



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Ecofisiología de la germinación de *Acaena elongata*
del bosque de *Abies religiosa* de la cuenca del río
Magdalena, México D.F.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A:

YEIMI DANAE MARTÍNEZ CAMACHO



DIRECTORA DE TESIS:
M. EN C. YURIANA MARTÍNEZ OREA

México D.F.

2015



Universidad Nacional
Autónoma de México



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.

Hoja de datos del Jurado

1. Datos del alumno

Martínez Camacho
Yeimi Danae
57 67 77 28
Universidad Nacional
Autónoma de México,
Facultad de Ciencias
Biología
308199598

2. Datos del tutor

M. en C.
Yuriana
Martínez
Orea

3. Datos del sinodal 1

Dra.
Silvia
Castillo
Argüero

4. Datos del sinodal 2

Dr.
Pedro Eloy
Mendoza
Hernández

5. Datos del sinodal 3

Dra.
María Guadalupe
Barajas
Guzmán

6. Datos del sinodal 4

Dr.
José Alejandro
Zavala
Hurtado

7. Datos del trabajo escrito

Ecofisiología de la germinación
de *Acaena elongata* del bosque
de *Abies religiosa* de la cuenca
del río Magdalena, México, D.F
67 p.
2015

**A mis progenitores: Pepe y Soco,
A mis hermanos: Osvaldo, Heraldo y Orlando,
A nuestra comunidad biológica.**

Agradecimientos

A nuestra Universidad Nacional Autónoma de México por ser fuente de creación y conocimiento, resultado de la inquietud por la exploración y soporte de la libertad.

A la beca del Programa de Fortalecimiento de los Estudios de Licenciatura (PFEL) y a la Beca de Titulación para la educación superior, por haberme impulsado a concluir mis estudios de licenciatura.

Al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) IN216014.

A cada uno de mis sinodales por las aportaciones y recomendaciones que contribuyeron a mi desarrollo profesional y al enriquecimiento de esta tesis.

A mí tutora, la M. en C. Yuriana Martínez, por haberme orientado y motivado durante la construcción de esta investigación, por haberme ayudado con el trabajo de campo y sobre todo por haberme permitido avanzar hasta donde mi curiosidad llegó.

A la Dra. Silvia Castillo, por sus enseñanzas y aportaciones en la construcción de esta investigación, y por haberme apoyado y motivado durante el inicio, desarrollo y desenlace de la misma.

A la M. en C. María Esther Sánchez, por haberme brindado su apoyo para el acceso a las cámaras de incubación, por haberme asesorado en el diseño experimental, por haberme proporcionado material de laboratorio, por haberme apoyado en el análisis estadístico y por haberme ayudado a resolver dudas y a desarrollar un entendimiento profundo del comportamiento de las semillas.

Al Dr. Pedro Eloy Mendoza, por haberme compartido de su percepción y por haberme ayudado a integrar y a reforzar ideas.

A la Dra. María Guadalupe Barajas, por haberme asesorado durante el manejo de los datos y el análisis estadístico y por haberme motivado a formular una postura.

Al Dr. José Alejandro Zavala, por haberme asesorado durante el manejo de los datos y por haberme ayudado a reforzar ideas.

A la M. en C. Beatriz Zúñiga, por haberme brindado su apoyo para el acceso a la cámara de germinación y por haberme ayudado con la esterilización.

Al M. en C. Manuel Hernández, por haberme ayudado a realizar el registro constante de germinación y por haberme proporcionado material de laboratorio.

A la Dra. Eva Aguirre Hernández por haberme proporcionado el reactivo para las pruebas iniciales de viabilidad.

Al Biól. Fernando Estañol, por haberme ayudado con el trabajo de campo y laboratorio, y por su contribución en la revisión del escrito.

A la M. en C. Gabriela Santibáñez, por haberme ayudado con la elaboración del mapa geográfico y por haber estado al pendiente del avance de esta investigación.

A la Dra. María del Carmen Mandujano, por haberme apoyado en los ensayos estadísticos y por haberme ayudado con la interpretación de los mismos.

A la Dra. Mónica Elisa Queijeiro, por sus recomendaciones para el análisis estadístico.

A las Dras. Alma Orozco, Judith Márquez y Margarita Collazo, por haberme ayudado a resolver dudas y a enriquecer mi entendimiento.

A las Bióls. Michelle Xicotencatl y Cecilia Castro, por haberme ayudado con el trabajo de campo.

A Dulce María Villanueva, por haberme ayudado con el trabajo de laboratorio.

A las Bióls. Leticia Bonilla y Samantha Solís por haberme apoyado en el análisis de las fotografías hemisféricas.

A mis compañeros: Adrián Jiménez, Leticia Bonilla, Leonardo Calzada, Víctor Salinas, Fernanda Manzo y Julio Salazar del taller “Evaluación de los bosques templados del cinturón volcánico transmexicano” por haberme escuchado y retroalimentado durante el desarrollo de esta investigación.

A Gustavo Tovar por haberme permitido comparar algunos de sus datos con los míos para afinar el ACP.

A todos los que me ayudaron a escarificar las diásporas.

...

Muy especialmente a mis padres, José Martínez y Socorro Camacho, por mi configuración y esencia, por no limitarme, siempre apoyarme y amarme. Este logro es uno de los tantos resultados de su esfuerzo depositado en mí. *Ve en mi expresión y modo de ser un tanto de él y de ella, estoy orgullosa de ser quien soy y por tanto, de ellos.*

A mis queridos hermanos: Osvaldo, Heraldo y Orlando Martínez por sus enseñanzas, su protección y por depositar admiración en mí.

A mi simbiote mutualista Fernando Estañol, por volar y aterrizar una y otra vez conmigo, y entre otras razones, por enamorarse con libertad y percibir a través de mí. A ti te amo con todo mi ATP.

A quienes les es grato saber de mis logros: mi tía-madrina Armindia Camacho, mis abuelos Flores Sánchez, mi madrina María de los Ángeles Flores y María Elizabeth Tecuatl.

A mis primos Diana Armindia Benítez y José Camacho por haber buscado a mi lado momentos de locura y diversión que de pronto agitan mis recuerdos.

A Lucía López por mostrarme que nuestra amistad se siente en el interior y refuerza con el pensamiento y los reencuentros. A Adriana Bautista y a Irma Cervantes por expresarme su sinceridad, protección y afecto. A mi hermana Yoallí Domínguez por sensibilizarme y luchar a mi lado. A Nayeli Guerrero y a Danaé Mendoza por las vivencias inolvidables con *You*. A Monserrat Cuevas, Nathziely Hernández, Carolina Valdivia, Alinne Gómez, Natalia Ontiveros y Maya Machorro, por la sensación de amistad que me hicieron sentir. A Erika Bautista por mostrarme fuerza y buscar lo justo a mi lado, a Natalia Ochoa por su confianza y profunda sinceridad.

A Edgar Ramírez, Humberto Martínez, Mónica Vázquez, Ana Karen Gómez, Diana Ramos, Yesenia Martínez, Fátima Barón, Lucía Vite, Eduardo Aguilar, Eduardo Atriano, Cynthia Eustaquio, César González, Mauricio Orihuela, Ivonne Hernández e Iván Carranza por los momentos compartidos en las clases, tiempos libres o prácticas de campo.

A Mariana Galván, Abril Castillo, Erika Bautista e Isaí Olalde por hacerme disfrutar y apreciar el trabajo en equipo.

A José Trinidad, Francisco Jaramillo, Jimena Saucedo, Javier Carmona, Marisol Robledo, Sylvia Zumaya, Margarita Villegas, Irama Nuñez, Itzel Sigala, Octavio González, Concepción Martínez y Violeta Méndez por inspirarme a enseñar.

*A las diásporas de **A. elongata** por mostrarme tanto vigor y haber sido una razón que me llevó a conocer y admirar el encanto de las semillas.*

Índice

Resumen.....	1
1. Introducción.....	2
1.1 La semilla: unidad estructural de reproducción y dispersión.....	2
1.2 Longevidad y vigor.....	4
1.3 La germinación.....	6
1.4 Latencia y estímulos ambientales que promueven la germinación.....	7
2. Antecedentes.....	11
2.1 Las malezas.....	11
2.2 <i>Acaena elongata</i> en el bosque de <i>Abies religiosa</i> de la CRM.....	13
3. Justificación.....	14
4. Objetivos.....	14
5. Hipótesis.....	15
6. Método.....	15
6.1 Área de estudio.....	15
6.2 Especie de estudio.....	16
6.3 Delimitación del gradiente.....	17
6.4 Comparación de microambientes.....	19
6.4.1 Humedad, temperatura y relación rojo/rojo lejano (R/RL).....	19
6.4.2 Fracción de la apertura del dosel (FAD) y luz total transmitida	19
6.5 Colecta de diásporas.....	19
6.6 Escarificación.....	20
6.7 Tratamientos de almacenamiento.....	20
6.7.1 En el bosque sobre el suelo.....	20
6.7.2 A diferentes temperaturas.....	21
6.7.3 En seco.....	21
6.8 Prueba de viabilidad con tetrazolio.....	21
6.9 Germinación en el bosque.....	22
6.10 Germinación en el laboratorio.....	22
6.10.1 Viabilidad.....	22
6.10.2 En diferentes calidades de luz y oscuridad.....	23
6.10.3 Prueba de vigor.....	23
6.11 Análisis de datos.....	24
7. Resultados y Discusión.....	27
7.1 Prueba de viabilidad con tetrazolio y a través de la germinación.....	27
7.2 Comparación de microambientes.....	29
7.3 Germinación en el bosque.....	32
7.4 Seguimiento de la viabilidad en condiciones naturales.....	38
7.5 Germinación en diferentes calidades de luz.....	41
7.6 Prueba de vigor.....	45
8. Conclusiones.....	53
9. Literatura citada.....	54
Apéndice I: Glosario.....	64
Apéndice II: Desinfección de diásporas.....	64
Apéndice III: Proporciones de los intervalos del tamaño de las plántula.....	65

Resumen

La cuenca del río Magdalena (CRM) es una zona forestal de la Ciudad de México que provee numerosos servicios ecosistémicos, entre los que destacan: la recarga de acuíferos y el suministro de agua, el control de las inundaciones y sequías, la purificación del aire y la recreación. No obstante, la CRM ha estado sujeta a un régimen de perturbación por las actividades antropogénicas como la agricultura y el pastoreo, las cuales han modificado las condiciones microambientales y por lo tanto la composición de especies, siendo las especies indicadoras de perturbación o tolerantes a los cambios ambientales las que principalmente han figurado en dicha composición, como por ejemplo *Acaena elongata* L. (Rosaceae), una especie arbustiva característica de los bordes de caminos del bosque de *Abies religiosa* H.B.K. (Pinaceae) de la CRM. Debido a la ausencia de un estudio sobre la etapa inicial del ciclo de vida de éste arbusto, la cual es primordial para la regeneración de las comunidades vegetales, en ésta investigación se analizaron y compararon las respuestas fisiológicas de sus semillas, tanto en condiciones naturales como en condiciones de laboratorio -enfaticando en la interacción estímulo-respuesta entre el entorno y ellas mismas- con la finalidad de reforzar el patrón observado sobre la abundancia de *A. elongata* en los claros de bosque. Para ello: i) se estimó periódicamente la viabilidad de las semillas con tetrazolio, ii) se comparó la respuesta germinativa en un gradiente de perturbación, iii) se comparó la respuesta germinativa en diferentes calidades de luz y iv) se comparó la respuesta germinativa y el vigor luego de un almacenamiento a -5°C, 10°C, 20°C y 35°C por un mes, dos meses y tres meses. Los resultados mostraron: a) que al menos el 80% de las semillas permaneció viable durante 13 meses, b) que la germinación no fue favorecida por una mayor apertura de dosel y por una elevada calidad de luz y c) que sólo el tiempo de almacenamiento (no la temperatura) tuvo un efecto en la pérdida de vigor. Tales resultados indicaron que las semillas son tolerantes a un amplio intervalo de condiciones ambientales y que de acuerdo con la literatura muy probablemente poseen mecanismos intrínsecos que mantienen su viabilidad y capacidad para la germinación en una humedad y temperatura adecuada.

Palabras clave: semilla, germinación, viabilidad, condición ambiental, almacenamiento.

1. Introducción

1.1 La semilla: unidad estructural de reproducción y dispersión

Las semillas son primordiales en la dinámica y la regeneración de las comunidades vegetales por representar la etapa inicial del ciclo de vida de las plantas, ya que son estructuras de resistencia que protegen al material genético que da continuidad a la siguiente generación (Esau, 1977; Murdoch y Ellis, 2000; Orozco-Segovia y Sánchez–Coronado, 2013). Poseen mecanismos bioquímicos que les permiten reaccionar a diversos estímulos del entorno (Orozco-Segovia *et al.*, 2009; Orozco-Segovia y Sánchez–Coronado, 2013) por lo que sus respuestas fisiológicas además de estar condicionadas por el genotipo, también dependen de los factores abióticos o ambientales (Egley y Chandler, 1983; Enríquez-Peña *et al.*, 2004; Figueroa *et al.*, 2004) durante la ontogénesis (desarrollo en la planta madre), la permanencia en el suelo y la germinación (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1993; Válio y Scarpa, 2001; Bewley *et al.*, 2012). Por tanto, el desempeño fisiológico de una planta no solo depende de las condiciones ambientales que propician su germinación y establecimiento, sino también de las condiciones bajo las cuales producen semillas, puesto que el entorno influye en el destino de la siguiente generación (Gutterman, 1974).

Una semilla de angiosperma generalmente está constituida por: 1) el embrión, producto de la fusión de la ovocélula o gameto femenino con uno de los núcleos de la célula espermática o gameto masculino (proveniente del grano de polen), 2) el endospermo, producto de la fusión de los dos núcleos polares de la célula central (en el saco embrionario) con el segundo núcleo de gameto masculino y 3) la cubierta seminal, formada por los tegumentos (envolturas que rodean al óvulo) (Bewley *et al.*, 2012; Márquez-Guzmán, 2013) (Figura 1).

Durante la ontogénesis de una semilla se sintetizan proteínas, carbohidratos y aceites como sustancias de reserva para la maduración del embrión y el desarrollo de la plántula antes del establecimiento o el crecimiento independiente al iniciar la fotosíntesis (Esau, 1977; Bewley *et al.*, 2012). Dichas sustancias se acumulan en el endospermo y

pueden terminar siendo digeridas y transformadas por el embrión en un tejido de reserva (cotiledones) (Márquez-Guzmán, 2013).

Atributos externos como el color, la forma, tamaño y peso son características sumamente variables en las semillas (Márquez-Guzmán, 2013), ya que reflejan adaptaciones a distintas presiones selectivas de su historia evolutiva (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1993). Aunado a ello, el pericarpio (tejido del fruto) o cubierta protectora que las rodea, además de proveer protección y regular la interacción con el ambiente (Orozco-Segovia y Sánchez-Coronado, 2013), puede presentar ciertos apéndices especializados como plumas, espinas, ganchos y pelos (Howe y Smallwood, 1982) asociados a la capacidad de diseminación por uno o más vectores de dispersión (viento, agua o animales) (Van der Pijl, 1972; Bryson y Carter, 2004). Todas las características internas y externas de las semillas junto con la disponibilidad de sitios adecuados para la germinación y el establecimiento determinan la distribución geográfica, abundancia, estructura genética y el tamaño poblacional de una especie en las comunidades vegetales (Young *et al.*, 1987; Willson y Traveset, 2000; Lee *et al.*, 2001).

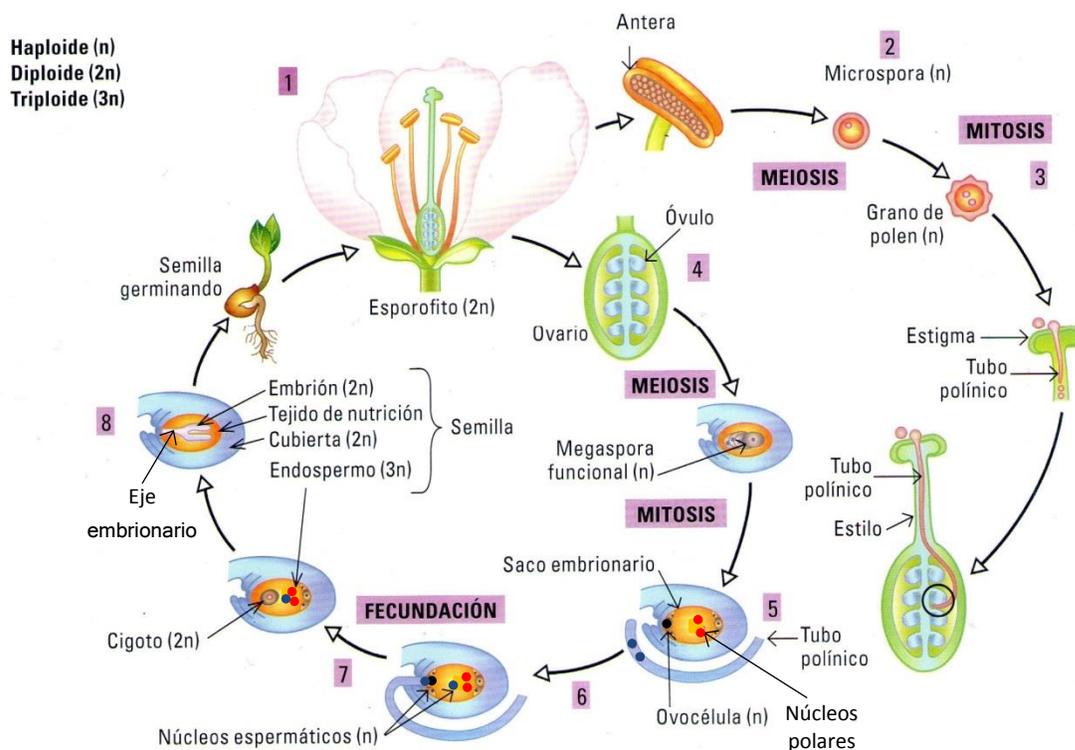


Figura 1. Ciclo de vida de una angiosperma. Tomado de Martínez-Gordillo, 2013.

1.2 Longevidad y vigor

La longevidad se define como el periodo de tiempo en el que las semillas mantienen su viabilidad o funcionalidad para germinar en condiciones apropiadas (Orozco-Segovia y Sánchez-Coronado, 2013). Algunos factores que la condicionan son: el potencial genético y fisiológico de las semillas, la variación espacio-temporal, la depredación y el ataque microbiano (Howe y Smallwood, 1982; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1993; Niembro, 1995). Los agentes ambientales más vinculados con la longevidad son: la humedad, la temperatura y la composición de la atmósfera gaseosa (Salinas *et al.*, 2001; Navarro y Lezcano, 2007; Bewley *et al.*, 2012), ya que el contenido hídrico y la deshidratación de las semillas son factores críticos que les permiten permanecer viables largos periodos de tiempo (Figuroa *et al.*, 2004). Dickie y colaboradores (1990) y Navarro y Lezcano (2007), sugieren que un bajo contenido de humedad en las semillas favorece la longevidad a largo

plazo, ya que la sensibilidad a la humedad puede incrementar la vulnerabilidad de las semillas en condiciones de estrés hídrico (Corbineau y Côme, 1989).

Después de la dispersión, las semillas pueden reducir su actividad metabólica y mantener su viabilidad hasta la llegada de estímulos ambientales que inciten su germinación (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1993; Márquez-Guzmán, 2013). No obstante, luego de la maduración del embrión, la calidad de las semillas disminuye con el tiempo (Salinas *et al.*, 2001; Manfrini, 2004), siendo el vigor una señal de los atributos de las semillas que propician el establecimiento (Isely, 1958), puesto que su pérdida está relacionada con el envejecimiento o deterioro (Manfrini, 2004). La Figura 2 detalla los patrones de la calidad y la longevidad de las semillas.

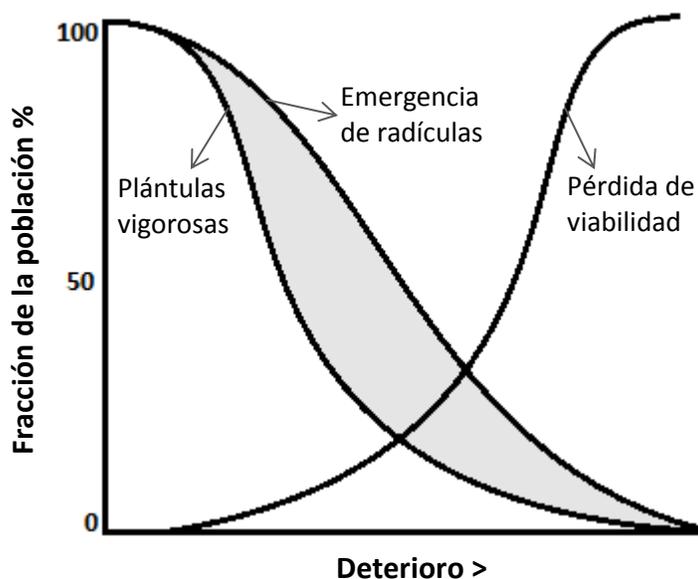


Figura 2. Longevidad y vigor de las semillas. Las diferencias entre los porcentajes de plántulas vigorosas y la emergencia de radículas representa la probabilidad de plántulas no vigorosas. Modificado de Bewley *et al.*, 2012.

De acuerdo con la Asociación Internacional de Ensayos de Semillas (ISTA siglas en inglés) (1995), la valoración del vigor debe basarse en el nivel de actividad de respuesta durante la germinación y la emergencia de las plántulas. Aunado a ello, Benítez-Rodríguez y colaboradores (2013) consideran que las semillas más vigorosas expresan una uniformidad y elevada velocidad de germinación, un *lag time* corto y por lo tanto la

supervivencia de un gran número de plántulas. Uniformidad se refiere a la simultaneidad de la germinación y *lag time* al tiempo requerido para el comienzo de la germinación.

1.3 La germinación

El antecedente fundamental para el establecimiento de nuevas plántulas, después de la dispersión de semillas, es la germinación (Bewley *et al.*, 2012), definida como el proceso fisiológico que comienza con la absorción de agua por parte de la semilla y culmina con la emergencia de la radícula (raíz embrionaria situada en el extremo inferior del eje embrionario) a través de la cubierta seminal o cubiertas protectoras (Bewley *et al.*, 2012; Orozco-Segovia y Sánchez-Coronado, 2013). Cuando las semillas tienen contacto con el agua, bajo una adecuada oxigenación, experimentan cambios bioquímicos y metabólicos (secuenciales y sincronizados) que dan lugar a tal proceso (Pons, 2000; Orozco-Segovia y Sánchez-Coronado, 2013). Por ello, la relación entre la semilla y el sustrato es de suma importancia para la absorción de agua (Bewley *et al.*, 2012), ya que la humedad del sustrato regula la turgencia requerida para la elongación de la radícula (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1993).

La germinación comprende tres fases: I) la imbibición, II) la activación del metabolismo y III) la emergencia de la radícula. En la fase I la entrada de agua desencadena la reparación de cualquier sistema de membranas, así como la síntesis de proteínas. En la fase II, dado que el contenido de agua en la semilla se mantiene constante, se intensifican las reacciones bioquímicas iniciadas en la fase I con la transcripción de nuevos genes que promueven la renovación del sistema mitocondrial, la movilización de sustancias de reserva y la elongación de las células radiculares. Antes de la fase III disminuye la capacidad de retención hídrica interna y aumenta el potencial hídrico externo para dar lugar a la entrada de agua que promueva la expansión y el crecimiento del embrión (Bewley *et al.*, 2012; Orozco-Segovia y Sánchez-Coronado, 2013) (Figura 3).

