



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Germinación de *Sedum oxypetalum* H.B.K.
(Crassulaceae) en ambientes contrastantes del
Ajusco Medio, D.F.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G O

P R E S E N T A:

Jorge Arturo Martínez Villegas



DIRECTORA DE TESIS: M. en C. Irene Pisanty Baruch

México, D.F.

2009



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

<p>1. Datos del alumno. Apellido paterno: Apellido materno: Nombre(s): Teléfono: Universidad: Facultad o escuela: Carrera: Número de cuenta:</p>	<p>1. Datos del alumno. Martínez Villegas Jorge Arturo 26 51 82 38 Universidad Nacional Autónoma de México Facultad de Ciencias Biología 301294018</p>
<p>2. Datos del tutor. Grado: Apellido paterno: Apellido materno: Nombre(s):</p>	<p>2. Datos del tutor. M. en C. Pisanty Baruch Irene</p>
<p>3. Datos del sinodal 1. Grado: Apellido paterno: Apellido materno: Nombre(s):</p>	<p>3. Datos del sinodal 1. Dra. Orozco Segovia Alma Delfina Lucía</p>
<p>4. Datos del sinodal 2. Grado: Apellido paterno: Apellido materno: Nombre(s):</p>	<p>4. Datos del sinodal 2. Dra. Mendoza Ochoa Ana Elena</p>
<p>5. Datos del sinodal 3. Grado: Apellido paterno: Apellido materno: Nombre(s):</p>	<p>5. Datos del sinodal 3. M. en C. Sánchez Coronado María Esther</p>
<p>6. Datos del sinodal 4. Grado: Apellido paterno: Apellido materno: Nombre(s):</p>	<p>6. Datos del sinodal 4. M. en C. Rojas Aréchiga Mariana</p>
<p>7. Datos del trabajo escrito. Título: Número de páginas: Año:</p>	<p>7. Datos del trabajo escrito. Germinación de <i>Sedum oxypetalum</i> H.B.K. (Crassulaceae) en ambientes contrastantes del Ajusco Medio, D.F. 65 2009</p>

Agradecimientos

Al proyecto “Estudios ecológicos para la restauración de zonas de bosques y matorrales que rodean al D.F.” PAPIIT 222508 por la beca de tesista otorgada para la realización de este trabajo.

A mi tutora, la M. en C. Irene Pisanty por haber dirigido este trabajo.

A mis sinodales por dedicar una parte de su tiempo para revisar mi tesis. Dra. Alma Orozco por permitirme trabajar en las instalaciones del Laboratorio de Ecología Fisiológica, por proporcionarme literatura y por compartir sus conocimientos conmigo.

A la M. en C. Ma. Esther Sánchez por la gran ayuda en el procesamiento y análisis de los datos, por su gran apoyo y brindarme sus conocimientos. A la Dra. Ana Mendoza y a la M. en C. Mariana Rojas por sus comentarios y por su gran apoyo.

ÍNDICE

Resumen	i
Abstract	iii
I. INTRODUCCIÓN	1
1.1 La situación ambiental de la cuenca de México	1
1.2 El caso del Ajusco Medio	1
1.3 Antecedentes	3
1.3.1. La reproducción sexual de las plantas	3
La semilla	4
La germinación	4
Latencia	7
Longevidad y bancos de semillas	9
1.3.2. La sucesión ecológica	10
1.3.3. El papel de la restauración ecológica	12
1.3.4. Trabajos ecológicos en el género <i>Sedum</i>	13
II. OBJETIVOS E HIPÓTESIS	15
III. MATERIAL Y MÉTODOS	16
3.1 Especie de estudio, <i>Sedum oxypetalum</i>	16
3.2 Descripción del área de estudio	17
3.3 Elección de zonas de muestreo y experimentación en campo	19
3.4 Experimentos de emergencia de plántulas en campo	20
3.5 Experimentos de germinación en ambientes controlados	21
IV. RESULTADOS	24
4.1 Experimentos de emergencia de plántulas en campo	24
4.2 Experimentos de germinación en ambientes controlados	25
V. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES	45
5.1 Emergencia de plántulas en campo	45
5.2 Germinación en ambientes controlados	47
5.3 Endurecimiento (<i>priming</i>) natural	51
5.4 La función de <i>Sedum oxypetalum</i> en el proceso sucesional del PECM	54
5.5 Propagación sexual de <i>Sedum oxypetalum</i> en las acciones de restauración ecológica del PECM	55
5.6 Conclusiones	57
Literatura citada	59

RESUMEN

Martínez–Villegas, J. A. 2009. *Germinación de Sedum oxypetalum H.B.K. (Crassulaceae) en ambientes contrastantes del Ajusco Medio, D.F.* Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.

Sedum oxypetalum es una especie que se establece en el matorral xerófilo y en las zonas perturbadas del Parque Ecológico de la Ciudad de México (PECM), y tiene una probable función facilitadora para el establecimiento de especies sucesionales tardías durante el proceso sucesional. Esta área tiene una gran importancia ecológica por su papel en el abastecimiento de agua para el manto freático de la cuenca de México. Por esta razón, el PECM ha estado sujeto a labores de restauración ecológica desde 1989, año en el que se le decretó como una zona sujeta a conservación ecológica después del retiro de un asentamiento irregular y un fraccionamiento.

Se ha propuesto que el reclutamiento de individuos de *S. oxypetalum* a partir de semillas es muy bajo por los altos porcentajes de semillas inviábiles y por el bajo porcentaje de germinación causado, probablemente, por una latencia profunda en las semillas. Por esto, se han propuesto acciones de restauración ecológica utilizando fragmentos vegetativos gracias a su fácil establecimiento. Esta práctica haría que la población estuviera en riesgo de perder una parte de su diversidad genética y de experimentar depresión endogámica. El estudio de la germinación de *S. oxypetalum* en condiciones naturales y de laboratorio ayudará a entender tanto la manera en que se da la respuesta germinativa de la especie en ambientes del PECM con diferentes niveles de disturbio, y brindará elementos para definir su papel en el proceso sucesional.

Se evaluó la respuesta germinativa de las semillas de *S. oxypetalum* de diferentes edades: 1) en condiciones naturales en cuatro zonas que difieren en su nivel de disturbio; 2) con la aplicación de diferentes tratamientos pregerminativos bajo dos regímenes de temperatura (uno constante y uno fluctuante); y 3) que han experimentado un endurecimiento (*priming*) de manera natural en las cuatro zonas.

Se encontró que en condiciones naturales la germinación fue en general baja, pero fue mayor en la zona conservada que en las otras tres zonas. En condiciones de laboratorio se observó que las semillas eran fotoblásticas estrictas y que tenían un periodo de latencia innata, además de que no presentaron testa dura o impermeable. El porcentaje de germinación en semillas almacenadas en laboratorio y la producción de raíces de estas plántulas fueron mayores bajo un régimen de temperatura fluctuante que bajo uno constante después de cuatro

meses de almacenamiento. La velocidad máxima de germinación se presentó en semillas de ocho meses bajo una temperatura fluctuante. Bajo tratamientos pregerminativos, el *lag time* (o días desde el momento de la siembra hasta el alargamiento de la radícula) osciló entre cuatro y 11 días. El ácido giberélico (GA₃) no favoreció la germinación de la especie, además de que las plántulas obtenidas con esta hormona carecieron de sistema radicular.

Las semillas fueron capaces de incorporarse al suelo, lo que favoreció que experimentaran un *priming* de manera natural. A dos y cuatro meses de experimentar las condiciones naturales, las semillas que fueron sembradas a temperatura fluctuante germinaron en proporciones mayores que las de temperatura constante. A seis meses, los porcentajes en ambos regímenes de temperatura fueron altos, sin embargo, ni la velocidad a la que ocurre la germinación ni el *lag time* aumentó. Se propone que las fluctuaciones de temperatura que experimentan las semillas en condiciones naturales es una condición necesaria para que comiencen los procesos metabólicos previos a la emergencia de la radícula, pero no lo es para que el proceso de germinación culmine. La temperatura promedio diaria y las fluctuaciones térmicas difirieron de manera significativa entre las cuatro zonas y en los tres periodos estudiados.

Se discute el efecto de los cuatro diferentes grados de perturbación sobre la germinación de *S. oxypetalum* en condiciones de campo, con énfasis en la disponibilidad de sitios seguros para que ocurra este proceso. También se discute el efecto de la aplicación de tratamientos pregerminativos, de la edad (tiempo de almacenamiento) de las semillas y en especial de la temperatura fluctuante sobre la germinación de la especie; además del efecto del endurecimiento (*priming*) natural la formación de un banco de semillas en el suelo con diferente grado de perturbación. Finalmente, con base en los resultados obtenidos y en estudios previos en la zona se discute la función de la especie en el proceso sucesional, además de evaluar su posible uso en las prácticas de restauración del PECM.

Palabras clave: disturbio, endurecimiento (*priming*) natural, fotoblastismo positivo, latencia, manejo de semillas, Parque Ecológico de la Ciudad de México, regeneración natural, respuesta germinativa, *Sedum oxypetalum*, sucesión, temperatura fluctuante, tratamientos pregerminativos.

ABSTRACT

Martínez–Villegas, J. A. 2009. *Germinación de Sedum oxypetalum H.B.K. (Crassulaceae) en ambientes contrastantes del Ajusco Medio, D.F.* Professional dissertation. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.

Sedum oxypetalum is a species that is established both in the xerophilous shrubland and in disturbed lands at Parque Ecológico de la Ciudad de México (PECM) and it has probably a facilitative function for the establishment of later successional species during the successional process. This area is important for recharging aquifers in the Basin of México. For this reason, the PECM has been protected since 1989, when an unregulated urban settlement was removed.

The recruitment of seedlings is low because both the great percentages of unviable seeds and the low germination percentages because of deep dormancy. For this reason, the ecological restoration efforts use vegetative fragments due to its establishment is easy. The germination research with *S. oxypetalum* would help to understand the germination response in the PECM with different disturb levels, and also to provide means for define its role in the successional process.

In this study, the germination response of the *S. oxypetalum* seeds with different ages was evaluated in: a) natural conditions in four zones with different disturb levels; 2) with the application of different pre–germination treatments under two temperature regimens (constant and fluctuating); and 3) with treatments of natural priming in the four zones.

In natural conditions, the germination was low, but in the preserved shrubland was the highest of all the zones. In the laboratory, the seeds were positive photoblastic, and presented innate dormancy, in addition they lacked of impermeable coats. The germination percentages and the root production in stored seeds were higher under a fluctuating temperature than under a constant. In pre–germination treatments, the lag time (or days from the sowing to radicle emergence) oscillated between four and 11 days. The giberelic acid (GA₃) did not help the germination response, moreover, the seedlings lacked of roots.

The seeds were able to become part of soil seed bank; its feature allowed natural priming. To two and four months of buried, the percentages of seed germination under fluctuating temperature was higher than under constant temperature. To six months of buried, the percentage of seed germination was high in both temperatures, however, neither germination speed nor lag time increased. The following mechanism is proposed: the fluctuating temperatures that the seed experience under natural conditions is a need condition

for the start of metabolic processes prior to the elongation radicle, but is not for the germination to culminate. The average temperature in the soil was statistically different between both the four zones and the three periods studied.

The effect of the four disturb levels in the germination of *S. oxypetalum* in natural conditions is discussed, with emphasis in the availability of safe sites. Also, the effect of pre-germination treatments, the seeds' age (or store time) and the fluctuating temperature in the germination is discussed, in addition, the effect of natural priming and the formation of soil seed bank in zones with different disturb levels at PECM. Finally, the role of the species in the successional process and its use in the ecological restoration efforts is discussed.

Key words: disturb, dormancy, fluctuating temperature, germination response, natural priming, natural regeneration, Parque Ecológico de la Ciudad de México, positive photoblastism, pre-germination treatments, *Sedum oxypetalum*, seeds management, succession.

I. INTRODUCCIÓN

1.1 La situación ambiental de la cuenca de México

Desde épocas prehispánicas, el medio ambiente de la Cuenca de México ha experimentado una serie de cambios antropogénicos, cuyas consecuencias se han intensificado seriamente en los últimos 50 años debido, principalmente, al explosivo desarrollo urbano. La cuenca ha perdido grandes proporciones de zonas boscosas (más del 70%) y de cuerpos de agua (más del 98%) desde la época colonial. Gran parte de su territorio se ha convertido en asfalto, los acuíferos subterráneos están sobreexplotados y el aire rebasa muchas veces las normas de la calidad de ozono y de partículas suspendidas (Ezcurra 2003).

A partir de la década de 1950, la población ha aumentado de una manera acelerada (de 3500000 en 1953 a 8829423 habitantes en 2007). Esto se traduce en mayores necesidades de vivienda de sus pobladores, por lo que la expansión de la mancha urbana ha provocado que, en los últimos 40 años, en más de 50000 ha de suelos agrícolas y laderas de la cuenca se hayan edificado los nuevos desarrollos urbanos (Ezcurra 2003). Actualmente el suelo urbano de la Ciudad de México se encuentra saturado, siendo el suelo de conservación del D.F. blanco de asentamientos irregulares (Mollá 2006).

Las zonas del sur y del poniente de la cuenca de México son muy importantes por su cubierta forestal, necesaria para evitar los procesos erosivos y que además amortiguan las variaciones climáticas y fungen como sitios de recarga de los mantos acuíferos del valle (Soberón *et al.* 1991; Bonfil *et al.* 1997; Cano–Santana *et al.* 2006). No obstante, la cubierta forestal de estas zonas ha tenido una pérdida considerable como consecuencia de los procesos de urbanización. Por lo anterior, algunas partes de la región cuentan con algún estatus de protección decretado por el gobierno federal y local (INEGI 1998). El Pedregal de San Ángel o Pedregal del Xitle es un área de gran importancia ecológica bien delimitada, de aproximadamente 80 km², originada por la erupción del volcán Xitle hace unos 2000 años. En esta zona se encuentran cinco unidades protegidas: el Parque Ecoguardas, el Parque Ecológico de la Ciudad de México, el Parque Urbano Bosque de Tlalpan, la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel de Ciudad Universitaria y el Parque Ecoarqueológico Cuicuilco (Cano–Santana *et al.* 2006).

1.2 El caso del Ajusco Medio

La zona del Ajusco Medio no escapó a los problemas de urbanización, y en la década de los 80 el inicio de un asentamiento irregular y el desarrollo de un fraccionamiento de lujo

causaron que grandes parches quedaran desprovistos de su vegetación original. Esta comunidad representaba una fase del proceso sucesional iniciado después de la erupción del volcán Xitle (Cano–Santana y Meave 1996). Debido a la degradación ambiental que implicó esto, y a la importancia ecológica de la región, el Departamento del Distrito Federal respondió a la iniciativa de conservación de un grupo de investigadores de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) y de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Mediante un decreto de expropiación, la zona fue declarada como zona sujeta a conservación ecológica en junio de 1989, y se le denominó como el Parque Ecológico de la Ciudad de México (PECM) (Diario Oficial de la Federación 1989; Soberón *et al.* 1991; Bonfil *et al.* 1997; Cano–Santana *et al.* 2006).

Una vez constituido el PECM se creó un convenio entre la Delegación Tlalpan y el Instituto de Ecología de la UNAM para realizar trabajos de restauración ecológica y conservación de la zona. En primer lugar, se hizo una caracterización de los elementos físicos del medio, de las especies presentes y de su distribución en las zonas conservadas y perturbadas (Soberón *et al.* 1991; Bonfil *et al.* 1997; Martínez–Romero 1997).

Posteriormente, se generó un proyecto conjunto entre el Instituto de Ecología y la Facultad de Ciencias de la UNAM financiado por la Dirección General de Asuntos del Personal Académico para que se realizaran estudios sobre los aspectos del proceso de regeneración natural de la vegetación. El objetivo de estos estudios fue establecer estrategias de regeneración y de restauración ecológica que concordaran con los procesos sucesionales de la zona para que, al ponerlas en práctica, sean restituidos, hasta donde sea posible, los procesos ecológicos que fueron afectados por la urbanización interrumpida de la zona (Soberón *et al.* 1991; Martínez–Romero 1997). Fue de esta manera que se dieron las primeras investigaciones ecológicas en la zona, además del establecimiento de un programa de educación ambiental que involucró a los habitantes de las zonas cercanas al PECM (Bonfil *et al.* 1997).

Como parte del primer año de trabajos en la zona, Soberón *et al.* (1991) reconocieron a *Sedum oxypetalum* como una especie indicadora del matorral xerófilo del Ajusco Medio. Por otra parte, Ruiz–Amaro (1996) sugirió que la especie probablemente actúa como facilitadora del proceso sucesional, ya que bajo su copa la diversidad y supervivencia de especies perennes características de etapas serales más avanzadas es mayor que en sitios abiertos.

Martínez–Romero (1997) hizo una comparación entre las poblaciones de *S. oxypetalum* presentes en el matorral conservado y perturbado. Encontró que en el matorral

conservado la densidad de individuos y la tasa finita de crecimiento poblacional (λ) fueron mayores que en el matorral perturbado, y que en ambas zonas la población estaba creciendo en ese periodo (1993–1995). Un análisis de elasticidad mostró que la mayor contribución a λ fue la permanencia de individuos adultos. En ese estudio se observó que el reclutamiento de individuos a partir de semillas fue muy bajo. El autor propuso a los altos porcentajes de semillas inviables y la baja germinación en campo, quizá causados por una latencia profunda de las semillas, como probables responsables de este comportamiento. Gracias al fácil establecimiento de fragmentos vegetativos este autor sugirió que en la zona perturbada las acciones de restauración ecológica serían más sencillas si se trabaja con estos fragmentos. Sin embargo, como la propagación vegetativa es una forma de crecimiento clonal, el establecimiento exclusivo de estos individuos haría que la población estuviera en riesgo de pérdida de diversidad genética y de experimentar depresión endogámica.

El estudio de la germinación de *S. oxypetalum* en condiciones naturales y a nivel experimental, ayudará a entender mejor la manera en la que se da la respuesta germinativa de la especie en ambientes del PECM con diferente nivel de disturbio, así como brindar elementos para definir su posible posición en el proceso sucesional. Además, con esto se pueden proponer estrategias de regeneración que incorporen a la reproducción sexual para que sean puestas en práctica mediante trabajos de restauración ecológica en la zona.

1.3 Antecedentes

1.3.1 La reproducción sexual de las plantas

La reproducción sexual en las plantas tiene una función fundamental en la sucesión ecológica y en la regeneración de hábitats (Vázquez–Yanes *et al.* 1997). Los estudios sobre germinación nos proveen, entre otras cosas, de información ecofisiológica fundamental sobre la reproducción de las plantas por vía sexual, y el desarrollo y establecimiento de plántulas dentro de una población. Estas fases del ciclo de vida de las plantas son las más vulnerables. Esta información, junto con la ecología de poblaciones, proporciona elementos para entender la distribución y la abundancia de las plantas en el ambiente (Vázquez–Yanes 1992). A pesar de que la clonalidad permite el establecimiento de genotipos que ya han probado ser efectivos en ciertos ambientes, la ventaja que tiene la reproducción sexual es que favorece la variabilidad genética, permitiendo adaptación a fluctuaciones ambientales y, de esta forma, cambio evolutivo (Menges 1991).

La semilla. La semilla tiene una importancia crítica en el ciclo de vida de las plantas vasculares superiores y en su éxito en la colonización de casi todos los ambientes del planeta. La semilla es el único medio de dispersión del individuo producido por vía sexual, además de que le provee los nutrientes esenciales para su crecimiento y posterior establecimiento (Vázquez–Yanes 1990; Bewley y Black 1994).

La semilla se desarrolla a partir de la fecundación del óvulo. El embrión se forma por la fecundación de la ovocélula por uno de los núcleos del tubo polínico, y está formado por el eje embrionario, el cuál contiene a los cotiledones (hojas embrionarias), la radícula (raíz embrionaria), el hipocótilo (lugar de adherencia de los cotiledones) y la plúmula (o ápice del tallo con las primeras hojas verdaderas). Entre las estructuras principales de las semillas se encuentra el endospermo, que es un tejido triploide que almacena nutrientes y regula el balance de agua del embrión durante la germinación; el perispermo que, cuando se presenta, es un tejido efímero que puede almacenar nutrientes; y la testa, que le confiere protección al embrión. Entre los nutrientes que almacenan las semillas se encuentran carbohidratos, grasas y ciertas proteínas, además de otros componentes como alcaloides, fitina, oligosacáridos y minerales (Bewley y Black 1994; Cronquist 1997).

Para que la semilla sobreviva, germine y produzca una plántula que se establezca como un nuevo individuo, es importante que llegue en un sitio seguro, donde haya características microambientales tales como un estímulo capaz de romper la latencia que pudiera presentar, y que las condiciones y recursos presentes sean favorables para la germinación, además de la ausencia de depredadores, competidores, patógenos y toxinas. Como no todas las especies tienen los mismos requerimientos e intervalos de tolerancia, un sitio seguro para una especie puede no serlo para otra (Harper 1977). El sitio seguro afecta también la emergencia, el crecimiento y la supervivencia de la plántula. Además, las reservas alimenticias de las semillas, la asignación de energía y las demandas nutricionales de las plántulas son importantes en su establecimiento (Kitajima 2007).

La germinación. La germinación se refiere a aquellos eventos que inician con la entrada de agua al interior de una semilla viable (imbibición) y terminan con el inicio del alargamiento del eje embrionario, que generalmente es la radícula (Bewley y Black 1994; Bewley 1997).

La germinación es un proceso trifásico en el tiempo (Bewley y Black 1994; Bewley 1997; Figura 1.1). En la fase I se da una rápida entrada inicial de agua en la semilla, y se reanuda la actividad metabólica. Uno de los primeros procesos reanudados es la actividad

respiratoria, seguida de un incremento en el consumo de oxígeno y la activación de enzimas mitocondriales del ciclo de Krebs. En la fase II (meseta o “lag time”) se presenta una reducción en la tasa de absorción de agua y oxígeno. Como en esta fase las enzimas de la semilla se hidratan, su actividad se reanuda, dándose una síntesis de proteínas relacionadas con los eventos metabólicos para que se dé el alargamiento de la radícula. El fin del proceso de germinación ocurre en la fase III con el alargamiento de la radícula a través de las estructuras que rodean al embrión, y puede estar acompañada o no de división celular.

