



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE ECOLOGÍA
ECOLOGÍA

**CARACTERÍSTICAS TÉRMICAS DEL NICHU DE GERMINACIÓN EN ESPECIES
TROPICALES Y TEMPLADAS DE LA RESERVA ECOLÓGICA DEL PEDREGAL DE SAN
ÁNGEL.**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA:

JORGE ARTURO MARTÍNEZ VILLEGAS

TUTORA PRINCIPAL: DRA. ALMA DELFINA LUCIA OROZCO SEGOVIA
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM.

COMITÉ TUTOR: DRA. SILVIA CASTILLO ARGÜERO
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM.

DRA. GUADALUPE JUDITH MÁRQUEZ GUZMÁN
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM.

CD.MX.

DICIEMBRE, 2019.



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE ECOLOGÍA
ECOLOGÍA

**CARACTERÍSTICAS TÉRMICAS DEL NICHU DE GERMINACIÓN EN ESPECIES
TROPICALES Y TEMPLADAS DE LA RESERVA ECOLÓGICA DEL PEDREGAL DE SAN
ÁNGEL.**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA:

JORGE ARTURO MARTÍNEZ VILLEGAS

TUTORA PRINCIPAL: DRA. ALMA DELFINA LUCIA OROZCO SEGOVIA
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM.

COMITÉ TUTOR: DRA. SILVIA CASTILLO ARGÜERO
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM.

DRA. GUADALUPE JUDITH MÁRQUEZ GUZMÁN
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM.

CD.MX., MÉXICO.

DICIEMBRE, 2019.

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

ENTIDAD INSTITUTO DE ECOLOGÍA

OFICIO CPCB/1242/2019

ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Subcomité de Ecología y Biología Evolutiva, del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 26 de agosto de 2019 se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTOR EN CIENCIAS** del estudiante **MARTÍNEZ VILLEGAS JORGE ARTURO** con número de cuenta **301294018** con la tesis titulada "**CARACTERÍSTICAS TÉRMICAS DEL NICHOS DE GERMINACIÓN EN ESPECIES TROPICALES Y TEMPLADAS DE LA RESERVA ECOLÓGICA DEL PEDREGAL DE SAN ÁNGEL**", realizada bajo la dirección de la **DRA. ALMA DELFINA LUCIA OROZCO SEGOVIA**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente:	DRA. MARGARITA COLLAZO ORTEGA
Vocal:	DR. CÉSAR MATEO FLORES ORTIZ
Secretario:	DRA. SILVIA CASTILLO ARGÜERO
Suplente:	DR. ZENON CANO SANTANA
Suplente	DRA. ROSA IRMA TREJO VÁZQUEZ

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 15 de noviembre de 2019

COORDINADOR DEL PROGRAMA



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA



COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
UNIDAD DE POSGRADO

Edificio D, 1º Piso. Circuito de Posgrados, Ciudad Universitaria
Alcaldía Coyoacán. C. P. 04510 CDMX
Tel. (+5255)5623 7002 <http://pcbiol.posgrado.unam.mx/>

c. c. p. Expediente del alumno

Agradecimientos institucionales

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca otorgada para la realización de mis estudios (Número de becario: 245529).

A los programas IN 205715 (PAPIIT, UNAM) y 221015 (CONACyT) por los financiamientos recibidos para la realización de este trabajo.

Al Programa de Apoyo para Estudios de Posgrado (PAEP) por los financiamientos recibidos para la asistencia a cursos y congresos donde se presentaron los resultados de este trabajo.

A mi tutora principal, la Dra. Alma Delfina Lucia Orozco Segovia por la dirección de este trabajo.

A los miembros del comité tutorial, las Dras. Silvia Castillo Argüero y Guadalupe Judith Márquez Guzmán por las contribuciones realizadas durante el desarrollo de este trabajo.

Agradecimientos personales

A los sinodales, por la revisión del trabajo. Sus comentarios mejoraron sustancialmente la calidad del escrito. Dres. Margarita Collazo Ortega, César Mateo Flores Ortiz, Zenón Cano Santana y Rosa Irma Trejo Vázquez.

Al jurado de mi examen de candidatura, cuyas aportaciones contribuyeron de manera significativa a mi formación académica. Dres. César Mateo Flores Ortiz, José Alejandro Zavala Hurtado, Clara Leonor Tinoco Ojanguren y Oscar Luis Briones Villarreal.

A María Esther Sánchez Coronado y Pedro Eloy Mendoza Hernández por el apoyo técnico. A la Secretaría Ejecutiva de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (SEREPSA) por las facilidades otorgadas para la realización de este trabajo a través del proyecto “Síndromes de germinación en especies de filiación tropical y templada que crecen en la Reserva del Pedregal de San Ángel” (número de registro: 356).

A los compañeros del Laboratorio de Ecología Fisiológica del Instituto de Ecología, UNAM: Ángel, Humberto, Ivonne, Martín, Ximena, Erik, Luis, Miguel (los 2), Alejandro, Brenda, Mónica, Manuel y los Dres. Blanca Pérez, Alicia Gamboa y Víctor Barradas.

A los laboratorios de Desarrollo en Plantas, Dinámica de Comunidades y Especializado de Ecología de la Facultad de Ciencias, UNAM, por el apoyo que siempre me han brindado, especialmente a Irene Pisanty, Jaime Zúñiga, Yuriana Martínez, Leticia Bonilla, Cynthia Peralta, Tere Valverde, Mariana Hernández y Consuelo Bonfil.

A los profesores de los colegios de Bioestadística y Ecología de la Facultad de Ciencias, UNAM, pero muy especialmente a mis amigas Diana Soriano y Guadalupe Barajas.

A mis compañeros y amigos de licenciatura y posgrado por los buenos momentos, así como también a los profesores por sus enseñanzas. A los amigos del Jardín Botánico por las pláticas de la comida: Noemí, Julio, Andrea, Eduardo, Néstor, Ángeles, Jerónimo, Rebeca y demás.

A mis padres Virginia Villegas y Jorge Martínez, a mis hermanos Daniela y Miguel y demás miembros de las familias Martínez y Villegas (tíos, primos, sobrinos, etc.) por el apoyo incondicional que siempre me han brindado.

Y finalmente a Omar G. Zorzano, con quién he compartido los mejores momentos y que siempre tiene una palabra de aliento. No hay manera de agradecerte todo lo que haces por mí.

Este trabajo está dedicado a:

Mis padres: Virginia Villegas
y Jorge Martínez

A Omar G. Zorzano

A la memoria de mi abuelo
Maximiliano Villegas,
un hombre fuerte y sabio.

*“La principal recompensa debe ser la satisfacción,
el privilegio de trabajar en algo excitante,
la paz interna del logro,
el raro placer de saber que tu vida ha sido diferente”*

S.J. Gould, 1989 (La vida maravillosa)

ÍNDICE

Resumen	i
Abstract	ii
Presentación	iv
Capítulo I.	
Introducción general	1
Capítulo II.	
Antecedentes, objetivos e hipótesis	8
Capítulo III.	
Plant attributes and their relationship to the germination response to different temperatures of 18 species from central Mexico	22
Capítulo IV.	
The plasticity of the germinative response in the populations of two xeric species inhabiting two contrasting environments of Central Mexico.....	37
Capítulo V.	
Discusión general y conclusiones	78

RESUMEN

Martínez-Villegas J.A. 2019. *Características térmicas del nicho de germinación en especies tropicales y templadas de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel*. Tesis de doctorado. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.

La respuesta germinativa está regulada por una gran cantidad de factores ambientales, tales como la temperatura, la disponibilidad de agua, el ambiente gaseoso y la luz, entre otros. Estos factores pueden actuar antes de que ocurra la dispersión de sus semillas o después de este proceso. Cuando la disponibilidad de agua no es limitada, la temperatura afecta la velocidad a la que ocurre la germinación, el nivel de latencia y la tasa de deterioro de las semillas. Se ha propuesto que la respuesta germinativa ante la temperatura es un reflejo de las condiciones térmicas del sitio de procedencia de las especies, por lo tanto, está relacionada con la adaptación de las plantas a su ambiente. Sin embargo, además de la procedencia de las especies, existen ciertos atributos que pueden afectar la respuesta germinativa ante este factor, tales como la filiación biogeográfica de las especies, el tamaño de la semilla, la forma de vida y el ciclo de vida de las especies, entre otros.

Dada la importancia de la respuesta germinativa en la estructura de las poblaciones, la composición y abundancia de las comunidades y el funcionamiento de los ecosistemas, en este estudio se determinaron, por una parte, la capacidad germinativa y algunas características térmicas del nicho de germinación (temperaturas cardinales y tiempo térmico para el 50% de germinación, $\theta_{T(50)}$) en 18 especies que habitan en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA) y si éstas se relacionaron con la filiación biogeográfica de las especies, su forma de vida, su ciclo de vida o el tamaño de sus semillas. Por otra parte, se evaluó si hubo plasticidad en estas respuestas a través de la siembra de semillas recién recolectadas, almacenadas en laboratorio y enterradas recíprocamente en dos especies (*Echeveria gibbiflora* y *Penstemon campanulatus*) que presentaron poblaciones en dos sitios contrastantes (REPSA y Parque Ecológico de la Ciudad de México, PECM). Tanto la REPSA como el PECM son áreas que pertenecen al Pedregal de San Ángel.

Se encontró que la temperatura afectó al porcentaje final de germinación en 16 de las 18 especies estudiadas. La temperatura base para la germinación (T_b) osciló entre 5 y 13°C para la mayoría de las especies, y sólo en tres especies estos valores fueron superiores (entre 19 y 21.5°C). Se observaron dos grupos en función del $\theta_{T(50)}$: uno presentó valores entre 7 y 30°Cd,

y el otro entre 50 y 109°Cd. Esta separación se debió al tipo de ciclo de vida que presentaron las especies (anual y perenne) y está relacionada con la velocidad a la que ocurre la germinación. La filiación biogeográfica de las especies, su forma de vida y el tamaño de las semillas no tuvieron relación con la T_b ni con el $\theta_{T(50)}$.

Se ha documentado que la procedencia de las semillas tiene efecto sobre estas variables, ya que han evolucionado de manera independiente entre poblaciones de acuerdo a las condiciones ambientales presentes en el sitio donde habitan. El lugar de procedencia sí tuvo efecto significativo sobre el porcentaje de germinación en *P. campanulatus*. Existió efecto del enterramiento de las semillas sobre la T_b en *E. gibbiflora* y sobre la temperatura máxima (T_t) en *P. campanulatus*. También se observó que en ambas especies hubo efecto sobre el $\theta_{T(50)}$. Adicionalmente, se encontró una respuesta similar al enterramiento en las semillas de *P. campanulatus* que fueron almacenadas en el laboratorio. Estas respuestas están estrechamente relacionadas con cambios en el nivel de latencia que presentan las semillas y se discute el papel que tienen tanto el almacenamiento en laboratorio como las condiciones ambientales experimentadas durante el enterramiento.

La caracterización de la respuesta germinativa ante la temperatura y de algunos componentes del nicho térmico de germinación es esencial para entender la presencia de las especies en ciertos hábitats. Además, junto con la caracterización de otros componentes del nicho de germinación como el potencial hídrico base (ψ_b) y el tiempo hídrico (θ_H) permitirán realizar modelaciones de la respuesta germinativa ante diferentes escenarios climáticos, esto con la finalidad de entender la persistencia y colonización de nuevos hábitats, por lo que se propone su determinación y aplicación en futuros estudios.

ABSTRACT

The seed germination response is affected by many environmental factors such as the temperature, water availability, gaseous environment and light. These factors might act pre-dispersion or post-dispersion. From these factors, the temperature, when water is not limiting, affect germination rate (velocity), dormancy level and seed deterioration. It has been proposed that germination response to temperature reflect the thermal conditions of the species provenance, so is related with plant adaptation to their environment. Nevertheless, other traits might affect the germination response to temperature, such as, species biogeographic filiation, seed size, life form and life cycle, among others.

Given the importance of seed germination response in population structure, community's composition and abundance, and ecosystem functioning, in this research I first determine germination capacity and some thermal features of the seed germination niche (cardinal temperatures and thermal time to 50% of germination, $\theta_{T(50)}$) in 18 species that inhabit the Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA) and if they have a relationship with species biogeographic filiation, life form, life cycle or seed size. On the other hand, I evaluated if these responses show plasticity, using seeds collected recently, stored in laboratory for two months and reciprocally buried in field conditions during two months. Two species were used (*Echeveria gibbiflora* and *Penstemon campanulatus*), which are present as populations in contrasting sites (REPSA and Parque Ecológico de la Ciudad de México, PECM).

With respect to the characterization of some thermal features of the seed germination niche, I found that temperature affect final germination percentage in 16 of the 18 species studied. Base temperature for germination (T_b) ranged between 5 and 13°C in most of the species, and only in three species these values were greater (between 19 and 21.5°C). Two groups were observed in function to $\theta_{T(50)}$, one of them with values between 7 and 30°Cd and the other one with values between 50 and 109°Cd; this distinction was due to the species' life cycle (annual and perennial) and is related with the germination rate. The species biogeographic filiation, life form and seed size have not relationship neither T_b nor $\theta_{T(50)}$.

Some studies suggest that seed provenance has effect in these variables, so they have evolved independently among populations according to their own environmental conditions. Seed provenance had significant effect on germination percentage of *P. campanulatus*. Burial had effect in the T_b in *E. gibbiflora* and in ceiling temperature (T_c) in *P. campanulatus*. In both species, a weak effect was observed in the $\theta_{T(50)}$. Additionally, in *P. campanulatus*, a similar response was observed in both buried seeds and laboratory stored seeds. These responses are strongly related with changes in seed dormant level, so the role of laboratory storage and environmental conditions during burial are discussed.

Determination of both germination response to temperature and some thermal features of the seed germination niche are essential to understand the presence of species in their habitats. So, the characterization of other components of the germination niche as base water potential and hydrotime will allow modeling germination responses under different climatic scenarios with the aim to understand the persistence and colonization of new habitats. For this reason, their determination and application is proposed for future researches.

PRESENTACIÓN

En este trabajo se caracterizaron algunos componentes térmicos del nicho de germinación en 18 especies de filiación biogeográfica tropical y templada que habitan en el matorral xerófilo del Pedregal de San Ángel (también conocido como Pedregal del Xitle), las cuales además presentan atributos específicos contrastantes como el ciclo de vida y la forma de vida. Diversos trabajos señalan que estos componentes térmicos se encuentran relacionados con la filiación biogeográfica de las especies. Sin embargo, dichos trabajos están realizados con especies de interés agrícola o malezas asociadas a estos cultivos, además de que están ubicados en zonas donde no existe interacción de elementos biogeográficos contrastantes ni tampoco en zonas que actúen como límite entre reinos biogeográficos, características que sí tiene el Pedregal de San Ángel. No obstante, se tiene documentado que existen otras características que pueden afectar a las características térmicas del nicho de germinación, por ejemplo, las condiciones ambientales del sitio donde habitan los individuos, la forma de vida de las especies, el tipo de ciclo de vida que presenten y el tamaño de las semillas, por mencionar algunos. Es por ello que en este trabajo se determinaron algunos componentes térmicos del nicho de germinación en especies de filiación biogeográfica tropical y templada. Con esto se puede identificar si estos componentes están determinados por procesos evolutivos ligados a la filiación biogeográfica de las especies, o bien, si estos componentes presentan estrategias adaptativas a las condiciones del sitio o a alguna otra característica de las especies, como su ciclo de vida o su forma de vida.

Esta tesis está organizada de la siguiente forma. En el capítulo I se presenta la introducción al tema, en la cual se enfatiza la importancia ecológica que tienen la germinación y el nicho de germinación y cuáles son sus principales componentes. Además se da evidencia sobre la relación del nicho de germinación y la filiación biogeográfica de las especies.

En el capítulo II se muestran los antecedentes del trabajo. Se hace una revisión del efecto de la temperatura sobre la respuesta germinativa, de los componentes térmicos que determinan el nicho de germinación, y de los orígenes de la biota del matorral xerófilo del Pedregal de San Ángel. Además, se presenta el objetivo y la hipótesis generales.

En el capítulo III se evaluó la respuesta germinativa y se determinaron algunas características térmicas del nicho de germinación en 18 especies de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA) en un gradiente de temperaturas constantes. Esta zona corresponde a la parte baja del Pedregal de San Ángel. Adicionalmente, se evaluó si los

requerimientos térmicos para la germinación de estas especies están relacionados con su origen biogeográfico, su forma de vida, su ciclo de vida o el peso de sus semillas. Este capítulo funge como artículo requisito, bajo la siguiente referencia: Martínez-Villegas J.A., Castillo-Argüero S., Márquez-Guzmán J. y Orozco-Segovia A. (2018) Plant attributes and their relationship to the germination response to different temperatures of 18 species from central Mexico. *Plant Biology*, **20**: 1042–1052. DOI: 10.1111/plb.12882.

En el capítulo IV se investigó si la respuesta germinativa y los requerimientos térmicos en dos especies del Pedregal de San Ángel (*Echeveria gibbiflora* y *Penstemon campanulatus*) se ven afectados por la población de la que provienen sus semillas. Esto se evaluó a través de experimentos de germinación realizados con semillas procedentes de dos poblaciones presentes en dos localidades del Pedregal de San Ángel que son contrastantes en altura, temperatura y precipitación, la REPSA y el Parque Ecológico de la Ciudad de México (PECM). El PECM representa a la parte alta del Pedregal de San Ángel. Esto se evaluó sembrando semillas 1) recién recolectadas, 2) almacenadas en laboratorio durante dos meses y 3) enterradas en campo recíprocamente, en un gradiente de temperaturas constantes. Este capítulo fue enviado para publicación a una revista indizada: Martínez-Villegas J.A., Castillo-Argüero S., Márquez-Guzmán J. y Orozco-Segovia A. The plasticity of the germinative response in the populations of two xeric species inhabiting two contrasting environments of Central Mexico.

Finalmente, en el capítulo V se presenta la discusión general y se formulan las principales conclusiones del trabajo, integrando los principales hallazgos realizados en los capítulos previos.

INTRODUCCIÓN GENERAL

La distribución geográfica de las plantas está determinada por una gran cantidad de factores como la temperatura, la precipitación, la luz, las características edáficas del sitio, las interacciones bióticas en las que se ven involucradas, y por factores históricos como la deriva continental y la aparición de barreras geográficas, entre otros (Woodson 1947; Woodward 1987). En especial, hay evidencia de que a escala global este proceso está correlacionado con la respuesta fisiológica de las plantas ante la temperatura y la precipitación (o disponibilidad de agua), mientras que la respuesta de las plantas frente a las características del relieve determinará su distribución a escala local (Woodson 1947; Woodward 1987; Woodward y Williams 1987; Köckemann *et al.* 2009).

La respuesta fisiológica de las plantas ante los elementos del clima se puede observar en diferentes características funcionales tales como la producción y asignación de biomasa, la tasa fotosintética, la fenología vegetativa y reproductiva y las características de las semillas (capacidad germinativa o estado de latencia), entre muchas otras (Díaz y Cabido 2001; Violle *et al.* 2007). Las respuestas funcionales que presentan las especies se encuentran dentro de un intervalo de condiciones ambientales determinado por su plasticidad, la cual se expresa dependiendo del sitio donde éstas se desarrollen (Violle *et al.* 2007). Por lo tanto, las plantas responderán de manera diferencial ante las distintas condiciones ambientales presentes en los sitios, por lo que la diversidad funcional para cada especie puede ser amplia.

La respuesta germinativa de las semillas (por ejemplo, porcentaje, tasa o velocidad, sincronía y tiempo de retraso) ante los diferentes factores ambientales es un atributo funcional de particular importancia, ya que, además de ser uno de los primeros fenotipos que se expresan en el ciclo de vida de las plantas, está sujeta a la selección natural antes de que ocurra el establecimiento de individuos (Donohue 2005; Donohue *et al.* 2010). De esta manera, el conjunto de condiciones en las que puede ocurrir la germinación y/o presentarse un estado de quiescencia o de latencia en las semillas puede afectar la adaptación de las

plántulas a las condiciones que experimentarán una vez que ocurre la germinación, además de ser un componente esencial para entender la presencia y la abundancia de especies dentro de una comunidad (Grubb 1977; Allen y Meyer 1998; Donohue *et al.* 2010; Jiménez-Alfaro *et al.* 2016). Este conjunto de condiciones se ha denominado nicho de germinación por algunos autores como Thompson *et al.* (1999), Brändle *et al.* (2003), Thompson y Ceriani (2003) y Fernández-Pascual *et al.* (2013), por mencionar algunos.

Este nicho de germinación forma parte de los procesos que están involucrados en lo que Grubb (1977) identificó como el nicho de regeneración, que, a su vez, es uno de los componentes del nicho ecológico de las plantas. El nicho de regeneración hace referencia a que la coexistencia y riqueza de especies en una comunidad se debe principalmente a las diferencias que presentan en sus requerimientos para el reemplazo o reclutamiento de individuos, e incluye procesos tales como la producción de semillas viables, la dispersión, la germinación, el establecimiento y el crecimiento inicial (Grubb 1977). En especial, la germinación es una de las fases del ciclo de vida de las plantas más vulnerables ante los factores presentes en el medio (Chambers y MacMahon 1994; Silvertown y Charlesworth 2001) y, dada su importancia en el reclutamiento de nuevos individuos vía sexual, su papel como modeladora de las comunidades y los ecosistemas es relevante (Grubb 1977). Por ello, al verse alteradas la temperatura y la disponibilidad de agua, ya sea a una escala global, regional o local, habrá un efecto directo sobre estos niveles de organización.

En este sentido, es razonable pensar que la amplitud y las características que tenga este nicho de germinación se relacionen con la distribución geográfica que presentan las especies. Brown (1984) argumenta que la relación entre la amplitud del nicho de las especies y la amplitud de su distribución geográfica es positiva, y a pesar de que esta relación pareciera obvia, son pocos los trabajos que ofrecen evidencia empírica a su favor (Köckemann *et al.* 2009; Slatyer *et al.* 2013). En cuanto a las características del nicho de germinación y la distribución de las especies, existe suficiente evidencia de que la distribución de las plantas se limita a aquellos lugares donde las condiciones sean las adecuadas para que ocurra la germinación. Muchos trabajos han evaluado el efecto de la temperatura en condiciones de laboratorio, y se reporta que la germinación ocurre bajo las temperaturas características de la temporada de crecimiento del sitio donde fueron recolectadas las semillas (Thompson 1970a,b, 1973a,b; Grime *et al.* 1981; Labouriau 1983; Thompson *et al.* 1999; Probert 2000; Brändle *et al.* 2003; Bewley *et al.* 2013). Sin embargo, no en todos los casos la existencia de un

nicho de germinación amplio significa que la distribución de las plantas también lo sea (Donohue *et al.* 2010).

También se ha sugerido que las condiciones que favorecen la germinación no sólo reflejan las características que tiene el lugar donde crecen las especies, sino también reflejan su origen geoclimático (Trudgill *et al.* 2000; Baskin y Baskin 2014; Dürr *et al.* 2015). Para analizar esta idea, se ha evaluado el papel que tiene la temperatura y el potencial hídrico (Ψ), en especial las temperaturas cardinales, el tiempo térmico y el potencial hídrico base. Las temperaturas cardinales son la temperatura base (T_b , que es aquella temperatura por debajo de la cual no ocurrirá la germinación), la temperatura tope (T_t , que es la temperatura por arriba de la cual no ocurre la germinación) y la temperatura óptima (T_o , que es la temperatura en donde la germinación ocurrirá a un mayor porcentaje y velocidad), mientras que el tiempo térmico (θ_T) es un umbral de energía térmica acumulada para que se desencadene un proceso, en este caso, la germinación de una determinada fracción de semillas (g , y en el caso de la germinación $\theta_{T(g)}$), y se mide en unidades térmicas grados centígrados/unidad de tiempo ($^{\circ}\text{Ct}$) (Mayer y Poljakoff-Mayber 1975; Roberts 1988). Por otra parte, el potencial hídrico base (Ψ_b) es el potencial hídrico por debajo del cual no ocurre la germinación.