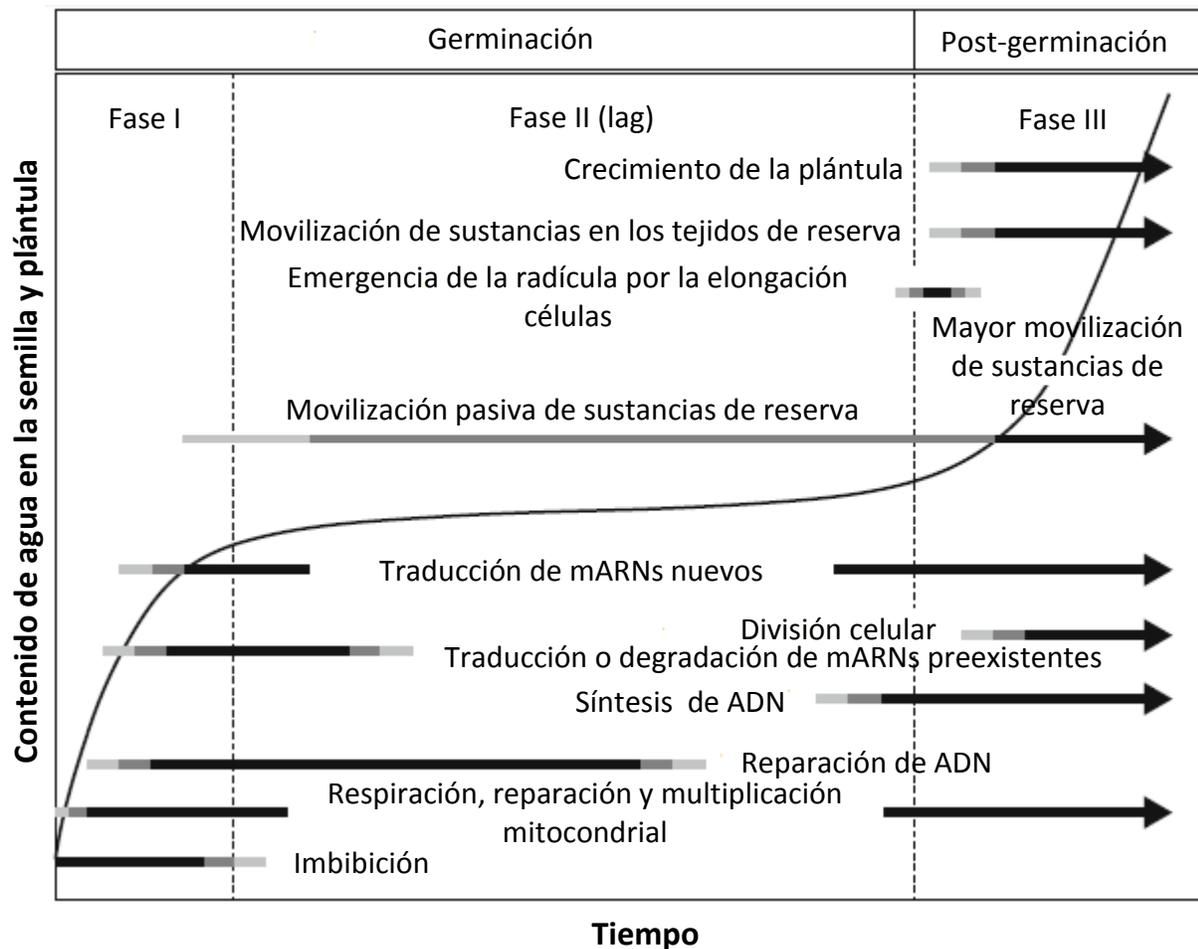


Figura 3. Proceso fisiológico de la germinación a partir de la absorción de agua. Modificado de Nonogaki *et al.*, 2010.

1.4 Latencia y estímulos ambientales que promueven la germinación

De acuerdo a las condiciones del medio físico y al grado de sensibilidad de las semillas, éstas pueden encontrarse en dos estados: quiescencia o latencia. La quiescencia corresponde a aquellas semillas que sólo esperan cubrir sus requerimientos básicos de humedad, oxígeno, temperatura y/o luz, mientras que la latencia corresponde a aquellas semillas que no sólo esperan cubrir sus requerimientos básicos, sino también condiciones específicas para romper un bloqueo físico o metabólico inherente a ellas (Orozco-Segovia y Sánchez-Coronado, 2013). La ruptura de quiescencia o latencia requiere de la activación de sensores ambientales regulados por la maquinaria bioquímica de las semillas que inciden directamente en la cinética de ciertas enzimas, la permeabilidad de la cubierta y membranas celulares o la activación del fitocromo (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia,

1993), lo cual determinará la activación o inhibición de la germinación y en consecuencia el establecimiento. El Cuadro 1 describe los tipos, causas y mecanismos de ruptura o desbloqueo de latencia.

Cuadro 1. Tipos de latencia, causas y mecanismos de desbloqueo (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1993; Fenner y Thompson, 2005; Bewley *et al.*, 2012; Orozco-Segovia y Sánchez-Coronado, 2013).

<i>Tipo</i>	<i>Causa</i>	<i>Mecanismo de desbloqueo</i>
Física	Cubiertas protectoras impermeables al agua	*Degradación y deterioro natural Exposición a altas temperaturas Inmersión en ácido sulfúrico Escarificación
Morfológica	Inmadurez anatómica del embrión	*Periodo de maduración Exposición a al calor
Fisiológica	Bloqueo en el embrión por un desbalance hormonal	*Periodo de maduración Adición de ácido giberélico (hormona de crecimiento) Estratificación fría (5°C)
Morfofisiológica	Causas de las anteriores	Estratificaciones frías y calientes de acuerdo al hábitat natural

* Indica la ausencia de una intervención.

Por lo anterior, para que la germinación ocurra tienen que coincidir en una ventana espacio-temporal la pérdida de latencia y los factores ambientales que se requieren para la germinación (Orozco-Segovia *et al.*, 2009).

Aunque la luz no es un requerimiento esencial para la germinación de todas las semillas, pudiendo inclusive inhibirla (Wesson y Wareing, 1968; Cone y Kendrick, 1986), siendo el agua y el balance entre el oxígeno y el dióxido de carbono los factores determinantes para germinación de cualquier especie (Orozco-Segovia y Sánchez-Coronado, 2013), la heterogeneidad espacial y microespacial del ambiente conlleva al estudio de la calidad y cantidad de la radiación como una señal importante en las respuestas de semillas pequeñas capaces de emerger en un lugar perturbado o desprovisto de un dosel vegetal (Pons, 2000), puesto que éstas generalmente dependen de una mayor cantidad de energía radiante que promueva la temprana actividad fotosintética debido al poco contenido de sustancias de reserva que genera una presión en el crecimiento y el establecimiento de la plántula (Vázquez-Yanes *et al.*, 1990). Por

tanto, es el principal factor ambiental que regula la latencia de especies pioneras (Pons, 2000), cuyos requerimientos sólo se concentran en claros de bosque (Withmore, 1989).

La influencia de la luz en la germinación se conoce como fotoblastismo, donde los pigmentos fotosensibles (fitocromos) de las semillas controlan la respuesta germinativa, siendo fotoblásticas positivas aquellas semillas que requieren luz para germinar, fotoblásticas negativas aquellas semillas que únicamente germinan en oscuridad e indiferentes o insensibles a la luz aquellas semillas que pueden germinar tanto en presencia de luz como en oscuridad (Klein y Martins, 1991; Orozco-Segovia y Sánchez-Coronado, 2013).

El fitocromo, es una proteína que funciona como fotorreceptor para la detección de las señales luminosas y la integración de las mismas a una cadena de transducción que defina la activación o inhibición de la germinación (Válio y Scarpa, 2001; Orozco-Segovia y Sánchez-Coronado, 2013). Existe en dos formas: Fr (forma inactiva) y Frl (forma activa), ambas son interconvertibles, Fr es convertida a Frl por la exposición a la luz roja (R: 660 nm) y Frl a Fr por la exposición a la luz roja lejana (RL: 730 nm) (Cone y Kendrick, 1986; Curtis *et al.*, 2009) (Figura 4). Debido a que la luz contiene longitudes de onda R y RL en forma simultánea, el fitocromo se encuentra siempre en ambas formas (Fr/Frl) pero en diferentes proporciones dependiendo de la calidad de luz, según la energía de sus longitudes de onda (Orozco-Segovia y Sánchez-Coronado, 2013), y de la duración del estímulo lumínico (Orozco-Segovia *et al.*, 2009).

En un lugar cubierto por un dosel vegetal la luz es rica en RL y pobre en R, mientras que en sitios totalmente desprovistos de él, la luz es rica en R y pobre en RL (Orozco-Segovia y Sánchez-Coronado, 2013). La síntesis y el almacenamiento de Fr o Frl depende del cociente R/RL que le llega a la semilla durante su desarrollo y de las estructuras clorofílicas que la rodean, ya que las mismas filtran la luz que incide en la semilla (Orozco-Segovia *et al.*, 2009). Las semillas diseminadas con suficiente contenido de Frl pueden germinar en oscuridad, mientras que otras sin suficiente Frl pueden modificar su requerimiento de luz durante el enterramiento o durante su permanencia en la superficie del suelo (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1993), pero no habrá inducción de la

germinación mientras Frl no alcance el umbral crítico (cantidad requerida para cada especie o individuo) y permanezca en esa condición el tiempo suficiente para que se inicie la cascada de señalización del proceso de germinación (Orozco-Segovia y Sánchez-Coronado, 2013).

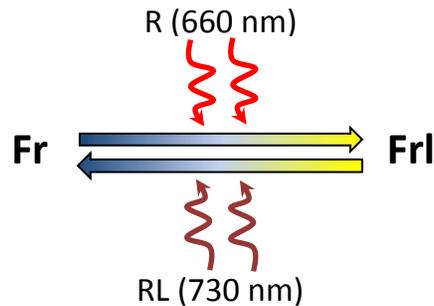


Figura 4. Fortoreversibilidad de los fitocromos Fr (forma inactiva) y Frl (forma activa). Cuando Fr absorbe R (luz roja) se convierte en Frl y cuando Frl absorbe RL (luz roja lejana) se convierte en Fr. Modificado de Curtis *et al.*, 2009.

Otro factor relevante para la germinación y pérdida de latencia es la temperatura (Baskin y Baskin, 1998), dado que ésta genera cambios en la bioquímica de las células (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1993; Válio y Scarpa, 2001). Por ejemplo, las especies que habitan en regiones templadas suelen desbloquear su latencia en invierno, cuando las temperaturas oscilan entre 1 y 10°C, para la emergencia de plántulas en primavera, lo cual favorece el establecimiento en los meses consecutivos, ya que la germinación antes de invierno implicaría el riesgo de enfrentar las condiciones severas de la estación fría (Bewley *et al.*, 2012). Asimismo, las fluctuaciones de temperatura, mediadas por la incidencia de luz, pueden definir el tiempo de germinación y supervivencia (Válio y Scarpa, 2001; Brändel, 2005), e incluso enmascarar el requerimiento de la luz por la sensibilidad de algunas semillas al vínculo entre el incremento de temperatura y la intensidad de la luz (Jankowska-Blaszczuk y Daws, 2007). Por eso, la interacción entre la temperatura y el fitocromo hace compleja la interpretación sobre su relación sólo con la luz (Válio y Scarpa, 2001).

Todo lo anterior abre un enorme panorama de investigación sobre las respuestas germinativas de distintas especies consideradas como malezas que suelen habitar en sitios con frecuentes alteraciones antrópicas.

2. Antecedentes

2.1 Las malezas

De acuerdo con Baker (1974) las malezas son aquellas plantas cuya habilidad competitiva les otorga un gran potencial de colonización, el cual está mediado por su historia evolutiva (distribución y caracteres biológicos), las interacciones bióticas y los disturbios antropogénicos. Debido a la fragmentación o pérdida de la cubierta vegetal generada por las prácticas agropecuarias, mineras y la urbanización, éstas especies han incrementado sus abundancias y áreas de distribución (Zavala-Hurtado *et al.*, 2003; Castillo-Argüero *et al.*, 2009), al ser favorecidas por el *efecto de borde*, el cual se refiere al conjunto de cambios microambientales que alteran las interacciones bióticas y por lo tanto la distribución y la abundancia de las especies a lo largo del perímetro de un fragmento (Meiners y Pickett, 1999; Peña-Becerril *et al.*, 2005).

Para Bryson y Carter (2004) y Castillo-Argüero y colaboradores (2009), el éxito de una maleza depende principalmente de su habilidad reproductiva, mecanismo de dispersión, longevidad de las semillas y tolerancia a diversas condiciones ambientales.

El Cuadro 2 enuncia algunas características morfológicas, fisiológicas y ecológicas que representan a este grupo de plantas.

Cuadro 2. Atributos y mecanismos ecofisiológicos de las malezas (Baker, 1974; Bryson y Carter, 2004; Steve, 2004).

<i>Reproducción</i>	Sexual y asexual Hermafroditismo y autocompatibilidad Polinización generalista Gran número de semillas pequeñas
<i>Dispersión</i>	A corto y a largo plazo por múltiples vectores de dispersión Apéndices en las diásporas (espinas, ganchos)
<i>Hábitat</i>	Tolerancia a condiciones extremas (altos niveles de luz y bajos regímenes de humedad)
<i>Interacciones bióticas</i>	Resistencia a patógenos Alelopatía (producción de toxinas) Estructuras de defensa (espinas, ganchos, pelos urticantes)
<i>Fenología</i>	Maduración temprana Múltiples generaciones al año Viabilidad y latencia prolongada Germinación discontinua Rápido crecimiento
<i>Fisiología</i>	Acumulación de reservas alimenticias Fotosíntesis C ₄ Tasa fotosintética elevada

Estas especies generalmente son capaces de mantener un reservorio o banco de semillas en el suelo debido a la latencia que presentan (Noronha *et al.*, 1997), por tanto, su germinación puede ser discontinua u ocurrir en diferentes periodos del tiempo (Bewley *et al.*, 2012). Por otra parte, debido a que muchas malezas requieren luz para el proceso de germinación mediado por el fitocromo Pfr (Cone y Kendrick, 1986), la fotorreversibilidad permite a las semillas mantenerse latentes luego de llegar y enterrarse en el suelo (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1993).

Al presentar atributos y mecanismos eficientes para la supervivencia que favorecen su potencial expansivo local o alóctono (Pyšek, 1995), las malezas son capaces de producir cambios significativos en la estructura y composición de los ecosistemas (Castillo-Argüero *et al.*, 2009). Sin embargo, no resulta fácil predecir a corto plazo su dinámica en una comunidad natural (Freckleton y Watkinson, 2002) o determinar si arrestan o promueven la sucesión ecológica (S. Castillo-Argüero com. pers.), puesto que al

ser capaces de sobrevivir en sitios perturbados, razón por la cual se les considera especies indicadoras de perturbación (Hill *et al.*, 2002) u oportunistas (cuya plasticidad fenotípica les permite adaptarse al estrés ambiental de un hábitat) (Baker, 1974), pueden ser funcionalmente importantes en la regeneración natural de una comunidad (sobre todo si se trata de malezas nativas) siendo facilitadoras de las primeras fases de la sucesión ecológica como parte de la vegetación secundaria (Zavala-Hurtado *et al.*, 2003).

2.2 *Acaena elongata* en el bosque de *Abies religiosa* de la CRM

La cuenca del río Magdalena (CRM) es una zona forestal y de recarga de acuíferos de la Ciudad de México que controla los ciclos hidrológicos evitando las inundaciones y sequías, y que regula la purificación del aire mediante la captación de contaminantes atmosféricos por parte de la vegetación (Ávila-Akerberg, 2002). Dado que es una zona sujeta a un complejo deterioro antrópico resultado de distintas actividades humanas, tales como la agricultura, el pastoreo, la construcción de viviendas y el turismo (Almeida *et al.*, 2007), por la influencia de factores económicos, sociales y culturales (Challenger, 2003; Barton-Bray y Merino-Pérez, 2004), la CRM se caracteriza por presentar una dinámica de claros como resultado de la deforestación.

En el bosque de *Abies religiosa* H.B.K. (Pinaceae) u oyamel de la CRM, la especie arbustiva *Acaena elongata* L. (Rosaceae) forma una asociación vegetal con el estrato arbóreo (Nava, 2003) mostrando altos valores de importancia relativa (V.I.R) (Reyes-Ronquillo, 2014). De acuerdo con Ávila-Akerberg (2002), Santibáñez-Andrade (2009) y Reyes-Ronquillo (2014), ésta especie se encuentra asociada a la perturbación, ya que predomina en la periferia de fragmentos del bosque. De hecho, García-Romero (2002) reporta que es una de las especies indicadoras de perturbación más frecuentes en ambientes de montaña.

Además de las observaciones *in situ*, Molinillo y Farji (1993), sugieren que la actividad pecuaria tiene una relación directa con su distribución, ya que los apéndices adherentes en sus frutos facilitan la dispersión por exozoocoria (Vibrans, 1999; Lee *et al.*, 2001). Añadiendo que tiene una exitosa reproducción sexual expresada en una constante producción de frutos al año (Díaz-López, datos no publicados) y que sus diásporas son muy

abundantes en este tipo de bosque (Martínez-Orea, 2011), los estudios sobre su germinación, establecimiento y supervivencia en un gradiente de perturbación son necesarios para la construcción de una interpretación referente a su función ecológica en este tipo de bosque.

3. Justificación

Debido a la ausencia de estudios sobre el estadio inicial del ciclo de vida de *A. elongata* que permitan reforzar el entendimiento sobre su abundancia en sitios con menor cobertura de dosel en el bosque de *A. religiosa* de la CRM, el estudio de las respuestas fisiológicas de sus semillas con base en un gradiente de perturbación y en diferentes calidades de luz y condiciones de almacenamiento en laboratorio ofrecerá información sobre la tolerancia de la especie en el estadio inicial de su ciclo de vida y sobre los requerimientos para su germinación, ya que las respuestas fisiológicas de las semillas estarán mediadas por la interacción estímulo-respuesta entre el ambiente y ellas mismas. Además, tal información permitirá construir una interpretación enfocada a la posible función de *A. elongata* en los sitios sujetos a la pérdida de cubierta vegetal.

4. Objetivos

General:

- Evaluar el efecto de la luz y el deterioro natural o inducido en la respuesta germinativa de *A. elongata* en condiciones naturales y/o controladas.

Particulares:

- ✓ Estimar periódicamente la viabilidad de las semillas en condiciones naturales y controladas.
- ✓ Comparar la respuesta germinativa en un gradiente de perturbación.
- ✓ Comparar la respuesta germinativa bajo diferentes calidades de luz o niveles de R/RL en condiciones controladas.
- ✓ Comparar la respuesta germinativa y el vigor de las semillas luego de un almacenamiento a diferentes temperaturas y en diferentes tiempos en condiciones controladas.

5. Hipótesis

Considerando que *A. elongata* es una especie tolerante en las condiciones generadas por la pérdida de dosel vegetal, se espera que:

- Gran proporción de las semillas se mantenga viable al menos un año.
- La proporción de germinación sea mayor en parcelas con menor cobertura de dosel y en los tratamientos con un nivel de rojo/rojo lejano (R/RL) mayor (en condiciones controladas) que en parcelas con mayor cobertura de dosel y en los tratamientos con un nivel de R/RL menor.
- Las semillas expresen su tolerancia dentro de un intervalo de temperaturas y tiempo de almacenamiento a través de su vigor.

6. Método

6.1 Área de estudio

El bosque de *A. religiosa* representa una de las principales comunidades vegetales de las zonas templadas del Valle de México (Calderón y Rzedowski, 2005). En la CRM es la comunidad vegetal de mayor extensión, abarcando el 40% de su superficie (Galeana, 2008) y albergando cerca de 235 especies (Ávila-Akerberg, 2002, 2004; Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica IN216014, 2014). Se localiza entre el bosque de *Pinus hartwegii* y el bosque de *Quercus* spp. y mixto en un gradiente altitudinal que va de 2,750 a 3,500 m s.n.m (Nava, 2003). Presenta el clima *semifrío más húmedo de los subhúmedos* [Cb' (w₂)(w)], con una temperatura media anual de 5 a 13°C, y una precipitación anual de 1300 mm (Dobler-Morales, 2010). Prevalece en pendientes planas moderadas o pronunciadas (Nava, 2003) y en condiciones de relieve accidentado (Dobler-Morales, 2010). Su suelo es de tipo *Andosol húmico* y de clase *franco-arenosa* (65% arenas, 19.6% limos y 17.4% arcillas) (León-Gutiérrez, 2011), es rico en materia orgánica, está bien drenado (Calderón y Rzedowski, 2005) y a menudo está cubierto por musgo (Nava, 2003); tiene una profundidad promedio de 29.1 cm (máxima: 50 cm y mínima: 10 cm) y un pH que varía de 4.5 a 5.9 (Nava, 2003; Santibáñez Andrade, 2009).

6.2 Especie de estudio

A. elongata, “cadillo” o “pega ropa” es una especie arbustiva, perenne, nativa de México, que se distribuye desde el centro del país hasta Colombia (Calderón y Rzedowski, 2005). Se ha reportado en el Estado de México, Chiapas, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Morelos, Oaxaca, Puebla, Querétaro, Tlaxcala y Veracruz (Rzedowski y Calderón, 2005). Mide entre 25 y 100 cm de alto, sus hojas son pecioladas y linear-lanceoladas, con borde aserrado y una longitud de 0.7 a 2 cm, el envés de las mismas es piloso-seríceo y el haz es glabro-brillante. Las flores son pequeñas, poseen un hipantio cilíndrico, rojizo, veloso y tuberculado, un estilo corto -con el estigma aplanado y divisiones profundas-, tres o cuatro estambres y un cáliz con cuatro pequeños lóbulos ovados. Los frutos albergan sólo una semilla, son secos (leñosos) e indehiscentes de forma ovoide y tono café, con una longitud de 5 a 8.5 mm por un diámetro de 3 a 5 mm; están rodeados por numerosas espinas rojizas o cafés (según el estado de madurez) de 2 a 3 mm de largo (Calderón y Rzedowski, 2005) con púas en el ápice (Figura 5).

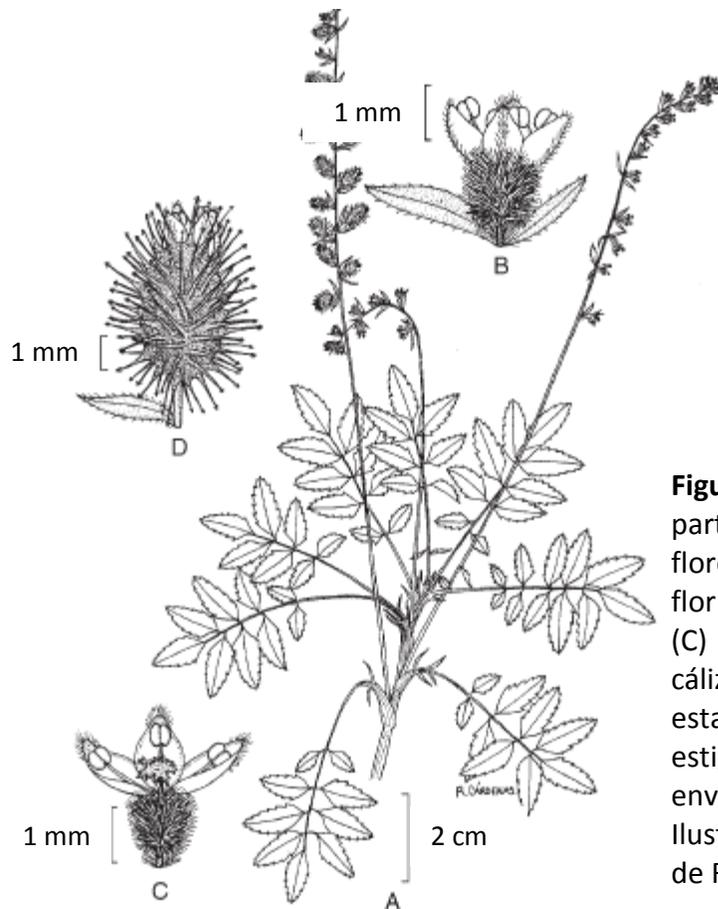


Figura 5. Morfología de *A. elongata*, (A) parte superior de la planta mostrando flores y frutos; (B) vista externa de la flor acompañada de un par de brácteas; (C) flor desprovista de un lóbulo del cáliz, mostrando el hipantio, tres estambres y el estilo que remata en un estigma peltado; (D) aspecto del fruto envuelto por el hipantio equinado. Ilustración de Rogelio Cárdenas, tomado de Rzedowski y Calderón, 2005.