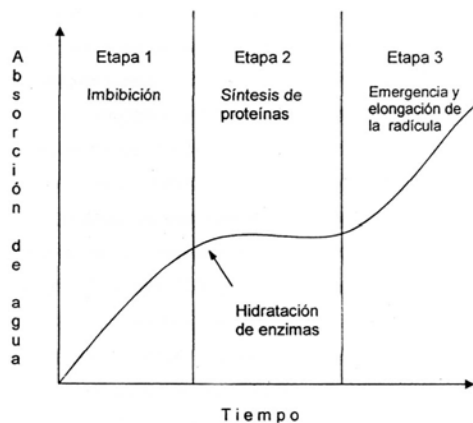


Figura 1.1. Las tres fases de la germinación (Modificado de Bewley 1997).

La germinación depende de un gran número de factores, entre los que destacan las condiciones ambientales en las que se encuentra la semilla y la manera en que se almacenan una vez colectadas. Por ejemplo, la germinación de muchas especies es retrasada por las bajas concentraciones de oxígeno en el suelo, mientras que las altas concentraciones de bióxido de carbono pueden evitar la germinación de algunas especies. Los niveles de nitrato, la salinidad y los compuestos orgánicos del suelo también afectan la germinación (Karssen 1980/81a; Bewley y Black 1994; Fenner y Thompson 2005).

La presencia de humedad en el medio es importante para que la semilla absorba agua, ya que no podrá germinar hasta que el contenido de agua absorbida le permita iniciar sus actividades metabólicas. Cuando una semilla no puede iniciar el proceso de germinación por mantener bajos niveles hídricos se dice que está quiescente, y puede permanecer mucho tiempo en ese estado hasta que las condiciones de humedad sean las adecuadas para que sus actividades metabólicas inicien (Bewley y Black 1994; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1996). Muchas semillas mantienen su viabilidad si son almacenadas con bajos contenidos de humedad, y son denominadas semillas ortodoxas. Por el contrario, las semillas recalcitrantes

requieren de altos contenidos de humedad para mantener su viabilidad, por lo que su almacenamiento en condiciones artificiales resulta difícil (Fenner y Thompson 2005).

La luz es otro factor que afecta la germinación de algunas especies, e impide que ésta ocurra en lugares y tiempos desfavorables para su establecimiento (Fenner y Thompson 2005). La capacidad de las semillas para responder a la luz se da a través del proceso denominado fotoblastismo, y se regula mediante el fitocromo, que es un pigmento fotorreceptor que se encuentra en las semillas y que se presenta en dos formas interconvertibles: activo e inactivo. La forma activa del fitocromo se da en presencia de luz roja (660 nm) e induce la germinación, y puede ser transformado a su forma inactiva por la presencia de luz roja lejana (730 nm). Las semillas se clasifican en tres grupos, de acuerdo a los requerimientos de luz para germinar: fotoblásticas positivas, negativas e indiferentes (Côme 1970).

La temperatura afecta la capacidad y la tasa de germinación (Bewley y Black 1994), regula los procesos de latencia de las semillas (Vleeshowers *et al.* 1995) y actúa como buen indicador de la época del año para que la germinación ocurra (Fenner y Thompson 2005). Las semillas tienen la capacidad de germinar dentro de un intervalo definido de temperaturas características de cada especie, por lo tanto, tienen una temperatura mínima y una máxima para germinar que, en general, son definidas por las temperaturas a las que el 50% de la germinación ocurre. Entre estas temperaturas existe una óptima, que es donde todas las semillas viables germinan (Bewley y Black 1994). En muchos casos, la germinación se ve favorecida por las fluctuaciones de temperatura, en este caso la germinación dependerá de cómo la amplitud de las oscilaciones térmicas afecta la permeabilidad de la testa y los requerimientos de luz, entre otros factores (Thompson *et al.* 1977; Fenner y Thompson 2005).

Existen ciertas hormonas fitorreguladoras que son sintetizadas en los embriones y en los tejidos meristemáticos de las plantas y que promueven la germinación. Entre ellas están las giberelinas (GA), de las que se han identificado cerca de 112. El ácido giberélico (GA₃) es usado como un inductor de la germinación en diversas especies, gracias a que afecta la división y la diferenciación celular. El GA₃ actúa principalmente sobre el ARN, desinhibiendo genes como el de la α -amilasa. Al estar en presencia de GA₃ se activará este gen y producirá una enzima (la α -amilasa) que degrada las reservas de almidón a azúcares para proveer de energía a la semilla durante el proceso de germinación. También se favorece la hidrólisis de ciertos lípidos, proteínas y sacarosa. Además, el uso de GA₃ puede eliminar ciertos tipos de latencia, por ejemplo, la fisiológica (Bewley y Black 1994; Hartman *et al.* 1997; Baskin y Baskin 1998).

Latencia. La latencia de las semillas es un fenómeno ampliamente distribuido en las angiospermas y no puede ser definida sólo como la ausencia de germinación. Vleeshowers *et al.* (1995) definen a la latencia como una característica interna de la semilla en la que, aun cuando las condiciones del medio donde se encuentre sean favorables para que se complete la germinación, el alargamiento de la radícula no ocurre. En este concepto, los factores internos y externos los factores internos y externos que interactúan en la germinación están separados. La latencia y su rompimiento se dan por diferentes vías entre las diferentes especies. En muchas ocasiones este concepto puede ser confundido o ambiguo, ya que no existe unanimidad en su definición por parte de los ecólogos y fisiólogos vegetales (Vleeshowers *et al.* 1995; Thompson *et al.* 2003). La latencia puede ser vista como una estrategia adaptativa frente a condiciones ambientales desfavorables en las que, si la semilla germinara, no llegaría a producir descendencia (Bewley y Black 1994; Vleeshowers *et al.* 1995; Bewley 1997; Vázquez–Yanes *et al.* 1997).

Existen muchas clasificaciones de la latencia. Crocker (1916) propuso que la latencia puede ser primaria y secundaria. La latencia primaria se presenta en semillas que son dispersadas a partir de la planta progenitora y que ya tienen un bloqueo que impide su germinación. En la latencia secundaria el bloqueo de la germinación se obtiene después de que la semilla se separa de la planta madre y experimenta ciertas condiciones ambientales.

Harper (1959; 1977) definió que una semilla está latente cuando no germina, y reconoció tres tipos de latencia. La latencia innata, que se presenta cuando las semillas no germinan inmediatamente cuando son liberadas y requieren de algún estímulo especial para que la germinación comience. La inmadurez del embrión o algunos requerimientos muy específicos de agua, temperatura o luz son probablemente las principales causas de este estado. La latencia inducida es aquella determinada por condiciones externas, es decir, surge como consecuencia de las características desfavorables del medio. La latencia impuesta es aquel estado producido cuando una semilla ya está apta para germinar, pero que continúan latentes por los requerimientos especiales hacia cierto factor, por ejemplo, la luz, oxígeno, temperatura u otro.

Nikolaeva (1977) denomina a la latencia orgánica como aquella en la que el bloqueo a la germinación es el resultado de algunas características de la semilla que le impiden germinar, y puede ser endógena y exógena. En la latencia endógena el impedimento para la germinación se debe a algunas características del embrión, mientras que en la latencia

exógena las características de estructuras como el endospermo, el perispermo, la testa o las paredes del fruto previenen la germinación.

Baskin y Baskin (1998; 2004), apoyándose en las ideas de latencia orgánica endógena y exógena, modificaron y extendieron la categorización de Nikolaeva (1977), y propusieron la siguiente clasificación:

a) *Latencia fisiológica*. Es causada por un mecanismo de inhibición fisiológica del embrión que previene la emergencia de la radícula. Se distinguen tres niveles:

i) Latencia no profunda. Los embriones extirpados producen plántulas normales. El GA₃ puede promover la germinación en especies con este tipo de latencia, y en algunos casos la escarificación. Las semillas pueden post-madurar en almacenamiento seco. Dependiendo de la especie, los tratamientos de estratificación fría (0–10° C) o caliente (>15° C) pueden romper la latencia.

ii) Latencia intermedia. Como en el caso anterior, los embriones extirpados producen plántulas normales. El GA₃ puede promover la germinación sólo en algunas especies. Se requieren aproximadamente de 2 a 3 meses de estratificación fría para romper la latencia, pero en condiciones de almacenamiento seco, este periodo puede ser menor.

iii) Latencia profunda. En este tipo de latencia el único tratamiento para que la germinación se logre es mediante una estratificación con frío durante periodos prolongados (entre 3 y 4 meses). En este caso, los tratamientos con GA₃ no promueven la germinación, y los embriones extirpados producen plántulas anormales.

b) *Latencia morfológica*. Este tipo de latencia se caracteriza porque, una vez dispersada la semilla, el embrión no ha terminado de crecer (subdesarrollado) y está diferenciado (*i.e.* se pueden distinguir los cotiledones y el eje hipocótilo–radícula). Se presenta en muchas especies características del trópico y regiones templadas. Los embriones no necesitan tratamientos para romper la latencia, sólo tiempo para que terminen de crecer.

c) *Latencia morfofisiológica*. Las semillas con este tipo de latencia se caracterizan por tener embriones subdesarrollados con latencia fisiológica. En algunos casos los embriones crecen y la latencia se rompe por las condiciones ambientales, mientras que en otros casos se requieren tratamientos ya sean de estratificación sólo por calor (>15° C), sólo por frío (0–10° C), o bien por calor seguida por frío o viceversa.

d) *Latencia física*. Esta latencia está determinada por la impermeabilidad al agua de la testa, el micrópilo, el hilo o el área calazal, característica que se encuentra asociada con la presencia de capas impermeables de esclereidas y macroesclereidas. Esta latencia puede ser rota cuando la semilla pasa por el tracto digestivo de ciertos animales y por altas

temperaturas, por ejemplo, en lugares donde los incendios sean frecuentes, y también por fracturas que sufre la testa (Vázquez–Yanes *et al.* 1997).

e) *Latencia combinada*. Las semillas con esta latencia tienen una combinación de latencia fisiológica y física (*i.e.* testas impermeables al agua con embriones latentes). Las grandes fluctuaciones de temperatura hacen a la testa permeable, mientras que las bajas temperaturas de invierno o las altas temperaturas de verano hacen que el embrión salga de su estado latente (Baskin y Baskin 1989).

Longevidad y bancos de semillas. La longevidad de las semillas es definida como el tiempo medio que las semillas pueden permanecer viables, ya sea en el suelo bajo la influencia de condiciones ambientales (longevidad ecológica) o en condiciones de almacenamiento (longevidad potencial). Algunos factores tales como los mecanismos de latencia que previenen la germinación, el grado en el que la actividad respiratoria es interrumpida, las testas duras y las defensas químicas pueden extender la longevidad de las semillas en el suelo (Vázquez–Yanes y Orozco–Segovia 1996). Otros factores que afectan la longevidad ecológica de las semillas son la presencia de patógenos y depredadores y las características fisiológicas y estructurales de las diferentes especies que se encuentren presentes en el suelo (por ejemplo, los requerimientos lumínicos y tiempos de posmaduración para germinar y el tamaño pequeño de las semillas, entre otros). Las semillas que permanecen acumuladas en el suelo forman lo que se denomina banco de semillas, que incluye a todas las semillas que se encuentren enterradas o en la superficie del suelo, o en la hojarasca asociada a él (Harper 1977; Garwood 1989; Vázquez–Yanes y Orozco–Segovia 1996).

Se han propuesto diferentes clasificaciones de los bancos de semillas, dependiendo de su permanencia en el suelo. Thompson y Grime (1979) distinguieron cuatro tipos de bancos de semillas: i) transitorio, ii) transitorio con semillas de latencia prolongada, iii) pseudopersistente y iv) persistente. Este esquema clasificatorio define que un banco es persistente si sus semillas siguen viables por más de un año y se refiere a zonas templadas (Grime 1989).

Garwood (1989) propuso una clasificación muy detallada de los bancos de semillas en las zonas tropicales, e incorporó aspectos como los patrones de dispersión (anual, anual oscilatorio, anual intermitente o continua anual), el comportamiento germinativo (rápida o retardada) y la viabilidad de las semillas (corta, intermedia o prolongada) de las especies que los forman. De esta forma, los bancos de semillas pueden ser transitorios, transitorios con un

banco de plántulas, pseudopersistentes, transitorios retardados, transitorios estacionales y persistentes.

La presencia y la dinámica de los bancos de semillas en el suelo le confieren a las poblaciones la capacidad de regenerarse luego de que algún disturbio las haya afectado. Dada la importancia de los bancos de semillas en la sucesión ecológica, la investigación de este tema debería ser incorporada para estudiar los modelos de sucesión vegetal (Grime 1989; Bazzaz 1996). Los bancos de semillas también tienen importancia relevante en el mantenimiento, restauración, creación de hábitats y manejo diferencial de especies (Parker *et al.* 1989).

La permanencia de semillas en el banco del suelo hace que éstas experimenten un endurecimiento (*priming*) de forma natural, *i.e.* sufren una serie de ciclos de hidratación y deshidratación que permiten el inicio de actividades metabólicas para la germinación sin que ésta se complete. Esto le confiere a las semillas una germinación rápida, sincrónica y en gran porcentaje, además de que las plántulas presentan una mayor resistencia a la desecación y a las altas temperaturas. Estos resultados son similares a los obtenidos con las técnicas de endurecimiento en laboratorio, que consisten en embeber las semillas de forma controlada en soluciones osmóticas, o con ciclos de hidratación–deshidratación previos a su siembra (Karssen *et al.* 1990; González–Zertuche *et al.* 2000).

1.3.2 La sucesión ecológica

Un proceso que ha sido central en el pensamiento ecológico es la sucesión, que se refiere a los cambios direccionales, no cíclicos observados en las comunidades después de que un disturbio abre espacios que pueden ser colonizados por otros organismos (Connell y Slatyer 1977; Bazzaz 1979).

Los disturbios, que pueden ser de intensidad variable y cuyos efectos conocemos como perturbaciones, marcan el inicio del proceso sucesional. En algunos casos, la transformación de un hábitat hace que en el nuevo ambiente haya una ausencia total de organismos vivos y de suelo. Cuando ocurre esto, el proceso de sucesión que inicia se conoce como sucesión primaria. La llegada de los primeros organismos al sustrato rocoso recién formado se da principalmente por corrientes de agua y aire de sitios aledaños. Una vez que los primeros colonizadores se establecen en el nuevo hábitat, la formación de suelo (pedogénesis) inicia, principalmente, por la acumulación de materia orgánica proveniente de los organismos colonizadores, por la degradación de las rocas, y por el acarreo de partículas procedentes de áreas vecinas. El proceso de la formación de suelos es muy complejo y lento, y es

fundamental para el proceso sucesional, por eso la sucesión primaria se lleva a cabo de una manera muy lenta (Bazzaz 1979; Cano–Santana y Meave 1996).

La sucesión secundaria se caracteriza porque el reemplazamiento de especies en una comunidad se inicia luego de un disturbio que no destruye completamente el suelo ni los componentes de la vegetación. Esto hace que la sucesión secundaria sea relativamente más rápida que la sucesión primaria, ya que inicia desde un punto más avanzado (Cano–Santana y Meave 1996). El banco de semillas, la dispersión de semillas de áreas adyacentes, los tocones y el banco de estructuras vegetativas (cormos, bulbos, tubérculos, rizomas, plántulas, entre otros) favorecen que las poblaciones de plantas se reestablezcan en estas zonas.

Uno de los grandes debates de la ecología es si el proceso sucesional que experimentan las comunidades es direccional (*i.e.* alcanza sólo un clímax posible al final del proceso sucesional; Clements 1916) o si no sigue patrones claros ni desemboca en un único resultado (*i.e.* puede alcanzar varios diferentes tipos de estadios maduros a través de diferentes rutas posibles debido a lo azaroso del ambiente y del propio proceso sucesional; Gleason 1926). Recientemente, con base en la idea de que las comunidades no tienen un único punto de equilibrio (Wu y Loucks 1995), se ha propuesto que éstas están estructuradas y restringidas en cierto grado, y dependiendo de la frecuencia de los disturbios, la variación climática, la llegada de los diferentes organismos y a procesos estocásticos, un sistema degradado puede desarrollarse en alguna de las posibles trayectorias por las que históricamente ha pasado, formándose así numerosos estados estables alternativos (Temperton y Hobbs 2004).

La dominancia de diferentes formas de vida cambia con la sucesión (Bazzaz 1996), y la secuencia de organismos durante el proceso sucesional y las vías que éste sigue son también motivo de debate. Peet y Christensen (1980) sugieren que el reemplazamiento de unas especies por otras a partir de una perturbación en una comunidad es un proceso poblacional, donde las tasas de establecimiento y mortalidad son las que principalmente determinan los cambios en su composición y estructura. Sin embargo, durante el proceso sucesional se pueden distinguir algunas tendencias que se han observado en la secuencia de reemplazo en la composición de los organismos dominantes, por ejemplo: algas verdiazules → líquenes y musgos → helechos → herbáceas anuales → herbáceas perennes → arbustos → árboles sucesionales tempranos → árboles sucesionales tardíos (Cano–Santana y Meave 1996). La dominancia diferencial de los organismos en diferentes estadios sucesionales se debe, principalmente, a que sus atributos fisiológicos y ecológicos (por ejemplo, historias de vida) son contrastantes como resultado de la variabilidad ambiental presente en los diferentes

estadios serales de la comunidad. Por ejemplo, las especies de plantas difieren en sus requerimientos para germinar, dependiendo de si son sucesionalmente tempranas, intermedias o tardías (Bazzaz 1979, 1996; Fenner 1987).

La llegada y la secuencia de establecimiento de los primeros organismos colonizadores involucra cambios en las propiedades del suelo gracias a la acumulación de materia orgánica; además de determinar el desarrollo de la comunidad. Connell y Slatyer (1977) propusieron tres mecanismos no sucesivos y no mutuamente excluyentes que afectan el proceso sucesional. En el modelo de facilitación, los primeros colonizadores modifican las condiciones ambientales, lo que permite que los colonizadores tardíos puedan establecerse y excluir a las antecesoras. Según el modelo de inhibición, las especies tempranas modifican las condiciones ambientales a tal grado que inhiben la entrada de nuevos colonizadores o el desarrollo de los que estén presentes, que se establecerán y desarrollarán sólo cuando las especies tempranas sean dañadas o mueran. En el modelo de tolerancia las especies sucesionales tempranas y tardías se encuentran presentes desde el inicio del proceso sucesional, pero las segundas son poco evidentes; estas últimas dominan las etapas serales subsiguientes gracias a que toleran a las tempranas en las etapas iniciales, eliminándolas después por exclusión competitiva.

Las ideas sobre los cambios que presenta una comunidad a través del proceso sucesional concuerdan con las siguientes hipótesis: i) las especies se incorporan en función del gradiente de disponibilidad temporal de recursos; ii) las especies se presentan en distintos momentos dependiendo de sus procesos poblacionales; iii) el proceso sucesional es el resultado de las diferencias en las historias de vida de las especies involucradas; y iv) el proceso sucesional tiene un fuerte componente estocástico (Cano-Santana y Meave 1996). Sin embargo, como los procesos sucesionales pueden verse desde diferentes escalas anidadas, los elementos ecofisiológicos, poblacionales, sinecológicos y ecosistémicos involucrados adquieren diferentes niveles de importancia y confieren diferentes características, determinadas por la escala, a un mismo proceso.

1.3.3 El papel de la restauración ecológica

La restauración ecológica involucra aquellas acciones que tienen como objetivo reconstruir un ecosistema que ha sido alterado, generalmente por alguna acción humana, para que su composición y funcionamiento sean similares a como lo eran antes del disturbio y que se llegue a la autosustentabilidad del sistema (Meffe y Carroll 1994). Los éxitos de los programas de restauración se deben, en gran parte, a la comprensión del sistema y de los

procesos que en él ocurren, y son de gran importancia para reintegrar las actividades productivas y los servicios que el ecosistema pudo haber perdido a causa del disturbio. El marco teórico en el que se basan las prácticas de restauración está provisto por la sucesión ecológica, y es de vital importancia entender la dinámica compleja y no lineal de los sistemas a restaurar. Además hay que considerar diferentes escalas espaciales, temporales o niveles de organización para que los proyectos de restauración resulten exitosos (Parker 1997).

En las acciones de restauración ecológica es de suma importancia el reestablecimiento de vegetación nativa típica de la zona a restaurar, ya que estas especies se encuentran adaptadas a las condiciones ambientales de la zona y permiten, al menos en cierta medida, recuperar los procesos ecológicos. Además, el uso de especies nativas en la restauración puede favorecer el establecimiento de otras, al mejorar las condiciones microambientales (por ejemplo, retención, formación y/o enriquecimiento del suelo, efecto amortiguador de la temperatura y la radiación solar, entre otras) (Martínez–Pérez *et al.* 2006).

Frecuentemente, los trabajos de restauración ecológica se interesan en la introducción de individuos obtenidos a partir de semillas, ya que se conserva la diversidad genética y se evita el riesgo de depresión endogámica que podría ocasionar colapsos en las poblaciones naturales. Sin embargo, debido a las dificultades para el establecimiento de estos individuos, en muchas ocasiones se recurre a la propagación vegetativa en especies donde el crecimiento o propagación clonal se da relativamente fácil. En muchas ocasiones las semillas requieren de tratamientos previos para que germinen exitosamente (Baskin y Baskin 1998), sin embargo, es muy común que se desconozcan los tratamientos apropiados para la propagación de plantas de interés para la restauración, lo que impediría su uso adecuado (Martínez–Pérez *et al.* 2006).

1.3.4 Trabajos ecológicos en el género *Sedum*

Los estudios enfocados a los aspectos de la reproducción sexual del género *Sedum* son escasos, y se restringen a especies anuales. Por ejemplo, Caudle y Baskin (1968) estudiaron el patrón de germinación de *S. pulchellum* en un gradiente de temperatura (5 a 30° C). Ellos encontraron que las semillas recién colectadas tenían una baja germinación en cualquiera de las temperaturas a las que fueron expuestas, y que mientras mayor fuera el tiempo de almacenaje de las semillas, mayor sería el porcentaje de germinación independientemente de la temperatura. La conclusión principal de este trabajo fue que las altas temperaturas previenen la germinación en las especies alpinas hasta que las condiciones de temperatura y humedad son favorables para la germinación y el establecimiento de las plántulas. Baskin y Baskin (1977; 1980) estudiaron la germinación y el establecimiento anual de la misma

especie. Los resultados de los experimentos de laboratorio se extrapolaron a las condiciones en campo, y mostraron que la germinación sólo ocurre durante el otoño siguiente al que fueron dispersadas las semillas y que la persistencia de semillas de reserva en el suelo se extendió por los siguientes tres años. Estas semillas germinaron y se establecieron de manera ocasional durante ese tiempo. Los autores proponen que este comportamiento es una adaptación que permite a la población persistir en años en los que no se produzcan semillas.