Dürr *et al.* (2015), a través de una revisión bibliográfica, relacionaron la T_b con el θ_T necesario para el 50% de germinación ($\theta_{T(50)}$) en 243 especies de plantas agrupadas en diferentes gremios, entre los que se encuentran árboles tropicales, cactáceas, especies forrajeras, cultivos y especies hortícolas. Se encontró que existe una relación negativa entre ambas variables, es decir, a menor T_b se requería mayor $\theta_{T(50)}$; además los árboles tropicales tienen una germinación más lenta comparada con la velocidad a la que ocurre la germinación de especies hortícolas o cultivos de regiones templadas o frías (Figura 1.1). Esto además indica que, independientemente del grupo de plantas, la germinación es más rápida conforme aumenta la T_b , ya que la cantidad de $^{\circ}\text{Cd}$ que deben acumular disminuye. Trudgill *et al.* (2000) también encontraron una relación negativa entre la T_b y el $\theta_{T(50)}$ en 31 especies de herbáceas, tanto silvestres como cultivadas, en el Reino Unido.

En un estudio realizado por Rosbakh y Poschlod (2015) se evaluó la T_b en 49 especies y la relacionaron con la temperatura media anual (TMA) del sitio donde se realizó la recolecta de semillas. Las especies se separaron en tres grupos, dependiendo de la familia taxonómica [(1) Poaceae, (2) Caryophyllaceae y (3) Asteraceae y otras]. Los autores encontraron una relación negativa entre la T_b y la TMA en los tres grupos (Figura 1.2). El resultado de este trabajo refuerza la idea de que las características de las especies relacionadas con el

reclutamiento de nuevos individuos (producción de semillas viables, dispersión, germinación, establecimiento y crecimiento, es decir, el nicho de regeneración de las plantas; Grubb 1977) son fundamentales para entender la distribución de las especies. De estas características destaca la germinación, ya que las condiciones bajo las cuales ocurre brindan un reflejo de las condiciones ambientales presentes en el lugar donde se distribuyan los individuos (Thompson 1970a,b, 1973a,b).

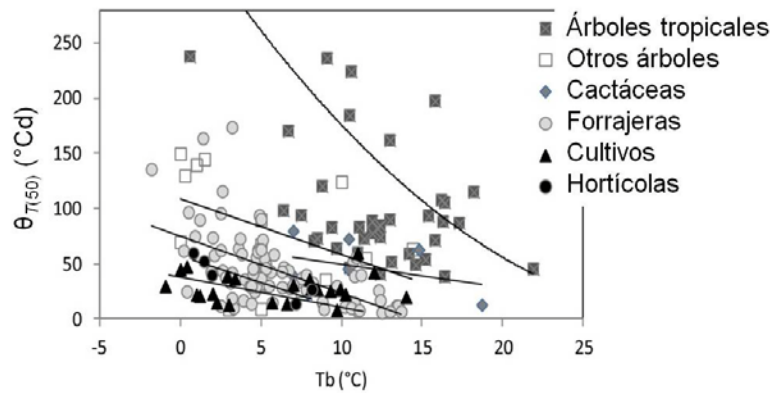


Figura 1.1. Relación negativa entre T_b y $\theta_{T(50)}$ en diferentes grupos de especies (Tomado y modificado de Dürr *et al.* 2015).

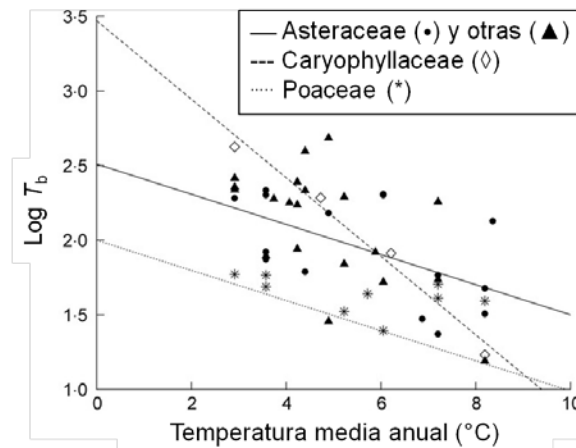


Figura 1.2. Relación negativa entre el logaritmo de la T_b y la temperatura media anual del sitio de recolección de las semillas. Se presentan las relaciones para cada grupo de especies (Tomado y modificado de Rosbakh y Poschlod 2015).

Se ha propuesto que el intervalo de temperaturas para que ocurra la germinación, definido por la T_b y la T_t , y el $\theta_{T(50)}$ son rasgos que caracterizan a cierta especie (Dürr *et al.* 2015). Quizá esto sea aplicable a algunos cultivares y genotipos de especies de cultivo, ya que, en muchos casos sus semillas presentan baja o nula variabilidad en su respuesta germinativa.

De hecho, la rapidez y uniformidad en la respuesta germinativa es determinante para este tipo de especies (Finch-Savage y Bassel 2016). Sin embargo, estos rasgos pueden variar dependiendo de las condiciones ambientales bajo las cuales se desarrollen las semillas, el ambiente que éstas experimentan después de la maduración y/o dispersión, o el nivel de latencia que presenten. Esta variación puede ocurrir dentro de la misma especie, entre diferentes ecotipos, dentro de la misma población o entre diferentes temporadas, por lo que no podrían considerarse como una característica específica. Galíndez *et al.* (2017), por ejemplo, evaluaron cómo el ambiente experimentado por la semilla al momento de la siembra puede modificar la T_b en semillas que provienen de la misma población. Ellos evaluaron la germinación de cuatro especies (*Lippia turbinata* f. *turbinata*, *L. turbinata* f. *magnifolia*, *L. integrifolia* y *Aloysia citriodora*) bajo temperaturas constantes y fluctuantes. Encontraron que la T_b se modificó dependiendo del régimen de temperatura, siendo mayor en temperaturas fluctuantes que en las constantes. Por otra parte, Picciau *et al.* (2019) dan evidencia de que tanto la T_b como el θ_T dependen de la altitud a la cual se desarrollen las semillas de diferentes especies: las especies de bajas altitudes tienen menor T_b y mayor θ_T en comparación con las de mayor altitud. En este caso, la germinación fue evaluada bajo diferentes temperaturas constantes en semillas de diferentes especies que habitan en un gradiente de altitud de la Isla de Cerdeña, Italia (*Digitalis purpurea* var. *gyspergerae*, *Ptilostemon casabonae*, *Santolina insularis* y *Scrophularia trifoliata*, entre otras).

Adicionalmente, Chantre *et al.* (2009) evaluaron los cambios que tienen la T_b , la T_t y el θ_T durante la liberación de la latencia primaria en semillas de *Lithospermum arvense*. En este trabajo, las semillas que tuvieron diferente tiempo y temperatura de almacenamiento se sembraron en un gradiente de temperaturas constantes y se evaluaron los cambios ocurridos en la T_b , la T_t y el θ_T . Se observó que la liberación de la latencia primaria se relacionó con una amplitud del intervalo de temperatura para que ocurra la germinación (*i.e.* cambios en la T_b y en la T_t) y un aumento de la velocidad con la que ocurre el proceso (*i.e.* cambios en θ_T). Más recientemente, Fernández-Pascual *et al.* (2019) reportan que las características térmicas de la germinación están relacionadas con el ambiente térmico que experimentan tanto las semillas como sus ancestros inmediatos. De esta manera, las semillas presentan un tipo de “memoria térmica” que les permiten detectar ciertas tendencias climáticas a mediano o largo plazo.

LITERATURA CITADA

Allen P.S. y Meyer S.E. 1998. Ecological aspects of seed dormancy loss. *Seed Science Research*, **8**: 183–192.

- Baskin C.C. y Baskin J.M. 2014. *Seeds: Ecology, Biogeography and Evolution of Dormancy and Germination*. Academic Press, Nueva York.
- Bewley J.D., Bradford K.J., Hilhorst H.W.M. y Nonogaki H. 2013. *Seeds: Physiology of Development, Germination and Dormancy, 3° ed.* Springer, Nueva York.
- Brändle M., Stadler J., Klotz S. y Brandl R. 2003. Distributional range size of weedy plant species is correlated to germination patterns. *Ecology*, **84**: 136–144.
- Brown J.H. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *American Naturalist*, **124**: 255–279.
- Chambers J.C. y MacMahon J.A. 1994. A day in the life of a seed: movements and fates of seeds and their implications for natural and management systems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **25**: 263–292.
- Chantre G.R., Batlla D., Sabbatini M.R. y Orioli G. 2009. Germination parameterization and development of an after-ripening thermal-time model for primary dormancy release of *Lithospermum arvense* seeds. *Annals of Botany*, **103**: 1291–1301.
- Díaz S. y Cabido M. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution*, **16**: 646–654.
- Donohue K. 2005. Seeds and seasons: interpreting germination timing in the field. *Seed Science Research*, **15**: 175–187.
- Donohue K., Rubio de Casas R., Burghardt L., Kovach K. y Willis C.G. 2010. Germination, postgermination adaptation and species ecological ranges. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, **41**: 293–319.
- Dürr C., Dickie J.B., Yang X.-Y. y Pritchard H.W. 2015. Ranges of critical temperature and water potential values for the germination of seeds worldwide: Contribution to a seed trait database. *Agricultural and Forest Meteorology*, **200**: 222–232.
- Fernández-Pascual E., Jiménez-Alfaro B. y Díaz T.E. 2013. The temperature dimension of the seed germination niche in fen wetlands. *Plant Ecology*, **214**: 489–499.
- Fernández-Pascual E., Mattana E. y Pritchard, H.W. 2019. Seeds of future past: climate change and the thermal memory of plant reproductive traits. *Biological Reviews*, **94**: 439–456.
- Finch-Savage W.E. y Bassel G.W. 2016. Seed vigour and crop establishment: extending performance beyond adaptation. *Journal of Experimental Botany*, **67**: 567–591.
- Galíndez G., Seal C.E., Daws M.I., Lindow L., Ortega-Baes P. y Pritchard W. 2017. Alternating temperature combined with darkness resets base temperature for germination (T_b) in photoblastic seeds of *Lippia* and *Aloysia* (Verbenaceae). *Plant Biology*, **19**: 41–45.
- Grime J.P., Mason G., Curtis A.V., Rodman J., Band S.R., Mowforth M.A.G., Neal A.M. y Shaw S. 1981. A comparative study of germination characteristics in a local flora. *Journal of Ecology*, **69**: 1017–1059.
- Grubb P.J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews*, **52**: 107–145.
- Jiménez-Alfaro B., Silveira F.A.O., Fidelis A., Poschlod P. y Commander L.E. 2016. Seed germination traits can contribute better to plant community ecology. *Journal of Vegetation Science*, **27**, 637–645.
- Köckemann B., Buschmann H. y Leuschner C. 2009. The relationships between abundance, range size and niche breadth in Central European tree species. *Journal of Biogeography*, **36**: 854–864.
- Labouriau L.G. 1983. *A Germinação das Sementes*. Secretaria General de la Organización de los Estados Americanos. Washington, DC.
- Mayer A.M. y Poljakoff-Mayber A. 1975. *The Germination of Seeds, 2° edición*. Pergamon Press. Oxford, Reino Unido. 192 pp.
- Picciau R., Pritchard H.W., Mattana E. y Bacchetta G. 2019. Thermal thresholds for seed germination in Mediterranean species are higher in mountain compared with lowland areas. *Seed Science Research*, **29**: 44–54.
- Probert R.J. 2000. The role of temperature in the regulation of seed dormancy and germination. En: Fenner M. (ed.) *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities 2° ed.*, pp. 261–292. CABI Publishing, Londres.
- Roberts E.H. 1988. Temperature and seed germination. En: Long S.P. y Woodward F.I. (eds.), *Plants and temperature*, 109–132. Symposia of the Society for Experimental Biology, Cambridge, Reino Unido.

- Rosbakh S. y Poschlod P. 2015. Initial temperature of seed germination as related to species occurrence along a temperature gradient. *Functional Ecology*, **29**: 5–14.
- Silvertown J. y Charlesworth D. 2001. *Introduction to Plant Population Biology*. Blackwell Science, Oxford.
- Slatyer R.A., Hirst M. y Sexton J.P. 2013. Niche breadth predicts geographical range size: a general ecological pattern. *Ecology Letters*, **16**: 1104–1114.
- Thompson P.A. 1970a. Germination of species of Caryophyllaceae in relation to their geographical distribution in Europe. *Annals of Botany*, **34**: 427–449.
- Thompson P.A. 1970b. Characterisation of the germination responses to temperature of species and ecotypes. *Nature*, **225**: 827–831.
- Thompson P.A. 1973a. Seed germination in relation to ecological and geographical distribution. En: Heywood V.H. (ed.) *Taxonomy and Ecology*, pp. 93–119. Academic Press, Londres.
- Thompson P.A. 1973b. Geographical distribution of seeds. En: Heydecker W. (ed.) *Seed Ecology: Proceedings of the 19th Easter School in Agricultural Science*, pp. 31–58. University of Nottingham. Butterworths, Londres.
- Thompson K., Gaston K.J. y Band S.R. 1999. Range size, dispersal and niche breadth in the herbaceous flora of central England. *Journal of Ecology*, **87**: 150–155.
- Thompson K. y Ceriani R.M. 2003. No relationship between range size and germination niche width in the UK herbaceous flora. *Functional Ecology*, **17**: 335–339.
- Trudgill D.L., Squire G.R. y Thimpson K. 2000. A thermal time basis for comparing the germination requirements of some British herbaceous plants. *New Phytologist*, **145**: 107–114.
- Violle C., Navas M.L., Vile D., Kazakou E., Fortunel C., Hummel I. y Garnier E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos*, **116**: 882–892.
- Woodson R.E. 1947. Notes on the “historical factor” in plant geography. *Contributions from the Gray Herbarium of Harvard University*, **165**: 12–25.
- Woodward F.I. 1987. *Climate and Plant Distribution*. Cambridge University Press, Cambridge, Nueva York.
- Woodward F.I. y Williams B.G. 1987. Climate and plant distribution at global and local scales. *Vegetatio*, **69**: 189–197.

ANTECEDENTES, OBJETIVOS E HIPÓTESIS

GERMINACIÓN Y TEMPERATURA

La germinación es un proceso que involucra a todos los procesos fisiológicos que ocurren en una semilla a partir del inicio de la entrada de agua (imbibición) y culmina con la elongación del eje embrionario, generalmente la radícula, a través de las estructuras que rodean al embrión (Bewley 1997; Bewley *et al.* 2013). Se han definido tres fases en el proceso de germinación de las semillas, en función de la entrada de agua (Bewley 1997; Bewley *et al.* 2013). Durante la fase I el agua entra a la semilla y se reanuda la actividad metabólica (respiración, consumo de oxígeno y activación de enzimas mitocondriales). En la fase II las tasas de absorción de agua y oxígeno se reducen y continúa la actividad enzimática, por lo que ocurre la síntesis *de novo* de proteínas, ADN, ARN y otras moléculas. Finalmente, en la fase III concluye la germinación con el alargamiento de la radícula.

Dentro de un lote de semillas viables puede existir una proporción de ellas que no germinen, aunque las condiciones lumínicas, térmicas, hídricas y gaseosas sean las adecuadas para que lo hagan. Cuando esto sucede, se dice que esta proporción de semillas está en un estado de latencia. La latencia es una característica compleja, propia de las semillas, más no del medio en donde se encuentren (Vleeshouwers *et al.* 1995), y su complejidad radica en que va a estar regulada por señales ambientales y endógenas que van a bloquear alguna etapa del proceso germinativo (Finch-Savage y Leubner-Metzger 2006; Finkelstein *et al.* 2008; Graeber *et al.* 2012), especialmente actúa sobre las fases I y II de la germinación, evitando que las semillas entren en la fase III. La latencia puede estar dada por características propias del embrión (endógena) o por los tejidos que rodean a éste (exógena), y puede ser un estado innato (es decir, que se adquiere durante el proceso de desarrollo de la semilla; latencia primaria) o adquirirse una vez que las semillas experimentan condiciones ambientales adversas en su hábitat (latencia secundaria) después de su dispersión (Finch-Savage y Leubner-Metzger 2006; Baskin y Baskin 2014).

La imposición y la liberación de la latencia y la germinación son procesos que dependen, principalmente, del balance entre dos fitohormonas, el ácido abscísico y el ácido giberélico (Hilhorst 1995). De manera general se ha reportado que los altos niveles de ácido abscísico imponen y mantienen a las semillas en estado de latencia, mientras que el ácido giberélico antagoniza la acción del ácido abscísico, favoreciendo la germinación (Hilhorst 1995). Este balance hormonal es el que está regulado por diferentes señales ambientales, como la temperatura o el potencial hídrico, que favorecen que la supervivencia y posterior éxito reproductivo de los nuevos individuos sean altos, al permitir que la germinación ocurra en el lugar y época del año adecuadas (Finkelstein *et al.* 2008; Kendall y Penfield 2012).

Tanto la germinación como la latencia son procesos que están fuertemente regulados por la temperatura (Bewley *et al.* 2013), aunque los mecanismos moleculares aún no son muy claros. Cuando un lote de semillas no presenta latencia, o su nivel es muy bajo, la germinación ocurre en un intervalo amplio de temperaturas, dependiendo de la especie y el sitio en donde habita, y dentro de este intervalo la velocidad a la que ocurrirá la germinación es diferente (Benech-Arnold *et al.* 2000; Batilla y Benech-Arnold 2015). Este intervalo está definido por la T_b y la T_t , dentro de este intervalo se encuentra la T_o (Mayer y Poljakoff-Mayber 1975; Roberts 1988).

La T_b para que ocurra la germinación de las diferentes fracciones de semillas en una población (por ejemplo, el 10%, 20%, etc.) se considera constante (es decir, se requiere la misma T_b para que germine el 10%, el 50% o el 100% de la población). Por otra parte, la T_t difiere entre las diferentes fracciones de semillas, siendo mayor para bajos porcentajes de germinación y menor conforme aumenta (es decir, la temperatura máxima para la germinación del 90% de las semillas es menor en comparación con la requerida para el 10%; García-Huidobro *et al.* 1982). La T_o puede ser una sola temperatura o un intervalo de ellas, dependiendo de la especie y del ambiente particular en donde la especie habita (McDonald 2002), y se ha observado que la tasa germinativa aumenta de forma generalmente lineal de T_b a T_o (temperaturas *subóptimas*), así mismo, disminuye de forma generalmente lineal en las temperaturas presentes entre T_o y T_t (temperaturas *supraóptimas*; García-Huidobro *et al.* 1982; Figura 2.1). Sin embargo, también se ha considerado que esta relación puede ser no lineal (Orozco-Segovia *et al.* 1996; Hardegree 2006).

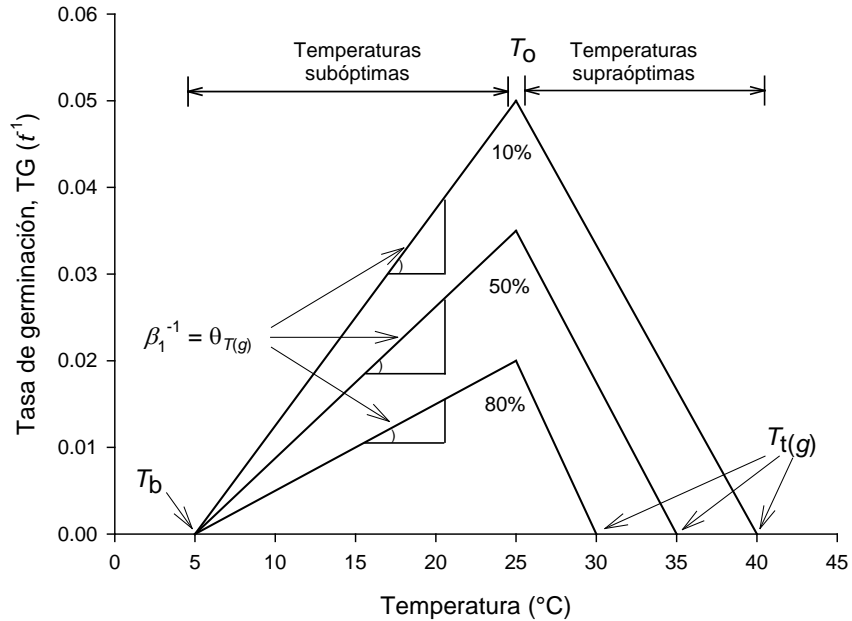


Figura 2.1. Relación entre la tasa de germinación (t^{-1}) y la temperatura ($^{\circ}C$) para cada fracción de semillas que germinan (g , en este caso 10, 50 y 80%). Se pueden distinguir las tres temperaturas cardinales (T_b , T_o y T_t). Por debajo de T_o se encuentran las temperaturas subóptimas y por arriba de ésta las supraóptimas. El tiempo térmico para cada g ($\theta_{\tau(g)}$) es el inverso de la pendiente en el intervalo de temperatura subóptima. Modificado de Bradford (1995, 2002).

No todas las semillas presentes en una población germinan al mismo tiempo. La velocidad de este proceso será diferente entre las diferentes fracciones que forman parte de dicha población. En este caso, la germinación de determinada fracción de semillas (g) ocurrirá cuando las semillas se siembren bajo una temperatura dada (T) entre la T_b y la T_o , entonces el efecto de la diferencia de temperatura entre la T y la T_b ($T - T_b$), o energía térmica, se va “acumulando” en el tiempo. El proceso culmina una vez que se llega a un cierto total de energía térmica acumulada; a esto se le denomina tiempo térmico (θ_{τ}) y se mide en unidades térmicas grados centígrados/unidad de tiempo ($^{\circ}Ct$; Figura 2.2). El tiempo térmico se calcula como el inverso de la pendiente que resulta de la relación lineal positiva descrita anteriormente entre el inverso del tiempo requerido para la germinación de la fracción g de semillas (tasa de germinación; TR) y la temperatura en el caso de las temperaturas subóptimas (Figura 2.1). Este modelo, conocido como modelo del tiempo térmico, permite calcular el tiempo térmico teórico requerido para que ocurra la germinación de una determinada fracción g de semillas ($\theta_{\tau(g)}$), y matemáticamente se define a través de la siguiente expresión:

$$\theta_{T(g)} = (T - T_b) t(g)$$

donde $(T - T_b)$ es la diferencia entre la temperatura a la que se realiza la siembra (T) y la T_b , mientras que $t(g)$ es el tiempo en el que germinan las diferentes fracciones de semillas (g) de la población. Ya que se conoce el tiempo térmico (θ_T) para las diferentes g , la TG se define a través de la siguiente expresión:

$$GR(g) = 1/t(g) = (T - T_b) / \theta_{T(g)}.$$

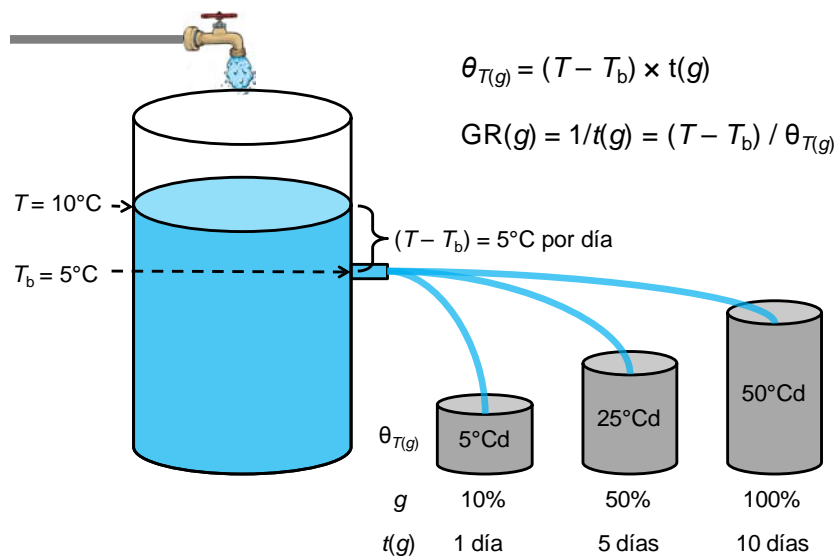


Figura 2.2. Representación análoga del tiempo térmico y la tasa de germinación. Suponiendo que la T_b es de 5°C y la siembra de semillas se realiza a 10°C (T), las semillas acumularán por unidad de tiempo 5°C (que es la diferencia entre T y T_b ; en el esquema, *i.e.* la diferencia entre el nivel de agua y el orificio por donde ésta sale). Para que ocurra la germinación de diferentes porcentajes de semillas (10, 50 y 100%) se requiere diferente tiempo térmico (5, 25, y 50°Cd , respectivamente; representados como pequeños botes). Si por unidad de tiempo (en este caso, por día) se van acumulando 5°C en cada bote pequeño, el tiempo para que germinen las diferentes fracciones de semillas (g) es diferente entre sí (es decir, el tiempo requerido para que cada uno de los botes pequeños se llene, dependiendo de su θ_T ; ver $t(g)$). Se puede notar que cuando T es menor a T_b no se puede acumular el efecto de la temperatura por unidad de tiempo (en el esquema, no hay salida de agua), por lo que no germinará ninguna fracción de semillas.