6.3 Delimitación del gradiente

En dos sitios con diferencia altitudinal y orientación de la pendiente de la unidad ambiental 8 (U8) del bosque de *A. religiosa* caracterizada por Santibáñez-Andrade (2009) (Figura 6) se delimitaron cuatro parcelas de 10 x 10 m, dos parcelas aledañas al camino, con una separación de 10 m entre sí, y otras dos 30 m atrás de las primeras (hacia el interior del bosque) (Figura 7).

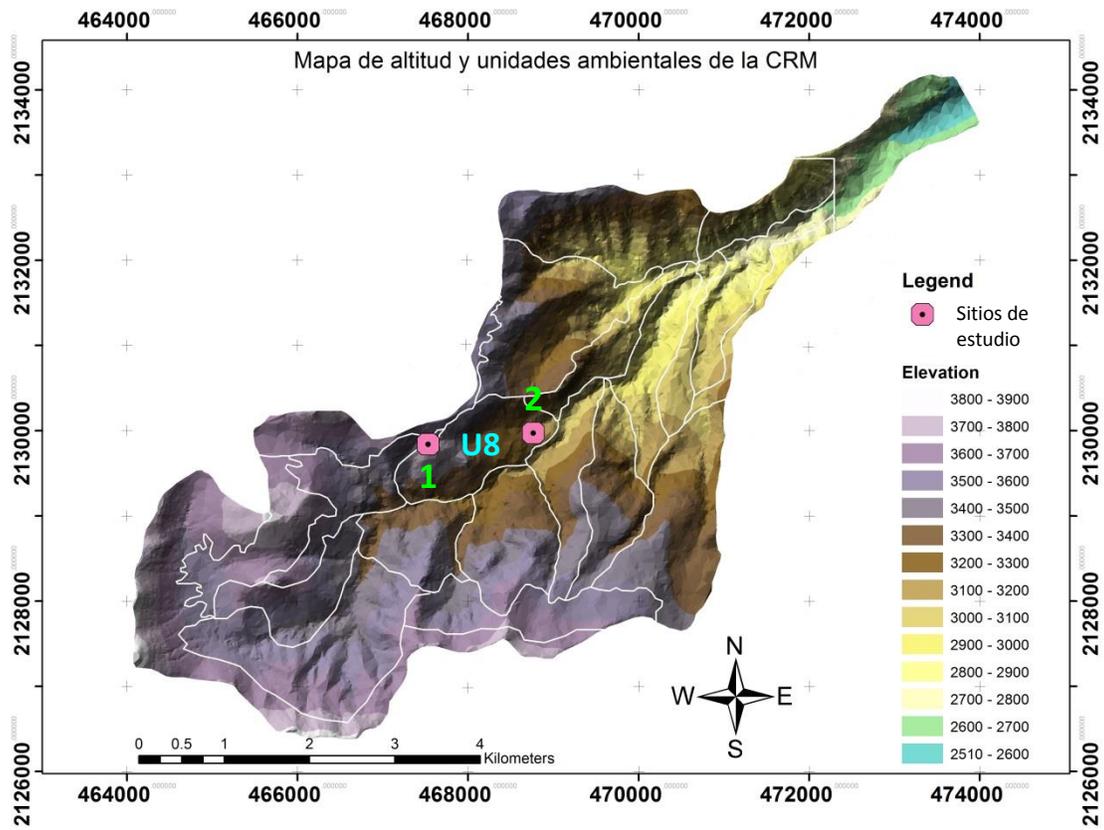


Figura 6. Mapa de la cuenca del río Magdalena (CRM) y ubicación de los sitios de estudio. Sitio 1 a 3,263 m s.n.m. al noroeste y sitio 2 a 3,200 m s.n.m. al sureste. Elaborado por Santibáñez-Andrade, 2014.

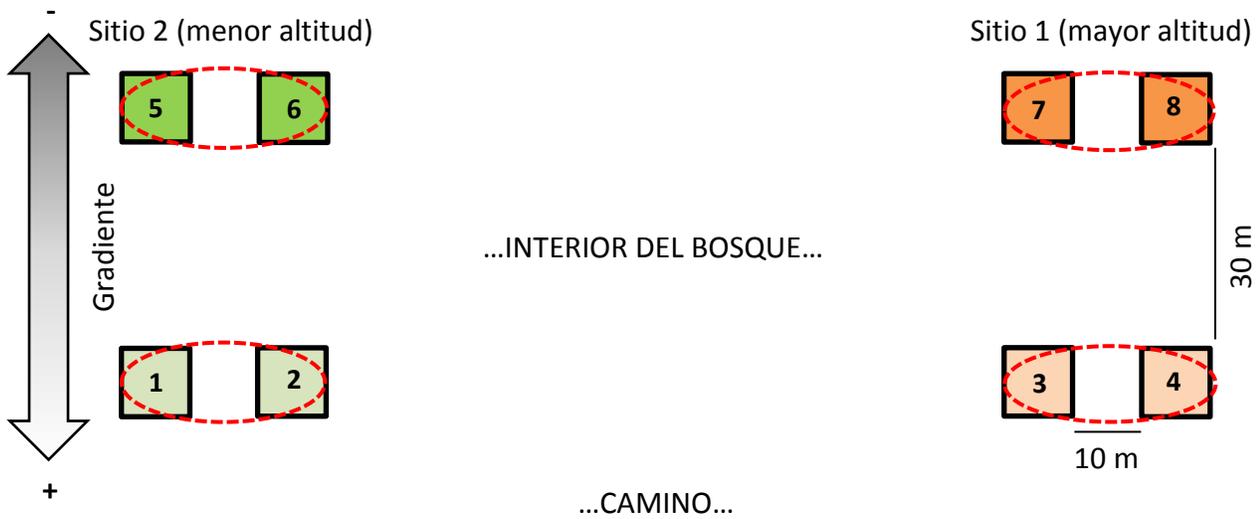


Figura 7. Ubicación y número de las parcelas por sitio.

6.4 Comparación de microambientes

6.4.1 Humedad, temperatura y relación rojo/rojo lejano (R/RL)

De abril a septiembre de 2013, en cada mes y parcela se registró el porcentaje de humedad y la temperatura con un termohigrómetro SPER SCIENTIFIC modelo 800017, y el valor de la relación R/RL a partir del promedio de cinco mediciones (entre las 10 y 12 hrs.) en puntos aleatorios a nivel del suelo, con un radiómetro Skye modelo SKR 100.

6.4.2 Fracción de la apertura del dosel (FAD) y luz total transmitida

En el centro de cada parcela, a nivel del suelo, se tomó una fotografía hemisférica con una cámara Nikon modelo D80 y una lente ojo de pescado EX SIGMA 4.5 1:28 DC DSM. Todas las fotografías fueron procesadas en el programa Gap Light Analyzer (GLA) 2.0, el cual determina la fracción de la apertura del dosel (FAD), el porcentaje de luz difusa (FSI) -el cual depende de todas las direcciones que penetran el dosel forestal dentro del hemisferio celeste (Parent y Messier, 1996)- y el porcentaje de luz directa (FSD) -el cual depende de la localización de las aperturas del dosel y su tamaño y de la arquitectura y altura del dosel (Canham *et al.*, 1990)-. Tanto el FSI como el FSD representan en porcentaje la cantidad de radiación incidente en la superficie dada por la densidad del flujo fotónico fotosintéticamente activo por día ($\text{moles}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$), y la suma de ambos equivale al porcentaje de la luz total transmitida (Frazer *et al.*, 1999).

Con los promedios de la humedad, temperatura y relación R/RL (del periodo de muestreo), las FADs y los porcentajes de luz total transmitida, se realizó un análisis de componentes principales (ACP) en el programa InfoStat 2014 (Di Rienzo *et al.*, 2014), con la finalidad de comparar la variabilidad ambiental de las parcelas o microambientes y de representar su ordenación según las causas de variabilidad por importancia.

6.5 Colecta de diásporas

En abril de 2013 se colectaron, de manera aleatoria, cerca de 6 400 diásporas maduras de individuos adultos para 12 pruebas mensuales de viabilidad en laboratorio, así como para el monitoreo mensual (por 6 meses) de la germinación y viabilidad en el bosque. Nuevamente en marzo de 2014, se colectaron alrededor de 620 diásporas para las pruebas de germinación en diferentes calidades de luz y la prueba de vigor, y en abril y

mayo del mismo año se colectaron alrededor de 260 diásporas para complementar la prueba de vigor en condiciones controladas. La razón por la cual se realizaron tres colectas en meses consecutivos se debió a la disponibilidad de la cámara para la germinación, pues no sólo se pretendía comparar el efecto de la temperatura sino también el tiempo de almacenamiento.

Debido a que en los tratamientos de almacenamiento y pruebas de germinación se trabajó sobre la unidad de dispersión, es decir, la semilla rodeada por el pericarpio, se utilizó el término de diáspora para la descripción y manejo de los tratamientos. Cabe mencionar que tanto propágulo como diáspora en algunas ocasiones son sinónimos de semilla (Márquez-Guzmán, 2013).

6.6 Escarificación

Para romper la posible latencia física de las semillas, sugerida en pruebas de germinación previas al montaje del experimento, aproximadamente 2 880 diásporas (de abril de 2013) fueron sometidas a una escarificación mecánica, la cual consistió en la extracción manual de una porción del pericarpio (Figura 20). Antes de tal mecanismo, las diásporas permanecieron embebidas en agua al menos 2 h con el fin de ablandar el tejido fibroso y facilitar su remoción.

6.7 Tratamientos de almacenamiento

6.7.1 En el bosque sobre el suelo

Se elaboraron 192 bolsas de 15 x 15 cm con malla de polipropileno con 1 mm² de abertura. Después se introdujeron 30 diásporas escarificadas (E) en 96 bolsas y 30 diásporas no escarificadas (NE) en el resto. Todas las bolsas se sellaron con grapas y etiquetaron. En cada parcela se distribuyeron 12 juegos de bolsas (cada uno conformado por una bolsa con diásporas E y otra con diásporas NE) en dos diagonales opuestas con una intersección en el centro de la parcela. Las bolsas fueron sujetadas con un clavo sobre el suelo quedando expuestas a la intemperie. Seis de los juegos estarían destinados al monitoreo de la emergencia de plántulas y el resto al seguimiento de la viabilidad en condiciones naturales.

6.7.2 A diferentes temperaturas

Después de cada colecta, las diásporas se desinfectaron (Apéndice II) y almacenaron en cuatro frascos de vidrio, con un total de 50 diásporas por frasco. Todos los frascos se etiquetaron y envolvieron con papel aluminio, y cada uno se introdujo a una cámara de temperatura constante de: -5°C , 10°C , 20°C y 35°C , respectivamente. De tal modo que la cosecha de marzo permaneció en las cámaras: tres meses, la de abril: dos meses y la de mayo: un mes, ya que todos los tratamientos se sometieron a imbibición en junio.

6.7.3 En seco

Aproximadamente 640 diásporas colectadas en marzo de 2013, 410 diásporas de marzo de 2014 y 50 diásporas de abril y mayo del mismo año fueron almacenadas, luego de su colecta, en bolsas de papel estraza a temperatura ambiente, máxima $23\pm 3^{\circ}\text{C}$ y mínima $10\pm 3^{\circ}\text{C}$ (AccuWeather, 2015), en el laboratorio.

6.8 Prueba de viabilidad con tetrazolio

El principio de la técnica se basa en la reacción que se produce con los iones H^+ liberados por las enzimas deshidrogenasas, involucradas en la respiración de los tejidos embrionarios, y la solución salina e incolora: 2,3,5 cloruro-trifenil-tetrazolio (CTT) (Moreno-Martínez, 1996; Elías y Garay, 2004), ya que la solución se reduce al reaccionar con los iones H^+ (López-Curto *et al.*, 1998), siendo la coloración rosa-rojiza (formazán), insoluble al agua y producto de la reacción, un indicador de la actividad de los tejidos vivos (Moreno-Martínez, 1996; Dalling, 1996; López-Curto *et al.*, 1998; Elías y Garay, 2004).

De mayo de 2013 a abril de 2014, mensualmente se tomaron 30 diásporas de abril de 2013 y almacenadas en seco, para la estimación de la viabilidad en el tiempo. Asimismo, durante el periodo de muestreo y de acuerdo a la disponibilidad de bolsas en las parcelas, mensualmente se determinó el estado fisiológico de las semillas no germinadas en campo.

Por otro lado, debido a que la prueba no se realizó inmediatamente después de la colecta inicial, 30 semillas recién colectadas en octubre de 2014 fueron sometidas a la reacción para tener un indicio de la viabilidad de semillas muy jóvenes.

Antes de la reacción, todas las diásporas fueron embebidas 24 h en agua con el fin de incrementar la actividad enzimática (imbibición). En seguida, a cada diáspora se le retiró todo el pericarpio (Figura 11) y realizó un corte longitudinal con una navaja de afeitar DORCO. Las mitades con el eje embrionario más completo se introdujeron en tubos Eppendorf (de acuerdo al tratamiento de almacenamiento) para luego adicionar con un gotero CTT (SIGMA) al 1%. Posteriormente, cada tubo se envolvió con papel aluminio y al cabo de 3 h se contabilizó el número de mitades teñidas. Se registraron como viables las mitades con apariencia túrgida y coloración intensa, y como no viables aquellas con apariencia flácida y sin coloración o coloración muy tenue, ya que éstos últimos patrones indican la muerte o poca viabilidad de las células embrionarias (Moreno-Martínez, 1996).

6.9 Germinación en el bosque

Durante el periodo de muestreo (de abril a septiembre de 2013), se registró el número de radículas como evidencia de la germinación, por bolsa y parcela (Figura 8).

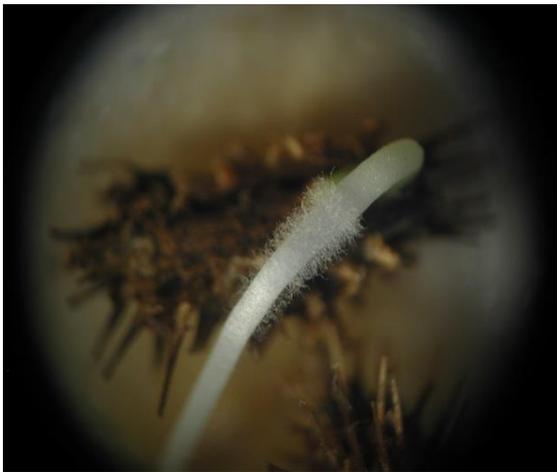


Figura 8. Emergencia y elongación de la radícula de *A. elongata* (fotografía tomada al microscopio estereoscópico 10X). Se distinguen los pelos radicales que absorben agua y minerales.

6.10 Germinación en el laboratorio

6.10.1 Viabilidad

Se desinfectaron y sometieron a imbibición diásporas almacenadas en seco de 2 y 13 meses de edad, colectadas en marzo de 2014 y abril de 2013, respectivamente. Para cada tratamiento se formaron tres repeticiones de 30 diásporas, las cuales fueron colocadas sobre papel absorbente húmedo (previamente esterilizado) dentro de cajas de Petri, de 9

cm de diámetro, selladas con egapack para conservar la humedad. Todas las cajas se colocaron en una cámara Nuaire modelo I-36LL a 22°C/20°C (fotoperiodo 16/8) con 83.04 $\mu\text{moles}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ de intensidad lumínica y 60% de humedad. Finalmente, cada 2 días, durante 30 días, se registró la respuesta germinativa en ambos tratamientos.

La temperatura de germinación se estableció a partir de lo reportado por Cornner (1987), quien encontró un intervalo óptimo de temperatura para varias especies del género *Acaena*.

6.10.2 En diferentes calidades de luz y oscuridad

Nuevamente, se desinfectaron y sometieron a imbibición diásporas de 2 meses de edad (almacenadas en seco) bajo diferentes calidades de luz: blanca fluorescente (LB), roja (LR), roja lejana (LRL) y oscuridad (OS). Para cada tratamiento también se formaron tres repeticiones de 30 diásporas como se describió anteriormente. Las cajas de Petri del tratamiento LR se introdujeron en un contenedor de acrílico, de 48 cm de largo x 32 cm de ancho y 8 cm de profundidad, polimerizado con pexiglass rojo (de 3 mm de espesor) y las del tratamiento LRL se introdujeron en otro contenedor con pexiglass azul. Mientras que las del tratamiento OS se envolvieron con papel aluminio y las de LB quedaron expuestas.

El flujo fotónico de los contenedores y de la luz blanca se midió con un cuantómetro LI-COR modelo LI-250A. Todos los tratamientos se colocaron en la cámara Nuaire bajo las mismas condiciones. Finalmente, al igual que la prueba anterior, cada 2 días, durante 30 días, se registró la respuesta germinativa en las cajas LB y hasta el día 30 el número de radículas en el resto de los tratamientos.

6.10.3 Prueba de vigor

De acuerdo al tiempo de almacenamiento (t_1 : un mes, t_2 : dos meses y t_3 : tres meses), las diásporas almacenadas en seco (control) y a diferentes temperaturas fueron sometidas a imbibición. Por cada lote de diásporas (50 en total) en frascos de vidrio y diásporas contenidas en bolsas de papel, se formaron cinco repeticiones de 10 diásporas, las cuales fueron colocadas sobre papel absorbente húmedo (previamente esterilizado) dentro de vasos de plástico, de 5 cm de diámetro y 7.5 cm de profundidad, que fueron sellados con tapas ajustables. Se prefirió utilizar un recipiente amplio (vaso) para no afectar el

crecimiento de las plántulas, puesto que en cajas de Petri se hubiera restringido la elongación de las plántulas. Todos los vasos se colocaron en la cámara Nuair I-36LL bajo las mismas condiciones.

Finalmente, cada 2 días, durante 27 días, se registró la respuesta germinativa en todos los tratamientos y, hasta el día 27 se estimó la longitud de las plántulas viables (desde el epicótilo hasta la radícula) con un vernier digital Mitutoyo modelo 700-127. Las medidas de las plántulas se agruparon en intervalos de longitud ([1-10 mm], [11-20 mm], [21-30 mm], [31-40 mm], [41-50 mm], [51-60 mm], [61-70 mm], [71-80 mm] y [81-90 mm]). Las plántulas infestadas quedaron excluidas de los intervalos de longitud.

El manejo y tratamiento de las diásporas se sintetiza en la Figura 9.

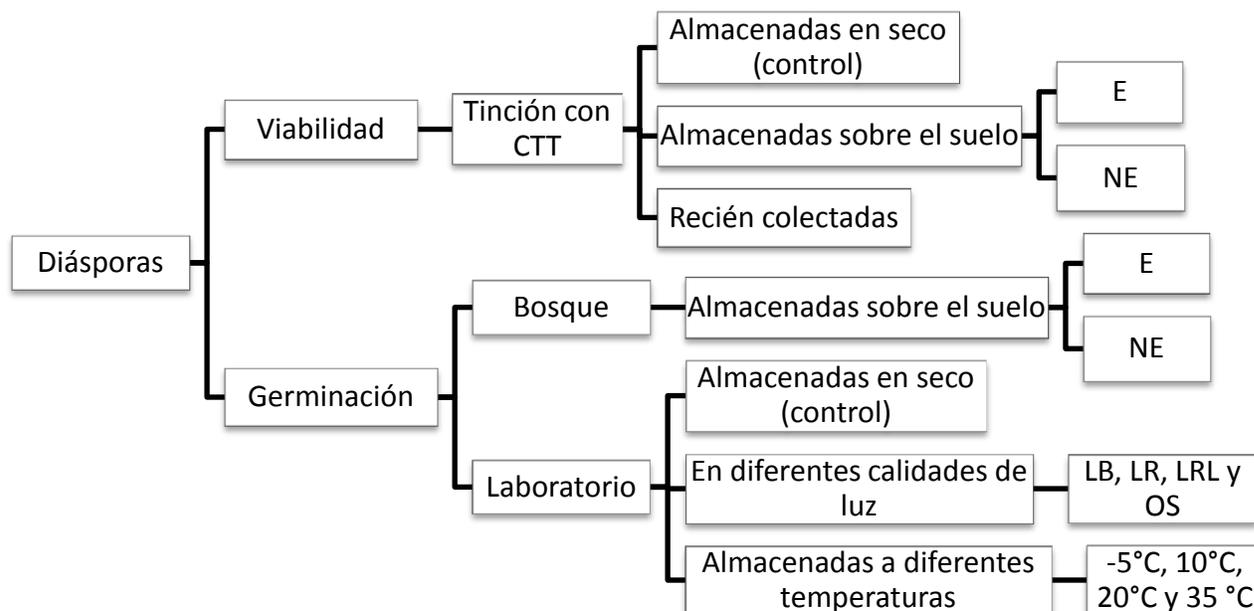


Figura 9. Síntesis de los tratamientos experimentales. Donde, CTT corresponde al 2,3,5 cloruro-trifenil-tetrazolio, E a las diásporas escarificadas, NE a las diásporas no escarificadas, LB a la luz blanca, LR a la luz roja, LRL a la luz roja lejana y OS a la oscuridad.

6.11 Análisis de datos

Se obtuvieron porcentajes de viabilidad y germinación a partir de las siguientes funciones:

$$\text{Viabilidad (\%)} = \frac{\text{mitades de semillas teñidas}}{\text{mitades de semillas totales}} * 100 \quad \text{Función 1}$$

$$\text{Germinación}(\%) = \frac{\text{diásporas germinadas}}{\text{diásporas totales}} * 100 \quad \text{Función 2}$$

Con los porcentajes promedio de germinación en el bosque, se elaboraron curvas de germinación acumulada. Cabe destacar que los resultados de campo se agruparon de acuerdo al sitio y a la ubicación de la parcela (elipses de la Figura 7) tanto para diásporas E como NE, con el fin de contextualizar el efecto de la radiación sobre la respuesta germinativa, según su proporción por la apertura del dosel. Por otro lado, debido a la ausencia de algunas muestras (bolsas), por la influencia de ganado, extracción ajena (principalmente en el sitio 1, el de mayor altitud) y fenómenos pluviales, se realizó un ajuste para balancear el número de muestras por tratamiento. Dicho ajuste consistió en la eliminación aleatoria de algunas muestras de tal modo que el número de muestras por parcela se acotó a tres.

Todos los porcentajes de germinación fueron transformados con la Función 3 para cumplir con los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas y para la estimación de la velocidad máxima de germinación (equivalente a la 1ra derivada máxima de la curva exponencial sigmoide) y el *lag time* a partir de un ajuste sigmoide (Función 4) sobre el registro de germinación por medio del programa Table Curve 2D 5.01.