Sharitz y McCormick (1973) estudiaron algunos aspectos de *Sedum smallii*, que es una crasulácea anual del suroeste de Estados Unidos. Estos autores proponen que la especie es capaz de colonizar hábitats abiertos en donde los procesos de sucesión apenas comienzan debido a que la especie se puede establecer en sitios con bajos niveles hídricos y suelo escaso.

Olfelt *et al.* (1998) estudiaron aspectos sobre la reproducción y la historia de vida de *S. integrifolium* spp. *leedyi*, una crasulácea perenne. Ellos encontraron que la tasa de germinación en laboratorio fue de 77% y, seis meses después, la supervivencia de plántulas fue del 98%, lo que sugiere que la reproducción *ex situ* es un buen medio de propagación. Además, las plantas que sobrevivieron florecieron a los seis meses de haber germinado y produjeron frutos maduros a los ocho meses, lo que sugiere que la especie tiene el potencial de reproducirse sexualmente en su primera estación de crecimiento.

II. OBJETIVOS E HIPÓTESIS

Objetivo general

Determinar los patrones de germinación de *Sedum oxypetalum* H.B.K. (Crassulaceae) en diferentes condiciones naturales y de laboratorio para entender la respuesta germinativa que tiene la especie en ambientes del PECM con diferente nivel de disturbio.

Objetivos particulares

- Evaluar el efecto del origen (lugar de colecta de las semillas) y la edad (tiempo de almacenamiento) de las semillas, así como de la temperatura, la luz, del uso de un fitorregulador (GA₃) y de la aplicación de algunos tratamientos pregerminativos sobre la respuesta germinativa de *Sedum oxypetalum* en ambientes controlados.
- Evaluar el efecto de las zonas con diferente nivel de disturbio del PECM sobre la germinación de *Sedum oxypetalum*.
- Brindar elementos para definir la posible posición de *Sedum oxypetalum* en el proceso sucesional.
- Proponer estrategias de germinación para optimizar el manejo de las etapas tempranas de *Sedum oxypetalum*, a fin de poder incorporar a la reproducción sexual en las prácticas de restauración de la zona.

Hipótesis

- La germinación en campo será mayor en aquellas zonas que ofrezcan algún amortiguamiento de las condiciones ambientales como humedad y temperatura gracias a la cubierta vegetal.
- Las semillas pueden permanecer vivas en el suelo desde el momento de su liberación y maduración hasta el inicio de la temporada de lluvias, donde un estímulo, ya sea de luz o temperatura, les indicará que las condiciones son óptimas para que su germinación ocurra.

III. MATERIAL Y MÉTODOS

3.1 Especie de estudio, *Sedum oxypetalum* H.B.K.

El género *Sedum* L. pertenece a la familia Crassulaceae, que es de distribución mundial con excepción de algunas regiones de Oceanía, e incluye alrededor de 35 géneros y cerca de 1410 especies (Reyes *et al.* 2004).

Sedum oxypetalum H.B.K. es un arbusto perenne de 50 cm a 1 m de altura. Su tallo es erecto, succulento, exfoliante y muy ramificado, de hasta 15 cm de diámetro. Las hojas son deciduas, oblanceoladas u obovadas, verdes y papilosas, su base es estrecha y se ensancha hacia el ápice, que es redondeado o retuso, de 2.5 a 10 cm de largo por 5 a 15 mm de ancho. La inflorescencia es en forma de cima terminal, con flores pentámeras, sépalos desiguales, pétalos lanceolados color rosado, filamentos rosa y anteras rojas, nectarios amarillos y pistilos de verde–amarillentos a café–rojizos. El fruto es un folículo con semillas café, reticuladas, oblongas o piriformes de cerca de 1 mm de largo. Crece en lugares rocosos, matorrales y bosques de *Quercus*, y es endémico al eje volcánico transversal (Clausen 1959; Stephenson 1994; Meyrán y López 2003; Rzedowski y Rzedowski 2005; Figura 3.1).



Figura 3.1. *Sedum oxypetalum* H.B.K.

Martínez–Romero M. (1997) reporta que en el PECM la especie tiene un periodo de floración corto y estacional que comprende los meses de agosto a octubre, que corresponde al final del periodo de lluvias. La polinización es realizada por abejas (melitofilia). El periodo de fructificación va desde la segunda mitad de septiembre hasta finales de enero, es decir, se extiende de la segunda mitad de la temporada de lluvias hasta el invierno. La dispersión de semillas ocurre entre noviembre y diciembre, y es del tipo anemócora.

3.2 Descripción del área de estudio

El Parque Ecológico de la Ciudad de México (PECM) es un área de más de 727 ha y se localiza en la parte media de la sierra del Ajusco, al sur de la delegación Tlalpan, en el kilómetro 6.5 de la carretera Picacho–Ajusco. Geográficamente, se localiza entre los 19° 14' y 19° 16' N y los 99° 15' y 99° 10' W, con una altura de entre 2360 y 2860 m. Limita al norte por la carretera Picacho–Ajusco y el poblado Lomas de Belveder, al sur con por una vía de ferrocarril y una malla ciclónica, al oeste con una malla ciclónica y al este por el poblado de Tlalpuente (Figura 3.2; Soberón *et al.* 1991).

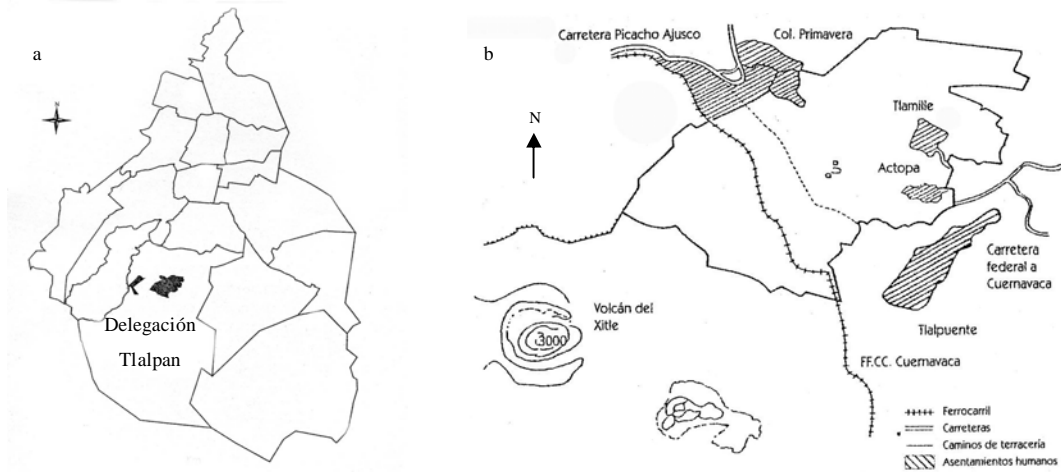


Figura 3.2. a) Localización y b) ubicación del PECM

Presenta un clima del tipo Cb (w^2) (w)ig, es decir, templado subhúmedo con lluvias en verano (García 1981). La precipitación anual es de alrededor de 1000 mm, con los meses de junio a septiembre como los más húmedos. La temperatura media anual oscila entre los 12 y 18° C y los meses mas calurosos son de marzo a junio (Figura 3.3; Álvarez 1992; González–Hidalgo *et al.* 2001).

La serranía del Ajusco pertenece al Eje Neovolcánico Transversal (Clausen 1959), y se originó a partir de dos unidades geológicas. La primera es resultado de la actividad de los volcanes Xitle, Xicontle y Cuazontle, y corresponde a la Formación Chichinautzin (del Pleistoceno–Holoceno). La segunda es la Formación Las Cruces (del Plioceno). Las erupciones del Xitle y conos adyacentes, hace aproximadamente 2000 años, cubrieron de tobas en forma digitada las andesitas provistas de un suelo bien desarrollado, lo que originó un patrón de sustratos muy heterogéneo. Los suelos son Litosoles, Andosoles y Feozems, y tienen un efecto determinante sobre las asociaciones vegetales de la zona (Enciso de la Vega 1979; Lugo–Hubp 1984; Vázquez y Jaimes 1989).

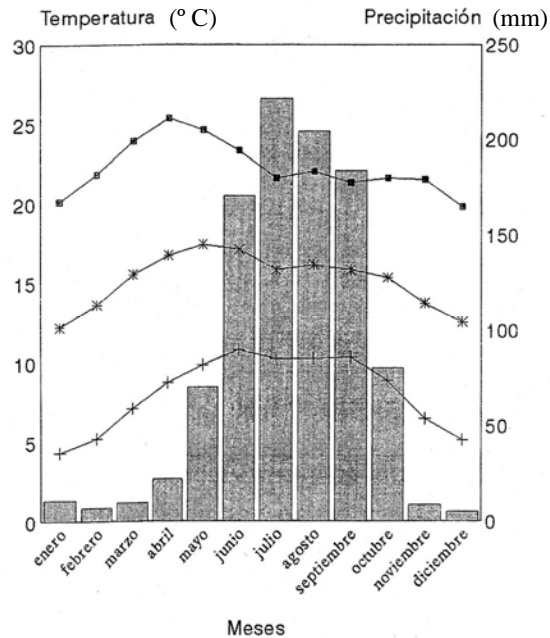


Figura 3.3. Climograma de la zona aledaña al PECM “Desviación Alta al Pedregal” (2600 m; 19° 17' N, 99° 15' W) Tomado de Álvarez 1992.

(* = temperatura media; + = temperatura mínima; ■ = temperatura máxima; barras = precipitación mensual)

La vegetación de la zona es muy rica y variada. En las partes más altas del parque se presenta un bosque de pino–encino (*Quercus rugosa*, *Pinus montezumae*, *P. teocote*), seguidas de un bosque de encinos en la parte media (*Q. rugosa*, *Q. laurina*, *Q. crassipes*, entre otros), y matorrales xerófilos con *Sedum oxypetalum* y *Pittocaulon (Senecio) praecox* principalmente. De acuerdo con Soberón *et al.* (1991) se pueden distinguir cuatro tipos principales de vegetación:

a) *Bosque denso*. Ocupa una superficie de 10 ha y se encuentra dominada por *Q. rugosa* y *Q. laurina*, principalmente, con una alta densidad (ca. 800 individuos/ha) y un suelo bien desarrollado. Mendoza–Hernández (2002) reporta que la humedad del aire oscila entre 20 y 90%; la temperatura ambiental de 5 a 15° C y la del suelo es de 4 a 20° C.

b) *Bosque abierto (o borde del bosque)*. Tiene una superficie de 10.4 ha, y está representada por una zona de transición entre el bosque denso y el matorral perturbado o malpaís. Los encinos tienen densidades de 150 individuos/ha. En los márgenes de esta zona se puede apreciar *S. oxypetalum*, *Buddleia cordata*, *Agave* sp., *Eupatorium* sp., *Loeselia* sp., *Opuntia* sp., *Penstemon* sp., *Salvia* spp., *Verbesina virgata*, y algunas gramíneas y compuestas pequeñas.

c) *Matorral perturbado (o malpaís)*. Su superficie abarca unas 50 ha, el sustrato es de roca fragmentada, hay poca formación de suelo y la vegetación es poco densa.

Presentaba un bosque de encinos dentro del matorral xerófilo, y se perdió cerca del 60% de su cobertura vegetal como consecuencia del disturbio ocasionado por el asentamiento de un predio irregular. Se puede encontrar *S. oxypetalum*, *B. cordata*, *Dodonea viscosa* y en temporada de lluvias algunas plantas ruderales de la familia Compositae. La disponibilidad de luz es muy alta, las temperaturas del aire y el suelo oscilan entre 10 y 40° C y la humedad del aire es muy baja, incluso en temporada de lluvias (Mendoza–Hernández 2002).

d) *Matorral de Sedum*. Es un tipo de vegetación muy abundante en la zona, y se localiza entre las laderas y en las zonas altas del parque, donde la formación de suelo es escasa. Aún en la época seca, es un matorral muy denso en el que *Sedum oxypetalum* es la especie dominante. También se encuentran algunos individuos de *P. praecox*, *Agave* sp., *Lamourouxia* sp., *Salvia mexicana*, *Opuntia* sp. y varias especies de helechos. Esta zona pertenece a la comunidad vegetal que Rzedowski (1954) denominó como *Senecionetum praecosis* del Pedregal de San Ángel. Sin embargo, a pesar de pertenecer a la formación del Pedregal del Xitle, las condiciones de altitud y clima son diferentes entre la zona del Pedregal de San Ángel y el PECM, por lo que se han generado diferencias en la composición y abundancia de la vegetación de ambas zonas. Entre éstas destaca que *P. praecox* domine en las partes bajas y *S. oxypetalum* en las altas.

3.3 Elección de las zonas de muestreo y experimentación en campo

Se identificaron cuatro zonas en el PECM según el grado de disturbio que presentan:

- 1) *Matorral xerófilo conservado de Sedum*. Se localiza sobre una ladera con orientación SO con sustrato volcánico (rocas basálticas), en la zona elevada del parque y se encuentra delimitado por un bosque denso de encinos (*Quercus* spp.). Es una zona muy bien conservada y pertenece a la zona que Soberón *et al.* (1991) identificaron como matorral de *Sedum*.
- 2) *Zona de transición*. Se representa por el límite entre el bosque de encino y el área perturbada. Soberón *et al.* (1991) la definen como bosque abierto o borde del bosque.
- 3) *Matorral perturbado*. Está representado por una zona localizada detrás de una casa habitación que no está formalmente habitada. El suelo es pedregoso, con rocas sueltas y presenta, aproximadamente, entre 30 y el 50% de cobertura vegetal (principalmente *S. oxypetalum*, y la presencia de otras especies como *B. cordata*, *Agave* sp., *Begonia* sp., *Opuntia* sp., helechos y líquenes, entre otros). Esta zona se localiza en lo que fue denominado por Soberón *et al.* (1991) como matorral perturbado o malpaís.
- 4) *Matorral devastado*. Está representado por un terreno localizado a un costado de la construcción recién mencionada. El suelo es pedregoso y con una cantidad mayor de roca

muy fragmentada (con fines de construcción) que en el matorral perturbado. Esta zona presenta, aproximadamente, menos del 25% de cobertura vegetal (*S. oxypetalum*, *B. cordata*, *Begonia* sp., *Opuntia* sp., helechos y líquenes). Al igual que la zona anterior, Soberón *et al.* (1991) ubican a esta zona como matorral perturbado o malpaís.

Se colectaron semillas de *S. oxypetalum* procedentes de las cuatro zonas descritas anteriormente en diciembre de 2007 y 2008. Las semillas se recolectaron directamente de los frutos maduros de 10 individuos por zona. Los frutos se introdujeron y sacudieron dentro de bolsas de papel glassine para liberar las semillas en su interior. Las semillas se separaron de los restos vegetales con la ayuda de un tamiz de 0.5 mm de apertura; una vez limpias se almacenaron en frascos de vidrio color ámbar, se etiquetaron con la zona y la fecha de colecta, se colocaron dentro de una caja y se almacenaron en un lugar fresco.

3.4 Experimentos de emergencia de plántulas en campo

Se utilizó un experimento de diseño factorial para analizar el efecto de la zona y la fecha de la siembra sobre la emergencia final de plántulas, ya que, debido a las pequeñas dimensiones de las semillas y al tipo de sustrato, era muy difícil observar la emergencia de la radícula, que es el criterio que de manera general se utiliza para definir germinación. El primer factor fue la zona en la que se realizó la siembra de semillas (matorral conservado, zona de transición, matorral perturbado y matorral devastado). El segundo factor fue la fecha en la que se realizó la siembra: mayo de 2008 (con semillas colectadas en 2007) y enero y mayo de 2009 (con semillas colectadas en 2008). En cada zona se localizaron 15 puntos al azar y en cada uno se colocaron tres jaulas de metal, cada una correspondía a la época en la que se realizó la siembra. Cada jaula (réplica) contenía tres macetas con 15 semillas y tierra de la localidad previamente tamizada para eliminar las semillas que pudieran estar presentes. Las semillas se revisaron con la ayuda de un microscopio estereoscópico, y sólo se utilizaron aquellas que no presentaban daño físico, y si la textura de su testa no era rugosa, delgada o color café claro (Martínez–Romero 1997). Este criterio sólo permitía separar las semillas vanas de las llenas, pero no permitía saber si eran viables. Los conteos de emergencia acumulada se realizaron cada semana, y se consideró que una plántula había emergido al aparecer los cotiledones. Además, sólo se realizaron hasta la tercera semana de septiembre del año en que se realizó la siembra de semillas, esto con la finalidad de no incluir en los conteos plántulas que provinieran de semillas producidas en los nuevos periodos de fructificación y que accidentalmente hayan caído en las macetas. Los porcentajes finales de emergencia de plántulas previamente se transformaron a arcoseno para normalizar los datos (Zar 1984) y se

analizaron a través de un análisis de varianza (ANOVA) de dos vías. Se realizó una prueba de Fisher LSD ($\alpha = 0.05$) para encontrar diferencias significativas entre pares de medias cuando la prueba de ANOVA detectó diferencias significativas (*i.e.* $P < 0.05$).

3.5 Experimentos de germinación en ambientes controlados

a) *Procedimiento general*

Para todos los casos, las semillas de *S. oxypetalum* colectadas de las cuatro diferentes zonas (matorral conservado xerófilo de *Sedum*, zona de transición, matorral perturbado y matorral devastado) se pusieron a germinar en cajas de Petri de plástico de 6 cm de diámetro, usando agar al 1% en agua destilada como medio (agar bacteriológico Bioxon). Las semillas se revisaron con la ayuda de un microscopio estereoscópico, y sólo se utilizaron aquellas que no presentaban daño físico, y si la textura de su testa no era rugosa, delgada o color café claro (Martínez–Romero 1997). Este criterio sólo permitía separar las semillas vanas de las llenas, pero no permitía saber si eran viables. En cada caja se pusieron a germinar 50 semillas y se hicieron 5 repeticiones por prueba. Todas las semillas se pusieron a germinar en cámaras de germinación (Biotronette Plant Growth Chamber; Labline, Boston MA) bajo dos condiciones de temperatura: la primera de 25° C constantes con un fotoperiodo de 12:12 (luz:oscuridad), y la segunda una temperatura fluctuante (20–30° C) con un fotoperiodo 12:12 (luz:oscuridad); en esta condición la temperatura más alta se mantuvo cuatro horas y coincidió con las horas de luz. El registro de la germinación se hizo cada tercer día con la ayuda de una lupa con lámpara integrada, y los experimentos tuvieron una duración de 40 días. Se analizaron el porcentaje final de semillas que germinaron, la tasa máxima de germinación y el tiempo en que se lleva a cabo la germinación a partir del momento de la siembra (o *lag time*). Los datos de germinación acumulada fueron transformados a arcoseno (Zar 1984) y se ajustaron a curvas sigmoide exponencial $y = a/[1+b^{(-cx)}]$ con el programa Table Curve 2D v3. La tasa máxima de germinación se calculó de la pendiente en el punto de inflexión de la curva (primer derivada máxima). Se consideró que una semilla había germinado al aparecer la radícula.

b) *Factores que se analizaron sobre la germinación*

Efecto de la temperatura, el tratamiento pregerminativo y la edad de las semillas. Se realizó un experimento de diseño factorial en el que, como primer factor, se utilizaron semillas de seis diferentes edades (las semillas de las cuatro zonas se mezclaron, y se tomó el tiempo de

almacenamiento a partir de su colecta en diciembre de 2007): 0, 2, 4, 6, 8 y 12 meses. El segundo factor fue el tipo de tratamiento pregerminativo que recibieron:

- i) Frío. Las semillas se almacenaron en tubos de ensayo de vidrio con algodón sobre ellas durante una semana antes de la siembra a 4° C y en condiciones de oscuridad;
- ii) Calor seco. Se almacenaron las semillas en sobres de papel de estraza por tres días antes de la siembra en un horno de secado a 60° C;
- iii) Calor húmedo. Las semillas fueron remojadas en agua destilada a 60° C durante 15 minutos antes de la siembra;
- iv) Frío/calor seco. Una combinación del tratamiento frío seguido del tratamiento de calor seco; y
- v) Control. Las semillas no recibieron tratamiento pregerminativo alguno.

Efecto de la temperatura y del ácido giberélico (GA₃). Se realizó un experimento en el que las semillas fueron sembradas en medio con tres concentraciones de GA₃: i) agar al 1% más 1000 ppm de GA₃; ii) agar al 1% más 1500 ppm GA₃; y iii) un tratamiento control sin GA₃. Las semillas tenían 6 meses de edad y correspondían a la cohorte de 2007.

Efecto del endurecimiento (priming) natural de las semillas, la zona y la temperatura. Se realizó un experimento de diseño factorial en el que se utilizaron tanto semillas enterradas en campo como semillas almacenadas en el laboratorio. Las semillas se colectaron y enterraron el 17 de diciembre de 2008. El primer factor analizado fue el tiempo que las semillas permanecieron enterradas en el suelo, que fue de 2, 4 y 6 meses. Las semillas se colocaron en el campo en bolsitas de organza, a 3 cm de la superficie del suelo. El segundo factor fue la zona donde las semillas fueron colectadas y enterradas (conservada, transición, perturbada y devastada). Los controles fueron semillas también colectadas el 17 de diciembre de 2008 en cada una de las cuatro zonas y que fueron almacenadas en el laboratorio a temperatura ambiente y dentro frascos de vidrio color ámbar el mismo tiempo que permanecieron enterradas en campo. Después de ser desenterradas, las semillas se colocaron sobre papel de estraza y dentro de una caja, y se pusieron a germinar dos días después. Además, la temperatura del suelo de las zonas donde fueron enterradas las semillas se registró con la ayuda de dispositivos enterrados a 3 cm de la superficie HOBO® Pendant Temperature Data Logger. Se registró la temperatura cada hora durante el periodo comprendido entre el 17 de diciembre de 2008 al 13 de junio de 2009, y se reportó la temperatura promedio diaria, además de la temperatura máxima y la mínima de cada día.