Imagen basada en Bradford (2002) y modificada de R. Benech-Arnold y D. Batlla (no publicado).

El modelo de tiempo térmico es un modelo umbral poblacional (*population threshold model*), ya que a través de él se pueden establecer los umbrales (T_b y T_t) para la germinación de ciertas fracciones de una población de semillas (García-Huidobro *et al.* 1982; Bradford 1995, 2002, 2005; Batlla y Benech-Arnold 2015). Estos modelos umbral se caracterizan

porque son capaces de predecir el tiempo en el que pueden ocurrir transiciones en estados de desarrollo o eventos fenológicos en función de una condición ambiental. Sobre este tema se han desarrollado modelos bajo diferentes condiciones como la humedad (por ejemplo, el modelo de tiempo hídrico), el fotoperiodo, e incluso la combinación de dos condiciones (por ejemplo, el modelo del tiempo hidrotérmico, que combina temperatura y humedad) (Bradford 2005; Donohue *et al.* 2015).

El cálculo del tiempo térmico y las temperaturas cardinales se ha utilizado para evaluar el efecto de la temperatura en diferentes procesos biológicos, no sólo en la germinación. Por ejemplo, se ha utilizado para predecir la emergencia de plántulas bajo diferentes condiciones ambientales, en especial con malezas y cultivos agrícolas, o en especies que forman banco de semillas en el suelo (Bradford 2002). También se ha utilizado para modelar la respuesta germinativa de las especies ante los aumentos de temperatura, y los consecuentes cambios en el patrón de precipitación y en la tasa de evapotranspiración proyectados como consecuencia del cambio climático (IPCC 2007). Este aumento en la temperatura puede llevar a que las especies que presenten un intervalo de temperatura pequeño para germinar o que requieran temperaturas bajas para la germinación estén en riesgo de desaparecer (Walck *et al.* 2011; Figura 2.3).

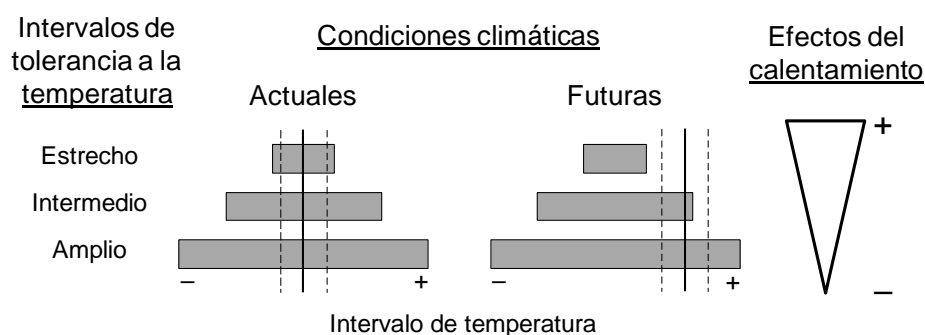


Figura 2.3. Efecto del aumento de la temperatura sobre la respuesta germinativa de especies con diferente amplitud de su intervalo de temperatura para la germinación. Dicho intervalo está dado por la T_b y la T_t . Las especies que se verán más afectadas ante este cambio climático serán aquellas cuyo intervalo (barras grises) sea muy pequeño, mientras que las de intervalo amplio no se verán afectadas en gran medida. La línea continua representa a la temperatura media proyectada y las líneas punteadas son las temperaturas mínima y máxima, respectivamente. Modificado de Walck *et al.* (2011).

EL PEDREGAL DE SAN ÁNGEL, CARACTERÍSTICAS PRINCIPALES, ORÍGENES Y RELACIONES FITOGEOGRÁFICAS

El Pedregal de San Ángel se asienta sobre un sustrato pedregoso, producto de la erupción del volcán Xitle ocurrido alrededor del año 280 (Siebe 2000). Geológicamente hablando, este derrame tiene una edad corta, y está ubicado al sur de la sección oriental de la Faja Volcánica Transmexicana (FTV), al suroeste de la cuenca de México (Velasco de León *et al.* 2007; Cano-Santana y Meave 1996; Siebe 2000; Figura 2.4). Es un área que abarca aproximadamente 80 km² y presenta altitudes que oscilan entre los 2240 y 3100 m snm (Cano-Santana *et al.* 2006). Antes del derrame volcánico, esta área presentaba suelos profundos y los diferentes tipos de vegetación que presentaba dependían principalmente de la altitud. Por arriba de los 2800 m snm se presentaba bosque de pino y encino, a los 2600 m snm había bosque de encinos y alrededor de los 2300 m snm había bosque de aile y liquidámbar, especies de filiación holártica (Lot *et al.* 2012).

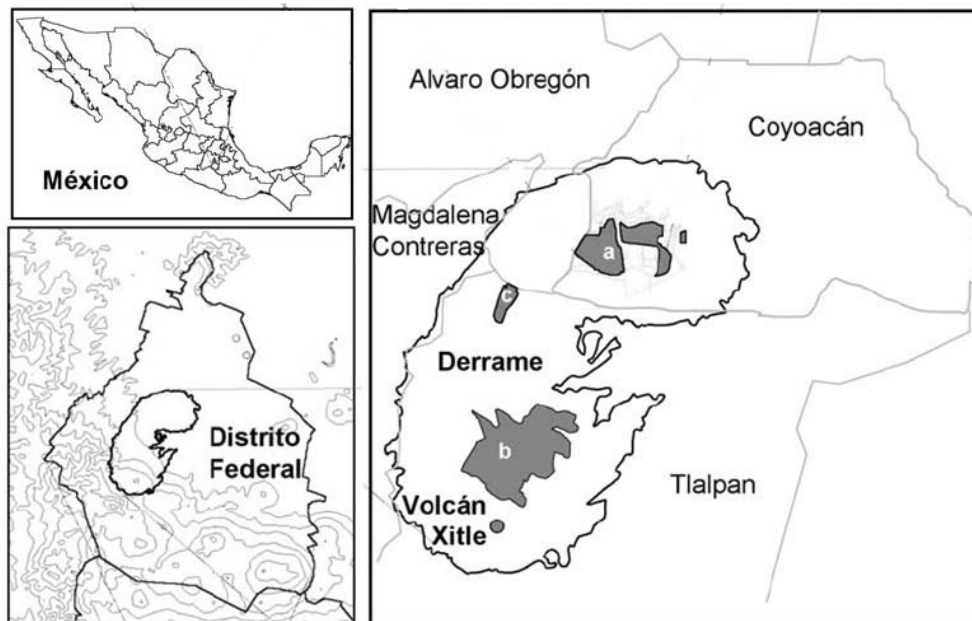


Figura 2.4. Ubicación del Pedregal de San Ángel dentro de la Ciudad de México. Se presentan las dos zonas de este pedregal que se abordan en el estudio, la REPSA (a) y el PECM (b). Tomado de Castillo-Argüero *et al.* 2004.

Una vez que cesó la erupción del volcán Xitle, en el sitio comenzó un proceso de sucesión primaria, en donde la ausencia de suelo inicial y su lenta formación han determinado su composición a través de la colonización y el establecimiento de la vegetación (Cano-Santana y

Meave 1996). Actualmente, la precipitación anual es de alrededor de 870 mm y la temperatura media anual es de 15.5°C. La temporada de lluvia es entre mayo y octubre, mientras que los meses restantes se caracterizan por su sequía. La formación de suelo es escasa, pues tiene entre 0 y 30 cm de profundidad, y retiene poca humedad. Esta aridez edáfica ha favorecido que en el sitio se desarrolle un matorral xerófilo de alta elevación (templado), cuyo componente vegetal presenta alrededor de 538 especies, de las cuales el 31% son anuales y el 69% perennes. Del total de especies vegetales, alrededor del 82% son herbáceas, 15% son arbustos y 3% son árboles. Las relaciones fitogeográficas del Pedregal de San Ángel, y en general de todo el valle de México, son complejas, ya que presentan elementos tropicales, templados y nativos afines a regiones de las montañas y las zonas áridas de México, Centroamérica, Sudamérica y de otras partes del mundo (Castillo-Argüero *et al.* 2004, 2009; Rzedowski y Rzedowski 2005; Estañol-Tecuatl y Cano-Santana 2017).

Las relaciones fitogeográficas del Pedregal de San Ángel se pueden explicar mejor si se consideran algunos eventos biogeográficos que han acontecido en el centro del país. Wallace (1876) estableció dentro del territorio mexicano el límite de los reinos biogeográficos Neártico y Neotropical. Sin embargo, este límite no se puede considerar como una línea estática (Morrone 2010). Este límite se conoce como Zona de Transición Mexicana de Montaña (ZTMM, o también llamada Región Mesoamericana de Montaña; Rzedowski 1978) y es una de las principales regiones de la República Mexicana que presenta especies animales y vegetales afines a los dos reinos biogeográficos. Esto trae como consecuencia una gran interacción entre las biotas de ambos reinos, lo que originó una alta diversidad de especies y muchos endemismos (Rzedowski 1991a,b; Espinosa-Organista *et al.* 2008). A esta ZTMM pertenecen diferentes provincias, entre ellas la Faja Volcánica Transmexicana (FVT; Halffter 1978; Rzedowski 1978; Espinosa-Organista *et al.* 2008).

La FVT presenta muchos pedregales producto de la actividad volcánica de edad geológica reciente (Ferrusquía-Villafranca 1993). Desde el punto de vista biogeográfico, la FVT es una provincia que cuenta con especies que están relacionadas con los reinos Neártico, Neotropical y con las provincias restantes de la ZTMM (Marshall y Liebherr 2000; Corona *et al.* 2007; Morrone 2010) ya que, hasta antes de que iniciara su aparición durante el Mioceno medio-Pleistoceno, fungió como un corredor norte-sur de diversos taxones (Ferrusquía-Villafranca 2007). Las relaciones biogeográficas de la biota de la FVT sugieren que ésta no representa una unidad biogeográfica natural (Corona *et al.* 2007).

La primera caracterización de la vegetación del pedregal de San Ángel fue realizada por Rzedowski (1954), quien registró alrededor de 538 especies. Esta composición vegetal no es uniforme en todo este sitio, ya que las condiciones macro y microclimáticas varían de un sitio a otro, dependiendo principalmente de la altitud. Al igual que antes de que ocurriera el derrame del Xitle, esto permite la presencia de diferentes comunidades, cada una de ellas distinguida por una o varias especies dominantes. En la zona baja del derrame se tiene registro de alrededor de 377 especies vegetales, cuyos elementos dominantes son *Verbesina virgata*, *Muhlenbergia robusta*, *Buddleia cordata*, *Dahlia coccinea* y *Pittocaulon praecox* y, en general, la vegetación está relacionada con matorrales semiáridos del Altiplano (Rzedowski 1954). Parte de esta zona es la que actualmente se conoce como Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA) y el Parque Ecoarqueológico de Cuicuilco (Cano-Santana *et al.* 2006). Por otro lado, en la zona alta del derrame se han registrado alrededor de 461 especies, y los elementos dominantes son, entre otros, *Sedum oxypetalum*, *Quercus rugosa* y *Q. laurina*, la mayoría de los elementos están relacionados con la zona de bosque montano y subalpino (Rzedowski 1954; González-Hidalgo *et al.*, 2001). Parte de esta zona es la que actualmente abarca el Parque Ecológico de la Ciudad de México (PECM) y el parque Ecoguardas (Cano-Santana *et al.* 2006).

El trabajo de Rzedowski (1954) es el registro más completo que se tiene de la vegetación del pedregal de San Ángel antes de que se diera el proceso de urbanización de esta zona. A partir de la década de 1950 se empezó a perder la vegetación de este pedregal, y en la actualidad se calcula que alrededor del 70% de su superficie perdió la cobertura vegetal. Las áreas remanentes de este derrame se pudieron conservar gracias a que en ellas se lleva a cabo parte de la recarga del manto freático de la cuenca de México, por lo que recibieron el estatus de “zonas protegidas” (Cano-Santana *et al.* 2006). Estas zonas protegidas son, además de la REPSA, y el PECM, el Parque Ecoguardas, el Parque Urbano Bosque de Tlalpan y el Parque Ecoarqueológico Cuicuilco.

A partir de entonces, dada la importancia ecológica de la zona y para su conservación, se empezó a estudiar con mayor detalle su vegetación. Entre estos trabajos destacan los de Soberón *et al.* (1991) y González-Hidalgo *et al.* (2001; 2002) para el PECM y los de Herrera y Almeida (1994), Valiente-Banuet y García-Luna (1990), Castillo-Argüero *et al.* (2004; 2007; 2009) y Cano-Santana *et al.* (2008) para la REPSA. Estos trabajos muestran un listado taxonómico de los elementos que actualmente se presentan y analizan las afinidades biogeográficas de las diferentes especies, tanto las que originalmente reportó Rzedowski

(1954) como las malezas e introducidas que no se habían reportado y que están invadiendo las áreas remanentes.

Como era de esperarse para un lugar ubicado dentro de la FVT, el Pedregal de San Ángel presenta elementos de la vegetación de diferentes orígenes biogeográficos. Esto no significa que las floras de estos dos reinos se sobrepongan, más bien estas floras interactúan de acuerdo a las condiciones idóneas para su establecimiento, crecimiento, supervivencia y reproducción (González-Hidalgo *et al.* 2002). Rzedowski (1954) identificó géneros afines a las regiones boreales (*Quercus*, *Rubus*, *Castilleja*), neotropicales (*Tagetes*, *Verbesina*) y pantropicales (*Passiflora*, *Solanum*, *Begonia*, *Buddleja*). Herrera y Almeida (1994) identificaron que alrededor del 70% de los géneros presentes son de filiación tropical y alrededor del 17% son de filiación templada, mientras que los géneros restantes se agrupan en las categorías de distribución restringida o mesoamericana y son parte del elemento endémico identificado por Rzedowski (1991a,b). Castillo-Argüero *et al.* (2009) reportan que más de la mitad de las especies registradas son de distribución restringida, mesoamericana o americana, mientras que las de filiación tropical y pantropical representan alrededor del 20% (muchas de ellas introducidas) y las templadas menos del 10%. A pesar del alto componente endémico que se localiza en el Pedregal de San Ángel, y en general en todo el Valle de México, ningún género es de distribución restringida a esta área, por lo que es probable que no haya fungido como un centro de evolución de flora (Rzedowski y Rzedowski 2005).

Los trabajos florísticos realizados en el Pedregal de San Ángel muestran que el sitio representa un mosaico de flora y afinidades biogeográficas, limitado principalmente por la aridez edáfica, que ha visto modificada su composición original gracias a los constantes disturbios que sufrió antes de recibir el estatus de reserva ecológica. El principal disturbio ocurrido en este sitio fue su fragmentación con fines de urbanización, siendo una de las principales consecuencias la pérdida del poco suelo existente, la incursión de especies invasoras y la transformación de algunas especies nativas en malezas, que ponen en riesgo la dinámica de la flora y la pérdida de diversos servicios ecosistémicos (Castillo-Argüero *et al.* 2009, Nava-López *et al.* 2009). Actualmente se llevan a cabo acciones de restauración dentro de este ecosistema, siendo la recuperación del sustrato basáltico la mejor acción para este fin, ya que esto permite la colonización de las plantas características de este sitio y que están adaptadas a la escasez de suelo, poca retención de humedad, alta evaporación y fluctuaciones de temperatura (Estañol-Tecuatl y Cano-Santana 2017).

SELECCIÓN DE LAS ESPECIES ESTUDIADAS

Las principales características de las especies abordadas en este estudio se presentan en la Tabla 1.1. El número de especies que pertenecen a los diferentes niveles de cada atributo estudiado (origen biogeográfico, forma de vida y ciclo de vida) se encuentra desbalanceado debido a la composición de especies que presenta el Pedregal de San Ángel y que ya se mencionaron anteriormente. Sin embargo, el número de especies dentro de cada categoría es representativo de la composición vegetal que se ha reportado en diversos trabajos.

OBJETIVOS E HIPÓTESIS

Dadas las condiciones que imperan en el Pedregal de San Ángel, tales como alta tasa de evapotranspiración, altas fluctuaciones de temperatura y suelos poco desarrollados, ¿qué ha permitido que en este sitio se hayan establecido (y se sigan estableciendo) especies con filiaciones biogeográficas contrastantes? Existe suficiente evidencia de que la distribución de las especies se limitará a aquellos lugares donde las condiciones ambientales sean adecuadas para germinar. Por esto, es posible pensar que el estudio de la plasticidad en la respuesta germinativa ante las condiciones agrestes que caracterizan al Pedregal de San Ángel permitirá entender la presencia de especies tropicales y templadas dentro de este matorral xerófilo, a pesar de los requerimientos térmicos contrastantes que se han reportado en ambos grupos.

Dado lo anterior, el objetivo de este trabajo es determinar algunos componentes térmicos del nicho de germinación en especies de filiación templada y tropical que habitan en el Pedregal de San Ángel. Esto permitirá identificar si las semillas de estas especies presentan estrategias adaptativas a las condiciones del sitio, o bien, si estas respuestas dependen de procesos evolutivos ligados a su filiación biogeográfica, los cuales les permiten tener un buen desempeño en este hábitat heterogéneo.

Ya que las especies de regiones tropicales tienen, por lo general, requerimientos térmicos para la germinación distintos que las especies de zonas templadas, se espera que en una zona de confluencia de las regiones Neártica y Neotropical como lo es el Pedregal de San Ángel, estos requerimientos estén determinados por adaptaciones a las condiciones locales del sitio a pesar del origen geográfico de las especies.

Tabla 1.1. Lista de las especies estudiadas en el presente trabajo y sus principales características, de acuerdo a González-Hidalgo *et al.* (2001, 2002), Rzedowski y Rzedowski (2005) y Castillo-Argüero *et al.* (2007, 2009).

Especie	Familia	Forma de vida	Ciclo de vida	Filiación biogeográfica	Maleza	Introducida	Fruto	Síndrome de dispersión
<i>Cosmos bipinnatus</i> Cav.	Asteraceae	Hierba	Anual	Templada	Sí	No	Aquenio	Esclerocoria
<i>Dahlia coccinea</i> Cav.	Asteraceae	Hierba	Perenne	Templada	Sí	No	Aquenio	Esclerocoria
<i>Eupatorium petiolare</i> Moc. ex DC.	Asteraceae	Arbusto	Perenne	Templada	Sí	No	Aquenio	Pogonocoria
<i>Tithonia tubaeformis</i> (Jacq.) Cass	Asteraceae	Hierba	Anual	Tropical	Sí	No	Aquenio	Barocoria
<i>Wigandia urens</i> (Ruiz & Pav.) Kunth	Boraginaceae	Arbusto	Perenne	Tropical	Sí	No	Cápsula	Esporocoria
<i>Bursera cuneata</i> (Schltdl.) Eng	Burseraceae	Árbol	Perenne	Tropical	No	No	Drupa	Sarcocoria
<i>Echeveria gibbiflora</i> DC.	Crassulaceae	Hierba	Perenne	Templada	No	No	Folículo	Esporocoria
<i>Senna septemtrionalis</i> (Viv.) H.S.Irwin & Barneby	Fabaceae	Arbusto	Perenne	Tropical	No	No	Vaina	Barocoria
<i>Eysenhardtia polystachya</i> (Ortega) Sarg.	Fabaceae	Árbol	Perenne	Tropical	No	No	Vaina	Pterocoria
<i>Leonotis nepetifolia</i> (L.) R.Br.	Lamiaceae	Hierba	Anual	Tropical	Sí	Sí	Esquizocarpo	Barocoria
<i>Salvia tiliifolia</i> Vahl.	Lamiaceae	Hierba	Anual	Tropical	Sí	No	Esquizocarpo	Esclerocoria
<i>Passiflora subpeltata</i> Ort.	Passifloraceae	Hierba	Perenne	Tropical	Sí	No	Baya	Sarcocoria
<i>Phytolacca icosandra</i> L.	Phytolaccaceae	Hierba	Perenne	Tropical	Sí	No	Baya	Sarcocoria
<i>Penstemon campanulatus</i> (Cav.) Willd.	Plantaginaceae	Hierba	Perenne	Templada	No	No	Cápsula	Esclerocoria
<i>Reseda luteola</i> L.	Resedaceae	Hierba	Anual	Templada	Sí	Sí	Cápsula	Esclerocoria
<i>Rubus liebmannii</i> Focke.	Rosaceae	Arbusto	Perenne	Tropical	No	No	Drupilla	Sarcocoria
<i>Datura stramonium</i> L.	Solanaceae	Hierba	Anual	Tropical	Sí	No	Cápsula	Barocoria
<i>Nicotiana glauca</i> Graham.	Solanaceae	Arbusto	Perenne	Tropical	Sí	Sí	Cápsula	Esporocoria

LITERATURA CITADA

- Baskin C.C. y Baskin J.M. 2014. *Seeds: Ecology, Biogeography and Evolution of Dormancy and Germination*. Academic Press, Nueva York.
- Batlla D. y Benech-Arnold R.L. 2015. A framework for the interpretation of temperature effects on dormancy and germination in seed populations showing dormancy. *Seed Science Research*, **25**: 147–158.
- Benech-Arnold R.L., Sánchez R.A., Forcella F., Kruk B.C. y Ghera C.M. 2000. Environmental control of dormancy in weed seed banks in soil. *Field Crops Research*, **67**: 105–122.
- Bewley J.D. 1997 Seed germination and dormancy. *The Plant Cell*, **9**: 1055–1066.
- Bewley J.D., Bradford K.J., Hilhorst H.W.M. y Nonogaki H. 2013. *Seeds: Physiology of Development, Germination and Dormancy, 3ª ed.* Springer, Nueva York.
- Bradford K.J. 1995. Water relations in seed germination. En: Kigel J. y Galili G. (eds.) *Seed development and germination*, pp. 351–396. Marcel Dekker Inc., Nueva York.
- Bradford K.J. 2002. Applications of hydrothermal time to quantifying and modeling seed germination and dormancy. *Weed Science*, **50**: 248–260.
- Bradford K.J. 2005. Threshold models applied to seed germination ecology. *New Phytologist*, **165**: 338–341.
- Cano-Santana Z. y Meave J. 1996. Sucesión primaria en derrames volcánicos: el caso del Xitle. *Ciencias*, **41**: 58–68.
- Cano-Santana Z., Pisanty I., Segura S., Mendoza-Hernández P.E., León-Rico R., Soberón J., Tovar E., Martínez-Romero E., Ruiz L.C. y Martínez-Ballesté A. 2006. Ecología, conservación, restauración y manejo de las áreas Naturales y Protegidas del Pedregal del Xitle. En: Oyama K. y Castillo A. (eds.) *Manejo, Conservación y Restauración de Recursos Naturales en México*, pp. 203–226. Siglo XXI, México.
- Cano-Santana Z., Castillo-Argüero S., Martínez-Orea Y. y Juárez-Orozco S. 2008. Análisis de la riqueza vegetal y el valor de conservación de tres áreas incorporadas a la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, D.F. (México). *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **82**: 1–14.
- Castillo-Argüero S., Montes-Cartas G., Romero-Romero M.A., Martínez-Orea Y., Guadarrama-Chávez P., Sánchez-Gallén I. y Núñez-Castillo O. 2004. Dinámica y conservación de la flora del matorral xerófilo de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (D.F., México). *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **74**: 51–75.
- Castillo-Argüero S., Martínez-Orea Y., Romero-Romero M.A., Guadarrama-Chávez P., Núñez-Castillo O., Sánchez-Gallén I. y Meave J.A. 2007. *La Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel: Aspectos florísticos y ecológicos*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Castillo-Argüero S., Martínez-Orea Y., Meave J.A., Hernández-Apolinar M., Núñez-Castillo O., Santibáñez-Andrade G. y Guadarrama-Chávez P. 2009. Flora: susceptibilidad de la comunidad a la invasión de malezas nativas y exóticas. En: Lot A. y Cano-Santana Z. (eds.) *Biodiversidad del Ecosistema del Pedregal de San Ángel*. pp 107–133. UNAM, México, México.
- Corona A.M., Toledo V.H. y Morrone J.J. 2007. Does the Trans-mexican Volcanic Belt represent a natural biogeographical unit? An analysis of the distributional patterns of Coleoptera. *Journal of Biogeography*, **34**: 1008–1015.
- Donohue K., Burhardt L.T., Runcie D., Bradford K.J. y Schmitt J. 2015. Applying developmental threshold models to evolutionary ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, **30**: 66–77.
- Dürr C., Dickie J.B., Yang X.-Y. y Pritchard H.W. 2015. Ranges of critical temperature and water potential values for the germination of seeds worldwide: Contribution to a seed trait database. *Agricultural and Forest Meteorology*, **200**: 222–232.
- Espinosa-Organista D., Ocegueda S., Aguilar C., Flores O y Llorente-Bousquets J. 2008. El conocimiento biogeográfico de las especies y su regionalización natural. En: Soberón J., Halffter G. y Llorente-Bousquets J. (eds.) *Capital Natural de México, vol. I: Conocimiento Actual de la Biodiversidad*, pp. 33–65. CONABIO, México.
- Estañol-Tecuatl, F. y Cano-Santana, Z. 2017. Recovery of basalt substrate for xeric scrub restoration in a lava field in Mexico City. *Ecological Restoration*, **35**: 41–51.