Posteriormente, se realizó un ANDEVA (análisis de varianza) de tres vías (en el cual los factores fueron: ubicación de la parcela, sitio y condición de la diáspora) para la velocidad máxima de germinación, *lag time* y capacidad germinativa en el bosque; un ANDEVA de una vía para la velocidad máxima, *lag time* y capacidad germinativa de la prueba de viabilidad; un ANDEVA de una vía para la capacidad germinativa en diferentes calidades de luz y oscuridad y un ANDEVA de dos vías (en el cual los factores fueron: el tiempo y la temperatura de almacenamiento) para la velocidad máxima de germinación, *lag time*, capacidad germinativa y el tamaño de la plántula de la prueba de vigor. Respecto a esta última variable, el ANDEVA se efectuó con los datos de los intervalos que incluyeran una longitud ≥ 41 mm. Cuando el valor de F fue significativo, la prueba de Tukey fue utilizada para la comparación de las medias con un nivel de significancia (α) de 0.05. Todos los ANDEVAS se realizaron en el programa InfoStat 2014.

Cabe aclarar que en la germinación a diferentes calidades de luz y oscuridad sólo se evaluó la capacidad germinativa y el índice de Germinación Relativa a la Luz (GRL) (Milberg *et al.*, 2000) expresado por el requerimiento de la luz mediante la Función 5, debido a que no se realizó un registro continuo de la germinación para no alterar la posible fotoreversibilidad, dado que las variaciones de la luz influyen en el fotoequilibrio de Prf/Pr (Curtis *et al.*, 2009).

$$(\text{arc}\sqrt{(\text{germinación}\%/100)}) * 57.295779513 \quad \text{Función 3}$$

$$y = A0/(1 + (A1 * (x^{A2}))) \quad \text{Función 4}$$

$$\text{GRL} = \text{Gl}/(\text{Go}/\text{Gl}) \quad \text{Función 5}$$

Donde,

Gl: porcentaje de germinación en luz blanca

Go: porcentaje de germinación en oscuridad

Independientemente del índice, el manejo de los datos se sintetiza en la Figura 10.

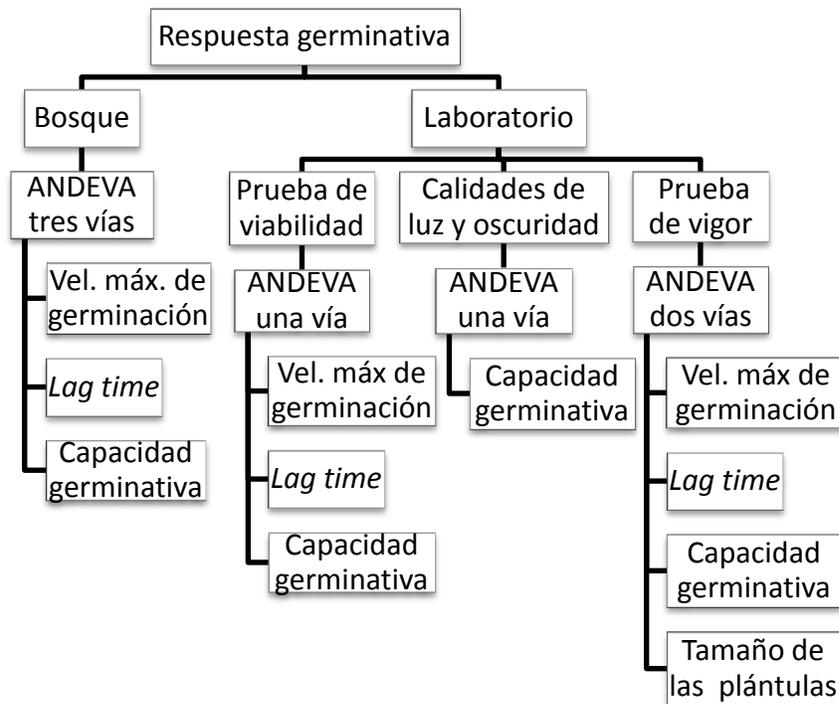


Figura 10. Síntesis del análisis estadístico.

7. Resultados y discusión

7.1 Prueba de viabilidad con tetrazolio y a través de la germinación

Durante el periodo de 12 meses los porcentajes de tinción se mantuvieron por arriba del 84%. En junio y octubre de 2013 y febrero de 2014, éstos alcanzaron el valor máximo (100%) (Figura 11). Por otro lado, el 93% de las semillas recién colectadas (en octubre de 2014) fue viable. Cabe destacar que tales porcentajes pueden considerarse altos retomando la referencia de Plummer y colaboradores (1995), quienes indicaron que la viabilidad es relativamente alta cuando el porcentaje alcanza el 50%.

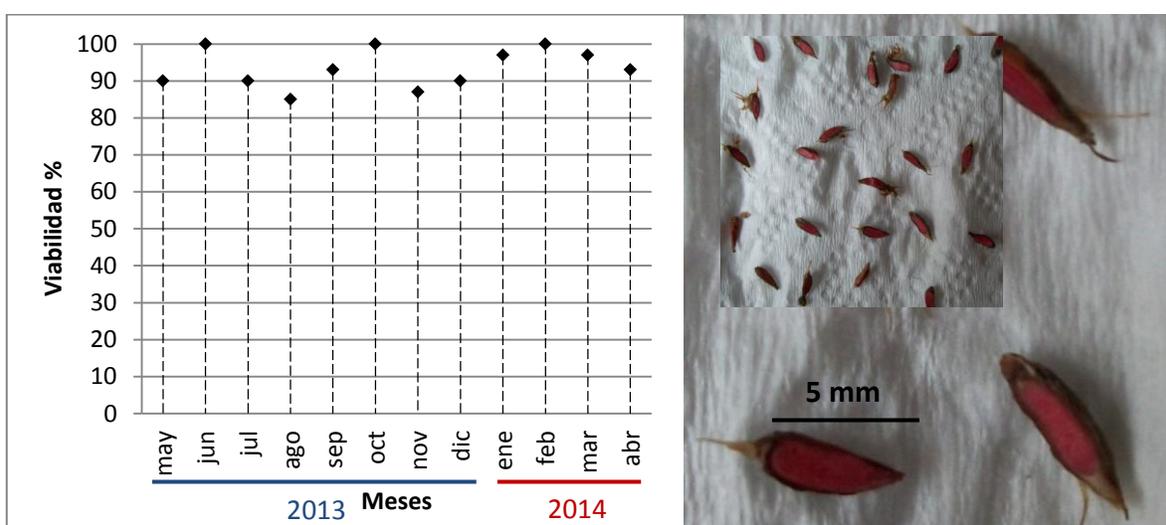


Figura 11. Tendencia de la viabilidad en el tiempo, n=30 semillas. El registro comenzó cuando las semillas tenían un mes de edad.

Respecto a la viabilidad a través de la germinación, aunque las semillas más jóvenes comenzaron a germinar más rápido, el ANDEVA indicó que la velocidad máxima de germinación ($F= 7.20$, $g.l= 1$, $p>0.05$) y el *lag time* ($F= 0.85$, $g.l= 1$, $p>0.05$) no difirieron significativamente entre ambos lotes (Figura 12). Asimismo, tampoco hubo un efecto de la edad de las semillas sobre la capacidad germinativa ($F= 1.14$, $g.l= 1$, $p>0.05$), lo cual junto con los resultados de tinción, confirma que las variaciones de viabilidad (dadas en porcentajes) en el tiempo no necesariamente dependen de la edad de las semillas, sino probablemente de los desórdenes genéticos y ambientales en el desarrollo ontogenético de las mismas (Niembro, 1995), no olvidando que la colecta fue aleatoria.

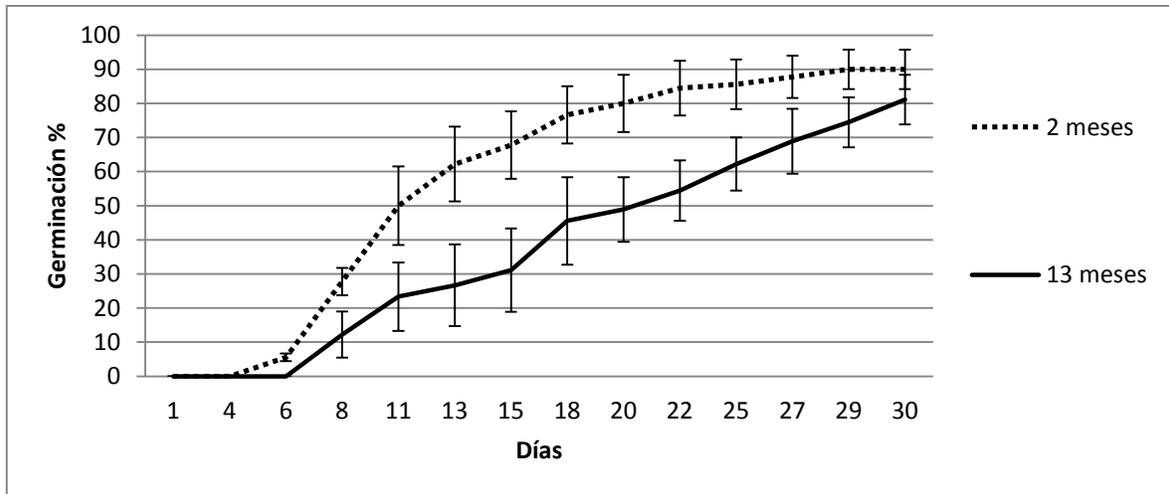


Figura 12. Germinación promedio acumulada \pm e.e. de diásporas de 2 y 13 meses de edad.

Por otro lado, éstas semillas deben tener mecanismos de reparación de los daños estructurales y genéticos que van ocurriendo naturalmente con el proceso de envejecimiento (Marañón, 2005), ya que no hubo una tendencia negativa que señalara la pérdida de viabilidad con el tiempo, pues las semillas (en gran proporción) fueron capaces de mantener su funcionalidad al menos 12-13 meses.

Cuando se analiza con precisión el grado y topografía de tinción con tetrazolio, así como la presencia de fracturas o cavidades de insectos en los tejidos de las semillas con lupas y microscopios estereoscópicos, esta prueba puede dar un indicio del vigor de las semillas (Yaklich y Kulick, 1979; Moreno-Martínez, 1996; Manfrini, 2004). De hecho el tiempo de reacción puede considerarse para la obtención de medidas precisas de vigor. Aunado a ello, Rice (1959) estableció 15 minutos de reacción en diferentes lotes de maíz y observó diferente grado de tinción, desde rojo oscuro hasta rosa muy tenue.

A pesar de que en éste análisis únicamente se consideraron la apariencia y el grado de tinción como criterios de determinación (sin recurrir a observaciones más detalladas), la prueba de germinación de diásporas almacenadas 13 meses corrobora que gran proporción de las semillas (80%) puede responder luego de los 12 meses de edad (Figura 12). De acuerdo con Moreno-Martínez (1996) las pruebas con tetrazolio y las de germinación efectuadas de manera adecuada, generalmente están en estrecha concordancia dentro de los límites normales de variación, donde tal variación dependerá

de las semillas latentes y no latentes y los patógenos que pueden no afectar el proceso de tinción pero sí el de germinación.

La ventaja de ésta técnica es que permite estimar en forma rápida la condición biológica de las semillas, sobre todo en aquellas cuya viabilidad no es posible determinar mediante la germinación a corto plazo, debido a que este proceso puede ser muy lento y ocurrir entre 3 o más semanas después de la imbibición (Elias y Garay, 2004). Además es útil para el análisis de semillas latentes y para complementar los datos obtenidos en una prueba de germinación (Moreno-Martínez, 1996) (como se observa en las Figuras 21 y 22).

Finalmente, aunque el contenido de humedad de las semillas no fue evaluado, es razonable suponer que las semillas de ésta especie son ortodoxas, debido a que toleraron el almacenamiento en seco y permanecieron viables por un largo periodo de tiempo (Corbineau y Côme, 1989; Orozco-Segovia y Sánchez-Coronado, 2013), al menos 13 meses.

7.2 Comparación de microambientes

Durante el periodo de muestreo, la variación de temperatura entre parcelas fue mínima y el porcentaje de humedad fue mayor en el sitio 2, independientemente de la ubicación de las parcelas, aledañas al camino (A) o al interior del bosque (B) (Figura 13).

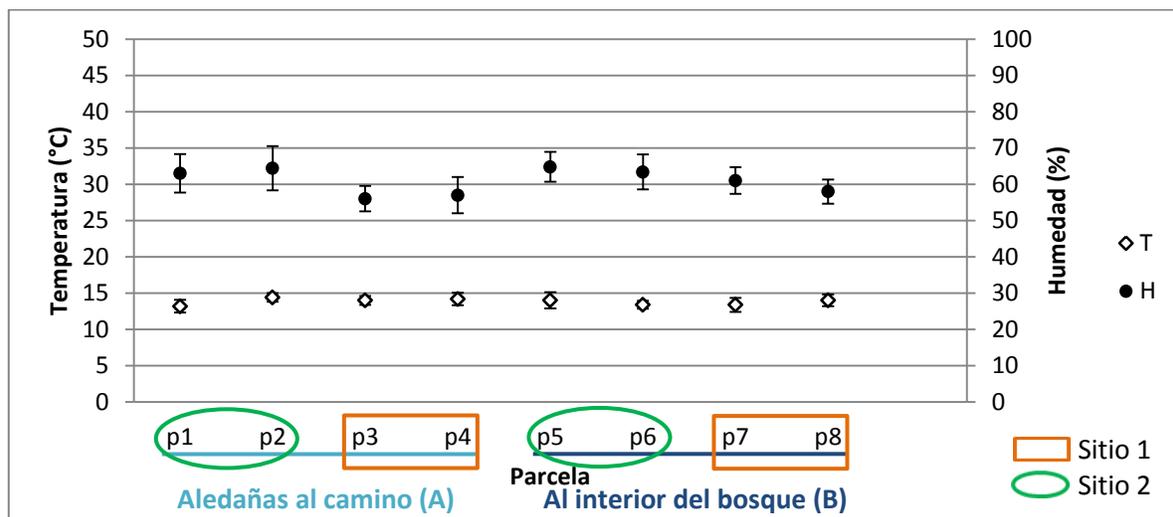


Figura 13. Valores promedio \pm e.e de temperatura (T) y humedad (H) de cada parcela (p), durante el periodo de muestreo (de abril a septiembre de 2013).

El FAD, la luz total transmitida y la relación R/RL fueron mayores en las parcelas A que en las parcelas B (Figura 14). Estos resultados coinciden con los de Roblero-Soto (2012), en los cuales a menor cantidad del follaje disminuye la luz total transmitida o la cantidad de radiación interceptada por el dosel, con lo cual aumenta la radiación que llega al suelo.

El sitio 1 mostró un grado de perturbación mayor al del sitio 2, por el efecto de una menor cobertura de dosel y una mayor actividad ganadera (observación personal). En cuanto a la relación R/RL, independientemente de las variaciones que distinguen a las parcelas A de las parcelas B, en todos los microambientes hubo un alto nivel de R/RL, puesto que cuando la luz se filtra por el dosel vegetal u hojarasca los valores de la relación son menores a 0.5 (Vázquez-Yanes *et al.*, 1990). Los altos niveles de R/RL aún en parcelas al interior del bosque, además de deberse a la medición por encima del suelo, puede deberse al grado de perturbación o a los parches de vegetación en el bosque, ya que aún las áreas con dosel cerrado pueden sufrir una fuerte modificación horizontal y vertical por la penetración de la luz proveniente de los claros adyacentes (Canham *et al.*, 1990). Por otra parte, también puede deberse a la influencia del área foliar y a la orientación de las pequeñas hojas de *Abies religiosa* sobre la reflexión y la transmisión de la luz, puesto que el bloqueo de la transmisión depende de la orientación y el solapamiento de las hojas (Roxburgh y Kelly, 1995).

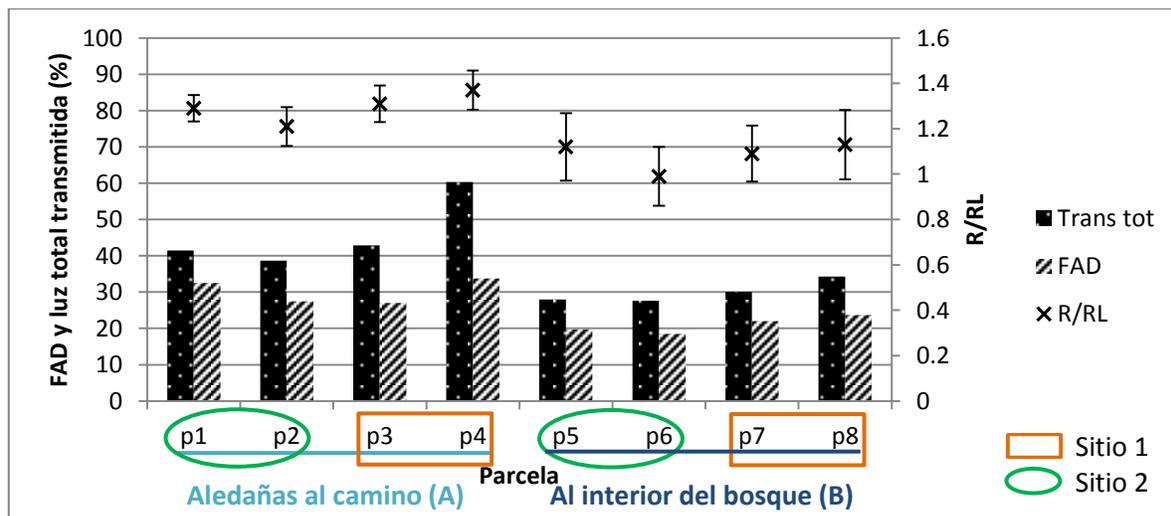


Figura 14. Valores promedio \pm e.e de la relación rojo/rojo lejano (R/RL) y porcentajes de la fracción de la apertura del dosel (FAD) y luz total transmitida de cada parcela. Las fotografías se tomaron en abril de 2013 y los valores de la relación R/RL se midieron entre las 10 y 12 hrs.

El análisis de componentes principales mostró que el FAD, la luz total transmitida y la relación R/RL tuvieron mayor influencia en las parcelas 1, 2, 3 y 4 (aledañas al camino), mientras que la humedad tuvo mayor influencia en las parcelas 5, 6 y 7 (al interior del bosque). Respecto a la parcela 8, su ordenación entre las variables de humedad y mayor temperatura no sugirió claramente una asociación a las parcelas A (Figura 15). Aunado a ello, la agrupación entre microambientes difícilmente es precisa por la variabilidad o heterogeneidad biológica y ambiental espacio-temporal que existe en la naturaleza (Canham *et al.*, 1990; Galicia-Sarmiento y Zarco-Arista, 2002), sobre todo en los bosques templados, los cuales frecuentemente están sujetos a un régimen complejo de perturbación, como ocurre en la CRM, resultado no sólo de los disturbios antropogénicos, sino también de aquellos que son generados por procesos fluviales como: inundaciones, el arrastre y la generación de montículos de tierra, caídas de troncos, etc. (Masaki *et al.*, 2007). Por lo anterior un microambiente en el bosque no puede ser idéntico a otro.

Dado que la variabilidad de los recursos (agua, temperatura, nutrimentos, luz) desempeña un papel clave en la variación espacial de la estructura de las comunidades (Galicia-Sarmiento y Zarco-Arista, 2002), por ejemplo, la distribución de las especies de acuerdo a los diferentes niveles de luz (Meiners y Pickett, 1999), los estudios sobre un gradiente de perturbación son relevantes por considerar que los cambios en los atributos de la comunidad pueden ayudar a identificar patrones ecológicos (Meiners y Pickett, 1999; Devlaeminck *et al.*, 2005).

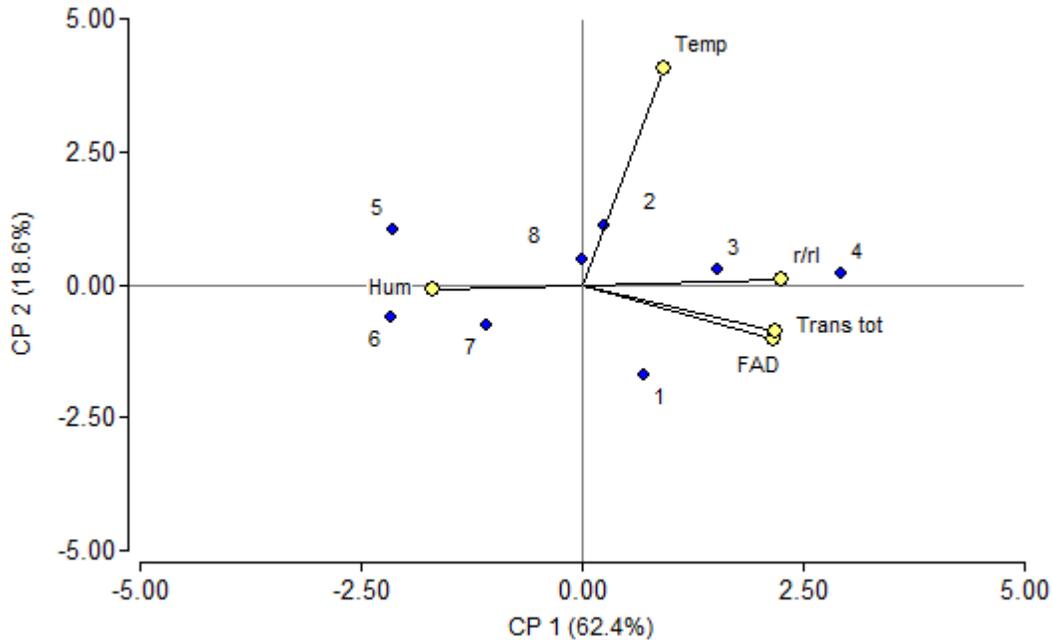


Figura 15. Ordenación de los microambientes (a escala parcela) a través del Análisis de Componentes Principales (ACP).

7.3 Germinación en el bosque

En todos los microambientes la germinación comenzó a registrarse en el segundo muestreo o a los 60 días (Cuadro 3 y Figuras 16, 17, 18 y 19), lo cual coincide con el comienzo de la estación lluviosa (considerando que en la CRM tal periodo abarca de mayo a octubre y la seca de noviembre a abril). Otros estudios en bosques estacionales también han reportado que la germinación ocurre en el comienzo de la estación lluviosa (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1993), lo cual se atribuye a la disminución del estrés hídrico o al aumento de la humedad del suelo por la precipitación (Augsburger, 1979; Rodríguez-Iturbide *et al.*, 1999), la cual incrementa la probabilidad de supervivencia de las plántulas (Augsburger, 1979), puesto que la vulnerabilidad de las plántulas incrementa cuando son expuestas a un régimen de escasa humedad (Mendoza-Hernández *et al.*, 2010).

Luego del cuarto muestreo o 120 días ya no se observó evidencia alguna de germinación.

Cuadro 3. Correspondencia de los días y el mes con el número de muestreo.