Efecto de la luz en la germinación. Se pusieron a geminar dos réplicas de semillas en cajas Petri cubiertas con papel aluminio a lo largo de todos los experimentos que se mencionaron en los tres apartados anteriores, esto sólo con la finalidad de determinar si existía germinación en condiciones de oscuridad.

c) *Análisis de resultados.* Para evaluar el efecto de la temperatura, la edad de las semillas y el tratamiento pregerminativo sobre el porcentaje final de germinación y sobre la tasa máxima de germinación, los datos se analizaron con un modelo lineal generalizado (GLM, por sus siglas en inglés), utilizando el paquete estadístico Statistica 6.0. De igual forma se evaluó, por una parte, el efecto de la temperatura y la concentración de GA₃ y, por otra, el efecto del endurecimiento (priming) natural de las semillas, la zona y la temperatura sobre la germinación final y sobre la tasa máxima de germinación. Se realizó una prueba de Fisher LSD ($\alpha = 0.05$) para encontrar diferencias significativas entre pares de medias cuando el análisis GLM detectó diferencias significativas (*i.e.* $P < 0.05$). Por otra parte, el tiempo en que se lleva a cabo la germinación a partir del momento de la siembra (o *lag time*), para los casos anteriores, se analizó mediante un análisis de varianza (ANOVA). Se realizó una prueba de Fisher LSD ($\alpha = 0.05$) para encontrar diferencias significativas entre pares de medias cuando el ANOVA detectó diferencias significativas. Se utilizó el paquete Statistica 6.0. Finalmente, se realizó ANOVA para ver si había diferencias significativas ($P < 0.05$) en las fluctuaciones de temperatura del suelo entre las cuatro zonas. En este caso, también se utilizó el paquete Statistica 6.0.

IV. RESULTADOS

4.1 Experimentos de emergencia de plántulas en campo

En condiciones ambientales, la emergencia de plántulas fue muy baja en general (<5%), y difirió significativamente entre las cuatro zonas ($F_{(3, 168)} = 11.664$, $P < 0.001$), pero no en la fecha en que se realizó la siembra ($F_{(2, 168)} = 1.943$, $P = 0.146$). En todos los casos, la emergencia fue significativamente mayor en la zona conservada que en las otras tres (Figura 4.1). La interacción entre la fecha de la siembra y zona no fue significativa ($F_{(6, 168)} = 0.562$, $P = 0.760$).

Las plántulas de las semillas sembradas en mayo de 2008 comenzaron a emerger cinco semanas después de la siembra, aproximadamente en la tercera semana de junio de 2008. Las plántulas de las semillas sembradas en enero de 2009, requirieron de un periodo de aproximadamente 20 semanas para que comenzaran a emerger. Por otra parte, las plántulas que provenían de semillas sembradas en mayo de 2009 requirieron de tres semanas para que emergieran. En los dos últimos casos, la emergencia de plántulas sucedió aproximadamente en la primera semana de junio de 2009. Las fechas en que se dio la emergencia de plántulas coincide con las fechas en las que en años anteriores inicia la temporada más húmeda del año, la cuál dura cuatro meses (de junio a septiembre; Álvarez 1992; Figura 3.3).

Como se mencionó anteriormente, los conteos de emergencia acumulada de plántulas sólo se realizaron hasta la tercera semana de septiembre del año en que se realizó la siembra de semillas. Esto fue con la finalidad de no incluir en los conteos plántulas que provinieran de semillas producidas en los nuevos periodos de fructificación y que accidentalmente hayan caído en las macetas, ya que la dispersión de semillas de la especie ocurre entre la última semana de septiembre hasta finales de diciembre (Martínez–Romero M. 1997)

De las plántulas obtenidas de la siembra de enero de 2008, hasta el mes de septiembre de 2009 sólo sobrevivió el 2.23% de las plántulas que emergieron en la zona conservada. De las plántulas que emergieron en la zona de transición y en la perturbada ninguna sobrevivió.

Hasta el mes de septiembre de 2009, todas las plántulas obtenidas de la siembra de enero de 2009 aun sobrevivían (31 plántulas). De igual manera, las plántulas obtenidas de la siembra de mayo de 2009 aún sobrevivían (24 plántulas).

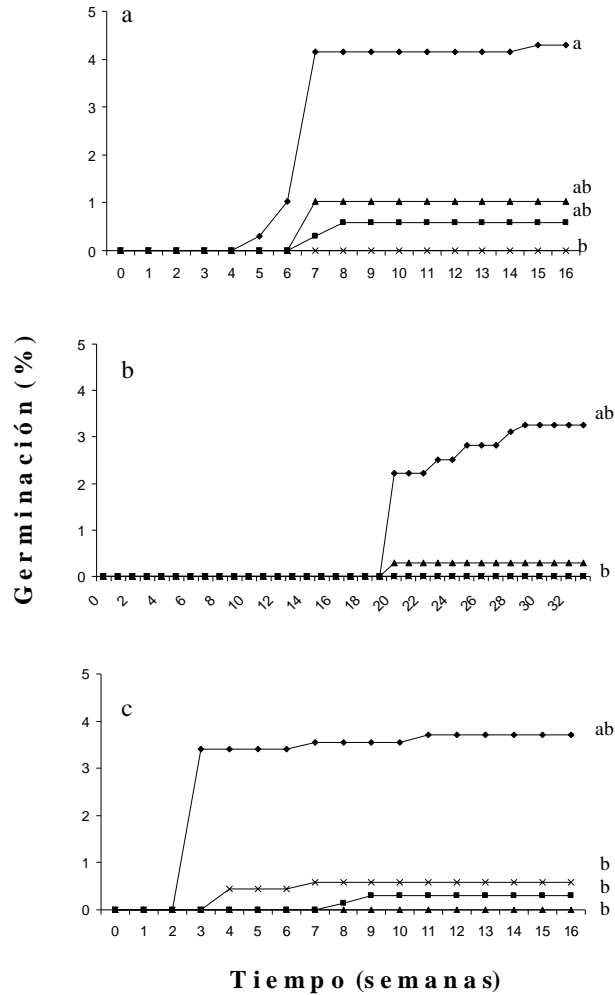


Figura 4.1. Curvas de emergencia acumulada de plántulas en condiciones de campo en semillas sembradas en a) mayo de 2008, b) enero de 2009 y c) mayo de 2009 (◆=conservado, ■=transición, ▲=perturbado, x=devastado). Las letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos, de acuerdo a la prueba de Fisher LSD.

4.2 Experimentos de germinación en ambientes controlados

Efecto de la temperatura, el tratamiento pregerminativo y la edad de las semillas

Porcentaje final de germinación. Los resultados estadísticos del GLM mostraron que los tres factores analizados (temperatura, edad y tratamiento) y las interacciones entre dos de ellos tuvieron un efecto significativo sobre el porcentaje final de germinación. No se observó un efecto significativo cuando los tres factores interactuaron. Esto podría sugerir que el efecto de los factores analizados sobre la germinación se dio sólo cuando dos factores interactuaron independientemente del tercero (Tabla 4.1).

Tabla 4.1. Resultados estadísticos del GLM sobre el porcentaje final de germinación con semillas de seis diferentes edades sembradas bajo dos regímenes de temperatura y con la aplicación de diferentes tratamientos pregerminativos (SC= suma de cuadrados; g.l.= grados de libertad).

Efecto de:	SC	g.l.	F	P
Temperatura (1)	7796.13	1	167.31	<0.000001
Edad (2)	19905.88	5	85.44	<0.000001
Tratamiento (3)	1032.64	4	5.54	0.000278
1 x 2	3438.30	5	14.76	<0.000001
1 x 3	765.50	4	4.10	0.003078
2 x 3	1547.10	20	1.66	0.040782
1 x 2 x 3	744.19	20	0.80	0.714481
Error	11183.10	240		

De manera general, se observó que la germinación final no difirió de manera significativa en los primeros dos meses de almacenamiento bajo los dos regímenes de temperatura, sin embargo, después de cuatro meses de almacenamiento se volvió significativamente mayor en las semillas sembradas bajo una temperatura fluctuante que bajo una constante (Tabla 4.2).

En las semillas sembradas bajo una temperatura constante, el porcentaje final de germinación aumentó de manera significativa entre las semillas recién colectadas hasta las que tenían cuatro meses de almacenamiento, seguido de un decremento, también significativo, a los seis y ocho meses y, finalmente, un nuevo aumento significativo a los 12 meses. Bajo este régimen de temperatura, la efectividad de los tratamientos pregerminativos varió dentro de cada una de las edades. A cuatro meses, los tratamientos que tuvieron los mayores porcentajes de germinación fueron el frío y el calor seco, mientras que a 12 meses fueron el frío y el calor húmedo (Figura 4.2).

Por otra parte, bajo una temperatura fluctuante el porcentaje final de germinación aumentó de manera significativa en las semillas recién colectadas hasta las que tenían cuatro meses de almacenamiento. Después de este tiempo, la germinación ya no aumentó ni disminuyó de manera significativa. En cuanto a la efectividad del tratamiento pregerminativo, se observó que todos los tratamientos tuvieron porcentajes significativamente similares, a excepción del calor húmedo que tuvo los porcentajes significativamente más bajos (Figura 4.3).

Tabla 4.2. Porcentaje final de germinación en semillas de seis diferentes edades sembradas bajo dos regímenes de temperatura, con la aplicación de diferentes tratamientos pregerminativos (media \pm e.e.). Las letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos, de acuerdo a la prueba de Fisher LSD.

Temperatura constante (25° C)						
Tratamiento	0 meses	2 meses	4 meses	6 meses	8 meses	12 meses
Control	1.2 \pm 0.80 abc	1.2 \pm 0.49 abcd	14 \pm 1.78 jklmn	6.4 \pm 2.40 efghijk	6 \pm 2.75 bcdefghi	11.2 \pm 3.01 ijklm
Frío	0.8 \pm 0.49 ab	4.4 \pm 1.47 bcdeefghi	25.6 \pm 3.97 nopqr	6.8 \pm 1.49 efghijk	4.8 \pm 3.00 abcdefg	18.4 \pm 4.21 lmnop
Calor seco	0.4 \pm 0.40 a	3.6 \pm 1.83 abcdef	24.8 \pm 5.53 nopqr	6.8 \pm 2.41 defghi	4 \pm 1.67 abcdefgh	7.6 \pm 3.66 efghijk
C. húmedo	0.4 \pm 0.40 a	3.2 \pm 1.02 abcdefg	18.4 \pm 4.35 lmnop	6 \pm 1.41 efghij	0.8 \pm 0.48 ab	14.8 \pm 2.42 klmno
Frío/c. seco	0.8 \pm 0.49 ab	4 \pm 1.41 abcdefgh	9.2 \pm 1.02 cdefghi	6.4 \pm 3.19 cdefghi	6 \pm 1.67 defghi	9.2 \pm 1.02 ghijkl
Temperatura fluctuante (20–30° C)						
Tratamiento	0 meses	2 meses	4 meses	6 meses	8 meses	12 meses
Control	3.2 \pm 1.50 abcde	5.6 \pm 1.60 defghi	22.4 \pm 4.44 nopqr	30.4 \pm 5.11 qr	34.4 \pm 3.65 r	29.2 \pm 5.24 pqr
Frío	0.8 \pm 0.80 a	6.8 \pm 1.36 efghijk	31.6 \pm 4.79 qr	26.4 \pm 4.44 opqr	34.8 \pm 6.88 r	27.6 \pm 7.14 pqr
Calor seco	0.8 \pm 0.49 ab	8.8 \pm 1.58 fghijkl	35.2 \pm 8.11 r	25.6 \pm 5.31 nopqr	32.4 \pm 3.33 qr	22.8 \pm 4.18 nopqr
C. húmedo	0.4 \pm 0.40 a	3.2 \pm 1.50 abcde	20.8 \pm 3.61 mnopq	10 \pm 1.89 hijkl	15.6 \pm 4.95 klmno	17.2 \pm 4.13 lmnop
Frío/c. seco	1.2 \pm 0.49 abcd	10.8 \pm 2.58 ijklm	28 \pm 5.17 pqr	22.8 \pm 5.00 nopqr	26 \pm 6.31 nopqr	28 \pm 5.18 pqr

En este caso, aunque no se realizaron comparaciones formales, se observó que las semillas sometidas al régimen de temperatura constante formaron un sistema radicular morfológicamente menor, en comparación con las sembradas bajo la temperatura fluctuante (Figura 4.4). No se observó germinación en ninguno de los tratamientos de oscuridad.

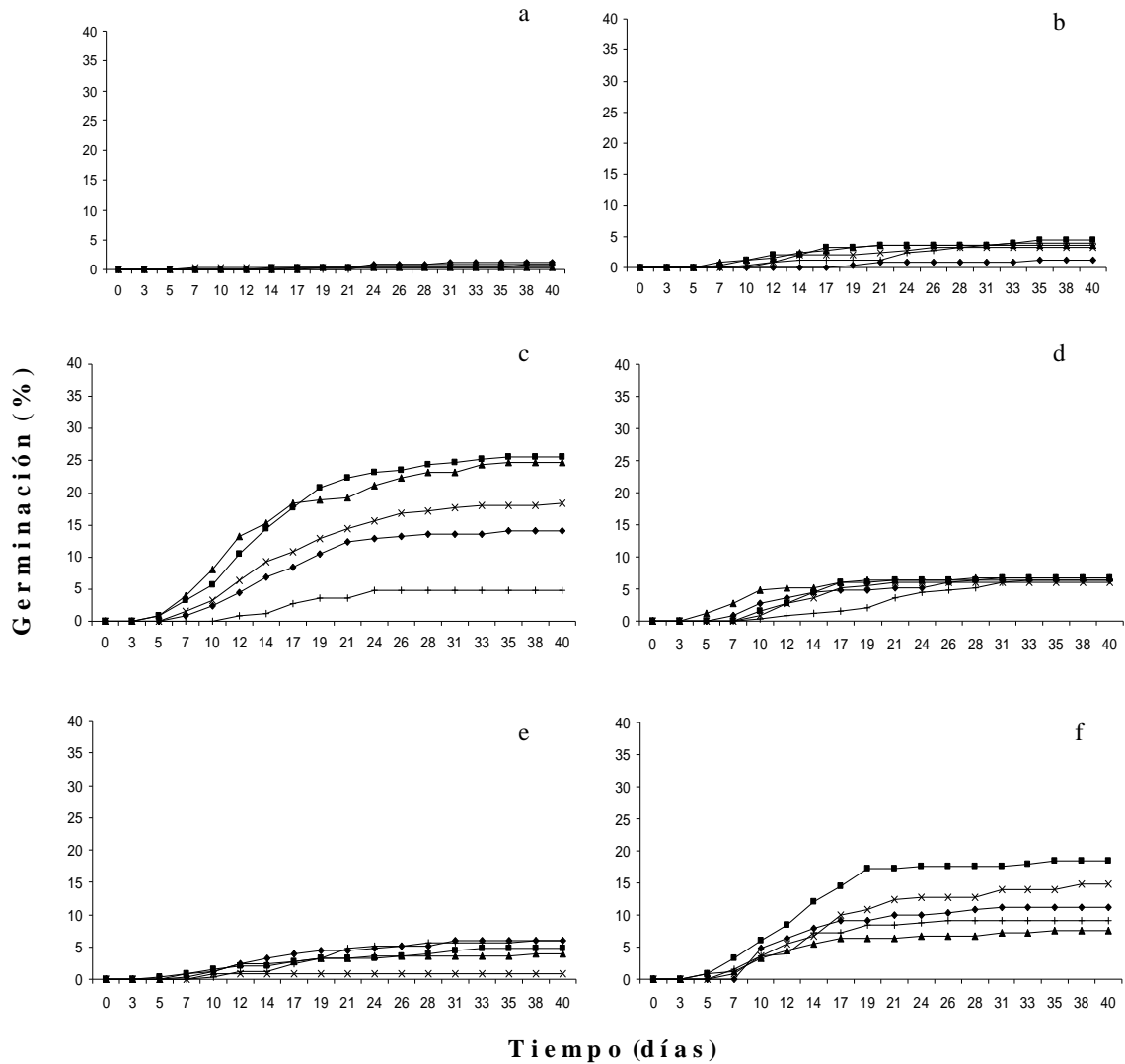


Figura 4.2. Curvas de germinación acumulada correspondientes a semillas de a) 0, b) 2, c) 4, d) 6, e) 8 y f) 12 meses de almacenamiento sembradas a temperatura constante (25° C) y sometidas a diferentes tratamientos pregerminativos (◆=control, ■=frío, ▲=calor seco, x=calor húmedo, +=frío/calor seco)

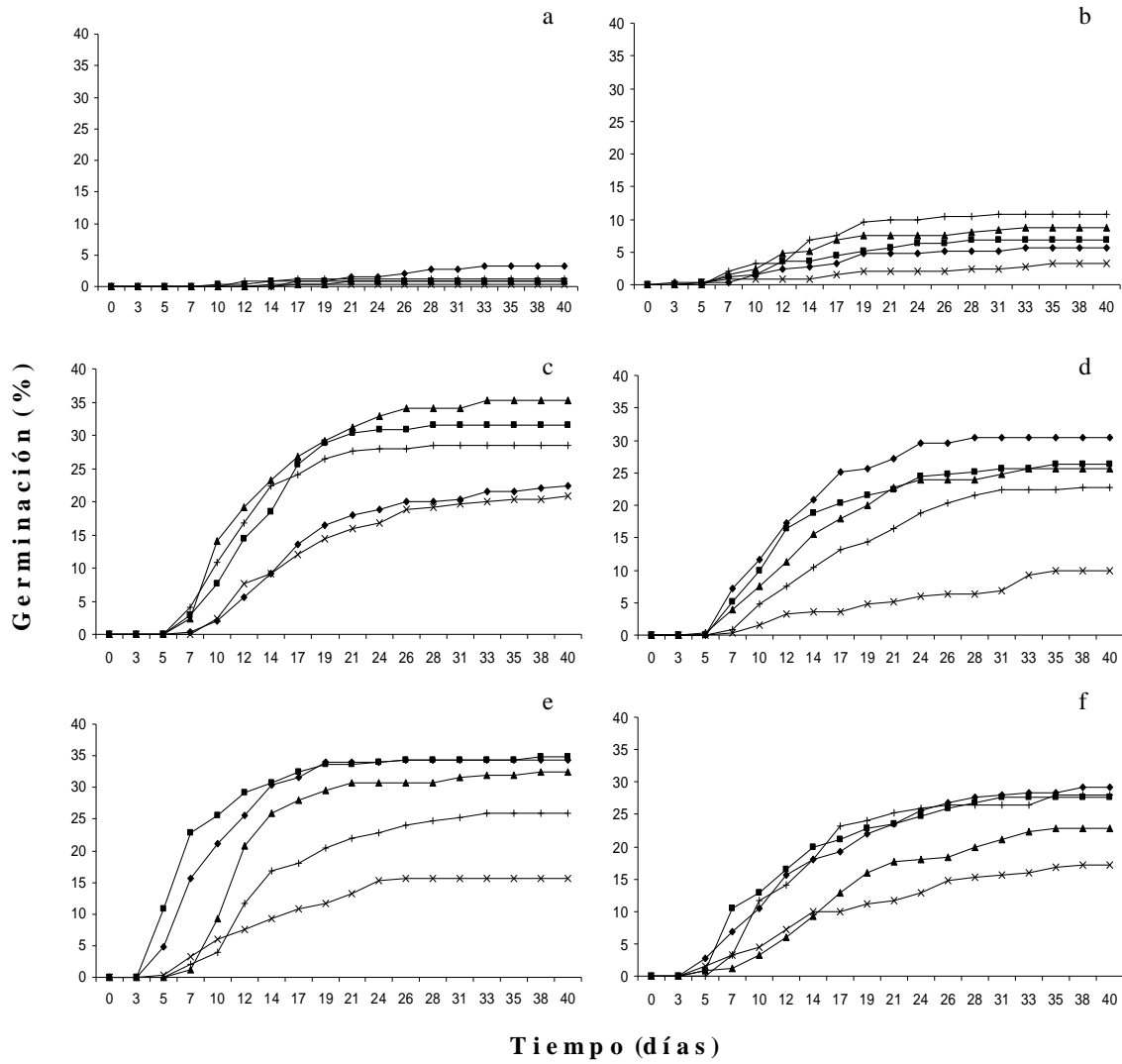


Figura 4.3. Curvas de germinación acumulada correspondientes a semillas de a) 0, b) 2, c) 4, d) 6, e) 8 y f) 12 meses de almacenamiento sembradas a temperatura fluctuante (20–30° C) y sometidas a diferentes tratamientos pregerminativos (◆=control, ■=frío, ▲=calor seco, ×=calor húmedo, +=frío/calor seco)

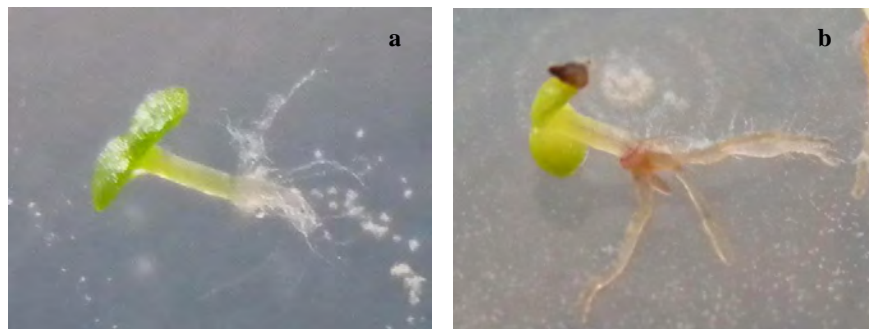


Figura 4.4. Sistema radicular en plántulas obtenidas bajo una temperatura a) constante y b) fluctuante.

Tasa máxima de germinación. Los resultados estadísticos del GLM mostraron que, de los tres factores analizados, sólo la edad de las semillas y su interacción con la temperatura tuvieron un efecto significativo sobre la tasa máxima de germinación (Tabla 4.3).

El valor máximo de la tasa se presentó en las semillas de 8 meses sembradas bajo una temperatura fluctuante y que recibieron el tratamiento pregerminativo de frío, es decir, estas semillas germinan a una mayor velocidad (Tabla 4.4).

Tabla 4.3. Resultados estadísticos del GLM sobre la tasa máxima de germinación para semillas de seis diferentes edades sembradas bajo dos regímenes de temperatura y con la aplicación de diferentes tratamientos pregerminativos (SC= suma de cuadrados; g.l.= grados de libertad).

Efecto de:	SC	g.l.	<i>F</i>	<i>P</i>
Temperatura (1)	17.324	1	1.6071	0.206134
Edad (2)	242.347	5	4.4964	0.000617
Tratamiento (3)	28.710	4	0.6658	0.616295
1 x 2	156.525	5	2.9041	0.014473
1 x 3	61.853	4	1.4345	0.223203
2 x 3	202.227	20	0.9380	0.539366
1 x 2 x 3	136.686	20	0.6340	0.885208
Error	2582.125	240		

Tabla 4.4. Tasa máxima de germinación en semillas de seis diferentes edades sembradas bajo dos regímenes de temperatura, con la aplicación de diferentes tratamientos pregerminativos (media \pm e.e.). Las letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos, de acuerdo a la prueba de Fisher LSD.