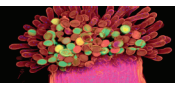
- Ferrusquía-Villafranca I. 1993. Geology of Mexico: a synopsis. En: Ramamoorthy T.P., Bye R., Lot A. y Fa J. (eds.) *Biological Diversity of Mexico: Origins and Distributions*, pp. 3–108. Oxford University Press, Nueva York.
- Ferrusquía-Villafranca I. 2007. Ensayo sobre la caracterización y significación biológica. En: Luna I., Morrone J.J. y Espinosa D. (eds.) *Biodiversidad de la Faja Volcánica Transmexicana*, pp. 7–24. ENEP-Zaragoza, Instituto de Biología, UNAM y CONABIO, México.
- Finch-Savage W.E. y Leubner-Metzger G. 2006. Seed dormancy and the control of germination. *New Phytologist*, **171**: 501–523.
- Finkelstein R., Reeves W., Ariizumi T. y Steber C. 2008. Molecular aspects of seed dormancy. *Annual Review of Plant Biology*, **59**: 387–415.
- García-Huidobro J., Monteith J.L. y Squire G.R. 1982. Time, temperature and germination of pearl millet (*Pennisetum typhoides* S. & H.). I. Constant temperature. *Journal of Experimental Botany*, **33**: 288–296.
- González-Hidalgo B., Orozco-Segovia A. y Diego-Pérez N. 2001. La vegetación de la Reserva Ecológica Lomas del Seminario Ajusco, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **69**: 77–99.
- González-Hidalgo B., Orozco-Segovia A. y Diego-Pérez N. 2002. Florística y afinidades fitogeográficas de la reserva Lomas del Seminario (Ajusco Medio, Distrito Federal). *Acta Botanica Hungarica*, **44**: 297–316.
- Graeber K., Nakabayashi K., Miatton E., Leubner-Metzger G. y Soppe W.J.J. 2012. Molecular mechanisms of seed dormancy. *Plant, Cell and Environment*, **35**: 1769–1786.
- Halfpenny G. 1978. Un nuevo patrón de dispersión en la Zona de Transición Mexicana: el mesoamericano de montaña. *Folia Entomológica Mexicana*, **39–40**: 219–222.
- Hardegree S.P. 2006. Predicting germination response to temperature. I. Cardinal-temperature models and subpopulation-specific regression. *Annals of Botany*, **97**, 1115–1125.
- Herrera A. y Almeida L. 1994. Relaciones fitogeográficas de la reserva del Pedregal de San Ángel, México, D.F. En: Rojo A. (ed.) *Reserva Ecológica El Pedregal de San Ángel: Ecología, Historia Natural y Manejo*. pp. 83–90. UNAM, México, México.
- Hilhorst H.W.M. 1995. A critical update on seed dormancy. I. Primary dormancy. *Seed Science Research*, **5**: 61–73.
- IPCC, The Intergovernmental Panel on Climate Change (2007) Climate change 2007: synthesis report. En: Core Writing Team, Pachauri R.K., Reiginger A (eds.) *Contribution of Working Groups I, II and III to the 4th Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change IPCC*, Geneva.
- Kendall S. y Penfield S. 2012. Maternal and zygotic temperature signaling in the control of seed dormancy and germination. *Seed Science Research*, **22**: S23–S29.
- Lot A., Pérez-Escobedo M., Gil-Alarcón G., Rodríguez-Palacios S. y Camarena P. 2012. *La Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel: Atlas de riesgos*. UNAM, ICyTDF y Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, México.
- Marshall C.J. y Liebherr J.K. 2000. Cladistic biogeography of the Mexican transition zone. *Journal of Biogeography*, **27**: 203–216.
- Mayer A.M. y Poljakoff-Mayber A. 1975. *The Germination of Seeds, 2^o edición*. Pergamon Press. Oxford, Reino Unido.
- McDonald C.K. 2002. Germination response to temperature in tropical and subtropical pasture legumes. 1. Constant temperature. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, **42**: 407–419.
- Morrone J.J. 2010. Fundamental biogeographic patterns across the Mexican Transition Zone: an evolutionary approach. *Ecography*, **33**: 355–361.
- Nava-López M., Jujnovsky J., Salinas-Galicia R., Álvarez-Sánchez J. y Almeida-Leñero L. 2009. Servicios ecosistémicos. En: Lot A. y Cano-Santana Z. (eds.) *Biodiversidad del Ecosistema del Pedregal de San Ángel*. pp 51–60. UNAM, México, México.
- Orozco-Segovia A., González-Zertuche L., Mendoza A. y Orozco S. 1996. A mathematical model that uses Gaussian distribution to analyze the germination of *Manfreda brachystachya* (Agavaceae) in a thermogradient. *Physiologia Plantarum*, **98**, 431–438.
- Roberts E.H. 1988. Temperature and seed germination. En: Long S.P. y Woodward F.I. (eds.), *Plants and temperature*, 109–132. Symposia of the Society for Experimental Biology, Cambridge, Reino Unido.
- Rzedowski G.C. y Rzedowski J. 2005. *Flora fanerogámica del Valle de México*. Instituto de Ecología, A. C., CONABIO. Pátzcuaro, Michoacán, México.

- Rzedowski J. 1954. Vegetación del Pedregal de San Ángel (Distrito Federal, México). *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas*, **8**: 59–129.
- Rzedowski J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México.
- Rzedowski J. 1991a. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botánica Mexicana*, **14**: 3–21.
- Rzedowski J. 1991b. El endemismo en la flora fanerogámica mexicana: una apreciación analítica preliminar. *Acta Botánica Mexicana*, **15**: 47–64.
- Siebe C. 2000. Age and archaeological implications of Xitle volcano, southwestern Basin of Mexico-City. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, **104**: 45–64.
- Soberón J., de la Maza R., Hernández A., Bonfil C., Careaga S., Gamboa de Buen J., García H. y Espinosa G. 1991. *Reporte técnico final del primer año del proyecto "Restauración de Lomas del Seminario"*. Centro de Ecología, UNAM y Coordinación General de Reordenamiento Urbano y Protección Ecológica, DDF, México.
- Thompson P.A. 1970a. Germination of species of Caryophyllaceae in relation to their geographical distribution in Europe. *Annals of Botany*, **34**: 427–449.
- Thompson P.A. 1970b. Characterisation of the germination responses to temperature of species and ecotypes. *Nature*, **225**: 827–831.
- Thompson P.A. 1973a. Seed germination in relation to ecological and geographical distribution. En: Heywood V.H. (ed.) *Taxonomy and ecology*, pp. 93–119. Academic Press, Londres.
- Thompson P.A. 1973b. Geographical distribution of seeds. En: Heydecker W. (ed.) *Seed Ecology: Proceedings of the 19th Easter School in Agricultural Science*, pp. 31–58. University of Nottingham. Butterworths, Londres.
- Valiente-Banuet A. y Luna-García E. 1990. Una lista florística actualizada para la reserva del Pedregal de San Ángel, México D.F. *Acta Botánica Mexicana*, **9**: 13–30.
- Velasco de León P., Arellano Gil J., Silva-Pineda A. y Yussim Guarneros S. 2007. Aspectos geológicos y paleontológicos. En: Luna I., Morrone J.J. y Espinosa D. (eds.) *Biodiversidad de la Faja Volcánica Transmexicana*, pp. 25–38. ENEP-Zaragoza, Instituto de Biología, UNAM y CONABIO, México.
- Vleeshouwers L.M., Bouwmeester H.J. y Karssen C.M. 1995. Redefining seed dormancy: An attempt to integrate physiology and ecology. *Journal of Ecology*, **83**: 1031–1037.
- Walck J.L., Hidayati S.N., Dixon K.W., Thompson K. y Poschlod P. 2011. Climate change and plant regeneration from seed. *Global Change Biology*, **17**: 2145–2161.
- Wallace A.R. 1876. *The geographical distribution of animals*. McMillan, Londres.

**PLANT ATTRIBUTES AND THEIR RELATIONSHIP TO THE GERMINATION
RESPONSE TO DIFFERENT TEMPERATURES OF 18 SPECIES FROM
CENTRAL MEXICO**

Artículo requisito, publicado bajo la siguiente referencia:

Martínez-Villegas J.A., Castillo-Argüero S., Márquez-Guzmán J. y Orozco-Segovia A. (2018)
Plant attributes and their relationship to the germination response to different
temperatures of 18 species from central Mexico. *Plant Biology*, **20**: 1042–1052. DOI:
10.1111/plb.12882



RESEARCH PAPER

Plant attributes and their relationship to the germination response to different temperatures of 18 species from central Mexico

J. A. Martínez-Villegas^{1,2}, S. Castillo-Argüero³, J. Márquez-Guzmán⁴ & A. Orozco-Segovia²

¹ Posgrado en Ciencias Biológicas, Unidad de Posgrado, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México

² Departamento de Ecología Funcional, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México

³ Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México

⁴ Departamento de Biología Comparada, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México

Keywords

Base temperature; geoclimatic origin; germination ecology; germination rate; thermal time.

Correspondence

A. Orozco-Segovia, Departamento de Ecología Funcional, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 70-275, Circuito Exterior, Ciudad Universitaria, 04510, Ciudad de México, México.

E-mail: aorozco@ecologia.unam.mx

Editor

R. Bekker

Received: 18 January 2018; Accepted: 25 July 2018

doi:10.1111/plb.12882

ABSTRACT

- Germination responses of non-dormant seeds to temperature and thermal requirements are affected by the geoclimatic origin of the species, along with specific attributes such as life form, life cycle or seed size. We evaluated the relationship of these attributes and temperature to germination in 18 species that inhabit a convergence area of two biogeographic realms.
- Seeds were sown at different constant temperatures. Base temperature (T_b) and thermal time for 50% germination ($\theta_{T(50)}$) were determined. For T_b , $\theta_{T(50)}$ and seed size, we performed a cluster analysis and then applied a discriminant analysis (DA). DA was also performed using geoclimatic origin, life form and life cycle as grouping variables. Seed that did not germinate were transferred to the benefit temperature for germination. Finally, ethylene was applied to the remaining seeds that did not germinate.
- Temperature significantly affected final germination. T_b varied between 5 and 13 °C in 15 species and 19.0–21.5 °C in the remainder; $\theta_{T(50)}$ was 7–30 °Cd in eight species and 50–109 °Cd in the remainder. Cluster analysis showed three groups, and DA evidenced the relevance of T_b and $\theta_{T(50)}$ for this separation. Differences in life cycle were related to $\theta_{T(50)}$. The geoclimatic origin was not significant. Thermoinhibition or thermodormancy were found in some species.
- T_b overlaps with environmental temperature of the growth season. Thermal traits for germination mainly reflect the species' life cycle, which is related to the main differences in reproductive performance among annuals and perennials. Local adaptation might mask the effect of geoclimatic origin of a species.

INTRODUCTION

During plant life cycle, seed germination and seedling establishment are the stages most vulnerable to natural factors. Specifically, seed germination is a feature subject to natural selection (Donohue *et al.* 2010) and is strongly regulated by physical factors such as temperature, water availability and surrounding gases (Benech-Arnold *et al.* 2000). It has been suggested that the conditions in which germination occurs may influence plant adaptation to its environment and even reflect the geoclimatic origin of the species (Trudgill *et al.* 2000; Baskin & Baskin 2014; Dürr *et al.* 2015).

When water availability is not limited, temperature is the most important factor that affects seed germination (final percentage and rate or velocity) and the dynamics of its level of dormancy (Benech-Arnold *et al.* 2000; Fenner & Thompson 2005; Batlla & Benech-Arnold 2015). Non-dormant and non-deep dormant seeds can germinate in a wide range of temperatures, delimited by base and ceiling temperatures. These temperatures are the minimum and maximum thresholds

below or above, respectively, which germination does not occur, and between them, there is a temperature (optimal temperature) at which germination percentage is highest and germination occurs fastest. These three temperatures (base, optimal and ceiling) are called cardinal temperatures and have been suggested to be species-specific (Alvarado & Bradford 2002; Bewley *et al.* 2013; Batlla & Benech-Arnold 2015; Dürr *et al.* 2015). The importance of determining the cardinal temperatures lies in identification of the lowest and the highest limits of the temperature dimension of the germination niche recognised by Grubb (1977). After dispersal, germination is the crucial step in establishment of new individuals in a community. Another seed germination feature related to temperature is the thermal time or 'heat sum'. Thermal time is the accumulated temperature in a certain time unit necessary to complete some physiological processes and is expressed in units of degree days (°Cd) (Trudgill *et al.* 2005). This feature differs among the different germinating fractions in a seed population and allows prediction, at a given temperature in the suboptimal range, the rate and time at which germination of a given

fraction of seeds occurs and thus allows modelling of germination responses under different environmental scenarios (García-Huidobro *et al.* 1982a; Steinmaus *et al.* 2000; Alvarado & Bradford 2002; Bradford 2002; Trudgill *et al.* 2005).

Some authors report that temperate plant species have base temperatures significantly lower than that of tropical plants and differ in thermal time requirements (Angus *et al.* 1981; Dürr *et al.* 2015). Moreover, a correlation between germination response and the characteristic temperature of the seed collection site has been reported in early germination experiments (Thompson 1968, 1970a,b, 1973a,b) and more recently by Dürr *et al.* (2015). Some authors also report a positive relationship between amplitude of the temperature germination niche and amplitude of the distributional range of the species (Thompson *et al.* 1999; Brändle *et al.* 2003; Luna *et al.* 2012), although other authors have not found such a relationship (Baskin & Baskin 1988; Thompson & Ceriani 2003).

Due to the importance of cardinal temperatures, several models have been developed to identify them, based on the relationship between the rate (as inverse of time, t^{-1}) of germination of different seed population fractions and temperature. Most of these suggest that this relationship, within its suboptimal range, is linearly positive and consider the base temperature as the point on the line of the linear equation that intercepts the temperature axis. However, in some cases, this relationship may be not linear (Orozco-Segovia *et al.* 1996). On the other hand, thermal time can be calculated from this relationship as the inverse of the slope of the relationship (García-Huidobro *et al.* 1982a). Besides being the basis from which to calculate thermal time, the base temperature has special ecological roles. For example, in summer annuals, the changes in the base temperature may prevent germination in the unfavourable times of the year; thus seedling survival is more probable (Benech-Arnold *et al.* 2000; Dürr *et al.* 2015; Galíndez *et al.* 2017). For this reason, although some authors consider the base temperature a constant for a seed lot (García-Huidobro *et al.* 1982a), others find that it presents plasticity, depending on the seed's surrounding environment (Galíndez *et al.* 2017).

Many factors can affect the germination responses to temperature, such as seed size, life cycle and life form, all of which are related to species' life history (Donohue *et al.* 2010; Baskin & Baskin 2014). For example, annual species allocate a considerable amount of their resources to produce small seeds and few resources for seed survival; the seeds have high germination percentages and rates. In contrast, perennial species are herbs, shrubs or trees that allocate more resources to seed survival and few to reproductive processes (Silvertown *et al.* 1993; Franco & Silvertown 1996). Also, reports suggest that species, depending on their habitat, have some degree of plasticity in germination response, which is constrained by their phylogenetic history (Donohue *et al.* 2010).

Our aim was to determine whether the seed germination response to temperature of species that inhabit an area where two biogeographic realms converge is related to their geoclimatic origin or to another plant-specific attribute (*e.g.* seed size, plant life cycle or life form). We hypothesise that the germination response to temperature is mainly determined by seed geoclimatic origin rather than other specific attributes, such as seed size, plant life cycle or life form. To test this hypothesis, we determined the base temperature, thermal time and seed mass of seeds from 18 species with different geoclimatic origin, plant life cycle and life form in an area from the Mexican Transition Zone (MTZ), which is recognised as the boundary of the biogeographic realms – Nearctic and Neotropical.

MATERIAL AND METHODS

Species, seed collection and study site

The principal features of the 18 species used in this research are summarised in Table 1 (Rzedowski & Rzedowski 2005; Castillo-Argüero *et al.* 2009). Mature seeds were collected in the Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA), located in the southwestern portion of the Mexico Valley (19°18'21"–19°20'11" N and 99°10'15"–99°12'04" W; 2292–2365 m a.s.l.). The REPSA is the northern part of the lava field that resulted

Table 1. List of species studied and their principal features.

species	family	life form	life cycle	geoclimatic origin	dispersion of mature seeds
<i>Cosmos bipinnatus</i> Cav.	Asteraceae	Herb	Annual	Temperate	October 2013
<i>Dahlia coccinea</i> Cav.	Asteraceae	Herb	Perennial	Temperate	October 2013
<i>Eupatorium petiolare</i> Moc. ex DC.	Asteraceae	Shrub	Perennial	Temperate	August 2013
<i>Tithonia tubaeformis</i> (Jacq.) Cass	Asteraceae	Herb	Annual	Tropical	November 2013
<i>Wigandia urens</i> (Ruiz & Pav.) Kunth	Boraginaceae	Shrub	Perennial	Tropical	May 2014
<i>Bursera cuneata</i> (Schltdl.) Eng	Burseraceae	Tree	Perennial	Tropical	November 2013
<i>Echeveria gibbiflora</i> DC.	Crassulaceae	Rosette herb	Perennial	Temperate	February 2014
<i>Senna septemtrionalis</i> (Viv.) H.S.Irwin & Barneby	Fabaceae	Shrub	Perennial	Tropical	January 2014
<i>Eysenhardtia polystachya</i> (Ortega) Sarg.	Fabaceae	Tree	Perennial	Tropical	January 2014
<i>Leonotis nepetifolia</i> (L.) R.Br.	Lamiaceae	Herb	Annual	Tropical	May 2013
<i>Salvia tillifolia</i> Vahl.	Lamiaceae	Herb	Annual	Tropical	October 2013
<i>Passiflora subpeltata</i> Ort.	Passifloraceae	Climber herb	Perennial	Tropical	May 2013
<i>Phytolacca icosandra</i> L.	Phytolaccaceae	Herb	Perennial	Tropical	May 2013
<i>Penstemon campanulatus</i> (Cav.) Willd.	Plantaginaceae	Herb	Perennial	Temperate	December 2013
<i>Reseda luteola</i> L.	Resedaceae	Herb	Annual	Temperate	June 2013
<i>Rubus liebmanni</i> Focke.	Rosaceae	Shrub	Perennial	Tropical	August 2013
<i>Datura stramonium</i> L.	Solanaceae	Herb	Annual	Tropical	May 2013
<i>Nicotiana glauca</i> Graham.	Solanaceae	Shrub	Perennial	Tropical	September 2013

from eruption of the Xitle volcano, which occurred in 1670, \pm 35 years (Siebe 2009). For this reason, the vegetation type in this zone is a xerophilous shrubland, growing on scarce organic soil, 0–30-cm deep, and the climate is temperate for the elevation. Annual precipitation is 870 mm, and mean annual temperature is 15.5 °C, with 29.5 °C as the average maximum. The rainy season is between late May and mid-October, while the remaining months are characterised by droughts (Castillo-Argüero *et al.* 2004; Vivar-Evans *et al.* 2006). The REPSA is on the Trans-Mexican Volcanic Belt, which is a province of the MTZ. Biogeographically, the MTZ is a complex region where the Nearctic and Neotropical biota overlap their distributional ranges and, consequently, many sites of this area, such as the REPSA, have endemic species and share elements of both biogeographic realms (Marshall & Liebherr 2000; Espinosa-Organista *et al.* 2008; Morrone 2010).

Mature seeds were collected directly from different plants. The dates of seed collection were dependent on the time of seed production and dispersion; however, mature seeds were collected between May 2013 and May 2014 (Table 1). Likewise, depending on plant abundance, number of plants used for seed collection differed. In general, for trees we used seven to 15 individual plants, ten to 25 for shrubs and 20 to 50 for herbs. Due to plant composition of the REPSA, we have an unbalanced number of species in the different levels of each attribute studied (*i.e.* geoclimatic origin, plant life cycle and life form). Nevertheless, the number of species in each category is representative of the composition of REPSA vegetation, which contains 377 species of which 31% are annuals and 69% are perennials; 2.65% are trees, 14.85% are shrubs and 82.50% are herbs; and 70% are tropical and 17% are temperate (Castillo-Argüero *et al.* 2009).