Días	Mes	No. de muestreo
30	mayo	1
60	junio	2
90	julio	3
120	agosto	4
150	septiembre	5
180	octubre	6
210	noviembre	7

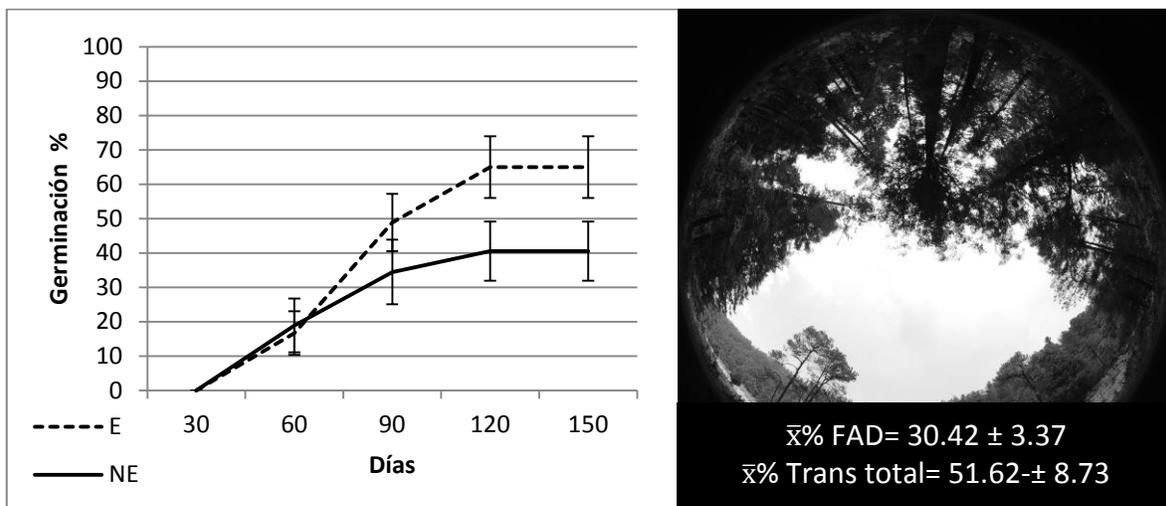


Figura 16. Germinación promedio acumulada \pm e.e. de las diásporas escarificadas (E) y no escarificadas (NE) en las parcelas aledañas al camino (A) y los porcentajes promedio de la fracción de apertura del dosel (FAD) y de la luz total transmitida \pm e.e, del sitio 1.

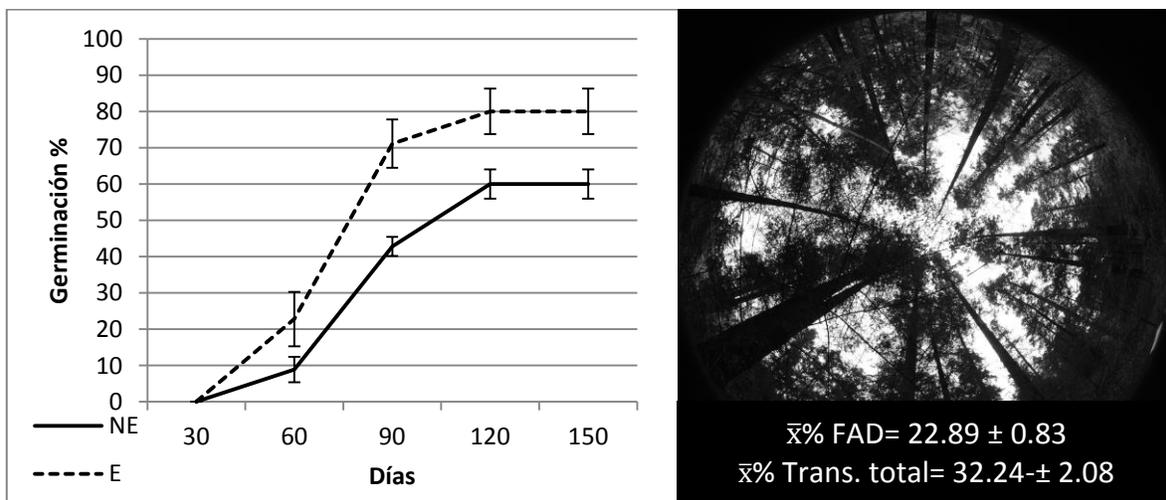


Figura 17. Germinación promedio acumulada \pm e.e. de las diásporas escarificadas (E) y no escarificadas (NE) en las parcelas al interior del bosque (B) y los porcentajes promedio de la fracción de apertura del dosel (FAD) y de la luz total transmitida \pm e.e, del sitio 1.

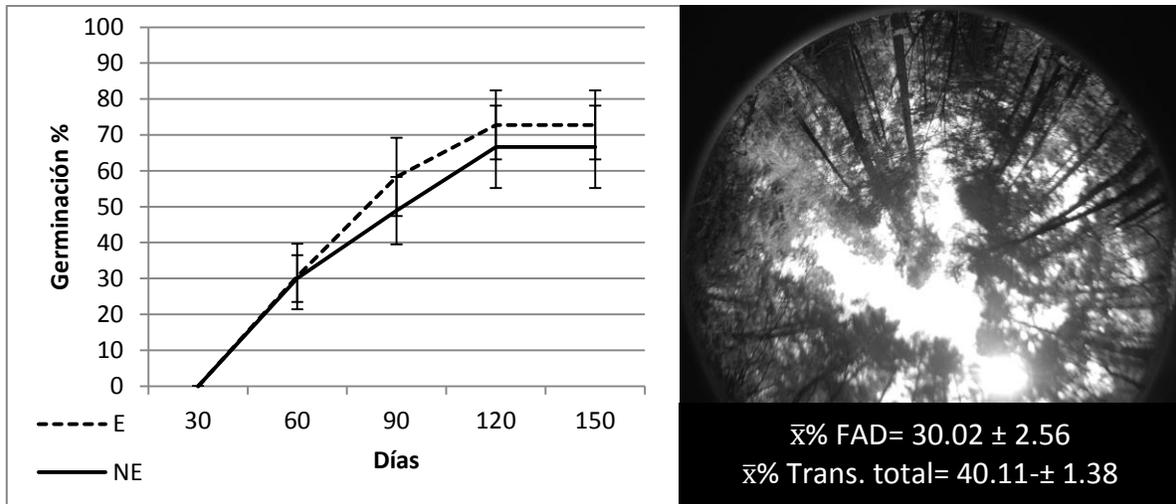


Figura 18. Germinación promedio acumulada \pm e.e. de las diásporas escarificadas (E) y no escarificadas (NE) en las parcelas aledañas al camino (A) y los porcentajes promedio de la fracción de apertura del dosel (FAD) y de la luz total transmitida \pm e.e. del sitio 2.

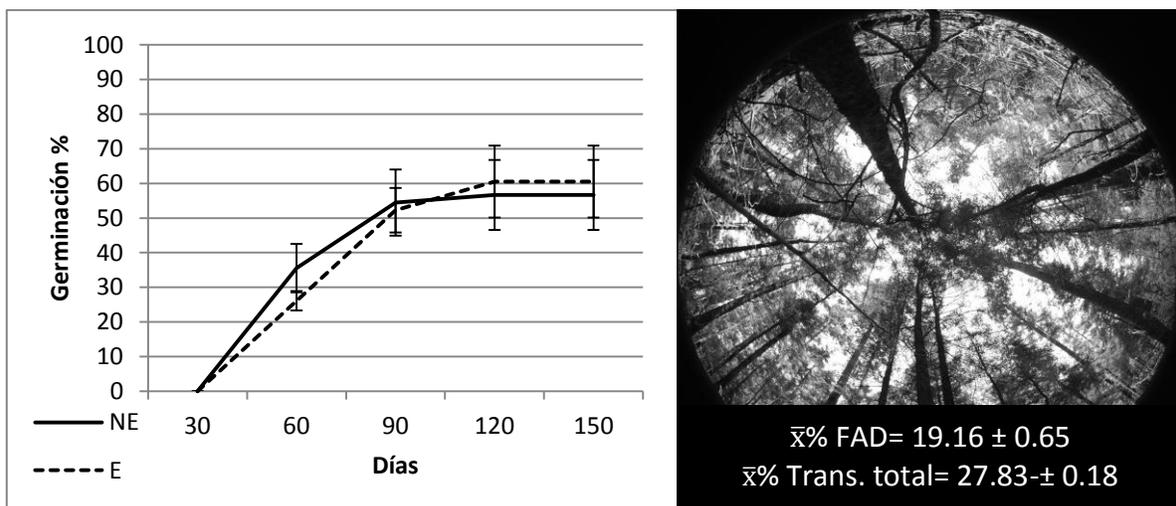


Figura 19. Germinación promedio acumulada \pm e.e. de las diásporas escarificadas (E) y no escarificadas (NE) en las parcelas al interior del bosque (B) y los porcentajes promedio de la fracción de apertura del dosel (FAD) y de la luz total transmitida \pm e.e. del sitio 2.

El ANDEVA indicó que no hubo diferencias significativas de la velocidad máxima de germinación por efecto de la ubicación de las parcelas (A o B) ($F_{1,40} = 1.07$, $p > 0.05$), del sitio ($F_{1,40} = 0.19$, $p > 0.05$) ni de la condición de la diáspora -E y NE- ($F_{1,40} = 1.61$, $p > 0.05$).

Por otra parte, tampoco hubo diferencias significativas del *lag time* por efecto de la ubicación de las parcelas ($F_{1,40} = 0.13$, $p > 0.05$), ni de la condición de la diáspora ($F = 0.02$, $g.l. = 1$, $p > 0.05$), mientras que entre sitios sí hubo diferencias significativas ($F_{1,40} = 9.28$, $p < 0.05$), siendo menor para el sitio 2 (25 días) y mayor para el 1 (34 días). La variación del

comienzo de la germinación entre sitios puede explicarse por el porcentaje de humedad, ya que éste fue mayor en el sitio 2 que en el sitio 1 (Figura 13). Aunado a ello, debido a que el sitio 1 tiene aperturas de dosel de mayor dimensión (Figura 16) la retención hídrica bajo el dosel y en el suelo es menor, ya que existe una dinámica inter-dependiente entre la evapotranspiración, la densidad del dosel y la saturación hidráulica del suelo (Conner, 1987; Rodríguez-Iturbe *et al.*, 1999). Algunos autores han encontrado que el incremento del estrés hídrico, debido a una menor disponibilidad de agua, retrasa y reduce la emergencia de las plántulas (McGinnies, 1960; Mendoza-Hernández *et al.*, 2010)

Cabe mencionar que el *lag time* no coincide con la primera observación de germinación debido a que es un valor derivado del ajuste de la curva.

En cuanto a la capacidad germinativa, no hubo diferencias significativas por efecto de la ubicación de las parcelas ($F_{1,40}=0.11$, $p>0.05$) ni del sitio ($F_{1,40}=0.23$, $p>0.05$), por lo que en este caso, la humedad tuvo un efecto directo sobre el comienzo de la germinación pero no sobre la capacidad germinativa. Respecto a la condición de la diáspora, la capacidad germinativa de diásporas E fue significativamente mayor ($F_{1,40}=5.09$, $p<0.05$) a la de diásporas NE (Figura 20), lo cual coincide con otros estudios donde la remoción del pericarpio incrementa la germinación (Hopper *et al.*, 1985; Plummer *et al.*, 1995). En consecuencia, la escarificación sobre la diáspora incrementó la sensibilidad de la semilla a los estímulos ambientales.

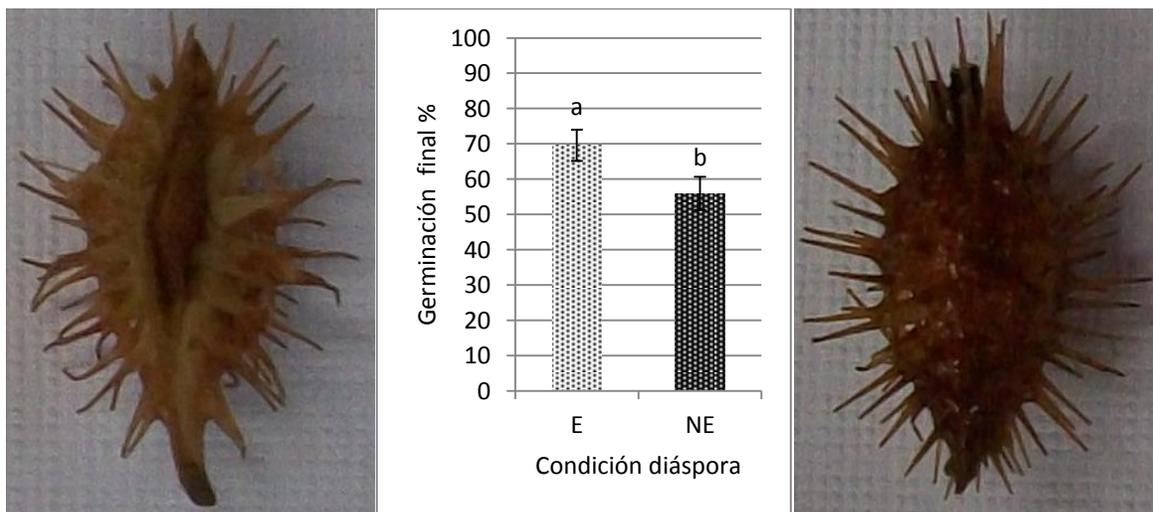


Figura 20. Germinación promedio \pm e.e de las diásporas escarificadas (E) y no escarificadas (NE), independientemente de la ubicación de la parcela y el sitio. Letras diferentes denotan diferencias significativas.

Debido a que las diásporas recién colectadas no germinaron en pruebas de germinación previas al montaje del experimento en campo, se decidió someter a escarificación una proporción de las mismas para acelerar el proceso de germinación ante una posible latencia física luego de que se observó la protrusión de la radícula de diásporas que fueron escarificadas, ya que la presencia de un pericarpio fibroso muy arraigado a la semilla se vincula con cubiertas muy duras (esclerénquimatosas, lignificadas o comprimidas) e impermeables al agua y oxígeno que interfieren con la hidratación o respiración causando dicha latencia (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1993; Baskin y Baskin, 1998; Méndez-Natera *et al.*, 2008; Bewley *et al.*, 2012; Orozco-Segovia y Sánchez-Coronado, 2013).

Sin embargo, la germinación tanto de diásporas E como de NE en el bosque demostró que el pericarpio no es una barrera que impide la absorción de agua y por lo tanto, que las semillas no presentan una latencia física, lo cual concuerda con Bewley y colaboradores (2012) quienes consideran que la germinación retardada de especies leñosas, especialmente de la familia Rosaceae, se debe más a una restricción del embrión que a una impuesta por su cubierta.

Retomando que el retraso de la germinación también depende del estado de desarrollo del embrión y de la distribución y velocidad de desplazamiento de las sustancias de reservas en los tejidos de las semillas (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1993), probablemente se trata de una latencia morfológica. En este sentido, la escarificación pudo haberse empalmado con la pérdida de latencia o madurez del embrión, ya que antes de la escarificación transcurrieron aproximadamente 15 días, (luego de la colecta) mientras se esperaba la emergencia de radículas, tiempo durante el cual pudo ocurrir la división y expansión celular del tejido del embrión a partir de la degradación de las sustancias de reserva (Bewley *et al.*, 2012; Márquez-Guzmán, 2013).

Desde otro enfoque, también puede tratarse de una latencia fisiológica debida a un desbalance entre hormonas de crecimiento, tales como el ácido abscísico (AAB) y el ácido giberélico (AG) (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1993), donde el ABB inhibe la protrusión de la radícula y el AG contrarresta tal efecto, por lo que el balance entre AAB y

AG también es decisivo para el mantenimiento o pérdida de latencia (Bewley *et al.*, 2012). Finalmente, también puede tratarse de ambos tipos a la vez y tratarse de una latencia morfo-fisiológica (Orozco-Segovia y Sánchez-Coronado, 2013).

Se sabe que las especies de bosques templados frecuentemente presentan algún tipo de latencia (Figueroa *et al.* 2004), en contraste con las de bosques tropicales, las cuales usualmente producen semillas recalcitrantes (Corbineau y Côme, 1989), cuya germinación ocurre generalmente después de la dispersión (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1993; Válio y Scarpa, 2001). Según Figueroa y colaboradores (2004) la latencia de especies propias de sitios templados tiende a ser de tipo fisiológico y, por lo general, su germinación ocurre antes de un año, luego de la dispersión. En relación a lo anterior, no todas las semillas permanecieron latentes durante el periodo de muestreo, ya que la germinación comenzó con la llegada de las lluvias.

Finalmente, en vista de que la germinación en el bosque fue gradual y que durante tres meses se observaron plántulas en las bolsas, *A. elongata* puede presentar algún grado de heteromorfismo o heteroblastismo, definido como la continua variabilidad en los rasgos morfológicos y fisiológicos de las semillas de la misma especie, debida a la variabilidad ambiental durante el desarrollo ontogénico o al condicionamiento genético (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1993), que en consecuencia, permite que la germinación ocurra en diferentes momentos o sea esporádica en lugar de simultánea, reduciendo la competencia entre plántulas y los riesgos ambientales, lo cual favorece la supervivencia (Conner, 1987; Bewley *et al.*, 2012).

7.4 Seguimiento de la viabilidad en condiciones naturales

Los resultados que se describen a continuación también expresan la longevidad ecológica, entendida como la duración de la viabilidad en condiciones naturales o el lapso transcurrido entre la maduración y diseminación de las semillas y la germinación o muerte en el suelo (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1993).

Los cálculos de viabilidad, inviabilidad y germinación derivaron del número de muestras descrito en el Cuadro 4.

Cuadro 4. Número de muestras evaluadas en el seguimiento de viabilidad por la ubicación de la parcela (A: parcelas aledañas al camino y B: parcelas al interior del bosque), el sitio (1 y 2), y la condición de la diáspora (E: escarificada y NE: no escarificada) y el tiempo.

<i>Sitio</i>	1	1	1	1	2	2	2	2
<i>Días (mes)</i>	<i>E-A</i>	<i>E-B</i>	<i>NE-A</i>	<i>NE-B</i>	<i>E-A</i>	<i>E-B</i>	<i>NE-A</i>	<i>NE-B</i>
30 (may)	2	2	2	2	2	2	2	2
60 (jun)	2	2	2	2	2	2	2	2
90 (jul)	1	2	1	2	2	1	2	1
120 (ago)	-	1	-	1	1	-	1	-
150 (sep)	-	1	-	1	1	2	1	2
180 (oct)	1	2	1	2	2	2	2	2
210 (nov)	1	2	1	2	1	2	1	2

Debido a la ausencia de algunas muestras, no en todos los muestreos se contó con una bolsa de diásporas E y NE por parcela, por lo que en algunos casos se prefirió postergar el análisis para abarcar un mayor tiempo de almacenamiento.

Aunque después de los 120 días ya no se observaron plántulas, el porcentaje de germinación en bolsas que permanecieron más tiempo sobre el suelo (>120 días) se infirió a partir de una ranura entreabierta en la testa de las semillas (ya sin embrión). En las gráficas de las Figuras 21 y 22 se distingue que las semillas tuvieron un alto potencial de germinación, puesto que la suma entre el porcentaje de germinación y viabilidad en la mayoría de los casos fue $\geq 90\%$. Además, el indicio de viabilidad o latencia en semillas que no germinaron sostiene que las mismas presentaron un grado de heteroblastismo, ya que pudieron haber germinado en otro momento, probablemente en el siguiente comienzo de lluvias (recordando que pueden conservar su viabilidad al menos 13 meses), siempre y cuando los requerimientos para la germinación de la proporción de semillas que no germinó tengan lugar en la siguiente estación.

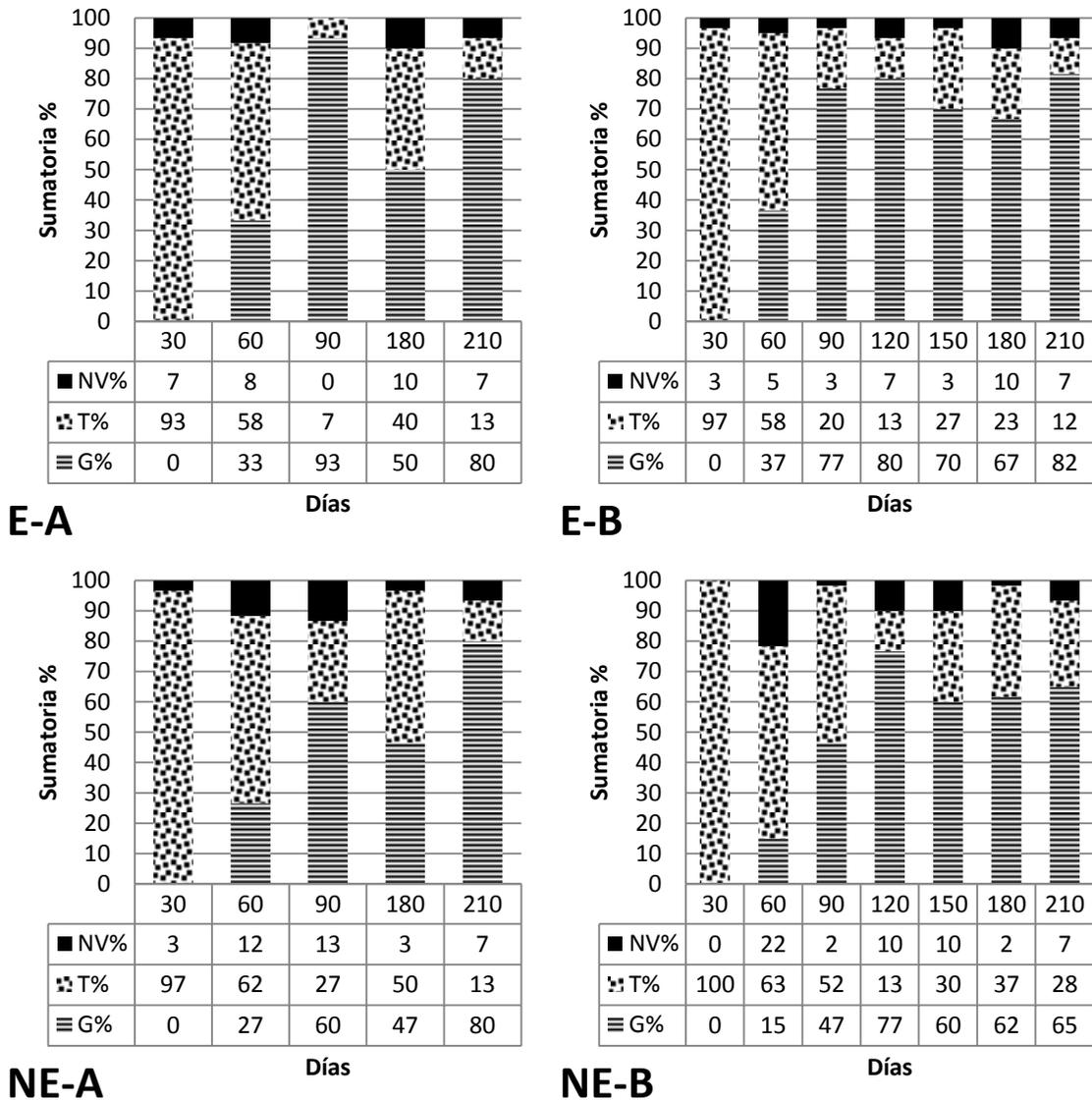


Figura 21. Viabilidad de las semillas en el sitio 1. Donde, G% corresponde a la proporción de semillas germinadas, T% a la proporción de semillas viables (que no germinó pero que reaccionó positivamente a la prueba de viabilidad) y NV% a la proporción de semillas que no germinó ni reaccionó con el TCC (no viables). E-A corresponde a las diásporas escarificadas en parcelas aledañas al camino, E-B a las diásporas escarificadas en parcelas al interior del bosque, NE-A a las diásporas no escarificadas en parcelas aledañas al camino y NE-B a las diásporas no escarificadas en parcelas interior del bosque.