Temperatura constante (25° C)						
Tratamiento	0 meses	2 meses	4 meses	6 meses	8 meses	12 meses
Control	0.86 \pm 0.55 ab	2.14 \pm 0.92 abc	2.27 \pm 0.17 abcde	4.74 \pm 2.10 bcdef	3.23 \pm 1.63 abcdef	4.86 \pm 1.07 bcdef
Frío	1.78 \pm 1.35 abc	5.19 \pm 1.97 abcdef	2.50 \pm 0.17 abcde	3.94 \pm 0.72 abcdef	1.99 \pm 1.21 abcde	4.04 \pm 1.20 abcdef
Calor seco	0.87 \pm 0.87 ab	3.87 \pm 2.11 abcdef	2.97 \pm 0.64 abcde	3.33 \pm 1.35 abcdef	4.16 \pm 2.24 abcdef	3.63 \pm 1.59 abcdef
C. húmedo	2.49 \pm 2.49 abcde	4.01 \pm 1.25 abcdef	3.62 \pm 1.32 abcdef	5.46 \pm 1.21 cdef	3.31 \pm 2.02 abcdef	2.48 \pm 0.86 abcde
Frío/c. seco	1.52 \pm 0.93 abc	2.57 \pm 1.07 abcde	4.77 \pm 0.85 bcdef	3.92 \pm 1.57 abcde	2.24 \pm 0.69 abcde	4.48 \pm 2.21 abcdef
Temperatura fluctuante (20–30° C)						
Tratamiento	0 meses	2 meses	4 meses	6 meses	8 meses	12 meses
Control	1.59 \pm 0.73 abc	2.53 \pm 0.93 abcde	2.42 \pm 0.45 abcde	3.39 \pm 0.34 abcdef	5.39 \pm 1.50 chef	2.90 \pm 1.34 abcde
Frío	0.50 \pm 0.50 a	2.24 \pm 0.65 abcde	3.42 \pm 0.37 abcdef	3.56 \pm 0.49 abcdef	10.61 \pm 4.63 g	5.89 \pm 2.27 def
Calor seco	2.16 \pm 1.41 abcde	4.68 \pm 1.15 bcdef	4.67 \pm 1.20 bcdef	2.94 \pm 0.62 abcde	7.15 \pm 1.14 fg	2.78 \pm 0.85 abcde
C. húmedo	1.29 \pm 1.29 ab	2.59 \pm 1.53 abcde	2.51 \pm 0.49 abcde	1.82 \pm 0.58 abcd	4.26 \pm 2.49 abcdef	2.15 \pm 0.50 abcde
Frío/c. seco	4.82 \pm 2.01 bcdef	1.98 \pm 0.31 abcde	4.74 \pm 0.74 bcdef	2.45 \pm 0.35 abcde	4.75 \pm 1.75 bcdef	6.03 \pm 3.07 ef

Lag time. Los resultados estadísticos del ANOVA de tres vías mostraron que, de los tres factores analizados, sólo la temperatura y la edad de las semillas tuvieron un efecto significativo sobre el tiempo en que la germinación toma lugar una vez que son sembradas (Tabla 4.5).

En general, se pudo observar que la gran mayoría de las semillas requirieron un tiempo de entre 4 y 11 días después de la siembra para que empezaran a germinar. Las semillas que requirieron de un mayor tiempo para que la germinación tuviera lugar fueron las de dos meses sometidas a los tratamientos de frío, frío/calor seco y el control, además de las de cuatro meses del tratamiento de frío/calor seco, todas sembradas bajo temperatura constante (Tabla 4.6).

Tabla 4.5. Resultados estadísticos del ANOVA de tres vías sobre el *lag time* para semillas de seis diferentes edades sembradas bajo dos regímenes de temperatura y con la aplicación de diferentes tratamientos pregerminativos (SC= suma de cuadrados; g.l.= grados de libertad).

Efecto de:	SC	g.l.	<i>F</i>	<i>P</i>
Temperatura (1)	210.00	1	4.7292	0.030627
Edad (2)	755.98	5	3.4050	0.005436
Tratamiento (3)	364.35	4	2.0514	0.087918
1 x 2	142.46	5	0.6416	0.668132
1 x 3	313.78	4	1.7666	0.136235
2 x 3	1041.21	20	1.1724	0.279122
1 x 2 x 3	642.26	20	0.7232	0.800714
Error	10656.80	240		

Tabla 4.6. Valores del *lag time* en semillas en semillas de seis diferentes edades sembradas bajo dos regímenes de temperatura, con la aplicación de diferentes tratamientos pregerminativos (media \pm e.e.). Las letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos, de acuerdo a la prueba de Fisher LSD.

Temperatura constante (25° C)						
Tratamiento	0 meses	2 meses	4 meses	6 meses	8 meses	12 meses
Control	9.6 \pm 6.28 abcdefghij	15 \pm 6.71 hijk	10 \pm 1.38 bcdefghij	11 \pm 1.83 cdefghij	6.6 \pm 2.92 abcdefg	14.6 \pm 4.11 ghijk
Frío	10.4 \pm 7.41 cdefghij	19.4 \pm 6.02 k	6.81 \pm 0.92 abcdehgh	11.6 \pm 0.74 cdefghij	5.8 \pm 3.12 abcdef	7.8 \pm 4.93 abcdeghi
Calor seco	3.8 \pm 3.8 abcd	6.2 \pm 2.76 abcdef	10 \pm 1.22 bcdefghij	5.4 \pm 1.63 abcdef	7.2 \pm 2.03 abcdeghi	12.4 \pm 4.93 fghijk
C. húmedo	1.4 \pm 1.4 a	11.4 \pm 3.4 defghijk	9.6 \pm 1.12 abcdehghij	11.2 \pm 0.49 cdefghijk	4 \pm 2.45 abcde	9.2 \pm 0.97 abcdehghij
Frío/c. seco	9.6 \pm 5.87 abcdefghij	15.2 \pm 4.96 ijk	17.2 \pm 2.08 jk	12.6 \pm 3.97 fghijk	12 \pm 3.56 fghijk	8.8 \pm 0.97 abcdeghi
Temperatura fluctuante (20–30° C)						
Tratamiento	0 meses	2 meses	4 meses	6 meses	8 meses	12 meses
Control	12.8 \pm 5.42 fghijk	12.2 \pm 3.77 efghijk	10.2 \pm 0.92 bcdefghij	7 \pm 0 abcdehghi	5.4 \pm 0.4 abcdef	5 \pm 0 abcdef
Frío	2 \pm 2 ab	9.6 \pm 1.50 abcdehghij	7.6 \pm 0.6 abcdehghi	7 \pm 0 abcdehghi	5 \pm 0 abcdef	8.2 \pm 1.71 abcdeghi
Calor seco	7 \pm 4.42 abcdehghi	8 \pm 1 abcdehghi	8.2 \pm 0.73 abcdehghi	7.2 \pm 0.8 abcdehghi	9.2 \pm 0.97 abcdehghij	8.8 \pm 1.71 abcdeghi
C. húmedo	3.4 \pm 3.4 abc	7.8 \pm 3.06 abcdehghi	11.4 \pm 1.4 cdefghijk	12 \pm 1.97 defghij	7.2 \pm 0.8 abcdehghi	10.6 \pm 3.78 cdefghij
Frío/c. seco	8.2 \pm 3.47 abcdehghi	9 \pm 1.37 abcdehghij	8.2 \pm 0.73 abcdehghi	10.2 \pm 1.83 bcdehghij	9 \pm 1.22 abcdehghij	8.2 \pm 0.73 abcdehghi

Efecto de la temperatura y del ácido giberélico (GA₃).

Porcentaje final de germinación. Se observó que las semillas sometidas a los tratamientos con GA₃ no formaron sistema radicular y sólo se desarrollaron los cotiledones, por lo que en este caso se definió que una semilla había germinado al emerger los cotiledones.

Los resultados del GLM muestran que tanto la temperatura a la que fueron sembradas las semillas ($F_{(1, 24)} = 10.4650$, $P = 0.00353$) como las concentraciones de GA₃ ($F_{(2, 24)} = 3.8874$, $P = 0.03448$) tuvieron un efecto significativo sobre la germinación final; sin embargo, la interacción de ambos factores no mostró un efecto significativo ($F_{(2, 24)} = 1.2153$, $P = 0.31425$). Se puede decir, entonces, que la temperatura a la que fueron sembradas las semillas y los niveles de GA₃ tuvieron un efecto significativo sobre la germinación final, pero sólo cuando actuaron de manera independiente, ya que cuando ambos factores interactuaron no se presentaron diferencias significativas.

Se pudo observar que el porcentaje final de germinación fue mayor bajo una temperatura fluctuante que bajo una constante, pero sólo difirió de manera significativa en las semillas sembradas sin GA₃ (controles) (Tabla 4.7, Figura 4.5). No se observó germinación en los tratamientos de oscuridad.

Tabla 4.7. Porcentaje final de germinación en semillas sembradas en un medio con diferentes concentraciones de GA₃ y bajo dos regímenes de temperatura (media \pm e.e.). Las letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos, de acuerdo a la prueba de Fisher LSD.

[GA ₃]	25°C	20-30°C
Control	6.4 \pm 2.4 ^a	30.4 \pm 5.11 ^b
1000 ppm	8.8 \pm 7.3 ^a	8.4 \pm 2.22 ^a
1500 ppm	16 \pm 7.07 ^{ab}	29.6 \pm 5.03 ^b

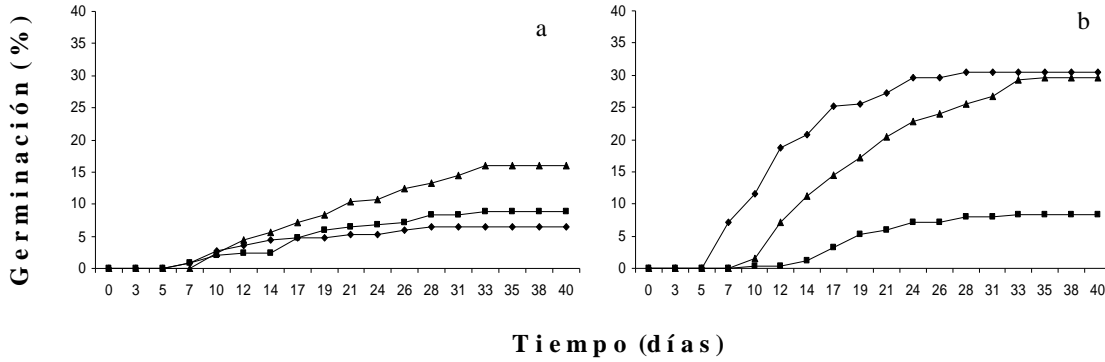


Figura 4.5. Curvas de germinación acumulada correspondientes a semillas de 6 meses de almacenamiento sembradas bajo dos regímenes de temperatura en medio con diferentes concentraciones de GA₃ (a= 25° C; b=20–30° C; ◆=control, ■=GA₃ 1000 ppm, ▲= GA₃ 1500 ppm).

Tasa máxima de germinación. No se observaron diferencias significativas en los tratamientos de temperatura ($F_{(1, 24)} = 2.4827, P = 0.12819$), la concentración de GA₃ ($F_{(2, 24)} = 2.3192, P = 0.11999$), ni la interacción de ambos factores ($F_{(2, 24)} = 0.35890, P = 0.70213$) sobre la tasa máxima de germinación. En la tabla 4.8 se presentan las tasas obtenidas con los diferentes tratamientos que, en términos generales, son bajas.

Tabla 4.8. Tasa máxima de germinación en semillas sembradas en un medio con diferentes concentraciones de GA₃ y bajo dos regímenes de temperatura (media ± e.e.).

[GA ₃]	25° C	20-30° C
Control	5.18 ± 1.32	6.83 ± 2.86
1000 ppm	3.09 ± 0.93	3.09 ± 0.63
1500 ppm	1.89 ± 0.59	5.50 ± 2.01

Lag time. Los resultados estadísticos del ANOVA de dos vías mostraron que no hubo un efecto significativo de la temperatura ($F_{(1, 24)} = 0.01315, P = 0.909649$), la concentración de GA₃ ($F_{(2, 24)} = 1.08837, P = 0.352816$) ni la interacción de ambos factores ($F_{(2, 24)} = 1.47308, P = 0.249214$) sobre el lag time. En la tabla 4.9 se presentan los valores del lag time obtenidas con los diferentes tratamientos. Se observó que a las semillas que fueron sembradas en medio con 1000 ppm de GA₃ a una temperatura fluctuante les tomó más tiempo empezar a germinar, aunque no difirió de manera significativa con las de temperatura constante.

Tabla 4.9. Valores del *lag time* en semillas sembradas en un medio con diferentes concentraciones de GA₃ y bajo dos regímenes de temperatura (media ± e.e.).

[GA ₃]	25° C	20-30° C
Control	11 ± 1.18	7 ± 0
1000 ppm	10.4 ± 5.22	16 ± 1.54
1500 ppm	11.6 ± 4.17	10.8 ± 0.49

Efecto del endurecimiento (priming) natural de las semillas, la zona y la temperatura.
Porcentaje final de germinación. No se observó germinación mientras las semillas permanecieron enterradas en el PECM. Los resultados estadísticos del GLM mostraron que los tres factores analizados independientemente (temperatura, edad y tratamiento) y cuando la temperatura interactuó con los otros dos factores tuvieron un efecto significativo sobre el porcentaje final de germinación. Sin embargo, cuando la edad y el tratamiento (o zona de origen de las semillas) interactúan, no se observó un efecto significativo. Sí se observó un efecto significativo cuando los tres factores interactuaron (Tabla 4.10).

Tabla 4.10. Resultados estadísticos del GLM sobre el porcentaje final de germinación con semillas que permanecieron enterradas en el PECM y sus respectivos controles, luego de ser sembradas en laboratorio bajo dos regímenes de temperatura (SC= suma de cuadrados; g.l.= grados de libertad).

Efecto de:	SC	g.l.	F	P
Temperatura (1)	996.25	1	30.39	<0.000001
Edad (2)	549.70	2	8.38	0.000323
Tratamiento (3)	10982.00	7	47.86	<0.000001
1 x 2	1501.18	2	22.90	<0.000001
1 x 3	2559.74	7	11.16	<0.000001
2 x 3	699.81	14	1.52	0.105152
1 x 2 x 3	1101.09	14	2.40	0.004137
Error	6294.14	192		

De manera general, se pudo observar que el porcentaje final de germinación, a dos y cuatro meses de enterramiento, fue mayor bajo una temperatura fluctuante que bajo una constante, sin embargo, después de seis meses de enterramiento este patrón cambió, ya que la germinación es mayor bajo una temperatura constante que bajo una fluctuante.

La germinación final bajo una temperatura constante, fue significativamente mayor en las semillas que experimentaron *priming* de manera natural durante cuatro y seis meses, que en las que no lo experimentaron (controles), este patrón se vio de manera más clara en las semillas con seis meses (Tabla 4.11).

Por otra parte, bajo una temperatura fluctuante la germinación fue significativamente mayor en las semillas que permanecieron enterradas durante cuatro meses en la zona conservada, lo mismo sucedió con su respectivo control. Los controles de la zona conservada sembrados bajo este régimen de temperatura fueron los que presentaron los porcentajes de germinación significativamente mayores, en comparación con el resto de los controles (Tabla 4.11).

En las semillas que permanecieron enterradas en el suelo del PECM se pudo observar que el porcentaje de germinación bajo las dos temperaturas fue significativamente mayor en aquéllas que fueron enterradas en la zona conservada durante los tres intervalos de tiempo reportados, además de que los controles fueron significativamente mayores con respecto al resto de los controles (Control 1, en la Tabla 4.11). También, se observó que después de dos y cuatro meses de enterramiento, las semillas que permanecieron en la zona conservada germinaron en una proporción significativamente mayor bajo una temperatura fluctuante que bajo una constante. Sin embargo, cuando las semillas permanecieron enterradas por seis meses la germinación a temperatura constante fue significativamente mayor con respecto a las que permanecieron bajo una temperatura fluctuante (Tabla 4.11 y Figura 4.6).

Se observó que las semillas que actuaron como control siguieron un patrón similar al de los controles utilizados para ver el efecto de los tratamientos pregerminativos: la germinación es significativamente mayor en las semillas sembradas bajo una temperatura fluctuante que bajo una constante. (Tabla 4.11 y Figura 4.6).

Tabla 4.11. Porcentaje final de germinación en semillas que permanecieron enterradas en el suelo durante tres intervalos de tiempo en distintas zonas del PECM sembradas bajo dos regímenes de temperatura (media \pm e.e.). Las letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos, de acuerdo a la prueba de Fisher LSD.

Temperatura constante (25° C)			
Tratamiento (zona)	2 meses	4 meses	6 meses
Conservada (1)	17.2 \pm 2.06 ^{mnop}	20.0 \pm 5.10 ^{nop}	34.8 \pm 1.96 ^q
Transición (2)	2.8 \pm 1.20 ^{abcdef}	3.2 \pm 0.49 ^{bcdefghi}	17.2 \pm 4.03 ^{mno}
Perturbada (3)	1.6 \pm 0.75 ^{abcd}	5.6 \pm 1.17 ^{efghij}	16.0 \pm 3.69 ^{klmn}
Devastada (4)	3.2 \pm 1.36 ^{abcdefg}	4.4 \pm 2.13 ^{bcdefghi}	10.4 \pm 1.94 ^{jklm}
Control 1	2.8 \pm 1.02 ^{abcdefg}	4.0 \pm 1.41 ^{bcdefghi}	6.8 \pm 2.15 ^{efghij}
Control 2	2.4 \pm 0.75 ^{abcdefg}	0.4 \pm 0.40 ^a	6.4 \pm 2.48 ^{defghij}
Control 3	1.2 \pm 0.49 ^{abc}	1.6 \pm 0.75 ^{abcd}	2.4 \pm 0.98 ^{abcdef}
Control 4	0.8 \pm 0.80 ^a	0.8 \pm 0.49 ^{ab}	2.4 \pm 1.17 ^{abcde}
Temperatura fluctuante (20–30° C)			
Tratamiento (zona)	2 meses	4 meses	6 meses
Conservada (1)	26.8 \pm 5.57 ^{opq}	31.2 \pm 2.58 ^q	24.8 \pm 2.58 ^{nopq}
Transición (2)	4.0 \pm 1.09 ^{cdefghi}	3.6 \pm 0.75 ^{cdefghi}	2.8 \pm 0.49 ^{bcdefgh}
Perturbada (3)	5.2 \pm 1.02 ^{efghij}	6.8 \pm 1.02 ^{ghij}	2.0 \pm 0.63 ^{abcdef}
Devastada 4	8.4 \pm 2.13 ^{hijk}	1.2 \pm 0.49 ^{abc}	1.6 \pm 0.75 ^{abcd}
Control 1	16.4 \pm 1.47 ^{lmno}	27.2 \pm 3.01 ^{pq}	20.0 \pm 4.10 ^{nop}
Control 2	6.4 \pm 2.40 ^{efghij}	10.4 \pm 5.98 ^{ijkl}	6.4 \pm 2.40 ^{efghij}
Control 3	10.0 \pm 0.63 ^{jklm}	8.0 \pm 3.29 ^{efghij}	5.2 \pm 2.06 ^{cdefghij}
Control 4	4.0 \pm 1.41 ^{bcdefghi}	2.4 \pm 1.47 ^{abcde}	8.0 \pm 2.19 ^{hij}

En este caso, las semillas que experimentaron *priming* natural y que fueron sembradas bajo una temperatura constante formaron un sistema radicular morfológicamente igual que los de las semillas sembradas bajo temperatura fluctuante. Por otra parte, se observó el mismo patrón en las semillas que actuaron como controles que en las semillas sembradas con la aplicación de diferentes tratamientos pregerminativos: las semillas sometidas al régimen de temperatura constante formaron un sistema radicular morfológicamente menor, en comparación con las sembradas bajo la temperatura fluctuante (Figura 4.7). En ningún caso se observó germinación en condiciones de oscuridad en el laboratorio.

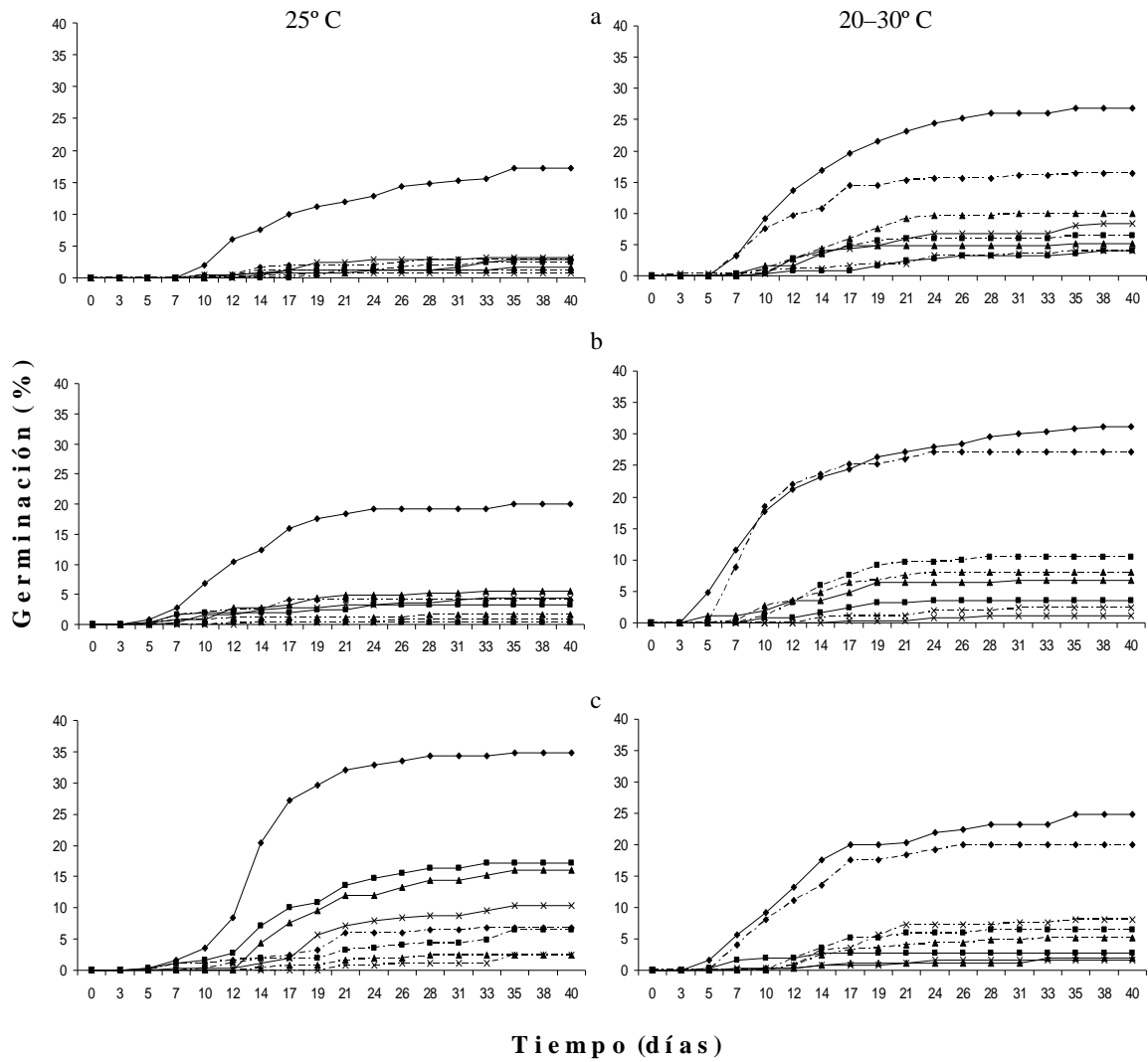


Figura 4.6. Curvas de germinación acumulada correspondientes a semillas sembradas bajo temperatura constante (izquierda) y fluctuante (derecha) que permanecieron enterradas en distintas zonas del PECM durante a) 2, b) 4 y c) 6 meses (◆=conservada, ■=transición, ▲=perturbada, x=devastada; — *priming* natural, - - - control).