Immediately after the collection, 30 seeds of each species were weighed individually on an analytical balance (Brainweigh B 300D; OHAUS, Parsippany, NJ, USA; \pm 0.007 0.001 g⁻¹). In the case of species with very small seeds (<1.5 mg), 30 groups of five, ten or 20 seeds were weighed, and the weight per seed determined by dividing each weight among the number of seeds per group; these weights were obtained on a microbalance (XP6; Mettler Toledo, Greifensee, Switzerland; \pm 1 µg). Fresh weight was used as the indicator of seed size.

Germination procedures and estimation of base temperature (T_b) and thermal time ($\theta_{T(50)}$)

Immediately after seed collection, 30 viable seeds of each species were sown on agar plates (1% in distilled water) in Petri dishes and kept at three constant temperatures in the germination chambers (20, 25 and 30 °C; 455; Lab-Line Instruments, Melrose Park, IL, USA) and a 12 h/12 h light/dark cycle (light was provided with fluorescent cool white light, Sylvania 20 W; Sylvania, Wilmington, MA, USA). We used three Petri dishes for each temperature. This procedure was used only to identify whether the seeds were dormant at dispersal time or require special treatments to stimulate germination, such as scarification or stratification, among others. The special requirements for seed germination are presented in Table S1. For big seeds (>1.5 mg), a floatation test was performed and considered viable seeds those that sank. For small seeds (<1.5 mg), visual inspection with a stereomicroscope (Olympus SZ60; Olympus, Tokyo, Japan) was performed, and seeds considered viable

were without apparent physical damage to the coat. In all cases, seed viability was > 80%.

Experiment 1

When the special requirements for germination were met, 30 viable seeds per species were sown on agar plates in Petri dishes (five replicates for species and temperature) and incubated at six different temperatures in germination chambers: 10, 15, 20, 25, 30 and 35 °C, with a 12 /12 h light/dark photoperiod. The accumulated germination (radicle protrusion) was recorded every third day until maximum germination was observed (100% germination or after 5 days with no further germination); germination percentages were calculated based on number of seeds sown in each Petri dish. In order to allow comparison among species with different maximum germination percentage, all germination percentages were scaled, based on the maximum germination percentage observed for each species in any replicate (considered 100% germination). The scaled percentages of accumulated germination over time were fitted to the best model found, an exponential sigmoid curve (Orozco-Segovia *et al.* 1996), as:

$$y = \frac{a}{1 + be^{-cx}} \quad (1)$$

where a represents maximum germination; b is slope, and c is a curve form coefficient and e is the base of natural logarithms (approximately 2.71828). This model was used to determine the theoretical days to achieve 50% germination at each temperature, and its inverse (d^{-1}) was used as a measure of germination rate ($GR_{(50)}$). To avoid under- or overestimation of the base temperature (T_b) and thermal time (θ_T) and a lack of biological meaning, we calculated those using linear or non-linear models, according to the model that best fitted the data, with a relatively high R^2 and low P -value. The use of these different models is described in the literature (García-Huidobro *et al.* 1982a; Orozco-Segovia *et al.* 1996; Andreucci *et al.* 2016). The $GR_{(50)}$ as a function of temperature was fitted to one of the following models, using Table Curve 2D, version 5.01 (Systat Software, San Jose, CA, USA):

$$y = e^{-\frac{1}{2}\left(\frac{x-d}{c}\right)^2} \quad (2)$$

$$y = ae^{-\frac{1}{2}\left(\frac{\ln\left(\frac{x}{b}\right)}{c}\right)^2} \quad (3)$$

$$y = e^{-\frac{\ln(2)}{\ln(d)^2} \ln\left(\frac{(x-b)(d^2-1)}{cd} + 1\right)^2} \quad (4)$$

$$y = a + bx \quad (5)$$

The models correspond to Gaussian, log normal, log normal 4-parameter (curve peak models) and linear simple, respectively (equations 8030, 8032, 8174 and 1, respectively, in Table-Curve 2D). T_b , in the suboptimal range, was calculated as the point where the tangent, at the first maximum derivative,

intercepts the temperature axis; thermal time to achieve 50% germination ($\theta_{T(50)}$) was obtained as the inverse of this first maximum derivative (Orozco-Segovia *et al.* 1996).

Experiment 2

The non-germinated seeds, from all temperature treatments, were visually inspected for rot with a stereomicroscope (Olympus SZ60). Non-rotted seeds were considered potentially viable. To identify thermoinhibition (*sensu* Hills & van Staden 2003), non-rotted seeds were transferred to the temperature at which the highest germination percentage was observed. We named this temperature as the benefit temperature. Germination was recorded after 15 days and was not used to estimate T_b or $\theta_{T(50)}$.

Experiment 3

To assess if the non-rotted seeds that did not germinate in some temperatures were thermodormant (Hills & van Staden 2003), we treated the seeds with 0.01 M ethylene (Ethrel 240, Bayer), based on Corbineau *et al.* (2014). This germination was recorded after 15 days and was not used to estimate T_b or $\theta_{T(50)}$.

Data analysis

Experiment 1

The final germination percentages were arcsine-transformed (Zar 2010) and analysed with one-way ANOVA when the assumptions of normality and homoscedasticity were met. These assumptions were evaluated using Shapiro–Wilk and Levene tests. When significant effects were detected, mean comparisons were performed with the Tukey test. Where assumptions were not met, the Kruskal–Wallis test was performed, and multiple comparisons of the mean ranks were made, when significant effects were detected. Analyses were performed individually for each species with Statistica 10 (StatSoft, Tulsa, OK, USA) software.

A cluster analysis was performed to identify discrete groups of species, based on their seed size, T_b and $\theta_{T(50)}$; we used the standard scores of the variables, Euclidean distance and Ward's agglomeration method. This analysis was performed using R (R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria). Also, the correlation between seed size, T_b and $\theta_{T(50)}$ was evaluated. A discriminant analysis (DA) was performed to identify to what extent the variables used in the cluster can explain the groups that were formed, and canonical analysis (CA) was performed to identify the discriminant functions (roots) and their contribution to overall discriminant power. The same procedures were done using the geoclimatic origin of species (tropical or temperate), plant life cycle (annual or perennial) or life form (herb, shrub or tree) as the grouping variable. The DA was performed with Statistica 10 (StatSoft) software.

Experiment 2

The germination percentages after 15 days of sowing in benefit temperature were arcsine-transformed (Zar 2010). A *t*-test was performed to evaluate if the increment in germination was significant after the period of exposure to benefit temperature. The same procedure was done in **Experiment 3** to evaluate the increment in germination when seeds were exposed to 0.01 M ethylene. These analyses were performed for each species with Statistica 10 (StatSoft) software.

RESULTS

Experiment 1

In most of the species studied, germination percentage differed significantly between temperatures ($P < 0.05$), except in *Wigandia urens* and *Nicotiana glauca*. Only in one species, was maximum germination percentage at a single temperature (*Passiflora subpeltata*, 30 °C), and in the other species, the interval for maximum germination was 20 or 25 °C (white portion of bars in Fig. 1). On the other hand, fresh seed weight showed great heterogeneity, ranging from 0.0152 mg in *Eupatorium petiolare* to 60.58 mg in *Bursera cuneata* (Table 2).

In 14 species $GR_{(50)}$ as a function of temperature was fitted to a Gaussian model, two species to log normal 4-parameter, one to log normal and one to simple linear (Table 2). The fits had R^2 values > 0.86 and P -values < 0.05 (Fig. 2). T_b was between 5 and 13 °C in most cases, except in the tropical herbaceous species *P. subpeltata*, *Datura stramonium* and *Leonotis nepetifolia*, in which T_b was relatively high (Table 2). T_b was between 7.35 and 11.35 °C for all temperate species, and two tropical species (*Tithonia tubaeformis* and *Ru. liebmanii*) had T_b below the lowest T_b found in the temperate species (Table 2). $\theta_{T(50)}$ was < 40 °Cd in eight species, of which all are herbs except *Eysenhardtia polystachya*, which is a tree. The remaining species had values of $\theta_{T(50)} > 50$ °Cd but < 110 °Cd (Table 2). The correlation between T_b and $\theta_{T(50)}$ ($r_s = -0.352$, $P = 0.1524$), seed size and T_b ($r_s = 0.203$, $P = 0.4168$) and seed size and $\theta_{T(50)}$ ($r_s = 0.075$, $P = 0.7671$) were not significant.

The cluster analysis showed three groups of species (Fig. 3). One of these groups (group B) had three tropical herb species, whose T_b was > 19 °C (*P. subpeltata*, *Da. stramonium* and *L. nepetifolia*). The other two groups had $T_b < 13$ °C – the first (A) had $\theta_{T(50)} > 50$ °Cd, and the last (C) had $\theta_{T(50)} < 30$ °Cd. Group A includes nine perennial species. Group C includes the remaining four annual species and two perennials (*D. coccinea* and *Ey. polystachya*).

The discrimination among the three groups was significant (Wilks' Lambda = 0.045, $F_{(6,26)} = 16.051$, $P < 0.001$). The independent contributions to discrimination for each variable were significant for T_b (Wilks' Lambda = 0.202, $F_{(2,13)} = 22.544$, $P < 0.001$) and $\theta_{T(50)}$ (Wilks' Lambda = 0.188, $F_{(2,13)} = 20.557$, $P < 0.001$), while seed size was not significant (Wilks' Lambda = 0.056, $F_{(2,13)} = 1.609$, $P = 0.238$). The three groups differ significantly ($P < 0.001$), and the posterior probabilities showed that each species had a greater probability of belonging to the group indicated by the cluster. In this case, the two discriminant functions (roots) were significant (Root 1, Eigenvalue = 4.890, Wilks' Lambda = 0.045, $\chi^2 = 43.355$, $df = 6$, $P < 0.001$; Root 2, Eigenvalue = 2.757, Wilks' Lambda = 0.266, $\chi^2 = 18.529$, $df = 2$, $P < 0.001$). The first root explains 63.95% of the variation, and the remaining variation is explained by the second root. The scatterplot of the canonical scores for the two roots confirmed the three groups obtained from the cluster. The first root mostly discriminates groups A and B, and group C was the intermediate between these; the second root discriminates C from the groups A and B. Both roots had weights that were heavier for $\theta_{T(50)}$ and T_b (Fig. 4).

The DA was not significant when the grouping variable was the geoclimatic origin of a species (Wilks' Lambda = 0.817, $F_{(3,14)} = 1.042$, $P = 0.404$). When the grouping variable was life

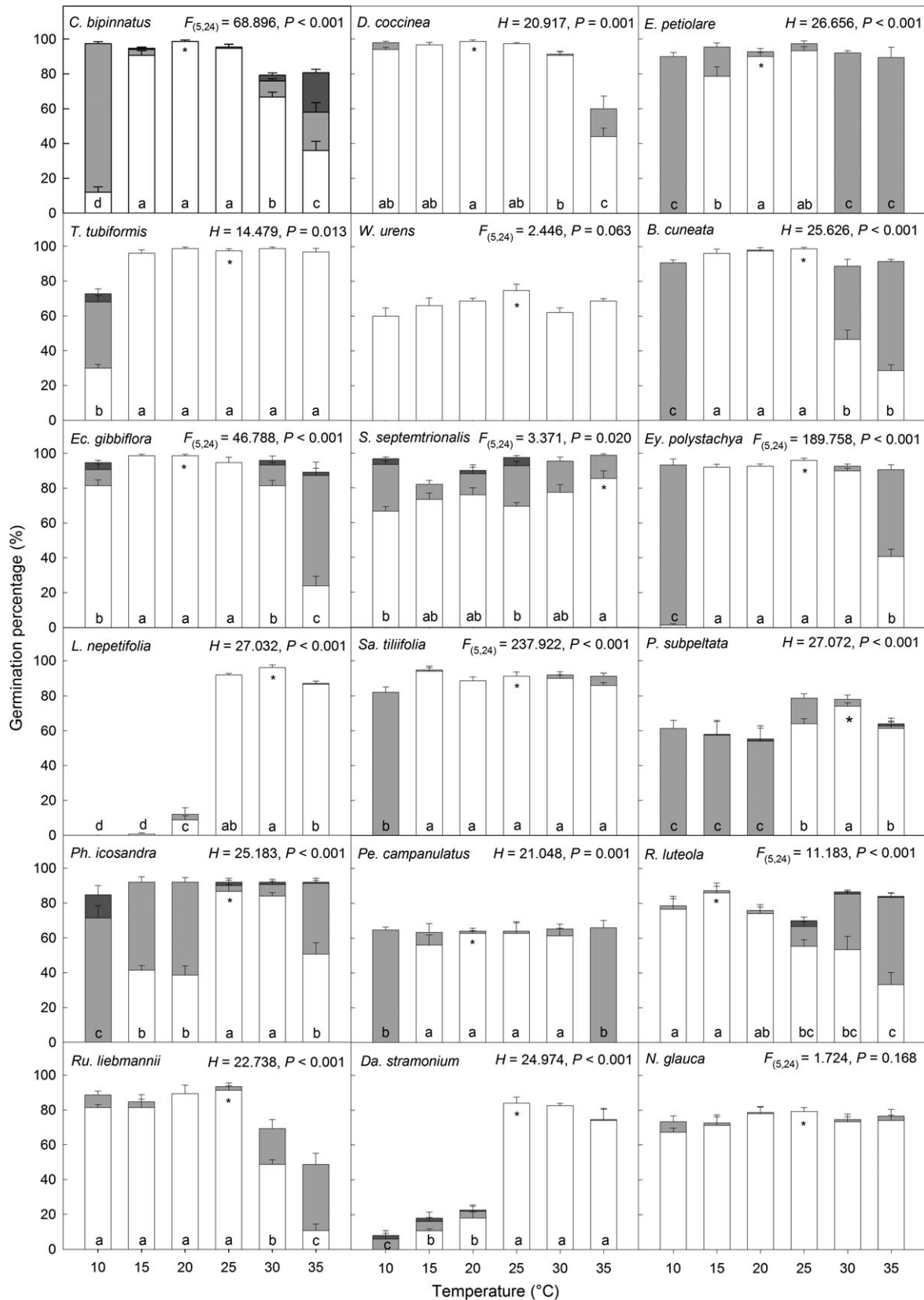


Fig. 1. Seed germination percentages of the 18 species studied (mean ± SE). White portion of the bars represents the germination percentage of seeds incubated at the different temperatures. Only this germination was used to estimate T_b and $\theta_{7(50)}$. The light grey portion is the germination of non-germinated seeds after 15 days of exposure to the benefit temperature (represented with *). Dark grey portion is the germination of non-germinated seeds at the benefit temperature exposed to 0.01 M ethylene. Different letters represent significant differences between treatments only for final germination at each temperature.

Table 2. Seed fresh weight (as indicator of seed size), T_b and $\theta_{T(50)}$ obtained for each species. Also shown is model number to which the $GR_{(50)}$ was fitted as a function of temperature (see Material and Methods section).

species	seed fresh weight (mg)	T_b (°C)	$\theta_{T(50)}$ (°Cd)	fitted model
<i>C. bipinnatus</i>	6.02	11.35	19.68	3
<i>D. coccinea</i>	7.66	8.23	28.22	2
<i>E. petiolare</i>	0.0152	11.03	51.08	4
<i>T. tubaeformis</i>	10.18	7.17	27.27	5
<i>W. urens</i>	0.0244	8.50	68.75	2
<i>B. cuneata</i>	60.58	12.48	105.12	2
<i>Ec. gibbiflora</i>	0.0238	7.35	62.09	2
<i>S. septemtrionalis</i>	27.78	8.00	96.91	2
<i>Ey. polystachya</i>	4.49	12.93	13.89	2
<i>L. nepetifolia</i>	2.37	21.49	7.80	2
<i>Sa. tiliifolia</i>	0.38	11.69	20.24	2
<i>P. subpeltata</i>	12.52	19.83	52.27	2
<i>Ph. icosandra</i>	5.17	12.60	88.38	2
<i>Pe. campanulatus</i>	0.59	10.65	108.31	2
<i>R. luteola</i>	0.17	7.37	28.12	2
<i>Ru. liebmannii</i>	3.98	5.41	84.12	2
<i>Da. stramonium</i>	6.62	21.33	22.18	2
<i>N. glauca</i>	0.0369	9.82	60.68	4

form, the DA was significant (Wilks' Lambda = 0.485, $F_{(4,28)} = 3.053$, $P = 0.033$), and only seed size was significant (Wilks' Lambda = 0.829, $F_{(2,14)} = 4.979$, $P = 0.023$). In respect to seed size, the group of herbs and shrubs did not show significant differences among them ($P = 0.231$), while these two groups differed from trees ($P = 0.035$ and $P = 0.026$, respectively), and CA was not performed. Finally, when the grouping variable was the plant life cycle, DA was significant (Wilks' Lambda = 0.511, $F_{(3,14)} = 4.481$, $P = 0.021$), and $\theta_{T(50)}$ was the only variable that showed a significant contribution to discrimination (Wilks' Lambda = 0.875, $F_{(1,14)} = 10.019$, $P = 0.007$). The group of annuals and perennials showed significant differences ($P = 0.021$), and most of the perennial species had $\theta_{T(50)} > 50$ °Cd. Accordingly, the posterior probabilities showed that *D. coccinea* and *Ey. polystachya*, both perennial species, had higher probability of belonging to the annuals group (probabilities of 0.646 and 0.859, respectively). The only root generated was significant (Eigenvalue = 0.961, Wilks' Lambda = 0.511, $\chi^2 = 9.759$, $df = 3$, $P = 0.021$). When seed size was compared between annuals and perennials, no significant differences were detected ($U = 38$, $P = 0.8916$).

Experiments 2 and 3

The non-germinated seeds did not rot and were transferred to benefit temperature. Depending on the species, the benefit temperatures included 15, 20, 25, 30 and 35 °C (marked with an asterisk in Fig. 1). A lower benefit temperature was observed for *R. luteola*, and a higher benefit temperature was observed for *S. septemtrionalis*. In most cases, the increment in germination was significant ($P < 0.05$; light grey portion of bars in Fig. 1, Table S2), and only for *E. petiolare*, *Ey. polystachya*, *Pe. campanulatus* and *N. glauca* did the percentage germination at the end of the observation period not show significant differences among temperatures ($P < 0.05$; Fig. 1, Table S3). Finally, only eight species responded to the ethylene treatment, and in

three of them the increment in germination was significant ($P < 0.05$; dark grey portion of bars in Fig. 1, Table S2). At the end of all these procedures, the final accumulated percentages germination did not differ significantly in *Ec. gibbiflora* and *Ph. icosandra* ($P < 0.05$; Fig. 1, Table S3).

DISCUSSION

Most of the studied species germinated at high rates and percentages in a wide temperature range, which reflect their distribution inside and outside of the heterogeneous environment of the lava field in the Mexico Valley (Rzedowski & Rzedowski 2005; Vivar-Evans *et al.* 2006; Castillo-Argüero *et al.* 2009). This pattern of germination indicated the adequate use of non-dormant and non-deep dormant seed in our research because primary dormancy did not mask the germination results in the gradient. Additionally, the presence of primary dormancy can result in a skewed view of high germination at the lowest temperatures (Vleeshouwers *et al.* 1995; Benech-Arnold *et al.* 2000; Baskin & Baskin 2014). The benefit temperatures (20 or 25 °C) and the calculated T_b (between 5 and 13 °C) for most of the species are consistent with the environmental temperatures in the REPSA during the rainy season (17.6 ± 3.9 °C; 7 and 26 °C, minimum and maximum, respectively; Vivar-Evans *et al.* 2006), which coincide with the growth season for most of the plant species in this area. These responses to temperature indicate that germination mainly occurs at the favourable time of year, allowing high probabilities of growth and survival of the subsequent life stages, as reported for different species in many habitats (Donohue *et al.* 2010). Some of the species studied have high germination percentages under laboratory conditions; nevertheless, their abundance in the REPSA is low, for example, *S. septemtrionalis* or *Ru. liebmannii* (Castillo-Argüero *et al.* 2009). These species needed scarification (with boiling water or sulphuric acid) treatments to germinate due to their hard and impermeable seed coats, which impede germination. However, other species with physical dormant seeds, such as *Dodonaea viscosa*, are abundant in the REPSA (Benítez-Rodríguez *et al.* 2014), and their low abundance is probably due to other environmental conditions, such as the lava field heterogeneous soil aridity distribution or the occurrence of fires in the REPSA.

In most of the studied species, germination did not occur at 35 °C or only occurred at low percentages. When the seeds were transferred to benefit temperature, germination occurred or increased significantly, indicating that germination was only inhibited by temperature (thermoinhibition; Hills & van Staden 2003; Dürr *et al.* 2015). In the lava fields, high temperatures are not maintained for many hours in the soil (Mendoza-Hernández *et al.* 2014). Some species did not improve their germination percentages even in the presence of the benefit temperature, probably because these seeds had entered secondary dormancy (thermodormancy; Hills & van Staden 2003). Some researchers have reported that dormant seeds can germinate in the presence of exogenous ethylene (Corbineau *et al.* 2014). Increased germination in the presence of ethylene was only significant in the annual herb *C. bipinnatus* and the perennial shrub *S. septemtrionalis*. In the field, when dormancy levels are low and environmental factors, such as temperature, water availability or light, are unfavourable for germination, seeds commonly re-enter the dormant state (secondary

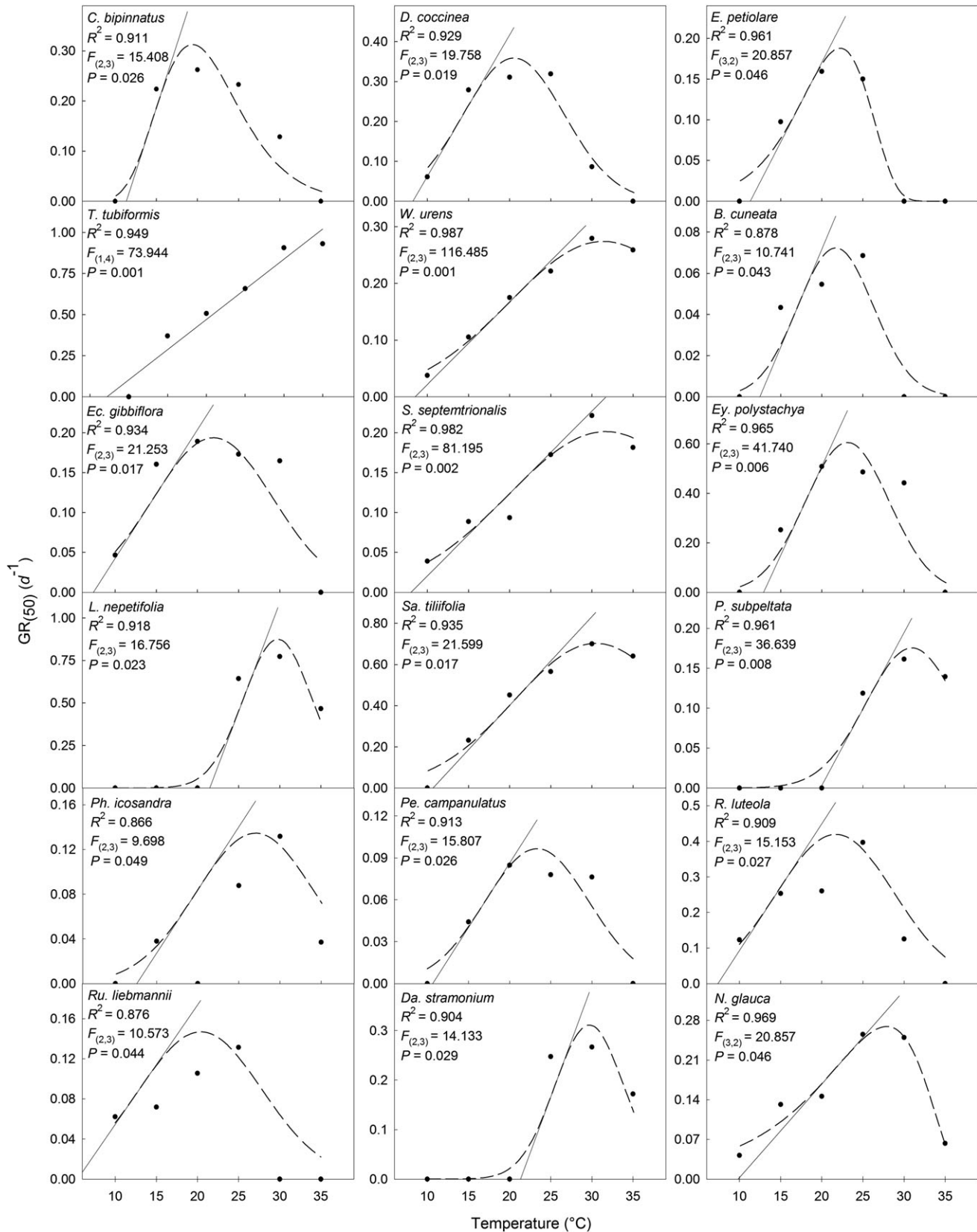


Fig. 2. Relationship between $GR_{(50)}$ (day^{-1}) and temperature in the 18 species studied. Dashed line represents the fit to models 2, 3, 4 or 5 (see Table 2), all of which were significant ($P < 0.05$). Solid line represents the tangent of the first maximum derivative of the models above; T_b was estimated as its interception with the temperature axis, and $\theta_{T(50)}$ as the inverse of this tangent.