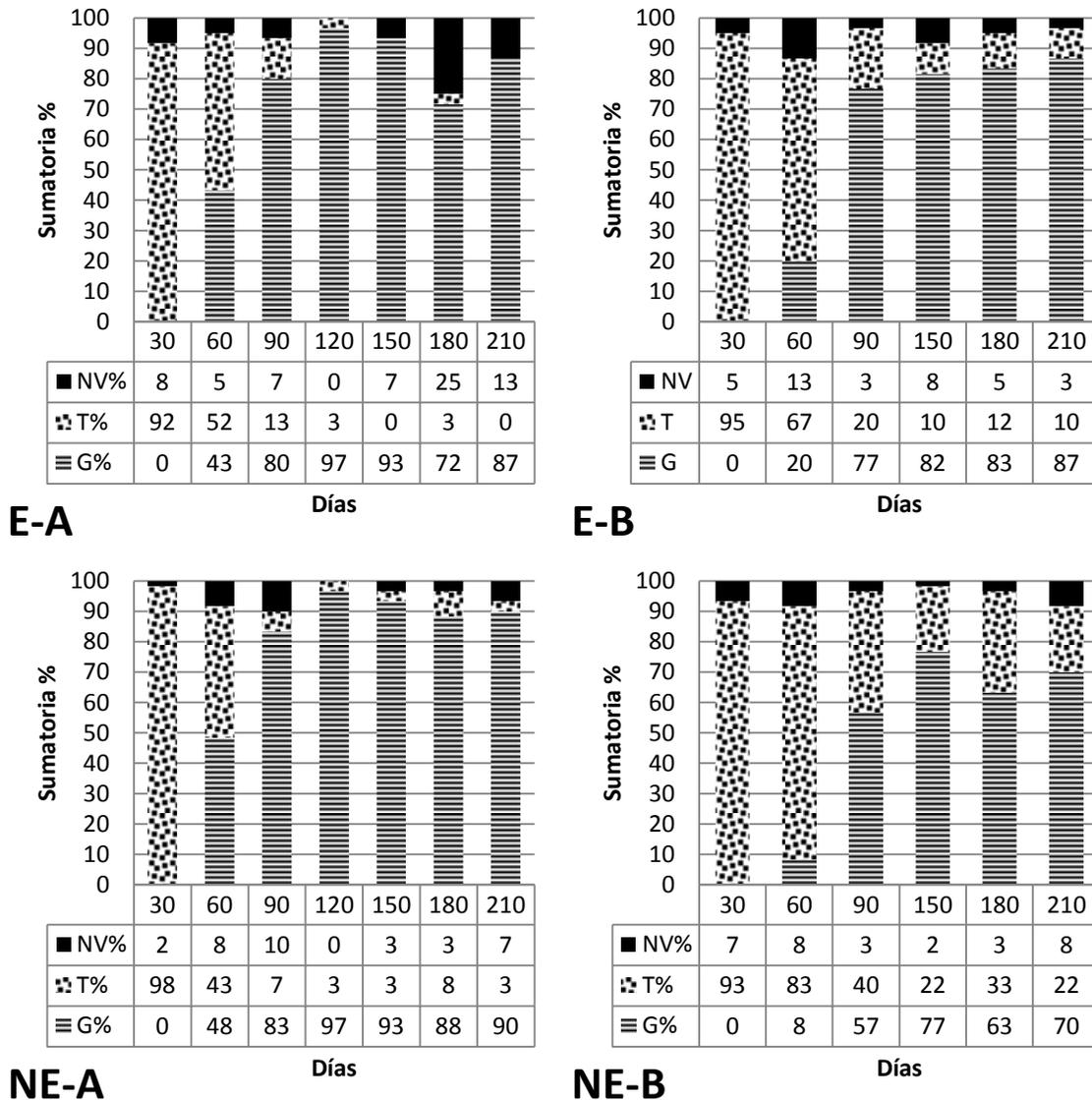


Figura 22. Viabilidad de las semillas en el sitio 2. Donde, G% corresponde a la proporción de semillas germinadas, T% a la proporción de semillas viables (que no germinó pero que reaccionó positivamente a la prueba de viabilidad) y NV% a la proporción de semillas que no germinó ni reaccionó con el TCC (no viables). E-A corresponde a las diásporas escarificadas en parcelas aledañas al camino, E-B a las diásporas escarificadas en parcelas al interior del bosque, NE-A a las diásporas no escarificadas en parcelas aledañas al camino y NE-B a las diásporas no escarificadas en parcelas interior del bosque.

Debido a que no se observó un patrón que indicara algún efecto de la ubicación de la parcela (a menor o mayor incidencia de luz) o de la condición de la diáspora (E y NE) sobre la viabilidad de las semillas, nuevamente el estado de las semillas inviables no puede atribuirse directamente a su edad ni a un fenómeno de deshidratación, cuyo efecto

en la funcionalidad de las mismas a través del tiempo es negativo (Conner, 1987; Ellis *et al.* 1991).

Agregando que el estudio de Martínez-Orea (2011) sobre lluvia y banco de semillas de la CRM documentó la presencia y la emergencia de plántulas de *A. elongata* en muestras de suelo del bosque de *A. religiosa*, y que las semillas de esta especie cumplen las dos condiciones que Marañón (2005) considera fundamentales para su incorporación en el suelo: 1) que no germinen inmediatamente (debido a un tipo de latencia) y 2) que mantengan su viabilidad durante un tiempo prolongado, es razonable suponer esta especie tiene la capacidad de formar un banco de semillas en el suelo.

7.5 Germinación en diferentes calidades de luz

Considerando que en el sitio 1 la densidad promedio del flujo fotónico (a medio día) en las parcelas A varía entre 84 y 131 $\mu\text{moles}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ y en parcelas B, entre 35 y 39 $\mu\text{moles}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, según el grado de perturbación (Martínez-Orea, datos no publicados) y que los niveles de R/RL fueron más altos en el campo que en el laboratorio (Cuadro 5), es importante resaltar que la energía radiante asociada a un fotón está determinada por su frecuencia y longitud de onda (Pérez-Vallmitjana y Romero-Martinengo, 2001). Aunque la energía radiante en el laboratorio no fue comparable con la del bosque, dado que es muy difícil determinar los requerimientos mínimos de luz para la germinación en condiciones naturales, por las variaciones caóticas comunes en la naturaleza, (Pons, 2000), resulta práctico analizar sus respuestas fisiológicas en niveles de R/RL controlados para comprender las implicaciones ecológicas en la germinación y la latencia mediada por la filtración de luz a través del follaje u hojarasca (Válio y Scarpa, 2000), puesto que para las semillas sensibles a la luz ésta condición es una señal que les permite detectar su ubicación, ya sea en alguna profundidad o cercanía a la superficie (Milberg *et al.*, 2000), ya que la sombra y/o el grosor del sustrato pueden restringir su crecimiento y además, reducir su supervivencia (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1993; Válio y Scarpa, 2000).

Cuadro 5. Intensidad luminíca y relación R/RL de las calidades de luz utilizadas en el laboratorio

Calidad de luz	Densidad del flujo fotónico ($\mu\text{moles}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	R/RL
Luz blanca	83.04	0.47
Luz roja	5.18	0.17
Luz roja lejana	0.12	0.01

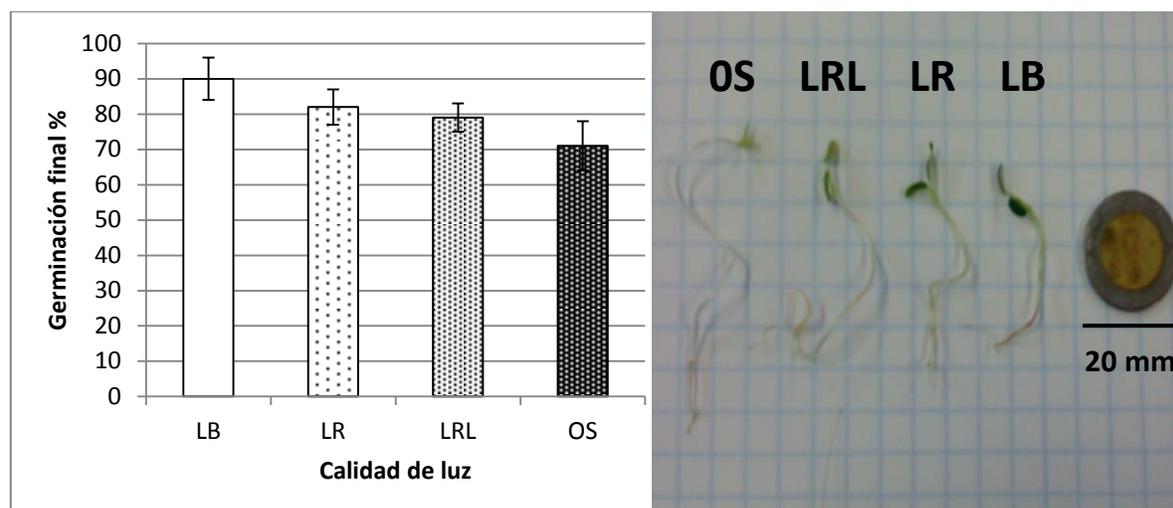


Figura 23. Capacidad germinativa \pm e.e. de los tratamientos sometidos a diferentes calidades de luz: blanca (LB), roja (LR), roja lejana (LRL) y oscuridad (OS). Y morfología de las plántulas según la condición de luz a la que fueron expuestas.

Aunque el porcentaje de germinación fue mayor conforme aumentó la calidad de la luz, no se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos ($F_{3,8} = 2.07$, $p > 0.05$) (Figura 23).

A diferencia de lo documentado por Conner (1987), quien reportó que la germinación de varias especies del género *Acaena* en Nueva Zelanda (*A. caesiiglauca* Bitter., *A. fissistipula* Bitter., *A. glabra* Buchan. y *A. profundeincisa* Bitter.) es promovida considerablemente por la luz, los resultados de ésta investigación muestran que no existe una influencia de la luz en la germinación de *A. elongata*, ya que sus semillas germinaron tanto en presencia como en ausencia de luz. En consecuencia, al igual que otras especies con potencial extensivo (Klein y Martins, 1991), *A. elongata* no presenta un fotoblastismo definido. Asimismo, el índice GRL fue de 0.56, siendo un valor intermedio entre 0 (el cual indica que la germinación ocurre únicamente en oscuridad) y 1 (el cual indica que la germinación ocurre únicamente en luz) (Milberg *et al.*, 2000).

Se ha reportado que la indiferencia a la luz puede deberse al tamaño de la semilla, puesto que la influencia de la luz en bosques templados es mucho más fuerte en semillas de menor tamaño que en semillas de mayor tamaño (Jankowska-Blaszczuk y Daws, 2007), ya que las segundas generalmente pueden emerger desde mayores profundidades. Aunado a esto, la masa de las semillas de la especie de estudio, de aproximadamente 6 mg por semilla, es superior a la de otras especies de bosques templados como *Hypericum perforatum* L. (0.09 mg) o *Juncus effusus* L. (0.02 mg), las cuales germinan preferentemente en micrositios desprovistos de vegetación para favorecer el rápido crecimiento y por ende el establecimiento (Jankowska-Blaszczuk y Daws, 2007). Agregando que las plántulas de *A. elongata* pueden alcanzar un tamaño superior a 70 mm, y que además, pueden etiolarse, se sugiere que las semillas de *A. elongata* tienen un alto contenido de tejido de reserva.

Por otra parte, aunque la germinación no estuvo regulada por el fitocromo, la morfología de las plántulas mostró que la percepción a la luz afectó la fotomorfogénesis de las mismas, es decir, su crecimiento, desarrollo y diferenciación vegetal (Orozco-Segovia y Sánchez-Coronado, 2013). La apariencia de las plántulas etioladas (ahiladas con forma de báculo y con los cotiledones aclorofílicos sin expandirse) indicó que el fitocromo A, sintetizado durante la imbibición en oscuridad, indujo la respuesta germinativa con flujos fotónicos muy bajos (Orozco-Segovia *et al.*, 2009), ya que el fitocromo B, sintetizado durante la ontogénesis de la semilla y almacenado como Fr o Flr (Orozco-Segovia y Sánchez-Coronado, 2013), no regula las respuestas a muy bajos flujos fotónicos (Orozco-Segovia *et al.*, 2009). De acuerdo con lo anterior, las plántulas que estuvieron expuestas a una baja o nula relación R/RL (LRL y OS) fueron más alargadas e incoloras, mientras que las plántulas sometidas a un nivel de R/RL mayor (LB y LR) fueron más cortas y coloridas, ya que cuando incrementa la proporción del fitocromo en su forma activa (Frl), por un alto nivel del cociente R/RL, se inhibe el crecimiento del tallo, incrementa el tamaño de las hojas y promueve la síntesis de clorofila (Curtis *et al.*, 2009).

El fenómeno de etiolación observado en la fotomorfogénesis de las plántulas de *A. elongata* en función de la luz, señala su capacidad de germinación bajo el suelo u hojarasca, puesto que el estiramiento de la plántula es crucial para que la misma atraviese los poros del suelo hasta alcanzar la superficie donde requiere expandir y exponer sus cotiledones para optimizar la fotosíntesis una vez que el fitocromo A indica a ésta el momento de modificar su crecimiento etiolado (Orozco-Segovia y Sánchez-Coronado, 2013).

A diferencia de otras especies que pueden germinar en una baja relación R/RL pero no en oscuridad (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1993), ésta especie no depende en lo absoluto de un requerimiento mínimo de luz. Agregando que en uno de los muestreos se encontraron algunas muestras enterradas bajo el suelo (probablemente por el efecto de un fenómeno pluvial) con plántulas etioladas, también se establece que la humedad del suelo y la temperatura fueron suficientes para desencadenar la germinación de *A. elongata*. Asimismo, no hubo factores en el suelo del bosque que inhibieran su germinación, a diferencia de lo ocurrido en las semillas de *Dodonaea viscosa* L., las cuales a pesar de no requerir luz para tal proceso no pueden germinar bajo el suelo si existe un desbalance entre CO₂ y O₂ en el entorno edáfico (Benítez-Rodríguez *et al.*, 2013).

Sabiendo que las semillas no presentan una selectividad específica por la calidad de luz, puesto que pueden germinar en condiciones heterogéneas de apertura del dosel, en diferentes niveles de R/RL, debajo del suelo o en absoluta oscuridad, se infiere que su germinación no está relacionada al disturbio, como la pérdida de cobertura forestal o la remoción del suelo, la cual permite a las semillas fotoblásticas detectar estímulos de luz (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1993; Malberg *et al.*, 2000). Agregando que tampoco presentan una latencia física, es muy probable que la disponibilidad de propágulos en el suelo (debida a la usencia de una temperatura y humedad adecuada para la germinación) sea persistente a corto plazo, de acuerdo con la clasificación de Thompson y colaboradores (1997), donde dicha clase corresponde a las semillas que pueden mantener su viabilidad al menos un año pero no más de cinco años, puesto que los requerimientos selectivos de luz para la germinación de otras especies se refleja en la acumulación de las

semillas en el suelo a largo plazo (Orozco-Segovia, 1986; Jankowska y Daws, 2007). Además, un alto porcentaje de germinación (>50%) o una latencia no profunda combinada con la indiferencia a la luz no contribuye a la formación de un banco de semillas abundante y persistente a largo plazo (Morgan, 1998), en el cual las semillas pueden mantener su viabilidad al menos 5 años (Thompson, 1997).

Por otra parte, dado que la morfología de la diáspora de *A. elongata* no facilita su enterramiento, en comparación con la de semillas pequeñas y compactas (Thompson *et al.*, 1993), es probable que el reservorio de embriones acompañado del pericarpio, además de encontrarse con frecuencia en la planta madre, también se encuentre entre o sobre la hojarasca y la superficie del suelo.

7.6 Prueba de vigor

Debido a que el tratamiento t_1 -5°C no respondió como se observa en la Figura 24, éste fue excluido del ANDEVA general y se incluyó en otro ANDEVA para comparar la respuesta entre t_2 -5°C y t_3 -5°C y el tratamiento control.

Cuadro 6. Valores promedio del ANDEVA por temperatura de almacenamiento.

Temperatura de almacenamiento	Velocidad máx. de germinación (%/días)	Lag time (días)	Capacidad germinativa (%)	Proporción de una longitud ≥ 41 mm
10°C	8.71 a	3.80	66.58	40.17
20°C	7.70 a	4.78	68.90	47.42
35°C	7.56 a	4.61	64.61	44.40
control	13.23 b	4.42	67.80	43.71

Letras diferentes denotan diferencias significativas

Cuadro 7. Valores promedio de las variables del ANDEVA por tiempo de almacenamiento.

Tiempo de almacenamiento	Velocidad máx. de germinación (%/días)	Lag time (días)	Capacidad germinativa (%)	Proporción de una longitud ≥ 41 mm
1 mes	7.93 a	3.14 a	72.10 a	45 ab
2 meses	8.56 ab	4.69 b	66.80 b	39.21 a
3 meses	11.40 b	5.37 b	62.02 b	47.56 b

Letras diferentes denotan diferencias significativas.

Cuadro 8. Valores promedio del ANDEVA por temperatura de almacenamiento.

<i>Temperatura de almacenamiento</i>	<i>Velocidad máx. de germinación (%/días)</i>	<i>Lag time (días)</i>	<i>Capacidad germinativa (%)</i>	<i>Proporción de una longitud ≥ 41 mm</i>
-5°C	9.20 a	3.80	60.32	45.14
control	14.19 b	4.42	64.51	44.31

Letras diferentes denotan diferencias significativas

Cuadro 9. Valores promedio de las variables del ANDEVA por tiempo de almacenamiento.

<i>Tiempo de almacenamiento</i>	<i>Velocidad máx. de germinación (%/días)</i>	<i>Lag time (días)</i>	<i>Capacidad germinativa (%)</i>	<i>Proporción de una longitud ≥ 41 mm</i>
2 meses	11.22	4.47	63.04	43.07
3 meses	12.17	4.74	61.80	46.39

El ANDEVA general indicó que no hubo diferencias significativas en el *lag time* ($F_{3,48} = 1.79$, $p > 0.05$), la capacidad germinativa ($F_{3,48} = 0.40$, $p > 0.05$), ni el desarrollo de las plántulas ($F_{3,48} = 1.62$, $p > 0.05$) por efecto de la temperatura de almacenamiento mientras que la velocidad máxima de germinación del tratamiento control difirió significativamente ($F_{3,48} = 6.23$, $p < 0.05$) de las demás condiciones de almacenamiento (Cuadro 6). Por otra parte, hubo diferencias significativas en la velocidad máxima de germinación ($F_{2,48} = 3.97$, $p < 0.05$), el *lag time* ($F_{2,48} = 17.7$, $p < 0.05$), la capacidad germinativa ($F_{2,48} = 3.98$, $p < 0.05$) y el desarrollo de las plántulas ($F_{2,48} = 4.48$, $p < 0.05$) por efecto del tiempo de almacenamiento (Cuadro 7).

El ANDEVA que incluyó a los tratamientos t_2 -5°C y t_3 -5°C, indicó que no hubo diferencias significativas en el *lag time* ($F_{1,16} = 0.18$, $p > 0.05$), la capacidad germinativa ($F_{1,16} = 1.05$, $p > 0.05$), ni en el desarrollo de las plántulas ($F_{1,16} = 0.02$, $p > 0.05$) por efecto de la temperatura de almacenamiento, mientras que la velocidad máxima de germinación del tratamiento control difirió significativamente ($F_{1,16} = 5.33$, $p < 0.05$) de las demás condiciones de almacenamiento (Cuadro 8). Por otra parte, no hubo diferencias significativas en la velocidad máxima de germinación ($F_{1,16} = 0.19$, $p > 0.05$), el *lag time* ($F_{1,16} = 0.43$, $p > 0.05$), la capacidad germinativa ($F_{1,16} = 0.09$, $p > 0.05$), ni en el desarrollo de las plántulas ($F_{1,16} = 0.25$, $p > 0.05$) por efecto del tiempo de almacenamiento (Cuadro 9).

Ambos ANDEVAs indicaron que la velocidad máxima de germinación del tratamiento control difirió significativamente de las demás condiciones de almacenamiento, lo cual se atribuye al efecto de un estrés provocado por una temperatura constante.

En síntesis, la velocidad máxima de germinación fue significativamente mayor en semillas de dos y tres meses de edad, el *lag time* fue significativamente menor en semillas de un mes de edad, la capacidad germinativa fue significativamente mayor en las semillas de un mes de edad y la proporción de plántulas con un tamaño igual o superior a 41 mm fue significativamente mayor tanto para semillas con uno y tres meses de edad. Por tanto, la velocidad máxima de germinación y el desarrollo de las plántulas no estuvieron correlacionados con la edad de las semillas como se esperaba, ya que según Bewley y colaboradores (2012) a mayor tiempo de almacenamiento ocurre una progresiva pérdida de viabilidad que reduce la tasa de germinación y la habilidad para desarrollar plántulas capaces de continuar con el ciclo. Sin embargo, el comienzo de la germinación en menor tiempo de imbibición y la alta capacidad germinativa de las semillas más jóvenes (de un mes de edad) expresaron un menor grado de estrés en éstas semillas.

Pese a que no hubo un vínculo entre el comportamiento germinativo y el desarrollo de las plántulas, ni tampoco la observación de anomalías en las mismas que corroborara la pérdida de vigor, el que las proporciones de semillas no germinadas y las proporciones de plántulas necrosadas (por el ataque de patógenos) (observación personal) hayan sido menores en aquellos tratamientos que fueron almacenados por un mes (Apéndice III), sugiere que las semillas más vigorosas fueron aquellas de menor edad.

Cabe señalar que aún las plántulas infestadas que alcanzaron una longitud mayor a 41 mm fueron descartadas del análisis, ya que las semillas menos vigorosas son más susceptibles a una infección microbiana, y además, según Delouche y Caldwell (1960) el efecto de los microorganismos es secundario en la mortalidad de las semillas y plántulas, por lo que su interacción con las mismas no debe ser la causa principal del fracaso de la germinación o el establecimiento.

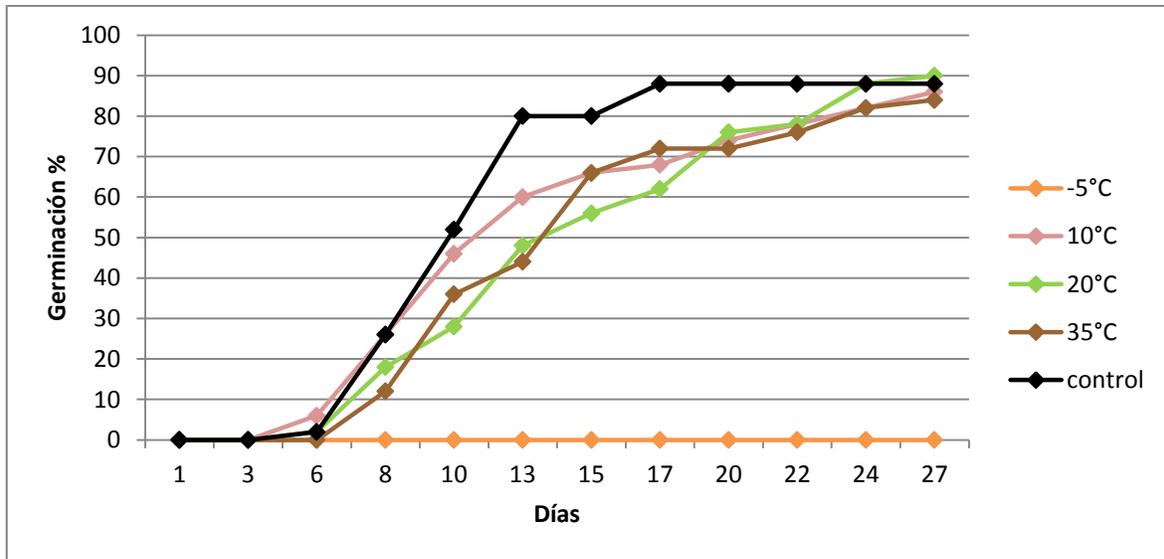


Figura 24. Germinación acumulada (con los promedios de germinación) de los lotes de semillas almacenados un mes (t_1) a diferentes temperaturas. No se mostraron los e.e. para no dificultar la interpretación de la figura.

