 0.024 | F=14.334 | <0.001 | F=14.464 | <0.001 | F=34.9 | <0.001 |
| Radícula 48 h | F=16.637 | <0.001 | F=3.707 | 0.001 | F=27.417 | <0.001 | F=2.818 | 0.007 |