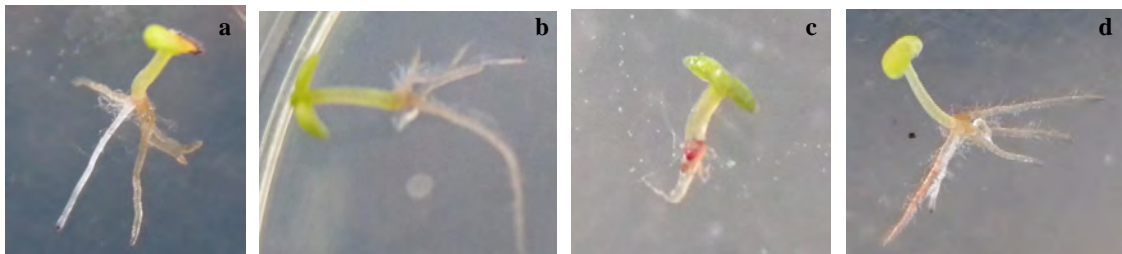


Figura 4.7. Sistema radicular en plántulas que experimentaron un *priming* natural y luego fueron sembradas bajo una temperatura a) constante, b) fluctuante y los controles bajo una temperatura c) constante y d) fluctuante.

Tasa máxima de germinación. Los resultados estadísticos del GLM muestran que, de los factores analizados, sólo la temperatura, el tratamiento (o la zona de origen de las semillas) y la interacción entre temperatura y edad tuvieron un efecto significativo sobre la tasa máxima de germinación (Tabla 4.12).

Bajo una temperatura constante, la velocidad a la que ocurre la germinación es baja en general. A dos y seis meses de enterramiento no existieron diferencias significativas entre tratamientos y sus respectivos controles. A cuatro meses, la velocidad fue significativamente mayor sólo en las semillas que fueron desenterradas de la zona de transición y perturbada, además de los controles de la zona conservada y perturbada.

Bajo una temperatura fluctuante, la velocidad de germinación de las semillas que permanecieron enterradas en las cuatro zonas durante los tres periodos de tiempo son significativamente bajas (con excepción de las de dos meses de la zona perturbada y las de seis meses de la zona de transición, donde es mayor), con respecto a los controles de la zona conservada. Estos controles, junto con el control de la zona de transición a dos meses, fueron los que presentaron las mayores velocidades de germinación (Tabla 4.13).

Tabla 4.12. Resultados estadísticos del GLM sobre la tasa máxima de germinación con semillas que permanecieron enterradas en el PECM y sus respectivos controles, luego de ser sembradas en laboratorio bajo dos regímenes de temperatura (SC= suma de cuadrados; g.l.= grados de libertad).

Efecto de:	SC	g.l.	<i>F</i>	<i>P</i>
Temperatura (1)	87.52	1	5.73	0.017674
Edad (2)	11.97	2	0.39	0.676393
Tratamiento (3)	456.87	7	4.21	0.000293
1 x 2	158.71	2	5.19	0.006363
1 x 3	214.18	7	2.00	0.056745
2 x 3	313.55	14	1.46	0.127216
1 x 2 x 3	231.53	14	1.08	0.375953
Error	2934.17	192		

Tabla 4.13. Tasa máxima de germinación en semillas que permanecieron enterradas en el suelo durante tres tiempos en distintas zonas del PECM sembradas bajo dos regímenes de temperatura (media \pm e.e.). Las letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos, de acuerdo a la prueba de Fisher LSD.

Temperatura constante (25° C)			
Tratamiento (zona)	2 meses	4 meses	6 meses
Conservada (1)	3.80 \pm 1.39 ^{abcdef}	3.99 \pm 0.75 ^{abcdef}	4.84 \pm 1.29 ^{abcdefg}
Transición (2)	2.69 \pm 1.27 ^{abc}	7.81 \pm 3.37 ^{defgh}	2.79 \pm 1.07 ^{abc}
Perturbada (3)	3.62 \pm 1.55 ^{abcdef}	8.03 \pm 1.96 ^{efgh}	2.91 \pm 0.73 ^{abc}
Devastada (4)	2.40 \pm 1.37 ^{abc}	1.95 \pm 0.70 ^{ab}	2.59 \pm 0.73 ^{abc}
Control 1	3.61 \pm 1.20 ^{abcdef}	8.39 \pm 2.26 ^{fgh}	1.93 \pm 0.92 ^{ab}
Control 2	3.98 \pm 1.01 ^{abcdef}	1.76 \pm 1.76 ^{ab}	1.83 \pm 0.69 ^{ab}
Control 3	4.98 \pm 2.07 ^{abcdefg}	5.81 \pm 3.38 ^{bcdefgh}	2.96 \pm 1.12 ^{abcd}
Control 4	0.89 \pm 0.89 ^a	1.96 \pm 1.37 ^{ab}	0.82 \pm 0.37 ^a
Temperatura fluctuante (20–30° C)			
Tratamiento (zona)	2 meses	4 meses	6 meses
Conservada (1)	3.29 \pm 0.15 ^{abcde}	3.64 \pm 0.51 ^{abcdef}	2.74 \pm 0.29 ^{abc}
Transición (2)	2.84 \pm 0.85 ^{abc}	3.81 \pm 0.97 ^{abcdef}	9.69 \pm 2.83 ^{gh}
Perturbada (3)	9.62 \pm 2.03 ^{gh}	2.56 \pm 0.88 ^{abc}	3.44 \pm 1.45 ^{abcde}
Devastada 4	3.59 \pm 1.32 ^{abcdef}	2.52 \pm 1.22 ^{abc}	4.60 \pm 2.36 ^{abcdef}
Control 1	9.63 \pm 4.42 ^{gh}	10.53 \pm 3.62 ^h	7.24 \pm 3.41 ^{cdefgh}
Control 2	8.02 \pm 2.74 ^{efgh}	3.34 \pm 0.77 ^{abcde}	6.29 \pm 1.05 ^{bcdefgh}
Control 3	2.86 \pm 0.56 ^{abc}	2.46 \pm 0.66 ^{abc}	3.92 \pm 1.84 ^{abcdef}
Control 4	2.62 \pm 1.01 ^{abc}	2.24 \pm 1.28 ^{ab}	3.79 \pm 0.89 ^{abcdef}

Lag time. Los resultados del ANOVA de tres vías mostraron que no existió un efecto significativo de ninguno de los factores analizados sobre el *lag time*. Tampoco se observó un efecto significativo en la interacción entre factores (Tabla 4.14). En la tabla 4.15 se presentan las tasas obtenidas con los diferentes tratamientos. De manera muy general, se observó que las semillas que actuaron como control de la zona conservada, a una temperatura fluctuante germinaron poco tiempo después de la siembra, y que esta comenzó de manera más sincrónica en los tres periodos de tiempo. También se pudo observar que las semillas que tenían seis meses enterradas en las cuatro zonas, y que fueron sembradas a temperatura constante, empezaron a germinar de una manera más sincrónica, aunque les haya tomado un periodo mayor a siete días para empezar con este proceso.

Tabla 4.14. Resultados estadísticos del ANOVA de tres vías sobre el *lag time* para semillas que permanecieron enterradas en el PECM y sus respectivos controles, luego de ser sembradas en laboratorio bajo dos regímenes de temperatura (SC= suma de cuadrados; g.l.= grados de libertad).

Efecto de:	SC	g.l.	F	P
Temperatura (1)	0.20	1	0.0032	0.954834
Edad (2)	167.61	2	1.3201	0.269511
Tratamiento (3)	730.76	7	1.6445	0.125102
1 x 2	277.26	2	2.1838	0.115404
1 x 3	447.03	7	1.0060	0.428331
2 x 3	1027.32	14	1.1559	0.312389
1 x 2 x 3	584.21	14	0.6573	0.813574
Error	12188.40	192		

Tabla 4.15. Valores del *lag time* en semillas que permanecieron enterradas en el suelo durante tres tiempos en distintas zonas del PECM sembradas bajo dos regímenes de temperatura (media \pm e.e.).

Temperatura constante (25° C)			
Tratamiento (zona)	2 meses	4 meses	6 meses
Conservada (1)	10.8 \pm 0.49	8 \pm 1.22	8.6 \pm 1.02
Transición (2)	12.4 \pm 5.81	10.6 \pm 3.44	9.2 \pm 1.39
Perturbada (3)	10 \pm 4.56	13.4 \pm 2.69	16.4 \pm 2.4
Devastada (4)	9.2 \pm 4.04	12.8 \pm 4.73	14.2 \pm 2.03
Control 1	13.4 \pm 4.26	7.6 \pm 2.71	9.8 \pm 3.57
Control 2	17.8 \pm 4.70	2.4 \pm 2.4	15.6 \pm 5.89
Control 3	8 \pm 3.29	9.4 \pm 5.17	15.2 \pm 4.16
Control 4	2.8 \pm 2.8	8 \pm 5.26	15.4 \pm 6.78
Temperatura fluctuante (20–30° C)			
Tratamiento (zona)	2 meses	4 meses	6 meses
Conservada (1)	7.6 \pm 0.6	5 \pm 0	5.8 \pm 0.49
Transición (2)	19.4 \pm 4.41	14 \pm 1.81	8.6 \pm 1.57
Perturbada (3)	11.6 \pm 1.75	7.4 \pm 1.50	12 \pm 5.80
Devastada 4	12 \pm 0.63	13.8 \pm 5.90	8.4 \pm 4.08
Control 1	7.6 \pm 0.6	7 \pm 0	8.2 \pm 0.73
Control 2	16.6 \pm 4.86	14.8 \pm 3.38	13 \pm 1
Control 3	11.6 \pm 0.74	9.6 \pm 3.38	10.4 \pm 2.64
Control 4	12 \pm 6.15	11.8 \pm 5.73	14.2 \pm 1.28

Temperatura del suelo. En la figura 4.8 se presenta la temperatura promedio, mínima y máxima diaria del suelo donde fueron enterradas las semillas en el campo en el periodo de diciembre de 2008 a febrero, abril y junio de 2009. La temperatura promedio diaria y las fluctuaciones térmicas difirieron de manera significativa entre las cuatro zonas y en los tres periodos.

En el periodo de diciembre a febrero la temperatura diaria promedio fue menor en la zona de transición, seguido de las zonas conservada y perturbada (que no difirieron entre sí) y la zona devastada, que presentó la temperatura significativamente mayor de todas ($F_{(3, 232)} = 16.714, P < 0.001$). Por otra parte, en el periodo de diciembre a abril la temperatura promedio fue mayor en la zona conservada que en las otras tres, que no difirieron significativamente

entre sí ($F_{(3, 476)} = 12.822, P < 0.001$). Este patrón se repitió en el periodo de diciembre a junio ($F_{(3, 696)} = 10.013, P < 0.001$).

En el periodo de diciembre a febrero las fluctuaciones de temperatura fueron significativamente mayores en las zonas perturbada y devastada (que no difirieron entre sí), en comparación con las zonas conservada y de transición (que tampoco difirieron entre sí) ($F_{(3, 232)} = 25.614, P < 0.001$). Sin embargo, en el periodo de diciembre a abril las fluctuaciones térmicas fueron mayores de manera significativa en las zonas conservada y devastada (sin que hubiera diferencias significativas entre ellas) que en las zonas de transición y perturbada (que no difirieron entre sí) ($F_{(3, 476)} = 13.157, P < 0.001$). Se observó el mismo patrón en el periodo de diciembre a junio ($F_{(3, 696)} = 13.172, P < 0.001$).

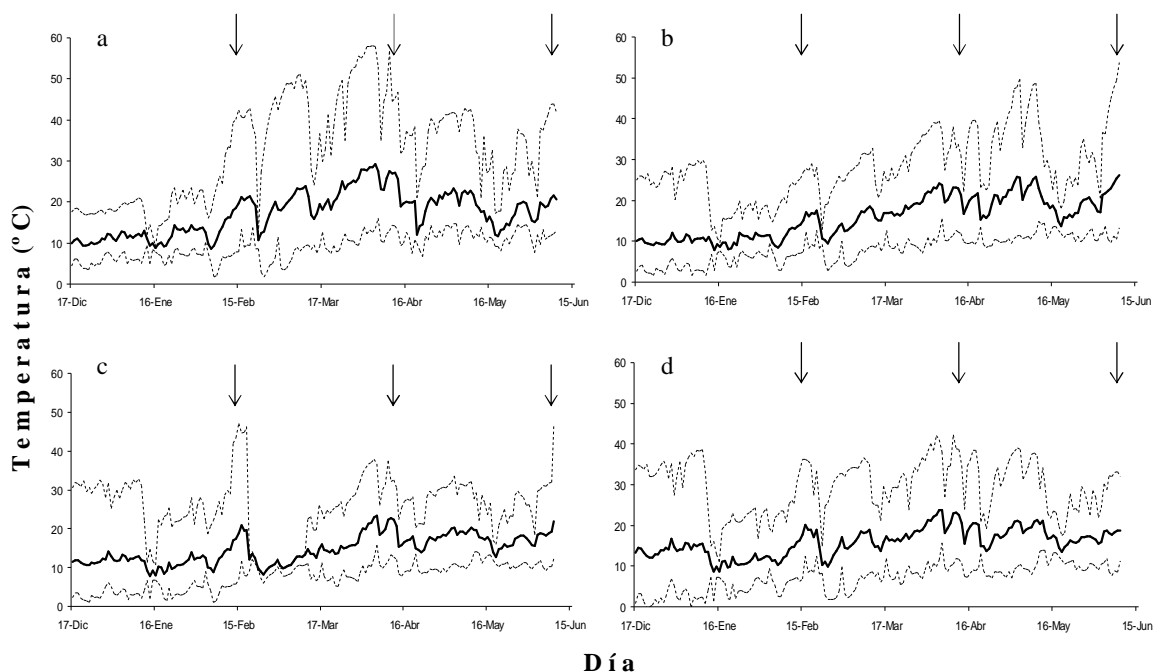


Figura 4.8. Temperatura promedio (línea continua), mínima y máxima (líneas punteadas) diaria del suelo durante el enterramiento desde el 17 diciembre de 2008 en las cuatro zonas: a) conservada, b) transición, c) perturbada y d) devastada. Las flechas indican la fecha en que se realizó el desenterramiento de semillas.

V. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

5.1 Emergencia de plántulas en campo

En condiciones naturales, se observó que el porcentaje más alto de emergencia de plántulas correspondió a las semillas sembradas en la zona conservada, al inicio de la temporada de lluvias (Figura 3.3). Esto indica que la estacionalidad tiene una gran influencia en el proceso de germinación. En general, la respuesta estacional de la germinación se relaciona con la calidad de la luz, la temperatura y la disponibilidad de agua para las semillas (Bazzaz 1996).

Las semillas sembradas en mayo de 2008 requirieron de un periodo de alrededor de un mes y medio para empezar a germinar. Por otra parte, las semillas sembradas tanto en enero como en mayo de 2009 requirieron de un periodo de alrededor de cinco meses y un mes, respectivamente, para germinar. Como se verá más adelante, los resultados obtenidos en semillas sembradas en ambientes controlados muestran que las semillas son incapaces de germinar inmediatamente después de su dispersión. Esto podría indicar la existencia de un periodo de latencia primaria (o latencia innata) que implica un lapso de maduración o crecimiento del embrión, seguido de un conjunto de condiciones ambientales experimentadas por la semilla que permitan que se inicie la germinación. De este modo se puede ver que la germinación se verá afectada por las condiciones que experimente la semilla, tanto durante el periodo en el que el embrión logra su madurez, como en el periodo en el que las semillas maduras son llevadas a la superficie antes de que la germinación ocurra, por lo que puede haber semillas con embriones maduros que no logren germinar. La ausencia de germinación pudo deberse a dos causas. La primera fue debido a que las semillas, al ser demasiado pequeñas (*ca.* 1 mm de largo), pudieron ser arrastradas y caer a diferentes profundidades en la tierra de la maceta por lo que, al quedar enterradas y gracias también a su requerimiento de luz para germinar, no lograron llegar a la superficie para germinar. La segunda fue que pudieron entrar en un estado de latencia, conocido como latencia secundaria (o latencia inducida), que les impidió germinar hasta la siguiente temporada favorable gracias a la posible formación de un banco persistente en el suelo, después de experimentar lo que se conoce como un ciclo de latencia (Karssen 1980/81a; 1982; Egley 1995). Se requiere de más información al respecto, ya que esta aseveración no puede ser afirmada con los resultados del presente estudio, pero se puede sugerir que las semillas que no logren germinar podrían actuar como una reserva para que la población persista en las temporadas de crecimiento posteriores en las que no se produzcan semillas, como en la población de *S. pulchellum* estudiada por Baskin y Baskin (1977; 1980).

Además, es probable que el intervalo de tiempo que existe entre el periodo de floración y fructificación con el de la germinación se deba a que la época de producción de semillas es sucedida por la época en la que la disponibilidad de agua en el PECM es menor. Si la germinación se llegara a dar en esta época en que el agua es escasa, la probabilidad de que una plántula sobreviviera sería prácticamente nula.

Es probable que en la zona conservada la germinación de *S. oxypetalum* se vio favorecida porque la cobertura vegetal característica de esta zona permite que, aunque las fluctuaciones diarias de temperatura fueron mayores, haya una mayor retención de humedad que en las otras zonas, donde proliferan grandes parches de roca basáltica desnuda. Esta conclusión deberá ser corroborada en estudios posteriores, ya que no se pudo hacer una comparación cuantitativa de esas variables microclimáticas entre zonas debido al robo del dispositivo que las registraba. Las grandes fluctuaciones de temperatura y la alta temperatura promedio en la zona conservada se debió en gran parte a que la orientación que presenta la ladera sobre la cuál se asienta el matorral (SO) hace que esta zona reciba una mayor radiación solar en las tardes. Por otra parte, en la zona devastada las fluctuaciones térmicas y la temperatura promedio fueron grandes debido a la falta de cobertura vegetal. En las otras dos zonas (transición y perturbada) tanto las fluctuaciones térmicas como la temperatura promedio fueron menores debido a lo plano del terreno donde se encuentran y a la vegetación aún presente.

González–Hidalgo *et al.* (2001) reportan que en la zona del matorral xerófilo asociado a *Sedum* (que corresponde a la zona conservada según nuestra clasificación), esta especie es la que cuenta con la mayor densidad relativa (13.45; tomado como número de individuos por especie/total de individuos x 100, en 100 m²), además de ocupar el segundo lugar tanto en el índice de importancia (27.62) como en la cobertura relativa (12.14; tomado como el área de cada especie/área del total de especie x 100, en 100 m²), sólo por debajo de *Buddleia parviflora* (con valores de 5.73, 37.56 y 31.80, respectivamente). En un estudio previo realizado en el parque, se propuso a *S. oxypetalum* como una especie con efecto facilitador en el proceso sucesional del PECM, ya que bajo su dosel se creaban micrositios benignos para el establecimiento de especies perennes características de estadios serales avanzados, como el mismo *S. oxypetalum*, *Agave* sp. y *Loeselia mexicana*, una perenne leñosa (Ruiz–Amaro 1996; Cano–Santana *et al.* 2006). Es probable que, gracias a la presencia de *S. oxypetalum* y/o de otras especies con densidades y coberturas relativas altas (*B. parviflora*, *Perymenium berlandieri*, *B. cordata* y *Ageratina bustamenta*) en la zona conservada (González–Hidalgo *et*

al. 2001), la disponibilidad de micrositios favorables para la germinación de la especie (sitios seguros, *sensu* Harper 1977) sea mayor en la zona conservada que en las otras zonas.

En las zonas de transición y perturbada, la densidad de especies con coberturas relativas altas es menor que en la zona conservada, por lo que la disponibilidad de micrositios adecuados para que la germinación ocurra es menor. En estas zonas la especie perenne más abundante es el helecho *Cheilantes* sp., sin embargo es probable que no favorezca el establecimiento de especies perennes de estadios serales posteriores y que su probable función facilitadora sea a través de la acumulación de materia orgánica para la formación de suelo. Debido a la baja altura y a la densidad de las ramas del helecho, las macetas de esta zona no pudieron quedar protegidas por la especie.

Finalmente, en la zona devastada se observó poca germinación, a pesar de que especies perennes como *Cheilantes* sp. y *B. cordata* estén presentes y pudieran favorecer la creación de micrositios para la germinación. La frecuencia de grandes disturbios en esta zona, debidos principalmente a la fragmentación y la fácil movilidad de las rocas, impedirían que, en caso de que alguna semilla germine, haya establecimiento de nuevos individuos. Las macetas en esta zona siempre estuvieron expuestas a estos disturbios frecuentes. Además, lo fragmentado del sustrato puede representar una limitación al proceso de germinación, debido a que es fácil que las semillas caigan en sitios relativamente profundos en donde difícilmente pueda llegar un estímulo de luz o las plántulas sean incapaces de poder salir a la superficie.