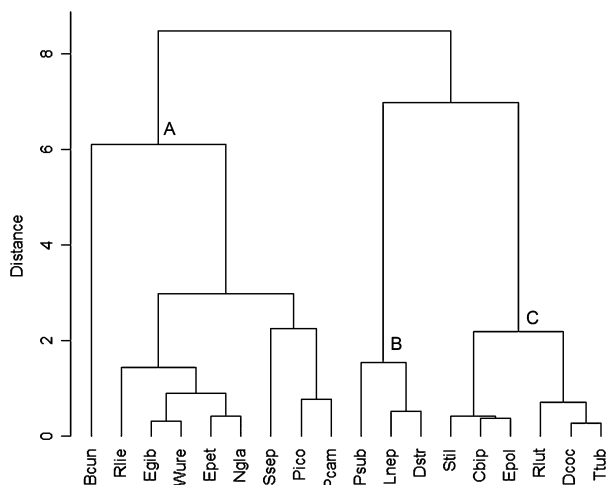


Fig. 3. Dendrogram of the cluster that shows the tree groups, designated with different letters (A, B and C). The species are indicated with the first letter of the genus and the three first letters of its specific epithet.

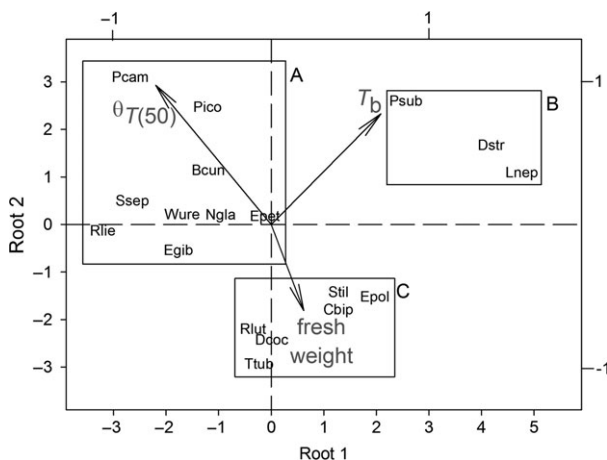


Fig. 4. Scatterplot of the canonical scores obtained from the discriminant analysis (DA) using the three groups shown in the dendrogram of Fig. 3.

dormancy) and form a seed bank, thus preventing seedling mortality and local extinction (Vleeshouwers *et al.* 1995; Benech-Arnold *et al.* 2000; Batlla & Benech-Arnold 2010). Perhaps the studied species with secondary dormancy used this strategy. Another possibility is that species, in stochastic environments, delayed their germination as a mechanism for preserving local populations (Adondakis & Venable 2004; Gremer & Venable 2014). These strategies have been reported in desert annuals, and the same probably occurred in the species present in our study site, as the non-germinated seeds did not rot, and the xerophilous shrubland of the REPSA has high environmental heterogeneity, even during the rainy season (Castillo-Argüero *et al.* 2004). Nevertheless, both strategies need to be evaluated in further studies in the field.

The studied species with relatively high T_b (*P. subpeltata*, *Da. stramonium* and *L. nepetifolia*) were grouped together, and this might be related to their tropical origin and main distribution in sites with high temperatures (Rzedowski & Rzedowski 2005; Castillo-Argüero *et al.* 2009). This feature has been

reported previously for tropical species (Dürr *et al.* 2015). It is likely that germination in those three species occurs at temperatures higher than 35 °C, as germination at the highest temperature tested (35 °C) had a high rate and percentage.

The species with low T_b (5–13 °C) were divided into two groups, and the differences between them were given by their $\theta_{T(50)}$. This grouping was related to the species' life cycle. The effect of life cycle on germination rate has been reported in a variety of environments; e.g. in the Tibetan Plateau seeds of annual species germinate faster than those of perennials (Xu *et al.* 2014). Annual species had $\theta_{T(50)}$ below 30 °Cd and reflect that germination occurs at a high rate in any of their suboptimal temperatures. Due to their nature, it is likely that the annual plants had high germination rates because they need to complete their life cycle (germination, growth and reproduction) before the end of the favourable growth season, avoiding damage or mortality during unfavourable times of the year (Benech-Arnold *et al.* 2000). Two perennial species had $\theta_{T(50)}$ related to those of annual species (*Ey. polystachya* and *D. coccinea*). In the case of the perennial tree *Ey. polystachya*, germination was enhanced when we removed the indehiscent fruit cover, and some authors have reported the presence of a possible germination inhibitor in this structure (González & Camacho 2000). The other perennial species, the herbaceous *D. coccinea*, must complete time growth and formation of the tuberous root (its perennial and storage structure) in a relatively short time period, as reported for *Dahlia* cultivars (Legnani & Miller 2001). Tuberous roots have to grow to a considerable size and accumulate a store of reserve carbohydrates (e.g. inulin and other fructans) in short time periods to support shoot growth in the next growing season (Legnani & Miller 2001).

The remaining nine perennial species had $\theta_{T(50)}$ between 50 °Cd and 109 °Cd, indicating a low germination rate at suboptimal temperatures. Contrary to the annual species, perennial species may delay sexual reproduction for several years. The perennials only need to germinate and produce a perennial structure during the growth season, and these structures can be quiescent in the unfavourable season of the year. The differences in seed germination patterns between annual and perennial plants could reflect differences in life histories patterns, as annual species allocate more resources to fecundity and growth while perennial species allocate resources to survival (Silvertown *et al.* 1993; Franco & Silvertown 1996).

When the grouping variable was life form, seed size had a significant effect on the discrimination among groups. Some reports indicate that seed size has a significant effect on seed germination parameters, such as percentage (Wang *et al.* 2009, 2016), base water potential (ψ_b ; Arène *et al.* 2017) and/or seedling performance (Gross 1984). Our results show that only the trees, with respect to herbs and shrubs, differ significantly. Nevertheless, we consider this result spurious because only one of the two trees evaluated in this research had the heaviest seeds, and calculation of posterior probabilities showed that most of the remaining species could not be separated by life form using seed size. Also, seed size varied, both intra- and interspecifically, and thus is a trait that is affected by features such as embryo and endosperm size and position, reserve composition and thickness of surrounding structures, among other factors (Boesewinkel & Bouman 1984).

Finally, when the grouping variable was geoclimatic origin of the species (temperate and tropical), DA was not significant, in

spite of evidence on the relationship between geoclimatic origin of the species and T_b and $\theta_{T(50)}$ (Dürr *et al.* 2015). Also, the correlation between T_b and $\theta_{T(50)}$ was not significant, contrary to the negative correlation reported by Dürr *et al.* (2015) in many plant guilds. The study site is in the MTZ, where the flora of Nearctic and Neotropical biogeographic realms is shared. Contrary to our main hypothesis, the non-significant relationship indicates that it is likely that the species have already adapted to environmental conditions present in the REPSA, independent of species geoclimatic origin. Perhaps either the DA or correlation would have been significant if the microsite conditions during seed development for each species or individual present in an environmental gradient (e.g. temperature gradient) were considered. Thompson (1973a,b) found a relationship between temperature requirements of Caryophyllaceae and European climatic regions, which might be considered geoclimatic regions at a smaller scale than biogeographic realms. The role of local adaptation of populations that inhabit an environmental gradient has been confirmed through intraspecific variation in germination traits (Cochrane *et al.* 2015; Chamorro *et al.* 2017; Finch *et al.* 2018), where this can mask the geoclimatic origin of the species.

The existing literature reports that some species have high germination percentages or rates under fluctuating temperatures compared to constant ones (Baskin & Baskin 2014). In fact, temperature is not constant in natural habitats, even during the rainy season. Nevertheless, a general method for the estimation of T_b or θ_T using fluctuating temperatures does not exist. Some attempts have been made to estimate them using the relationship among $GR_{(50)}$ and the arithmetic or weighted mean of the maximum and minimum temperatures involved in the fluctuation (García-Huidobro *et al.* 1982b; Rosbakh & Poschlod 2015; Masin *et al.* 2017). Masin *et al.* (2017) report that there are no physiological reasons for the use of mean temperature, and in fact, the physiological effect of fluctuating temperature in germination is poorly understood, despite fluctuating temperatures acting as an environmental signal for germination when non-dormant seeds detect a canopy gap or nearness to the soil surface (Fenner & Thompson 2005).

In natural groups, it is possible that physiological responses, such as germination, are similar among species, as they share the same phylogenetic history, independent of the environment (Donohue *et al.* 2010; Baskin & Baskin 2014; Wang *et al.* 2016). The DA showed species grouped for their similar germination traits (T_b and θ_T); nevertheless, some species in the same group belong to the same subfamily, specifically *C. bipinnatus*, *D. coccinea* and *T. tubaeformis* (Asteroideae) in group C, and it is likely that this was due to their phylogenetic relationship. In the literature, reports on phylogenetic relationships with germination features are not consistent. For example, Fang *et al.* (2017) did not find an effect on the final germination percentage in 12 *Caragana* species; in this case, the differences were related to the species' environment. Arène *et al.* (2017) found that T_b had a strong phylogenetic signal in 240 species belonging to 49 families. On the other hand, Rosbakh & Poschlod (2015) found that the initial temperature of seed germination does not show a phylogenetic signal, and this relationship is only significant when the species are grouped at the family level. With regard to dormancy and germination behaviour, Carta *et al.* (2016) reported that those traits were similar

in Mediterranean *Romulea* species, and the differences among them were due to some degree of local adaptation to specific environmental constraints to their phylogenetic history. It is possible that this pattern occurs in the species of Asteroideae studied; nevertheless, broader research with more related species is needed to determine whether germination traits, such as T_b or θ_T , are similar due to either lineage-specific effects or local adaptation.

The characterisation of seed germination response to different environmental factors is essential to understand the presence and abundance of plant species in a community (Jiménez-Alfaro *et al.* 2016; Wang *et al.* 2016). The germination responses to temperature and the determination of T_b and $\theta_{T(50)}$ reflect the climate conditions required for germination, which impact plant performance in subsequent life stages. The results reported in this research suggest that the strategies for germination in response to temperature are mainly related to life cycle, which is one of multiple components of the germination niche (Grubb 1977). Also, our results may be useful to understand the actual presence of species and predict their future presence in different environments.

ACKNOWLEDGEMENTS

Thanks to the Secretaría Ejecutiva de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (SEREPSA) for permission and facilities for work in this area (project number: 356); María Esther Sánchez Coronado for technical support; Alejandro Zavala-Hurtado for his contribution to data analysis. We are grateful to the editors and anonymous reviewers for valuable comments that helped to improve this study. This work represents a partial fulfilment of the requirements for Jorge A. Martínez-Villegas to obtain the degree of Doctor en Ciencias in the Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, UNAM. Jorge A. Martínez-Villegas was supported during his studies by a fellowship from the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (245529, CONACyT, México). This research was supported by the grants PAPIIT, UNAM (IN 205715) and CONACyT (221015). We also thank Alejandro René González Ponce and José Miguel Baltazar Galvez for technical support.

SUPPORTING INFORMATION

Additional supporting information may be found online in the Supporting Information section at the end of the article.

Table S1. Special requirements for seed germination in the 18 species studied.

Table S2. *P*-values used to evaluate whether the increment in germination was significant after the period of exposure to the benefit temperature (T_{ben}) and after exposure to 0.01 M ethylene at the benefit temperature. Dotted line represents no increment following the treatment.

Table S3. Results of analysis to evaluate the final percentages of germination after the period of exposure to the benefit temperature (T_{ben}) and after exposure to 0.01 M ethylene at the benefit temperature. Different letters show significant differences among temperatures, n.s. denotes no significant differences. Dotted line represents no increment following the treatment.

REFERENCES

- Andonakis S., Venable D.L. (2004) Dormancy and germination in a guild of Sonoran desert annuals. *Ecology*, **85**, 2582–2590.
- Alvarado V., Bradford K.J. (2002) A hydrothermal time model explains the cardinal temperatures for seed germination. *Plant, Cell and Environment*, **25**, 1061–1069.
- Andreucci M.P., Moot D.J., Black A.D., Sedcole R. (2016) A comparison of cardinal temperatures estimated by linear and nonlinear models for germination and bulb growth of forage brassicas. *European Journal of Agronomy*, **81**, 52–63.
- Angus J.F., Cunningham R.B., Moncur M.W., Mackenzie D.H. (1981) Phasic development in field crops I. Thermal response in the seedling phase. *Field Crop Research*, **3**, 365–378.
- Arène F., Affre L., Doxa A., Saatkamp A. (2017) Temperature but not moisture response of germination shows phylogenetic constraints while both interact with seed mass and lifespan. *Seed Science Research*, **27**, 110–120.
- Baskin C.C., Baskin J.M. (1988) Germination ecophysiology of herbaceous plant species in a temperate region. *American Journal of Botany*, **75**, 286–305.
- Baskin C.C., Baskin J.M. (2014) *Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*, 2nd edn. Academic Press, San Diego, USA, pp 1586.
- Batlla D., Benech-Arnold R.L. (2010) Predicting changes in dormancy level in natural seed soil banks. *Plant Molecular Biology*, **73**, 3–13.
- Batlla D., Benech-Arnold R.L. (2015) A framework for the interpretation of temperature effects on dormancy and germination in seed populations showing dormancy. *Seed Science Research*, **25**, 147–158.
- Benech-Arnold R.L., Sánchez R.A., Forcella F., Kruk B.C., Ghera C.M. (2000) Environmental control of dormancy in weed seed banks in soil. *Field Crops Research*, **67**, 105–122.
- Benítez-Rodríguez L., Gamboa-deBuen A., Sánchez-Coronado M.E., Alvarado-López S., Soriano D., Méndez I., Vázquez-Santana S., Carabias-Lillo J., Mendoza A., Orozco-Segovia A. (2014) Effects of seed burial on germination, protein mobilisation and seedling survival in *Dodonaea viscosa*. *Plant Biology*, **16**, 732–739.
- Bewley J.D., Bradford K., Hilhorst H., Nonogaki H. (2013) *Seeds: physiology of development, germination and dormancy*, 3rd edn. Springer, New York, USA, pp 392.
- Boesewinkel F.D., Bouman F. (1984) The seed: structure. In: Johri B. M. (Ed), *Embryology of angiosperms*. Springer, Berlin, Germany, pp 567–610.
- Bradford K.J. (2002) Applications of hydrothermal time to quantifying and modeling seed germination and dormancy. *Weed Science*, **50**, 248–260.
- Brändle M., Stadler J., Klotz S., Brandl R. (2003) Distributional range size of weedy plant species is correlated to germination patterns. *Ecology*, **84**, 136–144.
- Carta A., Hanson S., Müller J.V. (2016) Plant regeneration from seeds responds to phylogenetic relatedness and local adaptation in Mediterranean *Romulea* (Iridaceae) species. *Ecology and Evolution*, **6**, 4166–4178.
- Castillo-Argüero S., Montes-Cortas G., Romero-Romero M.A., Martínez-Orea Y., Guadarrama-Chávez P., Sánchez-Gallén I., Núñez-Castillo O. (2004) Dinámica y conservación de la flora del matorral xerófilo de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (D.F., México). *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **74**, 51–75.
- Castillo-Argüero S., Martínez-Orea Y., Meave J.A., Hernández-Apolinar M., Núñez-Castillo O., Santibañez-Andrade G., Guadarrama-Chávez P. (2009) Flora: susceptibilidad de la comunidad a la invasión de malezas nativas y exóticas. In: Lot A., Cano-Santana Z. (Eds), *Biodiversidad del ecosistema del Pedregal de San Ángel*. Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Mexico, Mexico, pp 107–133.
- Chamorro D., Luna B., Moreno J.M. (2017) Germination responses to current and future temperatures of four seeder shrubs across a latitudinal gradient in western Iberia. *American Journal of Botany*, **104**, 83–91.
- Cochrane A., Yates C.J., Hoyle G.L., Nicotra A.B. (2015) Will among-population variation in seed traits improve the chance of species persistence under climate change? *Global Ecology and Biogeography*, **24**, 12–24.
- Corbineau F., Xia Q., Bailly C., El-Maarouf-Bouteau H. (2014) Ethylene, a key factor in the regulation of seed dormancy. *Frontiers in Plant Science*, **5**, 539.
- Donohue K., Rubio de Casas R., Burghard L., Kovach K., Willis C.G. (2010) Germination, postgermination adaptation and species ecological ranges. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **41**, 293–319.
- Dürr C., Dickie J.B., Yang X.Y., Pritchard H.W. (2015) Ranges of critical temperature and water potential values for the germination of seeds worldwide: contribution to a seed trait database. *Agricultural and Forest Meteorology*, **200**, 222–232.
- Espinosa-Organista D., Ocegueda S., Aguilar C., Flores O., Lorente-Bousquets J. (2008) El conocimiento biogeográfico de las especies y su regionalización natural. In: Soberon J., Halffter G., Llorente-Bousquets J. (Eds), *Capital natural de México, vol 1: Conocimiento actual de la biodiversidad*. Comisión nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad (CONABIO), Mexico, Mexico, pp 33–65.
- Fang X.W., Zhang J.J., Xu D.H., Pang J., Gao T.P., Zhang C.H., Li F.M., Turner N.C. (2017) Seed germination of *Caragana* species from different regions is strongly driven by environmental cues and not phylogenetic signals. *Scientific Reports*, **7**, 11284.
- Fenner M., Thompson K. (2005) *The ecology of seeds*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp 250.
- Finch J., Walck J.L., Hidayati S.N., Kramer A.T., Lason V., Havens K. (2018) Germination niche breadth varies inconsistently among three *Asclepias* congeners along a latitudinal gradient. *Plant Biology*, 1–14. <https://doi.org/10.1111/plb.12843>
- Franco M., Silvertown J. (1996) Life history variation in plants: an exploration of the fast–slow continuum hypothesis. *Philosophical Transaction of the Royal Society of London, Series B*, **351**, 1341–1348.
- Galíndez G., Seal C.E., Daws M.I., Lindow L., Ortega-Baes P., Pritchard H.W. (2017) Alternating temperature combined with darkness resets base temperature for germination (T_b) in photoblastic seeds of *Lippia* and *Aloysia* (Verbenaceae). *Plant Biology*, **19**, 41–45.
- García-Huidobro J., Monteith J.L., Squire G.R. (1982a) Time, temperature and germination of Pearl Millet (*Pennisetum typhoides* S. & H.). I. Constant temperature. *Journal of Experimental Botany*, **33**, 288–296.
- García-Huidobro J., Monteith J.L., Squire G.R. (1982b) Time, temperature and germination of Pearl Millet (*Pennisetum typhoides* S. & H.): II. Alternating temperature. *Journal of Experimental Botany*, **33**, 297–302.
- González K.V., Camacho M.F. (2000) Test on growing media for *Eysenhardtia polystachya*, a promising species for planting on degraded areas of Mexico. *Seed Science and Technology*, **28**, 271–275.
- Gremer J.R., Venable D.L. (2014) Bet hedging in desert winter annual plants: optimal germination strategies in a variable environment. *Ecology Letters*, **17**, 380–387.
- Gross K.L. (1984) Effects of seed size and growth form on seedling establishment of six monocarpic perennial plants. *Journal of Ecology*, **72**, 369–387.
- Grubb P.J. (1977) The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews*, **52**, 107–145.
- Hills P.N., van Staden J. (2003) Thermoinhibition of seed germination. *South African Journal of Botany*, **69**, 455–461.
- Jiménez-Alfaro B., Silveira F.A.O., Fidelis A., Poschlod P., Commander L.E. (2016) Seed germination traits can contribute better to plant community ecology. *Journal of Vegetation Science*, **27**, 637–645.
- Legnani G., Miller W.B. (2001) Short photoperiods induces fructan accumulation and tuberous root development in *Dahlia* seedlings. *New Phytologist*, **149**, 449–454.
- Luna B., Pérez B., Torres I., Moreno J. (2012) Effects of incubation temperature on seed germination of Mediterranean plants with different geographical distribution ranges. *Folia Geobotanica*, **47**, 17–27.
- Marshall C.J., Liebherr J.K. (2000) Cladistic biogeography of the Mexican Transition Zone. *Journal of Biogeography*, **27**, 203–216.
- Masin R., Onofri A., Gasparini V., Zanin G. (2017) Can alternating temperatures be used to estimate base temperature for seed germination? *Weed Research*, **57**, 390–398.
- Mendoza-Hernández P.E., Rosete-Rodríguez A., Sánchez-Coronado M.E., Orozco S., Pedrero-López L., Méndez I., Orozco-Segovia A. (2014) Vegetation patches improve the establishment of *Salvia mexicana* seedlings by modifying microclimatic conditions. *International Journal of Biometeorology*, **58**, 853–866.
- Morrone J.J. (2010) Fundamental biogeographic patterns across the Mexican Transition Zone: an evolutionary approach. *Ecography*, **33**, 355–361.
- Orozco-Segovia A., González-Zertuche L., Mendoza A., Orozco S. (1996) A mathematical model that uses Gaussian distribution to analyze the germination of *Manfreda brachystachya* (Agavaceae) in a thermogradient. *Physiologia Plantarum*, **98**, 431–438.
- Rosbakh S., Poschlod P. (2015) Initial temperature of seed germination as related to species occurrence along a temperature gradient. *Functional Ecology*, **29**, 5–14.
- Rzedowski G.C., Rzedowski J. (2005) *Flora fanerogámica del Valle de México*. Instituto de Ecología, A.C., CONABIO, Pátzcuaro, Mexico, pp 1406.
- Siebe C. (2009) La erupción del volcán Xitle y las lavas del pedregal hace 1670 +/–35 años. In: Lot A., Cano-Santana Z. (Eds), *Biodiversidad del ecosistema del Pedregal de San Ángel*. *Biodiversidad del ecosistema del Pedregal de San Ángel*. Universidad

- Nacional Autónoma de México (UNAM), Mexico, Mexico, pp 43–49.
- Silvertown J., Franco M., Pisanty I., Mendoza A. (1993) Comparative plant demography – relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology*, **81**, 465–476.
- Steinmaus S.J., Prather T.S., Holt J.S. (2000) Estimation of base temperatures for nine weed species. *Journal of Experimental Botany*, **51**, 275–286.
- Thompson P.A. (1968) Germination of Caryophyllaceae at low temperatures in relation to geographical distribution. *Nature*, **217**, 1156–1157.
- Thompson P.A. (1970a) Characterization of the germination response to temperature of species and ecotypes. *Nature*, **225**, 827–831.
- Thompson P.A. (1970b) Germination of species of Caryophyllaceae in relation to their geographical distribution in Europe. *Annals of Botany*, **34**, 427–449.
- Thompson P.A. (1973a) Seed germination in relation to ecological and geographical distribution. In: Heywood V.H. (Ed.), *Taxonomy and ecology: proceedings of an international symposium held at the Department of Botany, University of Reading*. Academic Press, London, UK, pp 93–119.
- Thompson P.A. (1973b) Geographical adaptation of seeds. In: Heydecker W. (Ed.), *Seed ecology: proceedings of the 19th Easter school in agricultural science*. Butterworths, London, UK, pp 31–58.
- Thompson K., Ceriani R.M. (2003) No relationship between range size and germination niche width in the UK herbaceous flora. *Functional Ecology*, **17**, 335–339.
- Thompson K., Gaston K.J., Band S.R. (1999) Range size, dispersal and niche breadth in the herbaceous flora of central England. *Journal of Ecology*, **87**, 150–155.
- Trudgill D.L., Squire G.R., Thompson K. (2000) A thermal time basis for comparing the germination requirements of some British herbaceous plants. *New Phytologist*, **145**, 107–114.
- Trudgill D.L., Honek A., Li D., Van Straalen N.M. (2005) Thermal time – concepts and utility. *Annals of Applied Biology*, **146**, 1–14.
- Vivar-Evans S., Barradas V.L., Sánchez-Coronado M.E., Gamboa de Buen A., Orozco-Segovia A. (2006) Ecophysiology of seed germination of wild *Dahlia coccinea* (Asteraceae) in a spatially heterogeneous fire-prone habitat. *Acta Oecologica*, **29**, 187–195.
- Vleeshouwers L.M., Bouwmeester H.J., Karssen C.M. (1995) Redefining seed dormancy: an attempt to integrate physiology and ecology. *Journal of Ecology*, **83**, 1031–1037.
- Wang J.H., Baskin C.C., Cui X.L., Du G.Z. (2009) Effect of phylogeny, life history and habitat correlates on seed germination of 69 arid and semi-arid zone species from northwest China. *Evolutionary Ecology*, **23**, 827–846.
- Wang Z., Wang L., Liu Z., Li Y., Liu Q., Liu B. (2016) Phylogeny, seed trait, and ecological correlates of seed germination at the community level in a degraded sandy grassland. *Frontiers in Plant Science*, **7**, 1532.
- Xu J., Li W., Zhang C., Liu W., Du G. (2014) Variation in seed germination of 134 common species on the Eastern Tibetan Plateau: phylogenetic, life history and environmental correlates. *PLoS ONE*, **9**, e98601.
- Zar J.H. (2010) *Biostatistical analysis*, 5th edn. Prentice Hall, Upper Saddle River, NJ, USA, pp 944.