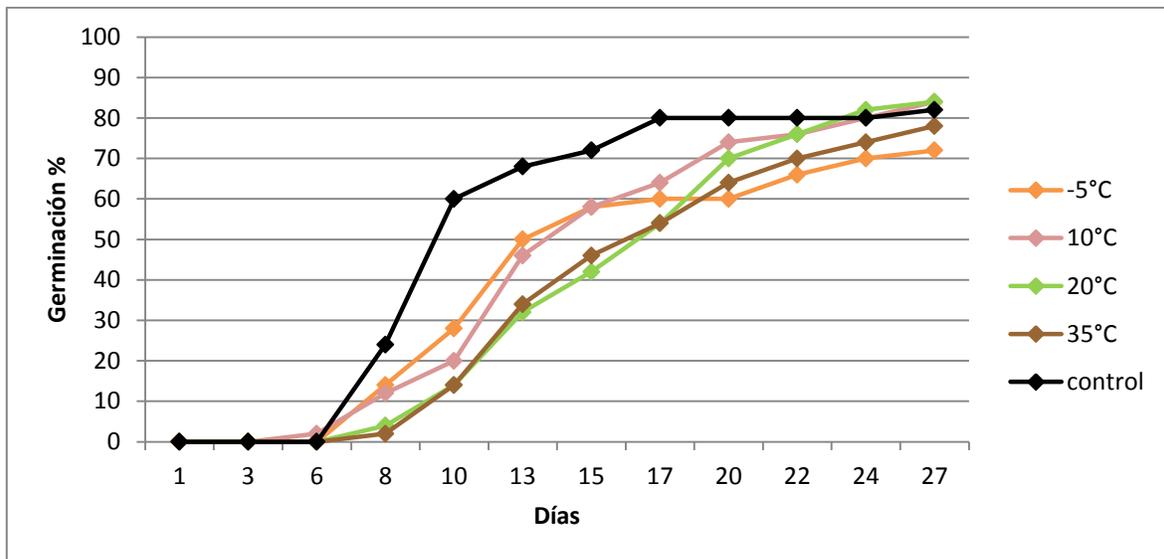


Figura 25. Germinación acumulada (con los promedios de germinación) de los lotes de semillas almacenados dos meses (t_2) a diferentes temperaturas. No se mostraron los e.e. para no dificultar la interpretación de la figura.

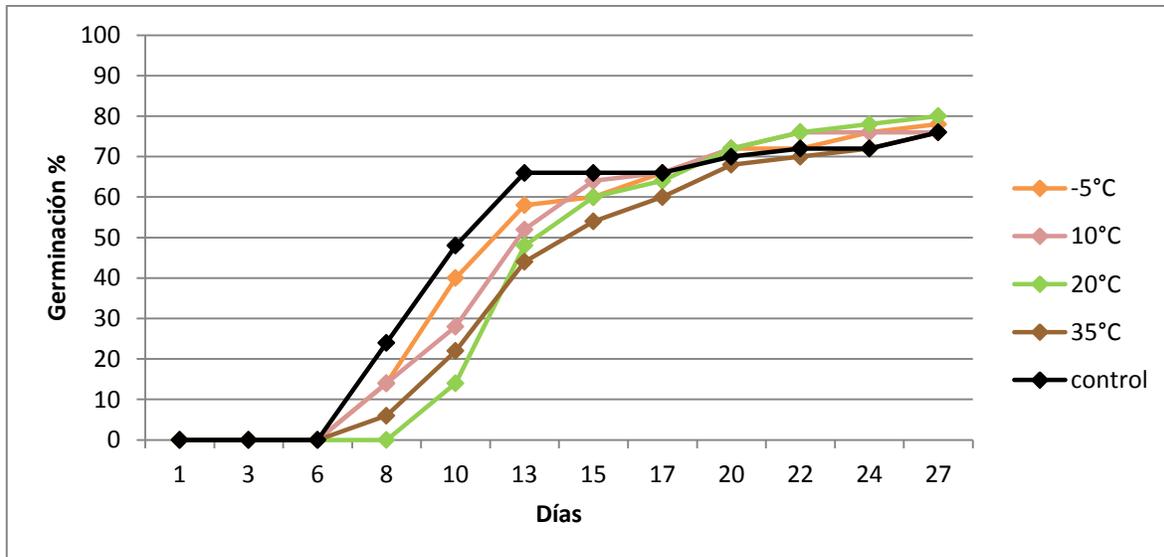


Figura 26. Germinación acumulada (con los promedios de germinación) de los lotes de semillas almacenados tres meses (t_3) a diferentes temperaturas. No se mostraron los e.e. para no dificultar la interpretación de la figura.

La inviabilidad del lote t_1 -5°C, la cual se determinó por la incoloración de todas las semillas en tetrazolio debido a la ausencia de germinación en todas las repeticiones (aún después de una segunda desinfección y cambio de sustrato, a los 13 días de la siembra), puede explicarse por un exceso de humedad en los propágulos previo a su almacenamiento, el cual probablemente propició un colapso térmico dentro de los tejidos celulares, ya que el daño por enfriamiento se presenta cuando se congela el agua dentro de la semilla (Belmont, 2014). Esta suposición deriva de la germinación de algunas diásporas E (provenientes de la misma cosecha y desinfección) en un frasco de vidrio almacenado a 20°C (datos no mostrados), la cual sugirió que las mismas no se dejaron secar el tiempo suficiente, de tal modo que el vestigio de humedad desencadenó la germinación a dicha temperatura. Agregando que las semillas (no recién colectadas) en imbibición comienzan a germinar entre 6 y 7 días a 20/22°C y a los 10 días a temperatura ambiente, y que no germinan a 35°C (observación personal), su respuesta germinativa a la temperatura de la cámara, sugiere que es una especie propia de bosques templados, puesto que se ha reportado que las especies de ambientes fríos tienen una adecuada germinación a 20°C (MacGinnies, 1960).

Según Conner (1987), un intervalo óptimo de temperaturas para la germinación entre 14 y 21°C señala que es menos probable que dicho proceso ocurra en otoño o invierno. En relación a esto, la germinación máxima registrada en campo en el mes de agosto coincide con la salida del verano y entrada del otoño (septiembre). Por lo tanto, la germinación de *A. elongata* no sólo puede estar mediada por la estación lluviosa sino también por la especificidad del vínculo entre la humedad y la temperatura dentro de dicha estación, puesto que los requerimientos de humedad y temperatura como interacción pueden restringir la germinación entre transiciones sub-estacionales (Conner, 1987), siendo periódica y gradual (de acuerdo al grado del heteroblastismo y de viabilidad) a través de los comienzos del verano o de la estación lluviosa.

Dado que la resistencia de las semillas al estrés (por las condiciones adversas en campo, durante el almacenamiento o transporte) es uno de los principios utilizados para la evaluación del vigor (Isely, 1958; Delouche y Caldwell; Marcos-Filho, 1998), puesto que puede dar un indicio sobre la tolerancia de las mismas a través de la respuesta germinativa y el desarrollo y la morfología de la plántula, se consideraron dos temperaturas extremas de almacenamiento, siendo la de -5°C la mínima y la de 35°C la máxima, ya que una baja temperatura puede generar lesiones en las semillas por enfriamiento (Corbineau y Côme, 1989) y una alta puede promover el envejecimiento (Bewley *et al.*, 2012). Es importante señalar que en esta investigación la prueba se delimitó a la respuesta fisiológica en condiciones favorables luego de un almacenamiento únicamente a diferentes temperaturas.

El hecho de que las temperaturas extremas no hayan afectado el vigor de las semillas, parece confirmar que son semillas ortodoxas, ya que a menor contenido de humedad menor es el riesgo de un daño por congelación o deshidratación a una baja o alta temperatura. Por otro lado, el intervalo de temperaturas al que fueron expuestas las semillas permitió la maduración del embrión y/o el equilibrio hormonal entre AAB y AG durante el almacenamiento, debido a la latencia morfológica y/o fisiológica que presentan, ya que como se observa en las Figuras 24, 25 y 26 las primeras observaciones de germinación se registraron entre los 6 y 8 días, lo cual de acuerdo con Morgan (1995),

equivale a la transición de una rápida (<7 días) a moderada respuesta germinativa (>7 días) en semillas de climas templados.

Los resultados también mostraron que las semillas no requieren de una estratificación fría para la ruptura de la latencia endógena, la cual además de acelerar el comienzo de la germinación también puede incrementar el porcentaje de germinación (Hooper *et al.*, 1985; Figueroa *et al.*, 1996 Olmez *et al.*, 2007), puesto que con o sin un pre-acondicionamiento frío (a -5°C o 10°C), los tratamientos tuvieron un comportamiento similar en el *lag time* y la capacidad germinativa. Además se confirma que las semillas no presentan una latencia física impuesta por la dureza o impermeabilidad de la testa o pericarpio, ya que tampoco requieren de un pre-acondicionamiento a altas temperaturas, como 35°C, o una imbibición en una amplia temperatura fluctuante para el ablandamiento de las cubiertas protectoras mediante la degradación térmica (Taylor, 1981; Guenni *et al.*, 1999). Por lo anterior, las semillas presentan una latencia que no necesariamente está condicionada por las estaciones cálidas ni frías y que puede desaparecer sólo con el tiempo, luego de la dispersión.

Aunque el establecimiento de un nuevo individuo depende de la calidad de la semilla, definida por sus características fisiológicas y bioquímicas (Bewley *et al.*, 2012), las cuales están mediadas por el ambiente y las interacciones bióticas, la emergencia de la radícula no necesariamente esta correlacionada con el desarrollo exitoso de la plántula para el establecimiento (Yaklich y Kulik, 1979; Bewley *et al.*, 2012) (Figura 2), tal como se observa en el desbalance de la capacidad germinativa y la proporción de plántulas con un tamaño ≥ 41 mm. Por ello, algunos autores han sugerido que la transición semilla-plántula frecuentemente es el proceso más vulnerable de la historia de vida de una planta (Augspurger, 1979; Masaki *et al.*, 2007).

Dado que algunos individuos de *A. elongata* también están presentes al interior del bosque y que los requerimientos esenciales para su germinación no sólo se concentran en microambientes generados por la actividad humana, es posible deducir que ésta especie es generalista y que posee una plasticidad fenotípica que le permite desempeñarse de diferentes formas en diferentes condiciones ambientales. Agregando que las semillas

pueden tolerar la ausencia de estímulos de humedad durante su estado de reposo, lo cual no repercute en su viabilidad, así como un amplio intervalo de temperaturas constantes en su almacenamiento (hasta por tres meses), su categorización debe ser de índole generalista-tolerante. En términos de una amplia tolerancia, una alta producción de propágulos, una dispersión favorecida por estructuras de adhesión, una viabilidad prolongada en las semillas y una germinación discontinua, ésta especie es una maleza.

Cabe señalar que aunque agrupemos a las especies de una u otra forma utilizando diversos términos, éstos en la biología pasan a segundo plano cuando la función ecológica de una especie en una comunidad no se ajusta a lo que frecuentemente ha sido asociado al término o cuando no se realizan estudios ecológicos que respalden una clasificación (Colautti y Richardson, 2009), sobre todo si estos términos se basan en las impresiones que tenemos acerca de las especies sin considerar su ambiente y el régimen de disturbio (tipo, frecuencia e intensidad) que lo afecta.

Coincido con Zavala-Hurtado y colaboradores (2003) sobre la posible función facilitadora de las malezas para el establecimiento de la vegetación primaria, más aun cuando se trata de malezas nativas y arbustivas, ya que se ha demostrado que la proximidad entre arbustos y plántulas de árboles resulta ser benéfica en lugar de perjudicial cuando existe un estrés abiótico, debido a que los arbustos pueden incrementar los nutrientes y el contenido de humedad del suelo (Gómez-Aparicio *et al.*, 2004). En este sentido, es razonable suponer que *A. elongata* genera condiciones de sombra y por lo tanto de humedad para el desarrollo de las plántulas de *Abies religiosa*.

Considero que existe un equilibrio dinámico en las comunidades naturales sujeto a los umbrales de respuesta de las especies o de los individuos de una población, los cuales ocurren según la intensidad y la combinación de los estímulos ambientales. Aunado a ello, la proliferación de una especie debe estar mediada no sólo por sus atributos biológicos sino también por los atributos bióticos y abióticos del sitio donde se mantiene, por alguna razón *A. elongata* no predomina en sitios completamente desprovistos de dosel vegetal, donde las condiciones de luminosidad y temperatura son superiores a las de los bordes de caminos, y donde muy probablemente el estrés hídrico generado por la intensidad de

dichas variables sólo es tolerable por los pastos presentes ahí. Asimismo, por alguna razón su germinación es favorecida a 20°C y simplemente no ocurre a los 35°C.

La integración de éstos resultados junto con las observaciones personales, como el hecho de que *A. elongata* sea más abundante en claros que al interior del bosque, y que exprese un mayor crecimiento y una mayor fructificación en sitios con menor cobertura de dosel que en sitios con mayor cobertura de dosel, sugiere que existe una disyuntiva entre los requerimientos para el desarrollo óptimo de acuerdo al estadio de vida, tal como lo han reportado Pérez-Ramos (2006), Orozco-Segovia y Sánchez-Coronado (2009) y Mendoza-Hernández y colaboradores (2010). Por tanto, aunque los requerimientos esenciales para su germinación no sólo se concentran en los sitios perturbados, se hace necesario estudiar las fases posteriores a su germinación para determinar cuáles son los factores ambientales que influyen durante el establecimiento, el crecimiento, la maduración y la reproducción, así como las interacciones bióticas que están incidiendo en cada estadio, con el fin continuar construyendo el entendimiento de la función ecológica de ésta especie en el bosque de oyamel de la CRM, y en general en los bosques del centro de México, desde un enfoque de la regeneración natural y no perjudicial, puesto que además de ser una maleza suprimida en ciertas condiciones, es nativa y debemos considerar su trayectoria natural en el bosque.

8. Conclusiones

De acuerdo con los resultados se concluye que:

- a) Al menos el 80% de las semillas de *A. elongata* conservó su viabilidad durante 13 meses.
- b) La germinación no estuvo condicionada por la luz ni fue favorecida por una mayor apertura de dosel o un alto nivel de R/RL, ya que las semillas mostraron indiferencia a la luz para dicho proceso.
- c) Sólo el tiempo de almacenamiento mostró un efecto en la pérdida de vigor, ya que las semillas de menor edad fueron las más vigorosas, por otra parte, independientemente de la edad, las semillas toleraron todas las temperaturas de almacenamiento.

9. Literatura citada

- ☞ AccuWeather. 2015. En: <http://www.accuweather.com/es/mx/mexico-weather>
Fecha de consulta: 2 de enero de 2015.
- ☞ Almeida, L., Nava, M., Ramos, A., Espinosa, M., Ordoñez, M. y J. Jujnovsky. 2007. Servicios ecosistémicos en la cuenca del río Magdalena, Distrito Federal, México. *Gaceta ecológica*. 84: 53-64.
- ☞ Augspurger, C. K. 1979. Irregular rain cues and germination and seedling survival of a panamanian shrub (*Hybanthus prunifolius*). *Oecologia*. 44: 53-59.
- ☞ Ávila-Akerberg, V. 2002. *La vegetación de la cuenca alta de río Magdalena: un enfoque florístico, fitosociológico y estructural*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 86 p.
- ☞ Ávila-Akerberg, V. 2004. *Autenticidad de los bosques en la cuenca alta del río Magdalena: diagnóstico hacia la restauración ecológica*. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 124 p.
- ☞ Baskin, C. C. y J. M. Baskin. 1998. *Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of dormancy and germination*. Academic Press. USA. 666 p.
- ☞ Barton-Bray, D. y L. Merino-Peréz. 2004. *La experiencia de las comunidades forestales en México*. Instituto Nacional de Ecología-SEMARNAT. 269 p.
- ☞ Belmont-Osuna, J. M. 2014. *Efecto de la germinación de semillas de *Penstemon roseus* (Plantaginaceae) y *Castilleja tenuiflora* (Orobanchaceae)*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 70 p.
- ☞ Brändel, M. 2005. The effect of stratification temperatures on the level of dormancy in primary and secondary dormant seeds of two *Carex* species. *Plant Ecology*. 178: 163-169.
- ☞ Benítez-Rodríguez, L., Gamboa-deBuen, A., Sánchez-Coronado, M. E., Alvarado-López, S., Soriano, D., Méndez, I., Vázquez-Santana, S., Carabias-Lilo, J., Mendoza, A. y A. Orozco-Segovia. 2013. Effects of seed burial on germination, protein mobilisation and seedling survival in *Dodonaea viscosa*. *Plant Biology*. 16: 732-739.
- ☞ Bewley, J. D., Bradford, K. J., Hilhorst, H. W. M. y H. Nonogaki. 2012. *Seeds: Physiology of development, germination and dormancy*. 3a edition. Springer-Verlag, Nueva York.
- ☞ Bryson, C. y R. Carter. 2004. Biology of Pathways for invasive Weeds. *Weed Technology*. 18: 1216-1220.

- ☞ Calderón de Rzedowski, G. y J. Rzedowski. 2005. *Flora fanerogámica del Valle de México*. CONABIO-Instituto de Ecología, Pátzcuaro. 1406 p.
- ☞ Canham, C. D., Denslow, J. S., Platt, W. J., Runkle, J. R., Spies, T. A y P. S. White. 1990. Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. *Canadian Journal of Forest Research*. 20: 620-631.
- ☞ Castillo-Argüero, S., Martínez-Orea, Y., Meave, J. A., Hernández-Apolinar M., Núñez-Castillo, O., Santibáñez-Andrade, G. y P. Guadarrama-Chávez. 2009. Flora de la Reserva del Pedregal de San Ángel: susceptibilidad de la comunidad a la invasión de malezas nativas y exóticas. En: *Biodiversidad del ecosistema del Pedregal de San Ángel*. Lot A. y Z. Cano-Santana (eds.) Universidad Nacional Autónoma de México. 107-135 pp.
- ☞ Challenger, A. 2003. Conceptos generales acerca de los ecosistemas templados de montaña de México y su estado de conservación. En: Sánchez, O., Vega, E., Peters, E., y O. Monroy-Vilchis (eds.) *Conservación de ecosistemas templados de montaña en México*. Instituto Nacional de Ecología-SEMARNAT. 17-44 pp.
- ☞ Colautti, R. I. y D. M. Richardson. 2009. Subjectivity and flexibility in invasion terminology: too much of a good thing? *Biological Invasions*. 11: 1225-1229.
- ☞ Cone, J. W. y R. E. Kendrick. 1986. Photocontrol of seed germination. En: Kendrick, R. E. y G. H. M. Kronenberg (eds.) *Photomorphogenesis in plants*. Martinus Nijhoff/Dr. W. Junk Publishers. Países bajos. 443-465 pp.
- ☞ Conner, L. N. 1987. Seed germination of five subalpine *Acaena* species. *New Zealand Journal of Botany*. 25: 1-4.
- ☞ Corbineau, F. y D. Côme. 1989. Germination and storage of recalcitrant seeds of some tropical forest tree species. *Forest Tree Physiology*. 46: 89-91.
- ☞ Curtis, H., Barnes, S. N., Schnek, A. y A. Massarini. 2009. *Biología*. 7a edición. Médica Panamericana. Buenos Aires. 1160 p.
- ☞ Dalling, J. Prueba de tinción con tetrazolio para la viabilidad se millas. En: Gilbert, G. Y M. Mejía(eds). 1996. *Manual para las investigaciones de biología de campo*. 2a edición. Universidad de Panamá e Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales. 130 p.
- ☞ Devlaeminck, R., Bossuyt, B. y M. Hermy. 2005. Seed dispersal from forest into adjacent *cropland*. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. 107: 57-64.

- ☞ Di Rienzo, J. A., Casanoves F., Balzarini M. G., González L., Tablada M., Robledo C. W. *InfoStat versión 2014*. Grupo InfoStat, FCA. Universidad Nacional de Cordoba, Argentina.
- ☞ Dickie, J. B., Ellis, R. H., Kraak, H. L., Ryder, K. y P. B. Tompsett. 1990. Temperature and seed storage longevity. *Annals of botany*. 65: 197-204.
- ☞ Dobler-Morales, C. E. 2010. *Caracterización del clima y su relación con la distribución de la vegetación en el suroeste del D.F., México*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 50 p.
- ☞ Dolouche, J. C. y W. P. Caldwell. 1960. Seed vigor and vigor tests. *Proceedings of the Association of Official Seed Analysts*. 50: 124-129 pp.
- ☞ Egley, G. H. y J. M. Chandler. 1983. Longevity of weed seeds 5.5 years in the Stoneville 50- year buried- seed study. *Weed Science*. 31: 264-270.
- ☞ Elias S. y A. Garay. 2004. *Tetrazolium test (TZ), a fast, reliable test to determine seed viability*. Oregon State University.
- ☞ Ellis, R. H., Hong, T. D. y E. H. Roberts. 1991. Effect of storage temperature and moisture on the germination of papaya seeds. *Seed Science Research*. 1: 69-72.
- ☞ Enríquez-Peña, E., Suzán-Azpiri, H. y G. Malda-Barrera. 2004. Viabilidad y germinación de *Taxodium mucronatum* (Ten.) en el estado de Querétaro, México. *Agrociencia*. 38: 373-381.
- ☞ Esau, K. 1977. *Anatomy of seed plants*. John Wiley and Sons. Canada. 550 p.
- ☞ Fenner, M. y K. Thompson. 2005. *The ecology of seeds*. Cambridge University Press. Reino Unido. 250 p.
- ☞ Figueroa, J. A., Armesto, J. J. y J. F. Hernández. 1996. Estrategias de germinación y latencia de semillas del bosque templado de Chiloé, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*. 69: 243-251.
- ☞ Figueroa, J. A., León-Lobos, P., Cavieres, L. A, Pitchard, H. y M. Way. 2004. Ecofisiología de semillas en ambientes contrastantes de Chile: un gradiente desde ecosistemas desérticos a templados-húmedos. En: Cabrera, M. H. (ed.) *Fisiología ecológica en plantas*. Ediciones Universitarias de Valparaíso. Chile. 81-98 pp.

- ☞ Frazer, G.W., Canham, C.D., and Lertzman, K.P. 1999. *Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, user manual and program documentation*. Copyright © 1999: Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York.
- ☞ Freckleton, R. P. y A. R. Watkinson. 2002. Are weed population dynamics chaotic? *Journal of Applied Ecology*. 39: 699-707.
- ☞ Galeana-Pizaña, J. M. 2008. *Estimación del contenido y potencial de carbono, su valoración económica, en la cuenca del río Magdalena, Distrito Federal, México*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Filosofía y Letras, Universidad Nacional Autónoma de México. 74 p.
- ☞ Galicia-Sarmiento, L. y A. E. Zarco-Arista. 2002. El concepto de escala. *Ciencias*. 67: 34-40.
- ☞ García-Romero, A. 2002. An evaluation of forest deterioration in the disturbed mountains of western México City. *Mountain Research and Development*. 22 (3): 270-277.
- ☞ Gómez-Aparicio, L., Zamora, R., Gómez, J. M., Hódar, J. A., Castro, J. y E. Baraza. 2004. Applying plant facilitation to forest restoration: a meta-analysis of the use shrubs as nurse plants. *Ecological Applications*. 14: 1128-1130.
- ☞ Guenni, O., Cameron, D. F., Edey, L. A. y C. Rose. 1999. Efecto de la temperatura sobre la disminución de la dureza seminal en *Stylosanthes hamata* (Leguminosae). *Ecotropicos*. 12: 69-82.
- ☞ Gutterman, 1974. The influence of the photoperiodic regime and red-fared red light treatments of *Portulaca oleracea* L. plants on the germinability of their seeds. *Oecologia*. 17: 713-719.
- ☞ Hill, M. O., D. B. Roy y K. Thompson. 2002. Hemeroby, urbanity and ruderality: bioindicators of disturbance and human impact. *Journal of Applied Ecology*. 39: 708-720.
- ☞ Howe, H. F. y J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 13: 201-228.
- ☞ Hooper, G. M., Smith. D. Wm. y D. J. Parrish. 1985. Germination and seedling growth of northern red oak: effects of stratification and removal pericarp. *Forest Science*. 31 (1): 31-39.
- ☞ International Seed Testing Association (ITSA). 1995. *Handbook of Vigour Test Methods*. 3a edición.