La disponibilidad de micrositios seguros cambia a través del tiempo dentro de las cuatro zonas de estudio, es decir, a pesar de que las zonas de transición y la devastada mostraron un cierto porcentaje de germinación, ninguna de las plántulas llegó a establecerse como un individuo juvenil (*i.e.* individuos que ya no presentan cotiledones). Por otra parte, a pesar de que en la zona conservada se observó el mayor porcentaje de germinación gracias a la disponibilidad de micrositios seguros para que ocurriera este proceso, no necesariamente quiere decir que también sean sitios seguros para el establecimiento de los individuos como juveniles (Shupp 1995), ya que sólo el 2.23% de las plántulas de 2008 pasaron a esta categoría (2 plántulas). De este modo se puede ver que las presiones ambientales, al ir cambiando de forma estacional a lo largo del año, actuarán como un filtro poblacional para el reclutamiento de individuos a las siguientes categorías.

5.2 Germinación en ambientes controlados

La evidencia de los resultados en las pruebas de germinación con semillas almacenadas en laboratorio y sembradas en ambientes controlados apoya la idea de que las semillas de *Sedum*

oxypetalum poseen una latencia primaria desde el momento de ser liberadas, lo que les impide germinar de manera inmediata después de la dispersión. Las semillas alcanzan sus valores máximos de germinación después de cuatro meses de almacenamiento, y fue superior al porcentaje de germinación que se observó en semillas recién cosechadas y de dos meses de edad. Esto indica que al momento de la dispersión, hay muy pocas semillas que presentan embriones maduros y listos para germinar, pero la gran mayoría de las semillas del lote estudiado necesitan de un periodo de tiempo después de la dispersión para que la germinación tome lugar.

Como se mencionó anteriormente, los porcentajes máximos de germinación se obtuvieron en semillas con más de cuatro meses de almacenamiento (en especial en aquellas sembradas bajo una temperatura fluctuante), mientras que las tasas máximas de germinación se obtuvieron en semillas de ocho meses (en especial en el tratamiento de frío y bajo una temperatura fluctuante, donde se observó la mayor tasa máxima de germinación). Esto podría indicar que, en condiciones de almacenamiento seco, las semillas experimentan un periodo de postmaduración (*after-ripening*) que favorece una serie de cambios fisiológicos y químicos que permiten que se vaya perdiendo la latencia primaria y que ocurra la germinación, además de incrementar su velocidad (Bewley 1997; Probert 2000). Por otra parte, el hecho de que las semillas permanecieran almacenadas en condiciones secas y aun mantuvieran su viabilidad después de un año nos indica que, con respecto a su contenido de humedad, podrían ser clasificadas como semillas ortodoxas (Fenner y Thompson 2005), además de indicar que la especie tiene una capacidad de permanecer almacenada en condiciones de laboratorio por lo menos un año.

No se observó una tendencia general sobre cuál tratamiento pregerminativo fue el que favoreció los mayores porcentajes de germinación, al igual que la tasa máxima de germinación, ya que su efectividad cambió en cada edad probada. Lo que sí se observó es que el tratamiento de calor húmedo tuvo los porcentajes significativamente más bajos de germinación. Sin embargo, lo que podría indicar el efecto de los tratamientos pregerminativos es lo siguiente. En primer lugar, se puede decir que la especie presenta semillas que no poseen testas duras o impermeables al agua, ya que la germinación en el tratamiento de calor seco no fue significativamente diferente a la del control. Se ha demostrado que los tratamientos de calor (seco o húmedo) favorecen tanto el ablandamiento como la permeabilidad de las testas duras o impermeables al agua, como en el caso de algunas leguminosas (Baskin y Baskin 1998; Martínez-Pérez 2006) o en *Heliocarpus donnell-smithii* (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1982). También es probable que la prolongada exposición al agua caliente en el

tratamiento de calor húmedo (60° C durante 15 minutos) haya dañado a los embriones y, de esta forma, las semillas tuvieron poco éxito para germinar. Es probable que las semillas de *S. oxypetalum* presenten una latencia que es causada por la inmadurez del embrión, sin embargo la exposición a las bajas temperaturas evaluada en este trabajo no favoreció su maduración. Se ha reportado que en ciertas especies la madurez de los embriones se logra con tratamientos de estratificación o almacenamiento a bajas temperaturas (Baskin y Baskin 1998). Se hubiera esperado que el tratamiento de frío/calor seco presentara los mayores porcentajes de germinación, ya que con este tratamiento lo que se quería era simular las condiciones por las que pasa la semilla en condiciones naturales antes de que ocurra la germinación. Es muy probable que, para esta especie, se requieran mayores tiempos de exposición a los periodos de frío seguidos de exposición a altas temperaturas para que el embrión crezca, madure y se complete la germinación, como en el caso de algunas especies que presentan una latencia morfofisiológica (Baskin y Baskin 1998; 2004). Esto es debido a que, como se mencionó anteriormente, la semilla tendrá que experimentar las condiciones presentes en la zona desde el momento en que se dispersa (invierno) hasta el inicio de temporada de lluvias, que es cuando se presenta la germinación y el establecimiento de plántulas en campo.

En cuanto al efecto de la temperatura, se observó que la germinación de *S. oxypetalum* se favoreció en presencia de una temperatura fluctuante (20–30° C). Este fenómeno se ha observado en un gran número de especies características de zonas que sufren inundaciones en alguna época del año (Thompson 1974; Thompson *et al.* 1977; Thompson y Grime 1983), en algunas especies de pedregales (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1990) y de bosques tropicales lluviosos (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1982; 1990) y en algunas malezas (Benech-Arnold *et al.* 1988).

El efecto que tienen las temperaturas fluctuantes sobre la germinación ocurre de diferentes formas. Una de ellas es ayudando al ablandamiento y/o a la permeabilidad de la testa (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1993). Este fenómeno se ha observado en especies que poseen testas duras, como en el caso de *Heliocarpus donnell-smithii*, un árbol pionero del bosque tropical lluvioso (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1982), y en algunas leguminosas (Baskin y Baskin 1998). Sin embargo, en el caso de *S. oxypetalum* éste no parece ser el mecanismo por el que las temperaturas fluctuantes mejoren la germinación, ya que, como se mencionó con anterioridad, la especie carece de testas duras o impermeables.

Se ha propuesto que las fluctuaciones de temperatura pueden actuar como un indicador natural de que las condiciones ambientales son las adecuadas para que ocurra la germinación en semillas enterradas y, de esta forma, el establecimiento de nuevos individuos ocurra en

lugares y tiempos adecuados (Thompson y Grime 1983; Fenner y Thompson 2005). En este caso, la respuesta de las semillas a las fluctuaciones de temperatura dependerá de varios factores. Uno es la duración y la amplitud de la oscilación térmica. En este trabajo, sólo se utilizó un régimen de temperatura fluctuante (20–30° C, con cuatro horas para la temperatura más alta), por lo que diferentes fluctuaciones podrían cambiar el porcentaje final de germinación y la velocidad a la que este proceso ocurre. Otro factor es el requerimiento de las semillas para que se complete la germinación, que pueden ser requerimientos lumínicos, de humedad, o de compuestos orgánicos e inorgánicos, y que puede variar entre especies (Fenner y Thompson 2005). En algunas especies el requerimiento de luz para germinar puede ser sustituido por las fluctuaciones de temperatura, ya que éstas pueden cambiar la forma activa del fitocromo (Probert 2000). Este no parece ser el caso para *S. oxypetalum*, ya que no se observó germinación en oscuridad, por lo que se puede decir que la especie presenta semillas fotoblásticas estrictas (Côme 1970).

En semillas pequeñas, el requerimiento de las fluctuaciones de temperatura y la luz actúan como una adaptación para que la germinación ocurra en o cerca de la superficie del suelo o en claros de la vegetación (Probert 2000). La evidencia presentada en este estudio sugiere que la fluctuación de temperatura actúa como una señal que la semilla tendrá que captar para iniciar los procesos metabólicos previos a la emergencia de la radícula. Sin embargo, éste no sería un requerimiento necesario para que, una vez que en presencia de luz y con la disponibilidad adecuada de agua, culmine la germinación, ya que, como se verá más adelante, las semillas que estuvieron enterradas durante seis meses y que experimentaron grandes fluctuaciones de temperatura, germinaron a porcentajes estadísticamente similares cuando son sembradas a una temperatura constante y una fluctuante.

Se ha propuesto el uso de GA₃ como promotor o inductor de la germinación, gracias a que su acción sobre el ARN permite la síntesis de α -amilasa, que a su vez degrada las reservas de almidón presentes en la semilla para proveer de energía a la semilla durante el proceso de germinación. También afecta la división, el alargamiento de la radícula y la división celular (Bewley y Black 1994; Hartman *et al.* 1997; Baskin y Baskin 1998). Sin embargo, el efecto de esta hormona sobre la germinación de *S. oxypetalum* no es del todo claro, ya que las semillas que respondieron a su presencia carecieron de sistema radicular y sólo desarrollaron cotiledones. Esto, junto con el hecho de que el porcentaje final de germinación sólo difirió de manera significativa en los controles, además de no mejorar la velocidad máxima de germinación, hace sugerir que el uso de GA₃, en las concentraciones probadas en este trabajo, para mejorar la germinación sería ineficiente, ya que la posibilidad

de sobrevivencia de estas plántulas será nula por la ausencia de un órgano de absorción como lo es la raíz. También es probable que una respuesta favorable se presente bajo concentraciones menores de GA₃ (250 o 500 ppm) en semillas recién colectadas o con pocos meses de almacenamiento (M. Rojas–Aréchiga *com. pers.*).

5.3 Endurecimiento (*priming*) natural

A seis meses de permanecer enterradas en el suelo del PECM, las semillas de *S. oxypetalum* no germinaron en condiciones naturales, pero aún conservaron su capacidad germinativa, lo que sugiere que al menos pueden formar un banco de semillas transitorio, según el esquema clasificatorio de Thompson y Grime (1979). Los resultados de este trabajo aún no son suficientes para afirmar que se forma un banco persistente (*sensu* Thompson y Grime 1979), sin embargo, los resultados obtenidos con semillas almacenadas muestran que pueden mantener su viabilidad al menos durante un año y que esto, aunado a las pequeñas dimensiones de las semillas y la estacionalidad que tiene la germinación, permite sugerir que las semillas son capaces de permanecer más de un año en el suelo y formar un banco persistente, como se propuso anteriormente. Esta característica, junto con el periodo de latencia primaria que presenta la especie, la marcada estacionalidad del proceso germinativo de la especie en el PECM, y la posible latencia secundaria que pueden presentar las semillas, indica que pueden experimentar un ciclo anual de latencia mientras permanezcan enterradas, ciclo que estaría determinado principalmente por los cambios estacionales de temperatura (Karssen 1980/81a; b; 1982; Baskin y Baskin 1985; Egley 1995).

La incorporación de semillas al suelo sería relativamente sencilla, gracias a su pequeño tamaño y también gracias a la heterogeneidad que presenta el sustrato de la zona, que es típica de los pedregales (Bonfil *et al.* 1997). Las semillas que logren incorporarse al suelo y formar un banco forzosamente estarán expuestas a las condiciones ambientales de la zona, y experimentarán lo que se conoce como *priming* o endurecimiento natural. Esto hace que la germinación sea más rápida y sincrónica y que ocurra en mayores porcentajes, además de que las plántulas serán más tolerantes a la desecación. Al poseer un carácter adaptativo, los beneficios del *priming* natural se han extrapolado a muchas especies. Se ha probado su efecto en especies de interés comercial como maíz, arroz, jitomate, entre otras, así como también en *Wigandia urens* (González–Zertuche *et al.* 2000; 2001; Gamboa–de Buen *et al.* 2006), por lo que las semillas de *S. oxypetalum* también podrían favorecerse con el *priming* natural.

Es muy probable que las fluctuaciones de temperatura que experimentaron las semillas de *S. oxypetalum* mientras permanecieron enterradas también hayan favorecido fluctuaciones

en la humedad del suelo, permitiendo que experimentaran ciclos de hidratación–deshidratación. Esta es una característica típica para que den inicio los procesos metabólicos previos a la germinación (Karssen *et al.* 1990; González–Zertuche *et al.* 2000; Gamboa–de Buen *et al.* 2006).

A seis meses de enterramiento, la velocidad a la que ocurre la germinación no aumenta en las semillas que experimentaron el *priming*. Sin embargo, hay que tomar en cuenta que en varios de los casos en los que se obtuvieron tasas altas de germinación (por ejemplo, en temperatura fluctuante, a dos meses las semillas que permanecieron enterradas en la zona perturbada o el control de la zona de transición, y las semillas que permanecieron enterradas seis meses en la zona de transición y su respectivo control) esto se debió a que, gracias a que la germinación fue muy baja, las pocas semillas que germinaron lo hicieron en periodos de tiempo muy cortos. Este comportamiento fue contrario al que se presentó cuando los porcentajes de germinación fueron altos, en donde las semillas germinaron en mayores periodos de tiempo, lo que se reflejó en una menor tasa de germinación por unidad de tiempo. Por esto, una buena medida que se puede tomar para observar el efecto benéfico del *priming* es el tiempo en que se lleva a cabo la germinación a partir del momento de la siembra (o *lag time*). Los resultados presentados no apoyan esta idea, ya que no se observó una reducción en el *lag time* entre las semillas que permanecieron enterradas y las que actuaron como controles.

A pesar de esto, las ventajas del *priming*, en cuanto al porcentaje final de germinación, claramente se vieron reflejadas en las semillas sembradas bajo una temperatura constante, ya que sí fue mayor con respecto a las semillas que fungieron como control. Un resultado similar se encontró en semillas que permanecieron enterradas dos y cuatro meses y luego fueron sembradas bajo una temperatura fluctuante. Roberts y Neilson (1982) hallaron un resultado similar, donde las semillas de *Aphanes arvensis*, una hierba anual, germinaron mejor a temperaturas fluctuantes que a constantes, pero que una vez que fueron enterradas no se observaron diferencias al comparar los resultados obtenidos en los dos regímenes de temperatura. A pesar de que se observó que las semillas que permanecieron enterradas durante dos y cuatro meses germinaron en proporciones mayores en laboratorio bajo un régimen de temperatura fluctuante, la germinación no podría llevarse a cabo en el PECM, ya que en los ambientes controlados la disponibilidad de agua era ilimitada (gracias a que la siembra se realizó en un sustrato de agar al 1%), cosa contraria a lo que sucede en el PECM, ya que estas fechas coinciden con la época en la que la humedad y la disponibilidad de agua es menor (febrero y abril).

Hubo dos patrones que resultaron interesantes. Uno fue el hecho de que a seis meses de enterramiento en la zona conservada, los porcentajes de germinación fueron estadísticamente similares entre las semillas que fueron sembradas bajo una temperatura constante y las que permanecieron bajo una fluctuante. Es muy probable que las grandes fluctuaciones de temperatura y humedad que sufrió el suelo del PECM le sirvieron a las semillas para que iniciaran los procesos metabólicos que anteceden a la emergencia de la radícula. Sin embargo, la fluctuación de temperatura no resultaría ser una condición necesaria para que el proceso de germinación culmine una vez que la disponibilidad de agua y luz en el medio sean las adecuadas para que la supervivencia de las plántulas resulte exitosa.

Por el contrario, las semillas que actuaron como control no experimentaron grandes fluctuaciones de temperatura, ya que permanecieron almacenadas en frascos dentro de una caja a temperatura ambiente en el laboratorio. Al ser sembradas en ambientes controlados, aquellas sometidas al régimen de temperatura fluctuante germinaron en una proporción significativamente mayor que las sometidas a una temperatura constante. Otro argumento que apoya la idea de que la fluctuación de temperatura actúa como una condición necesaria para el inicio de los procesos metabólicos previos a la emergencia de la radícula, mas no para la culminación del proceso germinativo, es el hecho de que las semillas que permanecieron enterradas desarrollan sistemas radiculares morfológicamente iguales bajo las dos condiciones de temperatura, mientras que en las semillas almacenadas sólo aquellas que fueron sembradas bajo una temperatura fluctuante desarrollaron un sistema radicular morfológicamente mayor. A pesar de que no se realizó un análisis comparativo formal sobre la formación de raíces, el desarrollo de un sistema radicular morfológicamente eficiente permitirá que los nuevos individuos tengan mayor posibilidad de sobrevivir durante las siguientes estaciones, donde la disponibilidad de agua es menor (invierno) o es totalmente escasa (primavera).

El otro patrón interesante es que, en todos los casos, las semillas que germinaron en mayor proporción fueron las que permanecieron enterradas en la zona conservada. Se podría pensar que el microambiente en donde se realizó el enterramiento de las semillas causó que hubiera diferencias en la respuesta de las semillas al ser desenterradas y llevadas a ambientes controlados para su germinación (González-Zertuche *et al.* 2000; 2001; Gamboa-de Buen *et al.* 2006). Sin embargo, el mismo patrón se presenta en las semillas que funcionaron como controles: las semillas que provenían de la zona conservada germinan en mayor proporción que las que provienen de las otras zonas, que presentan un mayor nivel de perturbación. Esto puede ser debido a diferentes causas. Una de ellas sería que la frecuencia de los disturbios en estas zonas puede alterar las interacciones bióticas (Bazzaz 1983), por ejemplo la

polinización. Una consecuencia de la deficiencia en esta interacción sería que aumente la producción de semillas con menor viabilidad y adecuación por medio de la autopolinización, que, aunque no se sabe si esta planta posee la característica de ser autocompatible, se ha reportado que algunas especies de la familia si la presentan, como *S. pusillum* (Wyatt 1983). Otra posibilidad sería que, gracias a la gran capacidad de clonación que presenta la especie en la zona, y también gracias a que las prácticas de restauración en las zona con algún grado de perturbación del PECM se han realizado con la introducción de fragmentos vegetativos (Martínez–Romero 1997; P. Mendoza–Hernández *com. pers.*) el número de genotipos diferentes en esas zonas es muy bajo. Esto podría sugerir que las poblaciones de esas zonas presenten algún grado de depresión endogámica, debido a la cruce más frecuente entre individuos consanguíneos. Esto podría manifestarse en una baja adecuación y viabilidad de semillas, además de implicar que las plantas distribuidas en las diferentes zonas estudiadas presenten alguna limitación para cruzarse entre sí, lo que ocasionaría la formación de subpoblaciones reproductivamente aisladas como consecuencia de la fragmentación del hábitat (Menges 1990; 1991). Los resultados de este trabajo no apoyan esta idea, sin embargo sirve como fundamento para estudios posteriores.

5.4 La función de *Sedum oxypetalum* en el proceso sucesional del PECM

En trabajos previos se ha reportado la posible función de *Sedum oxypetalum* en el proceso sucesional del PECM. Ruíz–Amaro (1996) propuso que la especie tiene un papel facilitador en el proceso sucesional del PECM, ya que su dosel favoreció que algunas especies perennes se establecieran bajo su copa. Por otra parte, los resultados del estudio demográfico de Martínez–Romero (1997) sugieren que su función y su comportamiento demográfico van a depender del estado seral de la zona donde se encuentre, además de proponer que se comporta como una colonizadora de ambientes inestables. Los resultados del presente trabajo brindan pocos elementos para ubicar a la especie en el proceso sucesional del PECM. Gracias a que la germinación de *S. oxypetalum* se dio en presencia de luz y a que se favoreció en presencia de una temperatura fluctuante, además de los posibles ciclos de latencia que pueda presentar, denotaría su carácter de especie colonizadora temprana en el proceso sucesional (Bazzaz 1979; 1996). Además, la gran cantidad de semillas que produce la especie (desde 13500 hasta *ca.* de 1777545; Martínez–Romero 1997), así como la gran facilidad que tienen las semillas de ser dispersadas por el viento, contribuirían a que *S. oxypetalum* sea capaz de colonizar zonas aledañas donde existan las condiciones microambientales que favorezcan su germinación y el establecimiento de plántulas (humedad, luz, fluctuaciones de temperatura y

la presencia de alguna especie que le brinde protección contra depredadores o patógenos, entre otros).

El hecho de que *S. oxypetalum* probablemente sea capaz de formar un banco de semillas persistente en el suelo hace sugerir su importancia ecológica durante el proceso de regeneración natural del PECM. Por ello es necesario realizar investigaciones posteriores al respecto, que permitan confirmar o no esta hipótesis. La regeneración natural mediante germinación de semillas presentes en el banco se daría principalmente en la zona conservada, ya que, como se vio con anterioridad, las semillas de las zonas con algún nivel de disturbio presentaron porcentajes de germinación muy bajos, aunque de manera general, la germinación de la especie fue baja. Es probable que los disturbios causados por las primeras lluvias de la temporada (deslave de pequeñas rocas o remoción de sustrato, hojarasca u otro material inerte) hagan que, principalmente, en la zona conservada las semillas sean llevadas a la superficie y, como ya existe disponibilidad de agua y una buena calidad de luz, la germinación pueda tener lugar. Como la germinación en condiciones naturales se dio en el periodo en el que históricamente se marca el inicio de la temporada de lluvias en la zona (Figura 3.3), las plántulas tendrán una mayor posibilidad de sobrevivir y crecer durante los cuatro meses, aproximadamente, que dura esta temporada en el PECM. Las semillas que no logren germinar, y que aún sigan vivas, pueden entrar en un estado de latencia secundaria, y de esta forma podrán germinar en la siguiente estación lluviosa, como se sugirió anteriormente, contribuyendo así a la permanencia de la población junto con el establecimiento clonal.

5.5 Propagación sexual de *Sedum oxypetalum* en las acciones de restauración ecológica del PECM

Los resultados aportados en este trabajo no brindan los elementos suficientes para incorporar de lleno el uso de la reproducción sexual de esta especie en las acciones de restauración ecológica del PECM, ya que no se presentan datos importantes, tales como el vigor de plántulas obtenidas, tasas de acumulación de biomasa durante el crecimiento, supervivencia de plántulas una vez reintroducidas en la zona, entre otras. Lo que los resultados aquí obtenidos sí permiten proponer es una técnica de manejo de semillas y propagación de *S. oxypetalum*, que no han sido reportados con anterioridad de manera formal.