1 **Table S1.** Special requirements for seed germination in the 18 species studied.

Species	Requirement to germinate
<i>C. bipinnatus</i>	None, sown immediately after collection
<i>D. coccinea</i>	Eight months of dry storage at room temperature (25 °C, 20% RH), sown after this storage period
<i>E. petiolare</i>	None, sown immediately after collection
<i>T. tubaeformis</i>	None, sown immediately after collection
<i>W. urens</i>	None, sown immediately after collection
<i>B. cuneata</i>	Pseudoaril removal, sown immediately after collection
<i>Ec. gibbiflora</i>	None, sown immediately after collection
<i>S. septemtrionalis</i>	Immersion in water at 80 °C until room temperature (25 °C), sown immediately after collection
<i>Ey. polystachya</i>	Seed coat removal, sown immediately after collection
<i>L. nepetifolia</i>	Incubation in constant darkness, sown immediately after collection
<i>Sa. tiliifolia</i>	Four weeks of dry storage at 4 °C, sown after this storage period
<i>P. subpeltata</i>	None, sown immediately after collection
<i>Ph. icosandra</i>	None, sown immediately after collection
<i>Pe. campanulatus</i>	None, sown immediately after collection
<i>R. luteola</i>	Eight weeks of wet stratification at 4 °C, sown after this storage period
<i>Ru. liebmannii</i>	90 minutes of scarification in H ₂ SO ₄ , sown immediately after collection
<i>Da. stramonium</i>	None, sown immediately after collection
<i>N. glauca</i>	None, sown immediately after collection

1 **Table S2.** *P* values for the test performed to evaluate if the increment in germination was
 2 significant after the period of exposition to benefit temperature (T. ben) and after the period
 3 of exposition to ethylene 0.01 M at the benefit temperature (Ethylene). Dotted line
 4 represents no increment at the treatment.

Species	Treatment	Temperature					
		10 °C	15 °C	20 °C	25 °C	30 °C	35 °C
<i>C. bipinnatus</i>	T. ben	< 0.001	0.147	---	0.676	0.002	< 0.001
	Ethylene	---	0.677	---	---	< 0.001	< 0.001
<i>D. coccinea</i>	T. ben	0.029	---	---	---	0.676	0.004
	Ethylene	---	---	---	---	---	---
<i>E. petiolare</i>	T. ben	< 0.001	0.001	0.347	0.021	0.012	< 0.001
	Ethylene	---	---	---	---	---	---
<i>T. tubaeformis</i>	T. ben	< 0.001	---	---	---	---	---
	Ethylene	0.089	---	---	---	---	---
<i>W. urens</i>	T. ben	---	---	---	---	---	---
	Ethylene	---	---	---	---	---	---
<i>B. cuneata</i>	T. ben	< 0.001	---	0.676	---	< 0.001	< 0.001
	Ethylene	---	---	---	---	---	---
<i>Ec. gibbiflora</i>	T. ben	0.002	---	---	---	0.027	< 0.001
	Ethylene	0.083	---	---	---	0.144	0.347
<i>S. septemtrionalis</i>	T. ben	< 0.001	0.027	0.007	0.001	0.047	< 0.001
	Ethylene	0.047	---	0.075	0.032	---	---
<i>Ey. polystachya</i>	T. ben	< 0.001	---	---	---	0.078	< 0.001
	Ethylene	---	---	---	---	---	---
<i>L. nepetifolia</i>	T. ben	---	---	0.347	---	---	0.677
	Ethylene	---	---	---	---	---	---
<i>Sa. tiliifolia</i>	T. ben	< 0.001	0.670	---	---	0.348	0.026
	Ethylene	---	---	---	---	---	---
<i>P. subpeltata</i>	T. ben	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	0.087	0.346
	Ethylene	---	0.674	0.677	---	---	0.344
<i>Ph. icosandra</i>	T. ben	< 0.001	< 0.001	< 0.001	0.073	< 0.001	< 0.001
	Ethylene	0.008	---	---	0.348	0.347	0.677
<i>Pe. campanulatus</i>	T. ben	< 0.001	0.024	0.677	0.676	0.347	< 0.001
	Ethylene	---	---	---	---	---	---
<i>R. luteola</i>	T. ben	0.347	0.347	0.348	0.019	< 0.001	< 0.001
	Ethylene	---	---	---	0.348	0.347	0.676
<i>Ru. liebmanii</i>	T. ben	0.035	0.097	---	0.346	0.001	< 0.001
	Ethylene	---	---	---	---	---	---
<i>Da. stramonium</i>	T. ben	0.093	0.022	0.144	---	---	0.676
	Ethylene	0.674	0.344	0.645	---	---	---
<i>N. glauca</i>	T. ben	0.037	0.348	0.675	---	0.344	0.374
	Ethylene	---	---	---	---	---	---

1 **Table S3.** Results of the analysis performed to evaluate the final percentages of
2 germination after the period of exposition to benefit temperature (T. ben) and after the
3 period of exposition to ethylene 0.01 M at the benefit temperature. Different letters show
4 significant differences among temperatures, and n.s. denotes no significant differences.
5 Dotted line represents no increment at the treatment.

Species	Treatment	P value	Temperature					
			10 °C	15 °C	20 °C	25 °C	30 °C	35 °C
<i>C. bipinnatus</i>	T. ben	< 0.001	a	a	a	a	b	b
	Ethylene	< 0.001	a	a	a	a	b	b
<i>D. coccinea</i>	T. ben	< 0.001	a	a	a	a	a	b
	Ethylene	---	---	---	---	---	---	---
<i>E. petiolare</i>	T. ben	0.178	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
	Ethylene	---	---	---	---	---	---	---
<i>T. tubaeformis</i>	T. ben	0.013	b	a	a	a	a	a
	Ethylene	0.012	b	a	a	a	a	a
<i>W. urens</i>	T. ben	---	---	---	---	---	---	---
	Ethylene	---	---	---	---	---	---	---
<i>B. cuneata</i>	T. ben	0.009	b	a	a	a	b	b
	Ethylene	---	---	---	---	---	---	---
<i>Ec. gibbiflora</i>	T. ben	0.006	ab	a	ab	ab	ab	b
	Ethylene	0.371	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
<i>S. septemtrionalis</i>	T. ben	0.008	ab	b	ab	ab	ab	a
	Ethylene	< 0.001	a	b	ab	a	a	a
<i>Ey. polystachya</i>	T. ben	0.636	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
	Ethylene	---	---	---	---	---	---	---
<i>L. nepetifolia</i>	T. ben	< 0.001	e	e	d	ab	a	bc
	Ethylene	---	---	---	---	---	---	---
<i>Sa. tiliifolia</i>	T. ben	0.022	b	a	ab	ab	ab	ab
	Ethylene	---	---	---	---	---	---	---
<i>P. subpeltata</i>	T. ben	0.006	ab	ab	b	a	a	ab
	Ethylene	0.009	ab	ab	b	a	a	ab
<i>Ph. icosandra</i>	T. ben	0.013	b	a	a	a	ab	a
	Ethylene	0.688	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
<i>Pe. campanulatus</i>	T. ben	0.990	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
	Ethylene	---	---	---	---	---	---	---
<i>R. luteola</i>	T. ben	0.015	ab	a	ab	b	ab	ab
	Ethylene	0.013	ab	a	ab	b	ab	ab
<i>Ru. liebmanii</i>	T. ben	< 0.001	ab	ab	a	a	ab	b
	Ethylene	---	---	---	---	---	---	---
<i>Da. stramonium</i>	T. ben	< 0.001	c	bc	b	a	a	a
	Ethylene	< 0.001	c	bc	ab	a	a	a
<i>N. glauca</i>	T. ben	0.690	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
	Ethylene	---	---	---	---	---	---	---

6

**THE PLASTICITY OF THE GERMINATIVE RESPONSE IN THE POPULATIONS
OF TWO XERIC SPECIES INHABITING TWO CONTRASTING ENVIRONMENTS
OF CENTRAL MEXICO**

Artículo enviado a la revista *Plant Species Biology* bajo la siguiente referencia:

Martínez-Villegas J.A., Castillo-Argüero S., Márquez-Guzmán J. y Orozco-Segovia A. (enviado)
The plasticity of the germinative response in the populations of two xeric species inhabiting
two contrasting environments of Central Mexico.



The plasticity of the germinative response in the populations of two xeric species inhabiting two contrasting environments of Central Mexico

Journal:	<i>Plant Species Biology</i>
Manuscript ID	Draft
Manuscript Type:	Original Article
Date Submitted by the Author:	n/a
Complete List of Authors:	Martínez-Villegas, Jorge A.; Universidad Nacional Autónoma de México Instituto de Ecología, Ecología Funcional Castillo-Argüero, Silvia; Universidad Nacional Autónoma de México Facultad de Ciencias, Ecología y Recursos Naturales Marquez-Guzman, Judith; Universidad Nacional Autónoma de México Facultad de Ciencias, Biología Comparada Orozco-Segovia, Alma; Universidad Nacional Autónoma de México Instituto de Ecología, Ecología Funcional
Keywords:	cardinal temperatures, local adaptation, seed burial, seed provenance, storage time, thermal time
Abstract:	<p>The species' germination response evolves based on its population environment; therefore, the responses of each local population evolves independently. We investigated two xeric species from Central Mexico, <i>Echeveria gibbiflora</i> and <i>Penstemon campanulatus</i>, the populations of which inhabit two environments (Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel [REPSA] and Parque Ecológico de la Ciudad de México [PECM]) that differ in elevation, precipitation and temperature. For both species and populations, the cardinal temperatures, thermal time and temperature range for germination were determined in seeds (a) collected recently, (b) stored in a laboratory for two months and (c) reciprocally buried in field conditions for two months. The results demonstrated that for both the species, seed provenance, laboratory storage and temperature were significant for final germination. These responses indicated differences in germination based primarily on the site in <i>P. campanulatus</i> (PECM seeds germinated at higher percentages than REPSA seeds) and the burial site in the REPSA seeds of <i>E. gibbiflora</i>. Cluster and discriminant analyses were conducted for both the species, identifying the following significant variables for group treatments: base temperature between the stored and buried seeds of <i>E. gibbiflora</i> and the ceiling temperature between the recently collected, stored and buried seeds of <i>P. campanulatus</i>. The results suggest that instead of seed provenance, burial narrowed the temperature range for <i>E. gibbiflora</i>, while laboratory-storage time and burial widened it for <i>P. campanulatus</i>. These responses are related to the dormant stage of the seeds and, hence, reflect the conditions of the regeneration niche of the species.</p>

Original Article.**The plasticity of the germinative response in the populations of two xeric species inhabiting two contrasting environments of Central Mexico.**

Jorge A. Martínez-Villegas¹, Silvia Castillo-Argüero², Judith Márquez-Guzmán³, Alma Orozco-Segovia¹

¹Departamento de Ecología Funcional, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México.

²Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México.

³Departamento de Biología Comparada, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México.

Correspondence:

Jorge A. Martínez-Villegas, Departamento de Ecología Funcional, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 70-275, Circuito Exterior, Ciudad Universitaria, 04510, Ciudad de México, México.

E-mail: jorge.mtzvillegas@ciencias.unam.mx

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-0734-6146>

1 Abstract

2

3 The species' germination response evolves based on its population environment; therefore, the
4 responses of each local population evolves independently. We investigated two xeric species from
5 Central Mexico, *Echeveria gibbiflora* and *Penstemon campanulatus*, the populations of which
6 inhabit two environments (Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel [REPSA] and Parque
7 Ecológico de la Ciudad de México [PECM]) that differ in elevation, precipitation and temperature.
8 For both species and populations, the cardinal temperatures, thermal time and temperature range for
9 germination were determined in seeds (a) collected recently, (b) stored in a laboratory for two
10 months and (c) reciprocally buried in field conditions for two months. The results demonstrated that
11 for both the species, seed provenance, laboratory storage and temperature were significant for final
12 germination. These responses indicated differences in germination based primarily on the site in *P.*
13 *campanulatus* (PECM seeds germinated at higher percentages than REPSA seeds) and the burial
14 site in the REPSA seeds of *E. gibbiflora*. Cluster and discriminant analyses were conducted for both
15 the species, identifying the following significant variables for group treatments: base temperature
16 between the stored and buried seeds of *E. gibbiflora* and the ceiling temperature between the
17 recently collected, stored and buried seeds of *P. campanulatus*. The results suggest that instead of
18 seed provenance, burial narrowed the temperature range for *E. gibbiflora*, while laboratory-storage
19 time and burial widened it for *P. campanulatus*. These responses are related to the dormant stage of
20 the seeds and, hence, reflect the conditions of the regeneration niche of the species.

21

22 *Keywords:* cardinal temperatures, local adaptation, seed burial, seed provenance, storage time,
23 thermal time

24

25 Introduction

26

27 Germination in non-dormant seeds is a trait regulated by environmental factors such as the
28 temperature, water availability, gaseous environment and light (Benech-Arnold, Sánchez, Forcella,
29 Kruk & Ghersa, 2000; Bewley, Bradford, Hilhorst & Nonogaki, 2013; Baskin & Baskin, 2014).
30 Germination features, such as the final percentage, rate (velocity), time and place of occurrence or
31 environmental requirements, are of vital importance in the life history of plants because they imply
32 the formation of a new individual with a new genotype, i.e., a seedling. Given the importance of
33 germination, it has been proposed as one of the main drivers of community structures (Grubb, 1977;
34 Jiménez-Alfaro, Silveira, Fidelis, Poschlod & Commander, 2016). Seedling survival and
35 establishment are the most susceptible stages in the plant's life cycle owing to their high
36 vulnerability to scarcity of water, herbivory and intra- and inter-specific competition, among other
37 selective forces (Silvertown & Charlesworth, 2001). For this reason, seeds need the mechanisms of
38 environment detection that allow germination to occur in conditions that create successful
39 establishment.

40 After dispersion, seeds that remain in the soil experience great variations in environmental
41 factors. These variations produce physiological changes that may improve their germination as well
42 as seedling establishment (Allen & Meyer, 1998). Moreover, if seeds have some sort of dormancy,
43 the environmental variations may break it, and if seeds do not germinate after their release, they
44 may re-enter dormancy; thus, they experience an annual cycle of dormancy (Baskin & Baskin,
45 1985). Through this cycle, seeds may sense the environment through time and germinate when
46 conditions can improve seedling establishment and survival (Benech-Arnold et al., 2000; Batlla &
47 Benech-Arnold, 2007). Additionally, some authors have demonstrated that, in newly collected
48 seeds, dormancy may be broken after dry storage in the laboratory (i.e., undergoing after-ripening)
49 due to hormonal changes in the seed (Finch-Savage & Leubner-Metzger, 2006; Baskin & Baskin,
50 2014).

51 It has been broadly accepted that, on a regional scale, the germination response is related to the
52 temperature regime during the rainy season of the site of seed provenance (Thompson, 1970;

53 Ascough, Erwin & Van Staden, 2007; Dürr, Dickie, Yang & Pritchard, 2015). Moreover, some
54 researches highlight the importance of the distribution range of a species on the germination
55 response to environmental factors, demonstrating evidence for a positive relationship between the
56 width of species distribution and the range of temperature conditions for germination (Thompson,
57 Gaston & Band, 1999; Brändle, Stadler, Klotz & Brandl, 2003; Ascough et al., 2007; Mattana,
58 Daws & Bacchetta, 2010; Luna, Pérez, Torres & Moreno, 2012). Nevertheless, the species with a
59 broad distribution rarely have continuous distribution of individuals along an area; instead, they are
60 usually found forming many local populations. The members of each local population are exposed
61 to different selection pressures; therefore, their traits evolve under the local environmental
62 conditions, allowing the species to adapt locally and create different ecotypes (Kawecki & Ebert,
63 2004).

64 Since germination response is a phenotypic feature that can be affected by natural selection
65 (Donohue, Rubio de Casas, Burghardt, Kovach & Willis, 2010), it is reasonable to think that this
66 response has evolved independently in each local population in response to the local environmental
67 conditions, including those experienced by the seed after dispersion and those that the parents faced
68 during the seed development. Therefore, if the germination response displays local adaptation, the
69 individuals should be at their highest fitness in their own original habitat (Kawecki & Ebert, 2004).
70 In order to identify whether a phenotypic feature has undergone local adaptation, two kinds of
71 experimental designs have been developed: the reciprocal-transplant and common-garden
72 experiments (Kawecki & Ebert, 2004; Blanquart, Kaltz, Nuismer, & Gandon, 2013). These
73 procedures have been used to assess whether the differences in plant performance are genetically or
74 environmentally determined (Conover & Schultz, 1995; Mazer & LeBuhn, 1999). In the reciprocal-
75 transplant experiments transplant individuals originated from different local populations between
76 their localities, expecting that local individuals will perform better on their own environment rather
77 than in foreign ones. On the other hand, in the common-garden experiments transplant individuals

78 from different local populations to the same environmental conditions, either in the field or in a
79 laboratory (Kawecki & Ebert, 2004; Blanquart et al., 2013).

80 In this study, we examined whether the seed germination response to temperature in the cases
81 of *Echeveria gibbiflora* and *Penstemon campanulatus* is related to seed provenance in a lava field
82 from Central Mexico. In performing reciprocal burials of the seeds in two contrasting populations
83 of both the species, collecting them, storing them under laboratory conditions and afterward sowing
84 them under control conditions (i.e., germination chambers), as in a common-garden experiment, we
85 specifically focused on the following questions: (a) is the seed germination response (i.e., the final
86 germination percentage) to a temperature gradient related to seed provenance and ?, and (b) are
87 cardinal temperatures and thermal time related to seed provenance? Since the two populations of
88 both the species are established in sites with contrasting levels of elevation, mean temperature and
89 precipitation, we hypothesized that the final germination percentage would be higher under the
90 temperature characteristic of the site of seed provenance. Further, we also hypothesized that the
91 cardinal temperatures and thermal time would reflect the temperature of the plant recruitment
92 season for each site (typically during the rainy season). Additionally, if the seeds demonstrate some
93 degree of dormancy, they may undergo after-ripening during laboratory storage so that they may be
94 released from this condition.

95

96 **Materials and methods**

97

98 *Species, populations and collection of seeds*

99

100 *Echeveria gibbiflora* DC. (Crassulaceae) is a perennial succulent rosette herb which grows up to 1
101 m in height. Its flowers produce around 200 small seeds (0.75×0.5 mm) and is abundantly present
102 around open sites of xerophilous shrublands and the temperate forests of Mexico Valley at
103 elevations of 2300 m a.s.l. (Rzedowski & Rzedowski, 2005; Castillo-Argüero et al., 2007).

104 On the other hand, *P. campanulatus* (Cav.) Willd. (Plantaginaceae) is a short-lived perennial
105 erect herb of 0.5–1 m in height. It has panicles with purple flowers and small brown seeds (2×2
106 mm) and is abundantly present around open areas of mountain slopes, oak and oak-pine forests,
107 shrubland and disturbed areas of Mexico Valley at elevations of 2300–3200 m a.s.l. (Rzedowski &
108 Rzedowski, 2005; Castillo-Argüero et al., 2007).

109 Two populations of both the species were recognized, one in the Reserva Ecológica del
110 Pedregal de San Ángel (REPSA) and other in the Parque Ecológico de la Ciudad de México
111 (PECM), both of which are part of the lava field located in the southern zone of the Basin of
112 Mexico and are a consequence of the eruption of the Xitle volcano, which occurred approximately
113 in the year 280 (Siebe, 2000). The lava field represented a well-conserved vegetation community
114 until the 1950s, when urbanization fragmented the area and produced isolated vegetation patches
115 (Cano-Santana et al., 2006). Due to their high temperatures and scarce soil formation, both the
116 populations are immersed in a xerophilous shrubland, where evaporation rates are high (Cano-
117 Santana et al., 2006; Estañol-Tecuatl & Cano-Santana, 2017). Despite these similarities, they have
118 differing environmental features, owing mainly to their elevation. The population of REPSA is
119 located at 2292–2365 m a.s.l., representing the northern and lower portion of the lava field—an
120 open xerophilous shrubland with a temperate climate (because of elevation) with summer rains,
121 mean annual precipitation of 803 mm and mean annual temperature of 15.6°C (Estañol-Tecuatl &
122 Cano-Santana, 2017). The population of PECM is located at 2600–2800 m a.s.l., representing the
123 southern and higher portion of the lava field—a xerophilous shrubland immersed in a temperate
124 forest with a temperate climate (because of elevation) with summer rains, mean annual precipitation
125 of 1100 mm and mean annual temperature of 11°C (González-Hidalgo, Orozco-Segovia &
126 Diego-Pérez, 2002).