- ☞ Isely, D. 1958. Testing for vigor. *Proceedings of Association of Official Seed Analysts*. 48: 136-138.
- ☞ Jankowska-Blaszczuk, M. y M. I. Daws. 2007. Impact to red : far ratios on germination of temperate forest herbs in relation to shade tolerance, seed mass and persistence in the soil. *Functional Ecology*. 21: 1055-1062.
- ☞ Klein, A. y G. Martins. 1991. Efeito da luz na germinação de sementes de ervas invasoras. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*. 26: 955-966.
- ☞ Lee, W. G., Macmillan, B. H., Partridge T. R., Lister, R. y K. M. Lloyd. 2001. Fruit features in relation to the ecology and distribution of *Acaena* (Rosaceae) species in New Zealand. *New Zealand Journal of Ecology*. 25: 17-27.
- ☞ León-Gutiérrez, J. D. 2011. *Distribución espacial de las propiedades físico-químicas del suelo, y su relación con diferentes variables ambientales en los bosques de Pinus hartwegii y Abies religiosa en la cuenca del río Magdalena, D.F.* Tesis de Licenciatura. Facultad de Filosofía y Letras, Universidad Nacional Autónoma de México. 117 p.
- ☞ López-Curto, M. L., Marqués-Guzmán, J., Murguía-Sánchez, G. 1998. *Técnicas para el estudio del desarrollo en angiospermas*. Las prensas de ciencias. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 116 p.
- ☞ MacGinnies, W. J. 1960. Effects of moisture stress and temperature on germination of six range grasses. *Agronomy Journal*. 52: 159-162.
- ☞ Manfrini, D. 2004. Análisis de vigor en semillas. *Revista del Plan Agropecuario*. 111: 56-58.
- ☞ Marañón, T. 2005. El banco de semillas en el suelo. En: *El monte del mediterráneo en Andalucía*. Consejo Superior de Investigaciones Científicas. España. 145-151 pp.
- ☞ Marcos-Filho, J. 1998. New approaches to seed vigor testing. *Scientia Agricola*. 55: 27-33.
- ☞ Martínez-Gordillo. 2013. Las angiospermas: innovadoras del reino Plantae. En: Márquez-Guzmán, J., Collazo-Ortega, M., Martínez-Gordillo, M., Orozco-Segovia, A. y S. Vázquez-Santana (eds.) *Biología de angiospermas*. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México. 10-16 pp.
- ☞ Martínez-Orea, Y. 2011. *Lluvia y banco de semillas en el bosque templado de la cuenca del río Magdalena, México, D.F.* Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 157 p.

- ☞ Márquez-Guzmán, J. 2011. Semilla. En: Márquez-Guzmán, J., Collazo-Ortega, M., Martínez-Gordillo, M., Orozco-Segovia, A. y S. Vázquez-Santana (eds.) *Biología de angiospermas*. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México. 137-150 pp.
- ☞ Masaki, T., Osumi, K., Takahashi, K., Hoshizaki, K., Matsune, K. y W. Susuki. 2007. Effects of microenvironmental heterogeneity on the seed-to-seedling process and tree coexistence in a riparian forest. *Ecological Research*. 22: 724-734.
- ☞ Meiners, S. J. y S. T. A. Pickett. 1999. Changes in community and population responses across a forest-field gradient. *Ecography*. 22: 261-267.
- ☞ Méndez-Natera, J. R., Merazo-Pinto, J. F. y N. J. Montaña-Mata. 2008. Relación entre la tasa de imbibición y el porcentaje de germinación en semillas de maíz (*Zea mays* L.), caraota (*Phaseolus vulgaris* L.) y quinchoncho (*Cajanus cajan* (L) Mill.) *Revista UDO Agrícola*. 8: 61-66.
- ☞ Mendoza-Hernández, P. E., Orozco-Segovia, A. y I. Pisanty. 2010. Germination, emergence, and survival of *Buddleja cordata* in an urban forest. *Ecological Restoration*. 28: 263-265.
- ☞ Milberg, P., Andersson, L. y K. Thompson. 2000. Large-seed species are less dependent on light for germination than small-seed ones. *Seed Science Research*. 10: 99-104.
- ☞ Molinillo, M. F. y A. Farji. 1993. Cattle as a dispersal agent of *Acaena elongata* (Rosaceae) in the cordillera of Mérida, Venezuela. *Journal of Range Management*. 46: 557-561.
- ☞ Moreno-Martínez, E. 1996. *Análisis físico y biológico de semillas agrícolas*. 3a edición, Universidad Nacional Autónoma de México. 393 p.
- ☞ Morgan, J. W. 1998. Comparative germination responses of 28 temperate grassland species. *Australian Journal of Botany*. 46: 209-219.
- ☞ Murdoch, A. J. y R. H. Ellis. 2000. Dormancy, viability and longevity. En: Fenner, M. (Ed.) *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. 2a edición. CABI. Nueva York. 183-214 pp.
- ☞ Niembro, A. 1995. Producción de semillas de cedro *Cedrela odorata* L. bajo condiciones naturales en Campeche, México. En: *Memorias del Simposio "Avances en la producción de semillas forestales en América Latina"*. CATIE. Managua, Nicaragua. 215-228.

- ☞ Navarro, M. y Lezcano, J. C. 2007. Efecto del método de secado en la longevidad y la calidad de las semillas de *Bauhinia purpurea*. *Pastos y Forrajes*. 30: 437-447.
- ☞ Nonogaki, H., Bassel, G. W. y J. D. Bewley. 2010. Gene expression during germination. *Plant Science*. 179: 574-581.
- ☞ Noronha, A., Andersson, L. y P. Milberg. 1997. Rate of change in dormancy level and light requirement in weed seeds during stratification. *Annals of Botany*. 80: 795-801.
- ☞ Olmez, Z., Temel, F., Gokturk, A. y Z. Yahyaoglu. 2007. Effect of cold stratification treatments on germination of drought tolerant shrubs seeds. *Journal of Environmental Biology*. 28: 447-453.
- ☞ Orozco-Segovia, A., Gamboa de Buen, A. y V. L. Barradas-Miranda. 2009. La diversidad funcional del ecosistema. En: *Biodiversidad del ecosistema del Pedregal de San Ángel*. (eds.) Lot A. y Z. Cano-Santana. Universidad Nacional Autónoma de México. 295-316 pp.
- ☞ Orozco-Segovia, A. y M. E. Sánchez-Coronado. 2009. Functional diversity in seeds and its implications for ecosystem functionality and restoration ecology. En: Gamboa-deBuen, A., Orozco-Segovia, A. y F. Cruz-García (eds.) *Functional diversity of plant reproduction*. 175-216 pp.
- ☞ Orozco-Segovia, A. y Sánchez-Coronado, M. E. 2013. La germinación, quiescencia y latencia y longevidad de las semillas. En: Márquez-Guzmán, J., Collazo-Ortega, M., Martínez-Gordillo, M., Orozco-Segovia, A. y S. Vázquez-Santana (eds.) *Biología de angiospermas*. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 216-235 pp.
- ☞ Parent, S. y C. Messier, 1996: A simple and efficient method to estimate microsite light availability under a forest canopy. *Canadian Journal of Forest Research*. 26: 151-154.
- ☞ Peña-Becerril, J. C., Monroy, A., Álvarez-Sánchez, F. J. y M. S. Orozco-Almanza. 2005. Uso del efecto de borde de la vegetación para la restauración ecológica del bosque tropical. *Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas*. 8: 91-98.
- ☞ Pérez-Ramos, I. M. 2006. *Factores que condicionan la regeneración natural de especies leñosas de un bosque del mediterráneo del sur de la Península Ibérica*. Tesis de Doctorado. Universidad de Sevilla. 348 p.
- ☞ Pérez-Vallmitjana, M. y Romero-Martinengo, J. 2001. *Prácticas de ecología oceánica*. Edicions Universitat de Barcelona. 104 p.

- ☞ Plummer, J. A., Crawford, A. D. y S. K. Taylor. 1995. Germination of *Lomandra sonderi* (Dasypogonaceae) promoted by pericarp removal and chemical stimulation of the embryo. *Australian Journal of Botany*. 43: 223-230.
- ☞ Pons, T. L. 2000. Seed responses to light. En: Fenner, M. (ed.) *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*. 2a edición. CABI. New York. 237-260 pp.
- ☞ Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) IN216014. 2014. *Importancia de las malezas en las comunidades secundarias del bosque templado de la cuenca del río Magdalena*. Responsable Castillo-Argüero, S.
- ☞ Pyšek, P. 1995. On the terminology used in plant invasion studies. En: Pyšek, P., Prach, K., Rejmánek, M. y M. Wade. *Plant invasions: general aspects and special problems*. 71-81 pp.
- ☞ Reyes-Ronquillo, I. G. 2014. *Las malezas en la cuenca del río Magdalena, D.F. indicadores del estado de conservación del bosque*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 58 p.
- ☞ Rice, J. C. 1959. *Evaluation of seed vigor in corn with tetrazolium as compared with other methods*. University Library. State University Mississippi.
- ☞ Roblero-Soto, A. 2012. Caracterización del microambiente lumínico en áreas bajo diferentes sistemas de manejo, utilizando fotografías hemisféricas. *Seminarios de Posgrado*. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma de Nuevo León. 153-161 pp.
- ☞ Rodríguez-Iturbe, I., D'Odorico, P., Porporato, A. y L. Ridolfi. 1999. On the spatial and temporal links between vegetation, climate, and soil moisture. *Water Resources Research*. 35: 3709-3722.
- ☞ Roxburgh, J. R. y D. Kelly. 1995. Uses and limitations of hemispherical photography for estimating forest light environments. *New Zealand Journal of Ecology*. 19: 213-217.
- ☞ Rzedowski, J. y Calderón de Rzedowski, G. 2005. *Flora del bajío y de regiones adyacentes*. Fascículo 135. Instituto de Ecología, Pátzcuaro, 157 p.
- ☞ Salinas, A. R., Yoldjian, A. M., Craviotto, R. M. y V. Bismaro. 2001. Pruebas de viabilidad y calidad fisiológica de semillas de soja. *Pesquisa Agropecuaria Brasileira*. 36: 371-379.

- ☞ Santibañez-Andrade, G. 2009. *Composición y estructura del bosque de Abies religiosa en función de la heterogeneidad ambiental y determinación de su grado de conservación en la cuenca del río Magdalena, México, D.F.* Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 134 p.
- ☞ Steve, S. 2004. What makes a weed a weed: life history traits of native and exotic plants in USA. *Oecologia* 141: 24-39.
- ☞ Taylor, G. B. 1981. Effect of constant temperature treatments followed by fluctuating temperatures on the softening of hard seeds of *Trifolium subterraneum* L. *Australian Journal of Plant Physiology*. 8: 547-558.
- ☞ Thompson, K., Bakker, J. P. y R. M. Bakker. 1997. *The soil seed banks of North West Europe: methodology, density and longevity*. Cambridge University Press. Cambridge.
- ☞ Thompson, K., Band, S. R. y J. G. Hodgson. 1993. Seed size and shape predict persistence in soil. *Functional Ecology*. 7: 236-241.
- ☞ Válio, I. F. M. y F. M. Scarpa. 2001. Germination of seeds of tropical pioneer under controlled and natural conditions. *Brazilian Journal of Botany*. 24 (1): 79-84.
- ☞ Van der Pijl, L. 1982. *Principles of dispersal in higher plants*. Springer. Berlin.
- ☞ Vázquez-Yanes, C., Orozco-Segovia, A., Rincón, E., Sánchez-Coronado, M. E., Huante, P., Toledo, J. R. y Barradas, V. L. 1990. Light beneath the litter in a tropical forest: effect on seed germination. *Ecological Society of America*. 71: 1952-1958.
- ☞ Vázquez-Yanes, C. y A. Orozco-Segovia. 1993. Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 24: 69-87.
- ☞ Vibrans, H. 1999. Epianthropochory in mexican weed communities. *American Journal of Botany*. 86: 476-481.
- ☞ Wesson, G. y P. F. Wareing. 1968. The role of light in the germination of naturally occurring populations of buried weed seeds. *Journal of Experimental Botany*. 20: 402-4013.
- ☞ Whitmore, T. C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology*. 70: 536-538.

-
- ☞ Wilson, M. F. y A. Traveset. 2000. The ecology of seed dispersal. En: Fenner, M.- (Ed.) *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*. 2a edición. CABI. New York. 85-110 pp.
 - ☞ Yaklich, R. W. y Kulik, M. M. 1979. Evaluation of vigor tests in soybean seeds: relationship of the standard germination test, seedling vigor classification, seedling length, and tetrazolium staining to field performance. *Crop Science*. 19: 247-252.
 - ☞ Young, K. R., Ewel J. J. y Brown B. J. 1987. Seed dynamics during forest succession in Costa Rica. *Vegetatio*. 71: 157-173.
 - ☞ Zavala-Hurtado, J. A., Portilla-Gutiérrez. E., Ayala-Fernández, Y. y M. Bravo-Rivera. 2003. Mala, mala, no tan mala maleza. Patrones de distribución espacial de las malezas en el campus Iztapalapa de la UAM. *ContactoS*. 49: 5-14.

Apéndice I

Glosario

Capacidad germinativa: corresponde al porcentaje final de germinación dentro del periodo de registro.

Densidad de flujo fotónico o irradiancia cuántica: cantidad de fotones que recibe un objeto en cierto tiempo.

Fotón: partícula con masa en reposo igual a cero que acarrea la energía de un campo electromagnético.

Estratificación: almacenamiento de las semillas a cierta temperatura.

Estrés hídrico: cuando la demanda de agua es mayor a su disponibilidad.

Lag time: tiempo requerido para el comienzo de la germinación.

Radiación: energía proveniente del sol en forma de ondas electromagnéticas y repartida en una amplia gama de frecuencias, a menudo expresada en términos de irradiancia ($W m^{-2}$), es decir, radiación por unidad de tiempo y de superficie.

Radiación fotosintéticamente activa (RFA): las medidas cuánticas que se restringen a una banda de 400 a 700 nm, que es el espectro que pueden absorber los pigmentos fotosintéticos.

Uniformidad o sincronía: simultaneidad de la germinación.

Velocidad máxima de germinación: corresponde a la velocidad máxima de la tasa de germinación, la cual implica el porcentaje de germinación en el tiempo, mientras más alto sea su valor menor es el tiempo de respuesta de la población.

Apéndice II

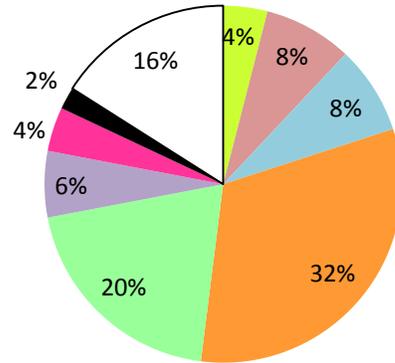
Desinfección de diásporas

Las diásporas destinadas al almacenamiento a diferentes temperaturas y a la germinación en diferentes calidades de luz, se embebieron tres minutos en hipoclorito de sodio al 1% y enjuagaron tres veces seguidas con agua destilada. Antes del almacenamiento en frascos, las diásporas se dejaron secar aproximadamente 24 h sobre papel absorbente.

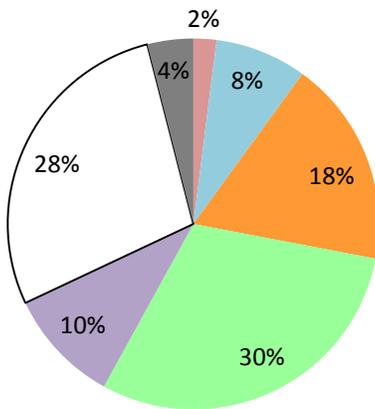
Proporciones de los intervalos del tamaño de las plántulas

- 1-10 mm
- 11-20 mm
- 21-30 mm
- 31-40 mm
- 41-50 mm
- 51-60 mm
- 61-70 mm
- 71-80 mm
- 81-90 mm
- infestadas
- sem no ger

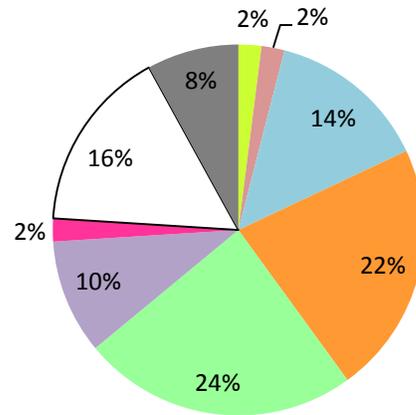
t₁ 10°C



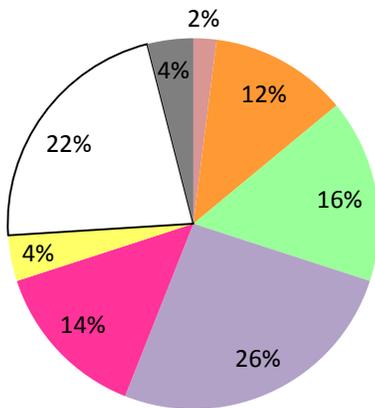
t₂ -5°C



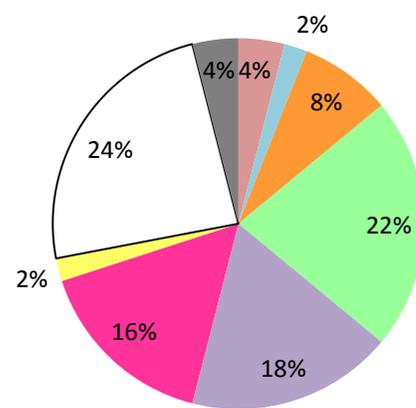
t₂ 10°C



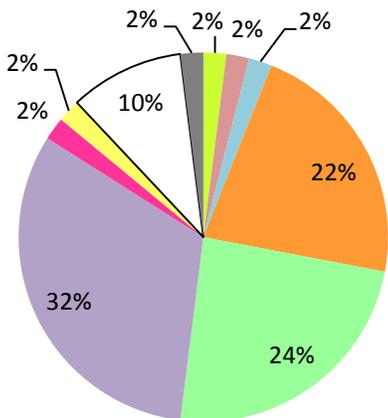
t₃ 5°C



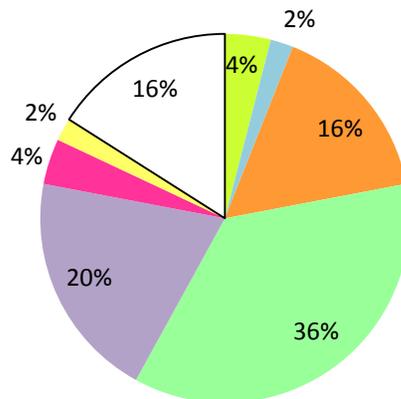
t₃ 10°C



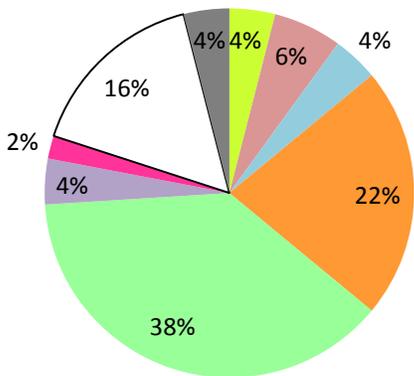
t₁ 20°C



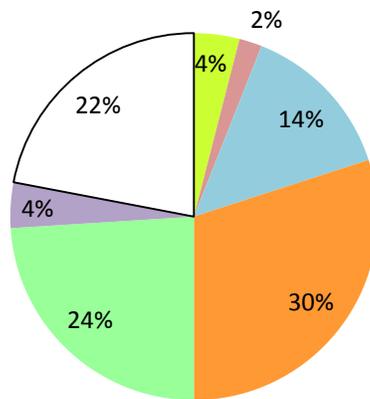
t₁ 35°C



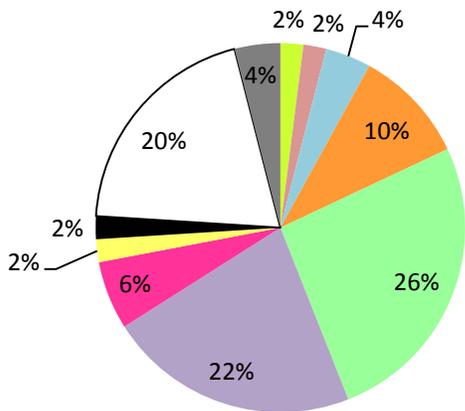
t₂ 20°C



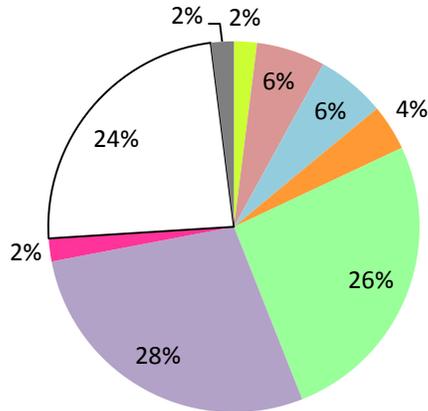
t₂ 35°C



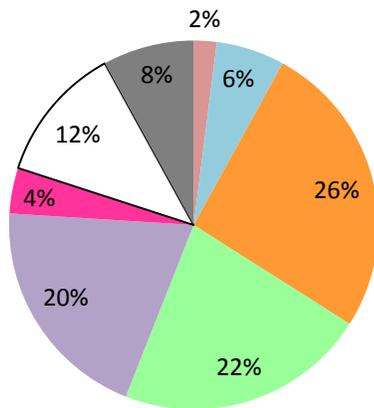
t₃ 20°C



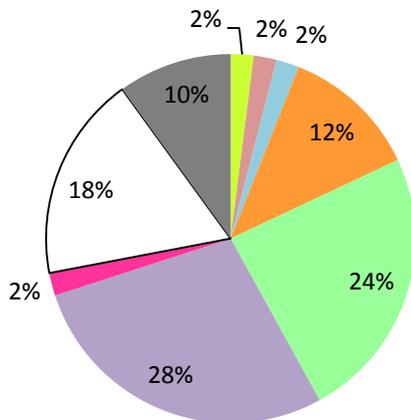
t₃ 35°C



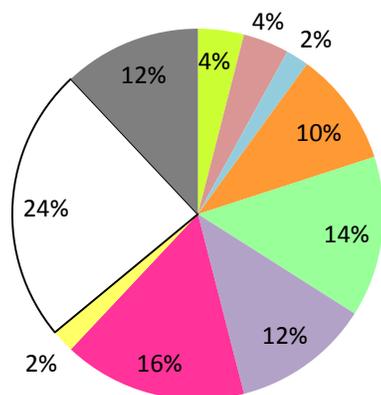
t₁ control



t₂ control



t₃ control



En letras y números grandes se expresa el tiempo (t₁: un mes, t₂: dos meses y t₃: tres meses) y la temperatura de almacenamiento. Los intervalos [1-10 mm] y [11-20 mm] correspondieron a las plántulas que apenas emergían y que aún no desplegaban sus cotiledones. La categoría de *infestadas* corresponde a aquellas plántulas que se contaminaron y la de *sem no ger* a las semillas que no germinaron.