La colecta, limpieza y almacenamiento de semillas de esta especie resultó ser muy sencilla, sin tener grandes complicaciones. Gracias a su carácter ortodoxo, el almacenamiento de estas semillas se puede lograr sólo con guardarlas en frascos de vidrio secos o bien en

bolsas de papel (glassine o de estraza) a temperatura ambiente. Además, también se esperaría que, en condiciones de almacenamiento artificial, las semillas conserven su viabilidad por al menos tres años, como en el caso de otras especies de la familia Crassulaceae que actualmente se propagan en el Jardín Botánico del Instituto de Biología, UNAM (J. Reyes y O. González, *com. pers.*). Con esto se puede tener una gran cantidad de material para la propagación que, aunque no se obtuvieron valores de germinación superiores al 40%, gracias al gran número de semillas que un individuo es capaz de producir (desde 13500 hasta *ca.* de 1777545; Martínez–Romero 1997) se obtendría una gran cantidad de plántulas.

Como se mencionó con anterioridad, la germinación y la formación de raíces en semillas almacenadas artificialmente se vio favorecida por las fluctuaciones de temperatura. Es importante que, debido a que la propagación de la especie con fines de restauración ecológica es más factible que se lleve a cabo en un invernadero o una casa de sombra que en cámaras de germinación, se cuente con algún mecanismo que favorezca la fluctuación térmica en el lugar donde se proceda a propagar la especie. Esto se puede lograr mediante la implementación de una casa de sombra en el PECM. Además, se tiene que contar con un sustrato que permita el libre desarrollo de las raíces y que mantenga hidratadas a las plántulas, por ejemplo una mezcla de tepojal fino y tierra negra (o composta) refinada en proporción 2:1 (J. Reyes y O. González, *com. pers.*).

El transplante de plantas de la especie a las zonas a restaurar podría hacerse antes del inicio de la temporada de lluvias en lugares donde la incidencia del sol no sea tan fuerte y que permita la acumulación de agua, por ejemplo en pequeñas grietas entre las rocas o lugares que estén sombreados durante algunas horas del día, o bien, sobre promontorios rocosos, que es un sustrato difícil de colonizar de manera natural (Bonfil *et al.* 1997). La importancia de la incorporación de *S. oxypetalum* en las zonas alteradas del PECM es que la especie es la dominante en el matorral (González–Hidalgo *et al.* 2001) y tiene una función posiblemente facilitadora (Ruiz–Amaro 1996; Cano–Santana 2006), con lo que su introducción funcionaría como un acelerador del proceso sucesional al permitir tanto el establecimiento de especies características de estadios serales avanzados, como *Loeselia mexicana*, *Agave* sp. y el mismo *S. oxypetalum*, así como de favorecer la acumulación de materia orgánica para la formación de suelo y la retención de humedad.

Un aspecto que sería importante de considerar para la propagación de *S. oxypetalum* y su uso exitoso en los programas de restauración sería el uso de semillas que hayan experimentado *priming* o endurecimiento natural, como en el caso de *W. urens* (González–Zertuche *et al.* 2000; Gamboa–de Buen *et al.* 2006). Esto se lograría enterrando semillas de

las zonas conservadas en el suelo del PECM desde la época que ocurre la dispersión de semillas (entre octubre y diciembre) hasta poco antes del inicio de la temporada de lluvias (primera o segunda semana de junio). Aunque los resultados del presente estudio muestran que la velocidad a la que ocurre la germinación no aumenta con esta técnica, y a pesar de que no se realizó un estudio para comparar el vigor entre plántulas endurecidas y sin endurecer, lo cierto es que el uso de plántulas obtenidas con esta técnica mejoraría en gran medida el plan de restauración de la zona, ya que al experimentar las condiciones naturales propias de la zona, la aclimatación de la especie a su medio ocurre desde su estado de semilla, por lo que la mortalidad de individuos introducidos sería menor (A. Orozco–Segovia *com. pers.*).

5.6 Conclusiones

1. La estacionalidad que presenta el PECM tiene una gran influencia sobre el proceso de germinación en campo. El hecho de que la germinación ocurra al inicio de la temporada de lluvias aumentaría la probabilidad de que las plántulas sobrevivan.
2. Las semillas presentan un periodo de latencia al momento de su liberación, además de ser fotoblásticas estrictas.
3. Los mayores porcentajes de germinación se obtuvieron en semillas sembradas bajo una temperatura fluctuante y con más de cuatro meses de almacenamiento, además de que en esta condición las plántulas desarrollaron un sistema radicular, en apariencia, más eficiente.
4. El uso de GA₃ no favoreció ni el porcentaje final de germinación ni la velocidad a la que ocurre este proceso, además de que las plántulas obtenidas carecieron de sistema radicular.
5. Las semillas de *S. oxypetalum* son capaces de incorporarse al suelo y formar, muy probablemente, un banco persistente.
6. En los primeros cuatro meses de enterramiento, las semillas de la zona conservada germinaron en mayor proporción bajo una temperatura fluctuante, sin embargo, a seis meses la germinación fue alta en los dos regímenes de temperatura empleados, pero es significativamente mayor bajo una temperatura constante.
7. La velocidad a la que ocurre este proceso no aumentó con el *priming* natural.
8. Es probable que las fluctuaciones de temperatura que experimentaron las semillas en condiciones naturales sea una condición necesaria para que comiencen los procesos

metabólicos previos a la emergencia de la radícula, pero no lo es para que el proceso de germinación culmine.

9. La germinación fue mayor en semillas que provenían de la zona conservada, y es probable que esto se deba a que las plantas distribuidas en las diferentes zonas estudiadas presenten alguna limitación para cruzarse entre si, lo que ocasionaría la formación de subpoblaciones reproductivamente aisladas como consecuencia de la fragmentación del hábitat.
10. Se puede considerar a la especie como una colonizadora de ambientes inestables.
11. Tanto la probable formación de un banco como el desenterramiento de semillas constituirían la manera en la que la especie ayuda a la regeneración natural en las zonas conservadas del parque.
12. Las semillas pueden ser almacenadas simplemente en bolsas de papel o frascos de vidrio con bajas condiciones de humedad y permanecer viables por lo menos un año, gracias a su carácter ortodoxo.
13. Se propone continuar con los estudios de supervivencia, establecimiento y crecimiento de plántulas, con la finalidad de incorporar la reproducción de la especie mediante semillas para su incorporación en las labores de restauración del PECM.

LITERATURA CITADA

- Álvarez, C. E. 1992. *Condiciones de temperatura y precipitación en el suroeste del Distrito Federal*. Tesis de licenciatura. Facultad de Filosofía y Letras, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Baskin, C. C. y J. M. Baskin. 1998. *Seeds: Ecology, Biogeography and Evolution of Dormancy and Germination*. Academic Press, Nueva York.
- Baskin, J. M. y C. C. Baskin. 1977. Germination ecology of *Sedum pulchellum* Michx. (Crassulaceae). *American Journal of Botany* **64**: 1242–1247.
- Baskin, J. M. y C. C. Baskin. 1980. Role of seed reserves in the persistence of a local population of *Sedum pulchellum*: a direct field observation. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **107**: 429–430.
- Baskin, J. M. y C. C. Baskin. 1985. The annual dormancy cycle in buried weed seeds: a continuum. *BioScience* **35**: 492–498.
- Baskin, J. M. y C. C. Baskin. 1989. Physiology of dormancy and germination in relation to seed bank ecology. En: Leck, M. A., V. T. Parker y R. L. Simpson (edits.). *Ecology of Soil Seed Banks*. pp. 53–66. Academic Press Inc. EUA.
- Baskin, J. M. y C. C. Baskin. 2004. A classification system for seed dormancy. *Seed Science Research* **14**: 1–16.
- Bazzaz, F. A. 1979 The physiological ecology of plant succession. *Annual Review of Ecology and Systematics* **10**: 351–371.
- Bazzaz, F.A. 1983. Characteristics of populations in relation to disturbance in natural and man–modified ecosystems. En: Mooney, H. A. y M. Godron (edits.) *Disturbance and Ecosystems: Components of Response*. pp. 259–275. Springer–Verlag, Berlín.
- Bazzaz, F. A. 1996. *Plants in changing environments*. Cambridge University Press. Gran Bretaña.
- Begon, M., C. R. Townsend y J. L. Harper. 2006. *Ecology: From Individuals to Ecosystems 4° ed.* Blackwell publishing. Reino Unido.
- Benech–Arnold, R. L., C. M. Ghersa, R. A. Sánchez y A. E. García–Fernández. 1988. The role of fluctuating temperatures in the germination and establishment of *Sorghum halepense* (L.) Pers. Regulation of germination under leaf canopies. *Functional Ecology* **2**: 311–318.
- Bewley, J. D. y M. Black. 1994. *Seeds: Physiology of Development and Germination, 2° ed.* Plenum Press. Nueva York y Londres.
- Bewley, J. D. 1997. Seed germination and dormancy. *The Plant Cell* **9**: 1055–1066.

- Bonfil, C., I. Pisanty, A. Mendoza y J. Soberón. 1997. Investigación y restauración ecológica: El caso del Ajusco Medio. *Ciencia y desarrollo* **135**: 14–23.
- Cano–Santana, Z. y J. Meave. 1996. Sucesión primaria en derrames volcánicos: el caso del Xitle. *Ciencias* **41**: 58–68.
- Cano–Santana, Z., I. Pisanty, S. Segura, P. E. Mendoza–Hernández, R. León–Rico, J. Soberón, E. Tovar, E. Martínez–Romero, L. C. Ruiz y A. Martínez–Ballesté. 2006. Ecología, conservación, restauración y manejo de las Áreas Naturales y Protegidas del Pedregal del Xitle. En: Oyama, K. y A. Castillo (coords.) *Manejo, conservación y restauración de recursos naturales en México*. pp. 203–226. Siglo XXI, México.
- Caudle, C. y J. M. Baskin. 1968. The germination pattern of three winter annuals. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **95**: 331–335.
- Clausen, R. T. 1959. *Sedum of the trans–mexican volcanic belt: an exposition of Taxonomical Methods*. Cornell University Press. Ithaca, Nueva York.
- Clements, F.E. 1916. *Plant Succession: analysis of the development of vegetation*. Carnegie Institute of Washington Publication No. 242. Washington, DC.
- Côme, D. 1970. Les obstacles a la germination. *Monographies de Physiologie Végétale* (ed. Masson and Cie). **6**: 162.
- Connell, J. H. y R. O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* **111**: 1119–1144.
- Crocker, W. 1916. Mechanics of dormancy in seeds. *American Journal of Botany* **3**: 99 –120.
- Cronquist, A. 1997. *Introducción a la Botánica, 12º ed.* Continental, México.
- Diario Oficial de la Federación: 28 de junio de 1989. Decreto de expropiación, 31–39.
- Egley, G. H. 1995. Seed germination in soil: dormancy cycles. En: Kigel, J. y G. Galili (edits.) *Seed Development and Germination*. pp. 529–543. Marcel Dekker, Inc. Nueva York.
- Enciso de la Vega, S. 1979. Las lavas del Pedregal. *Ciencia y Desarrollo* **25**: 89 –93.
- Ezcurra, E. 2003. *De las chinampas a la megalópolis: el medio ambiente en la cuenca de México, 3º ed.* Fondo de Cultura Económica. México.
- Fenner, M. 1987. Seed characteristics in relation to succession. En: Gray, A. J., M. J. Crawley y P. J. Edwards (edits.) *Colonization, Succession and Stability*. pp. 103–115. Blackwell Scientific Publications, Oxford
- Fenner, M. y K. Thompson. 2005. *The Ecology of Seeds*. University Press. Cambridge.

- Gamboa-de Buen, A., R. Cruz-Ortega, E. Martínez-Barajas, M. E. Sánchez-Coronado y A. Orozco-Segovia. 2006. Natural priming as an important metabolic event in the life of *Wigandia urens* (Hydrophyllaceae) seeds. *Physiologia Plantarum* **128**: 520–530.
- García, E. 1981. *Modificaciones al Sistema Climático de Köppen: para adaptarlo a las Condiciones Climáticas de la República Mexicana*. Instituto de Geografía, UNAM. México.
- Garwood, N. C. 1989. Tropical seed banks: a review. En: Leck, M. A., V. T. Parker y R. L. Simpson (edits.) *Ecology of Soil Seed Banks*. pp. 149–209. Academic Press Inc. EUA.
- Gleason, H. A. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Torrey Botanical Club Bulletin* **53**: 7–26.
- González-Hidalgo, B., A. Orozco-Segovia y N. Diego-Pérez. 2001. La vegetación de la Reserva Ecológica Lomas del Seminario, Ajusco, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **69**: 77–99.
- González-Zertuche, L., A. Orozco-Segovia y C. Vázquez-Yanes. 2000. El ambiente de la semilla en el suelo: su efecto en la germinación y en la supervivencia de la plántula. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **65**: 73–81.
- González-Zertuche, L., C. Vázquez-Yanes, A. Gamboa, M. E. Sánchez-Coronado, P. Aguilera y A. Orozco-Segovia. 2001. Natural priming of *Wigandia urens* seeds during burial: effects on germination, growth and protein expression. *Seed Science Research* **11**: 27–34
- Grime, J. P. 1989. Seed banks in ecological perspective. En: Leck, M. A., V. T. Parker y R. L. Simpson (edits.) *Ecology of Soil Seed Banks*. pp. xv–xxii. Academic Press Inc. EUA.
- Harper, J. L. 1959. The ecological significance of dormancy and its importance in weed control. En: *Proceedings of the IVth International Congress of Crop Protection, vol. 1*. pp. 415–420. Hamburgo, Alemania.
- Harper, J. L. 1977. *Population biology of Plants*. Academic Press. Londres.
- Hartman, H. T., D. E. Kester, F. T. Davies y R. L. Geneve. 1997. *Plant propagation: principles and practices, 6° ed.* Prentice Hall. Nueva Jersey.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática). 1998. *Anuario estadístico del Distrito Federal*. INEGI. México.
- Karssen, C. M. 1980/81a. Environmental conditions and endogenous mechanisms involved in secondary dormancy of seeds. *Israel Journal of Botany* **29**: 45–64.
- Karssen, C. M. 1980/81b. Patterns of change in dormancy during burial of seeds in soil. *Israel Journal of Botany* **29**: 65–73.

- Karssen, C. M. 1982. Seasonal patterns of dormancy in weed seeds. En: Khan, A. A. (edit.) *The Physiology and Biochemistry of Seed Development, Dormancy and Germination*. pp. 243–270. Elsevier Biomedical Press, Amsterdam.
- Karssen, C. M., A. H. Haigh, P. Van der Toorn y R. Wages. 1990. Physiological mechanisms involved in seed priming. En: Taylorson, R. B. (edit.) *Recent advances in the developmental germination of seeds*. pp. 269–280. Plenum Press, Londres, Nueva York.
- Kitajima, K. 2007. Seed and seedling ecology. En: Piugnare, F. I. y F. Valladares (edits.) *Functional Plant Ecology, 2° ed.* pp. 549–580. CRC Press. EUA.
- Lugo–Hubp, J. 1984. *Geomorfología del sur de la cuenca de México*. Instituto de Geografía, UNAM, Serie Varia 1 (9).
- Martínez–Pérez, G., A. Orozco–Segovia y C. Martorell. 2006. Efectividad de algunos tratamientos pregerminativos para ocho especies leñosas de la Mixteca Alta Oaxaqueña con características relevantes para la restauración. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **79**: 9–20.
- Martínez–Romero, E. 1997. *Estudio demográfico de Sedum oxypetalum (Crassulaceae) en Lomas del Seminario, Ajusco Medio, D.F.* Tesis de maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Martínez–Romero, M. M. 1997. *Fenología de especies herbáceas y arbustivas del Parque Ecológico de la Ciudad de México, Ajusco Medio, D.F.* Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Meffe, G. K. y C. R. Carroll. 1994. *Principles of Conservation Biology*. Sinauer Assoc. Massachusetts.
- Mendoza–Hernández, P. E. 2002. *Supervivencia y crecimiento de los estadios iniciales de Buddleia cordata (tepozán) en ambientes contrastantes del Ajusco medio, D.F. México*. Tesis de maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Menges, E. S. 1990. Population viability analysis for an endangered plant. *Conservation Biology* **4**: 52–62.
- Menges, E. S. 1991. Seed germination percentage increases with population size in a fragmented prairie species. *Conservation Biology* **5**: 158–164.
- Meyrán, J. y L. López. 2003. *Las crasuláceas de México*. Sociedad Mexicana de Cactología, A. C. México.

- Mollá Ruíz-Gómez, M. 2006. El crecimiento de los asentamientos irregulares en áreas protegidas. La delegación Tlalpan. *Investigaciones Geográficas, Boletín del Instituto de Geografía, UNAM* **60**: 83–109.
- Nikolaeva, M. G. 1977. Factors controlling the seed dormancy pattern. En: A. A. Khan (edit.) *The Physiology and Biochemistry of Seed Dormancy and Germination*. pp. 51–74. North-Holland, Amsterdam/New York.
- Olfelt, J.P., G. R. Furnier y J. J. Luby. 1998. Reproduction and development of the endangered *Sedum integrifolium* spp. *leedyi* (Crassulaceae). *American Journal of Botany* **85**: 346–351.
- Parker, V. T., R. L. Simpson y M. A. Leck. 1989. Pattern and process in the dynamics of seed banks. En: Leck, M. A., V. T. Parker y R. L. Simpson (edits.) *Ecology of Soil Seed Banks*. pp. 367–384. Academic Press Inc. EUA.
- Parker, V. T. 1997. The scale of successional models and restoration objectives. *Restoration Ecology* **5**: 301–306.
- Peet, R. K. y N. L. Christensen. 1980. Succession: a population process. *Vegetatio* **43**: 131–140.
- Probert, R. J. 2000. The role of temperature in the regulation of seed dormancy and germination. En: Fenner, M. (Edit.) *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. pp. 261–292. CABI Publishing. Londres, Reino Unido.
- Reyes, J., C. Brachet, J. Pérez y A. Gutiérrez. 2004. *Cactáceas y otras plantas nativas de la Cañada, Cuicatlán, Oaxaca*. Sociedad Mexicana de Cactología. México.
- Roberts, H. A. y J. E. Neilson. 1982. Seasonal changes in the temperature requirements for germination of buried seeds of *Aphanes arvensis* L. *New Phytologist* **92**: 159–166.
- Ruiz-Amaro, L. 1996. *Microsucesión bajo dos especies (Sedum oxypetalum y Buddleia cordata) indicadoras de distintos estadios serales en el Ajusco Medio*. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Rzedowski, J. 1954. Vegetación del Pedregal de San Ángel (Distrito Federal, México). *Anales de la Escuela de Ciencias Biológicas* **8**: 59–130.
- Rzedowski, G. C. de y J. Rzedowski. 2005. *Flora fanerogámica del Valle de México, 2º ed.* Instituto de Ecología, A. C. y CONABIO. Pátzcuaro, Michoacán.
- Sharitz, R. R. y J. F. McCormic. 1973. Population dynamics of two competing annual plant species. *Ecology* **54**: 723–740.

- Schupp, E. W. 1995. Seed–seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany* **82**: 399–409.
- Stephenson, R. 1994. *Sedum: cultivated stonecrops*. Timber Press. Portland, Oregon.
- Soberón, J., R. de la Maza, A. Hernández, C. Bonfil, S. Careaga, J. Gamboa de Buen, H. García y G. Espinosa. 1991. *Reporte técnico final del primer año del proyecto “Restauración de Lomas del Seminario”* Centro de Ecología, UNAM y Coordinación General de Reordenamiento Urbano y Protección Ecológica, DDF. México.
- Temperton, V. M. y R. J. Hobbs. 2004. The search for ecological assembly rules and its relevance to restoration ecology. En: Temperton, V. M., R. J. Hobbs, T. Nuttle y S. Halle (edits.) *Assembly Rules and Restoration Ecology: Bridging the gap between Theory and Practice*. pp. 34–54. Island Press. EUA.
- Thompson, K., J. P. Grime y G. Mason. 1977. Seed germination in response to diurnal fluctuations of temperature. *Nature* **267**: 147–149.
- Thompson, K. y J. P. Grime. 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *Journal of Ecology* **67**: 893–921.
- Thompson, K. y J. P. Grime. 1983. A comparative study of germination responses to diurnally–fluctuating temperatures. *Journal of Applied Ecology* **20**: 141–156.
- Thompson, K., R. M. Ceriani, J. P. Bakker y R. M. Bekker. 2003. Are seed dormancy and persistence in the soil related? *Seed Science Research* **13**: 97–100.
- Thompson, P. A. 1974. Effects of fluctuating temperatures on germination. *Journal of Experimental Botany* **25**: 164–175.
- Vázquez, E. y R. Jaimes. 1989. Geología de la Cuenca de México. *Geofísica internacional* **28**: 133–190.
- Vázquez–Yanes, C. 1990. Ecología y conservación de semillas. *Ciencias*, especial **4**: 30–33.
- Vázquez–Yanes, C. 1992. La fisiología ecológica de las plantas. *Ciencias*, especial **6**: 63–68.
- Vázquez–Yanes, C. y A. Orozco–Segovia. 1982. Seed germination of a tropical rain forest pioneer tree (*Heliocarpus donnell-smithii*) in response to diurnal fluctuation of temperature. *Physiologia Plantarum* **56**: 295–298.
- Vázquez–Yanes, C. y A. Orozco–Segovia. 1990. Ecological significance of light controlled seed germination in two contrasting tropical habitats. *Oecologia* **83**: 171–175.
- Vázquez–Yanes, C. y A. Orozco–Segovia. 1993. Patterns of seed longevity and germination in the tropical rain forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* **24**: 69–87.

- Vázquez-Yanes, C. y A. Orozco-Segovia. 1996. Physiological ecology of seed dormancy and longevity. En: Mulkey, S. S., R. L. Chazdon y A. P. Smith (edits.) *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. pp. 535–558. Chapman & Hall. Nueva York.
- Vázquez-Yanes, C., A. Orozco, M. Rojas, M. E. Sánchez y V. Cervantes. 1997. *La reproducción de las plantas: semillas y meristemos*. FCE. México
- Vleeshowers, L. M., H. J. Bouwmeester y C. M. Karssen. 1995. Redefining seed dormancy: an attempt to integrate physiology and ecology. *Journal of Ecology* **83**: 1031–1037.
- Wu, J. y O. L. Loucks. 1995. From balance of nature to hierarchical patch dynamics: a paradigm shift in ecology. *The Quarterly Review of Biology* **70**: 439–466.
- Wyatt, R. 1983. Reproductive biology of the granite outcrop endemic *Sedum pusillum* (Crassulaceae) *Systematic Botany* **8**: 24–28.
- Zar, J. H. 1984. *Bioestatistical Analysis*. Prentice-Hall Inc. Englewood Cliffs.