127 For the study, the seeds of each population for both the species were collected from 25–50 mature
128 plants on April 2016 and were separated from the vegetative tissues immediately after collection.

129

130 *Laboratory-storage treatments*

131

132 The germination responses were evaluated in the recently collected seeds of both the populations
133 (REPSA-0 and PECM-0) as well as in the seeds stored in glass bottles under laboratory conditions
134 (20–22°C and 40–50% RH in total darkness) for two months (REPSA-2 and PECM-2). This
135 laboratory storage time was the same as the duration for which the seeds were buried in soil (see
136 below).

137

138 *Burial treatments*

139

140 Immediately after collection, the seeds from each population (~1 g for *E. gibbiflora* and ~2 g for *P.*
141 *campanulatus*) were placed inside double-layered nylon net bags (5 × 5 cm) for the burial. For each
142 species, reciprocal burials were performed, and the seeds collected from the two populations were
143 buried at each site (5 cm in depth) simultaneously (April 2016). The seeds were buried in an open
144 site because both the species are established in sites without vegetation. This procedure resulted in
145 four burial treatments for the species: the seeds from REPSA were buried in the REPSA (RR) and
146 PECM (RP), while the seeds from PECM were buried in the PECM (PP) and REPSA (PR). Two
147 months later, before the onset of the rainy season (June 2016), the seeds from each treatment were
148 unearthed, moved to the laboratory and air-dried in darkness for three days. The diurnal variation of
149 the soil temperature in each burial site was recorded during these two months with a data logger
150 (HOBO® Pendant, model UA-001-08, Onset Computer Corporation, Pocasset, MA, USA). The
151 hourly daily course of these temperatures for the duration of the seed burial is presented in Figure 1.

152

153 *Germination procedures*

154

155 The seeds of the four laboratory storage treatments (REPSA-0, PECM-0, REPSA-2 and PECM-2)
156 and the four burial treatments (RR, RP, PP and PR) were sown in Petri dishes on 1% agar (10 g/L)
157 and incubated at six different temperatures (10, 15, 20, 25, 30 and 35°C) in germination chambers
158 (Lab-Line Instruments, Melrose Park, IL, USA). The photoperiod was 12 h of light (fluorescent
159 cool white light, Sylvania 20 W). The experimental design consisted of five replicates for each
160 treatment, with 30 seeds each. The accumulated germination (visible radicle protrusion) was
161 recorded at each third day until maximum germination was observed (100% germination or no
162 further germination after five days). The germination percentages were calculated according to the
163 number of seeds sown in each Petri dish.

164 The germination was not the same at different temperatures; therefore, the accumulated
165 germination percentages over time were scaled to the total number of seeds germinated in each
166 temperature, as proposed by Grundy, Phelps, Reader and Burston (2000), and then fitted to the
167 exponential sigmoid curve $y = a / (1 + be^{-cx})$, where a is the scaled maximum germination, b is the
168 slope, c is a curve form coefficient and e is the base of natural logarithms. Based on this model, we
169 calculated the theoretical days to achieve 50% germination for each treatment, and its reciprocal (d^{-1})
170 was used as the germination rate ($GR_{(50)}$). For each species and laboratory storage or burial
171 treatment, the $GR_{(50)}$ was fitted to a linear simple model ($y = a + bx$) as a function of temperature.
172 Moreover, we fitted one model to the range of sub-optimal temperatures and another for the supra-
173 optimal ones. The base temperature (T_b) was calculated as the point where the regression line, in the
174 sub-optimal range, intercepts the temperature axis. Similarly, the ceiling temperature (T_c) was
175 calculated as the point where the regression line, in the supra-optimal range, intercepts the
176 temperature axis. The optimal temperature (T_o) was estimated as the temperature at which intersects
177 the regression lines of sub- and supra-optimal temperatures. The thermal time to achieve 50%
178 germination ($\theta_{T(50)}$) was obtained for the sub- and supra-optimal temperatures as the inverse of the
179 regression line slope (García-Huidobro, Monteith & Squire, 1982; Hardegree, 2006). Similarly,
180 cardinal temperatures and ($\theta_{T(50)}$) were estimated for all the subpopulations (10, 20, ..., 90%). Once

181 the values of T_b and T_c were calculated, the amplitude of the temperature range for 50% germination
182 was estimated as the difference between both temperatures ($T_c - T_b$).

183

184 *Statistical analysis*

185

186 The final germination percentages (non-scaled) were arcsine-transformed (Zar, 2010) and, for each
187 species, analyzed through three-way ANOVA in order to evaluate the effect of seed provenance
188 (REPSA and PECM), laboratory-storage time (collected recently and stored in laboratory for two
189 months) and temperature. For the buried seeds, three-way ANOVA was once gain performed in
190 order to evaluate the effect of seed provenance (REPSA and PECM), burial site (REPSA and
191 PECM) and temperature. Mean comparisons were conducted with Tukey test when significant
192 effects were detected. Additionally, the hourly and daily mean temperatures at each hour, along the
193 day, in both the burial sites were compared through the t -paired test.

194 Furthermore, two cluster analyses were performed (one for each species) in order to identify
195 the distinct groups of the different treatments applied using the estimated T_b , T_c , T_o , temperature
196 range for 50% germination and $\theta_{T(50)}$ for sub- and supra-optimal temperatures. Each cluster analysis
197 was performed with the results of laboratory storage and burial treatments using the standard scores
198 of the variables, Euclidean distance and Ward's agglomeration method. Finally, discriminant
199 analyses (DA) were conducted in order to identify whether the variables used for performing the
200 cluster analyses were significant in the formed groups. In this case, the DA was built step-by-step.
201 The analyses were performed with Statistica 10 (StatSoft, Tulsa, OK, USA) and R software, version
202 3.2.3 (R Core Team, 2016).

203

204 **Results**

205

206 *Final germination in laboratory-storage treatments*

207

208 In both species, the germination did not occur at 35°C, for this reason was removed from the
209 analyses. Similarly, in the case of *P. campanulatus*, germination did not occur at 10°C and, for this
210 species, also was removed from the analyses.

211 In the case of *E. gibbiflora*, seed provenance ($F_{1,80} = 4.33, p = 0.041$), laboratory-storage time
212 ($F_{1,80} = 11.45, p = 0.001$) and temperature ($F_{4,80} = 199.41, p < 0.001$) showed significant effect on
213 final germination percentage. Only the two-way interactions seed provenance \times temperature ($F_{4,80} =$
214 $9.75, p < 0.001$) and laboratory-storage time \times temperature ($F_{4,80} = 7.15, p < 0.001$) were
215 significant, while the seed provenance \times laboratory-storage time ($F_{1,80} = 2.48, p = 0.119$) and the
216 three-way interaction ($F_{4,80} = 1.59, p = 0.184$) were not significant. In general, germination was
217 higher than 50% at 15, 20 and 25°C, while at 15 and 30 °C, there was a reduction in germination
218 after the laboratory-storage period in the seeds from both sites. At 15°C, germination in the seeds
219 from PECM was higher than that in the seeds from REPSA, but, at 20°C, the seeds from REPSA
220 with two months of laboratory storage had a reduction in germination. Meanwhile, at 25°C, there
221 was no difference in the germination between their provenances and laboratory-storage time (Figure
222 2).

223 In the case of *P. campanulatus*, seed provenance ($F_{1,64} = 231.76, p < 0.001$), laboratory-storage time
224 ($F_{1,64} = 15.36, p < 0.001$) and temperature ($F_{3,64} = 126.43, p < 0.001$) showed significant effect on
225 final germination percentage. Only the two-way interactions laboratory-storage time \times temperature
226 ($F_{3,64} = 6.41, p < 0.001$) were significant, while the other two-way interactions seed provenance \times
227 temperature ($F_{3,64} = 0.83, p = 0.481$) seed provenance \times laboratory storage time ($F_{1,64} = 0.51, p =$
228 0.476), and three-way interaction ($F_{3,64} = 1.50, p = 0.222$) were not significant. At 20 and 25°C, the
229 seeds from PECM, independently of the laboratory-storage time, showed significant higher
230 germination than the REPSA seeds. This pattern is also observable at 15°C, although a significant
231 increase was noticeable in the REPSA seeds after the laboratory-storage duration. A similar

232 increase occurred at 30°C in the seeds from the two sites after the laboratory-storage duration
233 (Figure 2).

234

235 *Final germination in burial treatments*

236

237 The hourly mean temperature in both the burial sites during this period showed significant
238 differences, being higher in REPSA than in PECM (Figure 1; $t = 32.121$, $df = 23$, $p < 0.001$).

239 Germination was not observed in any of the species during the burial. In both the species,
240 germination occurred only at 15, 20, 25 and 30°C; therefore, the temperatures of 10 and 35°C were
241 removed from the analyses.

242 In the case of *E. gibbiflora*, seed provenance ($F_{1,64} = 139.35$, $p < 0.001$), burial site ($F_{1,64} =$
243 32.09 , $p < 0.001$) and temperature ($F_{3,64} = 106.98$, $p < 0.001$) showed significant effect on the final
244 germination percentage. Moreover, all the two-way interactions—seed provenance \times burial site
245 ($F_{1,64} = 9.50$, $p = 0.003$), seed provenance \times temperature ($F_{3,64} = 2.78$, $p = 0.048$) and burial site \times
246 temperature ($F_{3,64} = 3.98$, $p = 0.011$)—were significant. However, the three-way interaction was not
247 significant ($F_{3,64} = 2.74$, $p = 0.051$). At 15 and 30°C, independently of the burial site, the seeds from
248 PECM had higher germination than the seeds from REPSA. Nevertheless, at 20 and 25°C, the seeds
249 from PECM, independent of the burial site, and the seeds from REPSA buried in this site had a
250 significantly higher germination than the seeds from REPSA buried on PECM (Figure 3).

251 In the case of *P. campanulatus*, only seed provenance ($F_{1,64} = 111.94$, $p < 0.001$) and
252 temperature ($F_{3,64} = 44.92$, $p < 0.001$) showed significant effect on the final germination percentage,
253 while the burial site did not ($F_{1,64} = 0.98$, $p = 0.326$). None of the two- or three-way interactions
254 were significant ($p > 0.05$). Furthermore, the seeds from PECM had a higher final germination
255 percentage than the seeds from REPSA; at 20 and 25°C the germination was significantly higher,
256 without differences among them, and lower at 15°C (Figure 3).

257

258 *Cardinal temperatures in laboratory-storage treatments*

259

260 Regression lines for the sub- and supra-optimal temperatures were significant in all the cases ($R^2 >$
261 $0.9, p < 0.001$). In general, the T_b values were lower in the case of *E. gibbiflora* (ranging between
262 5.11 and 6.69°C) than in the case of *P. campanulatus* (ranging between 7.14 and 8.56°C). A similar
263 pattern was observed in the T_c values, where *E. gibbiflora* had a lower range (between 31.91 and
264 33.85°C) than *P. campanulatus* (between 34.56 and 40.42°C). Moreover, both the species had the
265 T_o values around 23°C . The $\theta_{T(50)}$ values for the sub-optimal temperatures were very similar in all
266 the treatments in the two species, although the values of $\theta_{T(50)}$ for the supra-optimal temperatures
267 were higher in the case of *P. campanulatus* (Figure 4, Table 1). Table S1 provides the cardinal
268 temperatures and the $\theta_{T(50)}$ values for sub- and supra-optimal temperatures for all the
269 subpopulations.

270

271 *Cardinal temperatures in burial treatments*

272

273 Regression lines for sub- and supra-optimal temperatures were significant in all the cases ($R^2 > 0.9,$
274 $p < 0.001$). The cardinal temperatures were similar in the two species, provenances and reciprocal
275 burials. In the case of *E. gibbiflora*, the T_b values had a range between 8.80 and 10.19°C , while the
276 T_o values were around 23°C and the T_c values around 33°C . In the case of *P. campanulatus*, the T_b
277 and T_c values had a high range (between 5.57 and 10.33°C , and between 32.87 and 39.66°C ,
278 respectively), whereas the T_o values were around 23°C . Furthermore, the variation within each
279 treatment was low. In general, both the values of $\theta_{T(50)}$ were higher in the case of *P. campanulatus*
280 than in the case of *E. gibbiflora*, and the variability in each treatment was also higher in the case of
281 *P. campanulatus* (Figure 4, Table 2). Table S2 provides the cardinal temperatures and the θ_T values
282 for sub- and supra-optimal temperatures for all the subpopulations.

283

284 *Cluster and discriminant stepwise analyses*

285

286 In the case of *E. gibbiflora*, the cluster showed two groups (Figure 5a). One of them exclusively had
287 the burial treatments, while the other exclusively had the laboratory storage treatments. The DA
288 showed that these groups were significant (Wilks' Lambda = 0.044, $F_{3,4} = 129.071$, $p = 0.004$). The
289 model that was built step-by-step included the three cardinal temperatures (T_b , T_o and T_c), of which
290 only the T_b values significantly contributed to the discrimination between the groups (Wilks'
291 Lambda = 0.684, $F_{1,4} = 58.374$, $p = 0.002$). The T_b values, on average, were higher in the seeds from
292 the burial treatments than in the laboratory storage ones (Table 3). The other two variables included
293 in the model were non-significant (T_c : Wilks' Lambda = 0.074, $F_{1,4} = 2.751$, $p = 0.173$; T_o : Wilks'
294 Lambda = 0.073, $F_{1,4} = 2.661$, $p = 0.178$). The $\theta_{T(50)}$ values for the sub- and supra-optimal
295 temperatures and the amplitude of the range of temperature for germination were non-significant (p
296 > 0.05) and excluded from the model.

297 The cluster in the case of *P. campanulatus* showed two groups (Figure 5b), where one
298 contained the recently collected seeds for both populations and the RP treatment, while the other
299 group contained the remaining treatments. The grouping was significant (Wilks' Lambda = 0.066,
300 $F_{3,4} = 18.977$, $p = 0.008$). The model built step-by-step included two cardinal temperatures (T_c , and
301 T_o) and the amplitude of the range of temperature for germination. Out of these variables, only the
302 T_c values contributed significantly to the discrimination between the groups (Wilks' Lambda =
303 0.305, $F_{1,4} = 14.594$, $p = 0.019$). The T_c values were lower in the RP, REPSA-0 and PECM-0
304 treatments than in the remaining ones (Table 3). The other two variables included in the model were
305 non-significant (T_o : Wilks' Lambda = 0.102, $F_{1,4} = 2.236$, $p = 0.209$; amplitude of the range of
306 temperature for germination, Wilks' Lambda = 0.108, $F_{1,4} = 2.608$, $p = 0.182$). The T_b and $\theta_{T(50)}$
307 values for sub- and supra-optimal temperatures were non-significant ($p > 0.05$) and excluded from
308 the model.

309

310 Discussion

311

312 The laboratory storage treatments in which germination was greater than 80% in a wide temperature
313 range for both the species suggest that the seeds were non-dormant. This is supported by the fact
314 that non-significant differences were found between the recently collected seeds and ones that were
315 in laboratory storage for two months. Low germination was observed in *E. gibbiflora* at 10 and
316 30°C, and a subsequent reduction was observed after laboratory storage. It is possible that these
317 were caused by prolonged exposure to extreme sowing temperatures which induced either
318 therm dormancy or thermoinhibition in the seeds (Hills & van Staden, 2003), or physiological
319 changes occurring in the seeds during laboratory storage, respectively. Germination in *Echeveria*
320 genus has not been extensively studied; however, some reports indicate that under laboratory-
321 storage conditions, the germination percentage is higher than 75%, and the seeds have an orthodox
322 behavior (Royal Botanic Gardens Kew, 2019). Nevertheless, dormancy has not been reported. Other
323 reports indicate that the seeds of the Crassulaceae family have physiological dormancy (Baskin and
324 Baskin, 2014). Moreover, Martínez-Villegas, Castillo-Argüero, Márquez-Guzmán and Orozco-
325 Segovia (2018) reported that germination in the REPSA seeds of *E. gibbiflora* are thermoinhibited
326 at a high temperature (35°C). The experiments in which ungerminated seeds are exposed to T_0 or
327 hormones such as gibberellins or ethylene are needed for testing these two possibilities.

328 In the case of *E. gibbiflora*, the RP treatment had a significantly lower germination percentage
329 at 20 and 25°C than the RR treatment. The PP and PR treatments did not show significant
330 differences between the temperatures tested. These results indicate that the germination in the
331 REPSA seeds was highly sensitive to the novel conditions experienced during the burial, suggesting
332 that the seed germination is locally adapted for this population, while not for the PECM seeds. It is
333 probable that the REPSA seeds buried in PECM sensed the novel conditions for germination and
334 subsequent seedling establishment, which is perhaps why the seeds entered secondary dormancy.
335 Secondary dormancy imposed by the environmental conditions has been reported by Andersson and

336 Milberg (1998) and Vidigal et al. (2016) as an adaptive strategy. Hence, it is possible that *E.*
337 *gibbiflora* adopted this strategy to escape from unfavorable environments while remaining dormant
338 in the soil. Another evidence for local adaptation for the germination in this species is the fact that
339 the environmental conditions experienced during the seed formation (maternal effect; Fenner, 1991)
340 did not cause germination reduction in the RP treatment as this reduction was not observed in the
341 RR and laboratory storage treatments.

342 In the case of *P. campanulatus*, the final germination percentage showed a pattern that
343 depended upon seed provenance, independently of the laboratory-storage time, while the seeds from
344 REPSA showed significantly lower percentages than the seeds from PECM. A similar pattern was
345 observed in the burial treatments, independently of the burial site, as the seeds from REPSA
346 germinated at lower percentages than the PECM seeds. The differences in the germination pattern
347 among the populations has also been described for other species of the *Penstemon* genus (Meyer &
348 Kitchen, 1994; Meyer, Kitchen & Carlson, 1995). In these species, the temperature is probably the
349 main driver of the differences, and a genetic basis for this response has been proposed. The seeds of
350 the *Penstemon* genus have physiological dormancy (Baskin & Baskin, 2014; Royal Botanic
351 Gardens Kew, 2019). This sort of dormancy is expressed at different degrees of depth: non-deep,
352 intermediate and deep (Baskin & Baskin, 2014). Therefore, it is possible that *P. campanulatus* from
353 REPSA has seeds with deeper physiological dormancy than the PECM ones. Perhaps, this deeper
354 dormancy might have been broken during the laboratory storage conditions that are different to the
355 ones tested in this study. For example, different time and temperature were reported for some
356 physiologically dormant seeds (Chantre, Batlla, Sabbatini & Orioli, 2009) or in the presence of
357 hormones such as gibberellic acid or ethylene. Contrary to the case with *E. gibbiflora*, a significant
358 increment in germination at 30 °C after the laboratory storage period was observed in *P.*
359 *campanulatus*, probably because the laboratory-storage time began to reduce the seed-dormancy
360 level, and this was reflected in the germination observed at extreme temperature levels, i.e., an
361 increment in the range of temperature for germination. Further experiments are needed to better

362 understand this issue. The results show no difference in the final germination after the burial on its
363 own and the novel habitat. This response indicates non-local adaptation in the germination of *P.*
364 *campanulatus* in neither sites, which might have allowed this species to explore a wide range of
365 environmental conditions and identify the most adequate establishment for reproduction (Donohue,
366 2003). This issue needs to be explored further through the measures of plant fitness such as growth,
367 fruit or seed set, among others.

368 Moreover, Martínez-Villegas et al. (2018) found low germination in the seeds of *P.*
369 *campanulatus* collected recently from REPSA (around 60%) at between 15 and 30°C. Nevertheless,
370 the results in this study showed lower percentages. Perhaps this pattern was owing to the date of
371 seed collection. Martínez-Villegas et al. (2018) collected seeds during early winter (December
372 2013), and the collection in this study was performed during early spring (April 2016). *Penstemon*
373 *campanulatus* flowering between June and October (Rojo & Rodríguez, 2002), and our
374 observations suggest that its plants may retain their fruits and seeds for several months; therefore, it
375 is probable that the differences in the germination percentage observed in this study were due to the
376 environmental maternal effects experienced by the seeds in the fruits during the seed development
377 and collection, as it occurred in the case of *Buddleja cordata* in the PECM (Fenner, 1991;
378 Mendoza-Hernández, Orozco-Segovia & Pisanty, 2010). These differences across years in
379 germination response also suggest phenotypic plasticity in this trait, as indicated by Ramírez-
380 Valiente, Sánchez-Gómez, Aranda and Valladares (2010) in certain leaf ecophysiological traits.
381 These issues need to be researched further.

382 Many features observed after the burial treatments such as the seeds not rotting after burial and
383 not germinating during this period, the time of dispersion and the low germination in certain
384 treatments, suggest that the seeds of both the species have the potential to incorporate into soil and
385 form a seed bank. Martínez-Orea, Castillo-Argüero, Guadarrama-Chávez and Sánchez (2010)
386 reported the presence of *E. gibbiflora* in the seed bank of REPSA, but *P. campanulatus* has not been
387 reported. Nevertheless, some authors proposed seed bank for other *Penstemon* species (Meyer &

388 Kitchen, 1992; Meyer et al., 1995; Belmont, Sánchez-Coronado, Osuna-Fernández, Orozco-Segovia
389 & Pisanty, 2018). The persistent low germination and viability observed in the seeds of *P.*
390 *campanulatus* from REPSA and their possible presence in the seed bank might have provided it
391 with a bet-hedging strategy (i.e., delaying germination through dormancy as a mechanism for
392 preserving local populations in stochastic environments; Adondakis & Venable, 2004).

393 Cluster analyses and DA showed significant grouping of temperature features for germination
394 in both the species. The variables that significantly contribute to the grouping are closely related to
395 the dormancy level of the seeds (T_b in *E. gibbiflora* and T_c in *P. campanulatus*). Some reports
396 demonstrated that T_b is related to the altitude of plant population, which is greater at higher
397 elevations than in lower ones (Picciau, Pritchard, Mattana & Bacchetta, 2019). Nevertheless, the
398 cluster analyses did not show separated groups in function to seed provenance.

399 In *E. gibbiflora*, T_b was greater in burial treatments than in the laboratory-stored ones, while T_c
400 was similar in both the treatments. In certain species, the reduction in T_b and the consequent
401 widening in the temperature range for germination reflects the alleviation of the dormant stage,
402 mainly in strict summer annual species (Benech-Arnold et al., 2000). During the burial, the seeds
403 sense the environment—mainly the temperature—so that they might accumulate some thermal time
404 units and affect post-dispersal features such as dormancy loss, germination proportion and rate as
405 well as seedling growth, among others (Fernández-Pascual, Mattana & Pritchard, 2019). Contrary to
406 this hypothesis, a narrowing of the temperature range for germination was observed after the burial,
407 indicating a possible entrance into the dormant state. Nevertheless, despite not being significant, the
408 $\theta_{T(50)}$ values were lower after the burial than in the laboratory-storage treatments. A decrease in the
409 $\theta_{T(50)}$ values is related to a greater rate of germination and dormancy loss (Fernández-Pascual et al.,
410 2019). As mentioned above, the thermal time for germination will be reduced in laboratory-storage
411 treatments if different levels of laboratory-storage temperatures are tested.

412 The DA showed that in the case of *P. campanulatus*, the T_c values were lower in the REPSA-0,
413 PECM-0 and RP treatments than in the remaining ones (Figure 5b), while the T_b values were similar

414 among the groups. This is indicative of the fact that the range of temperature for germination was
415 widening after two months of laboratory storage and after the burial. The changes in the T_c values
416 are related to the dormancy release in certain facultative winter species (Benech-Arnold et al.,
417 2000). It is probable that during their permanence in soil, the seeds accumulate thermal time units
418 and, consequently, the dormancy levels are reduced (Fernández-Pascual et al., 2019). Perhaps,
419 during laboratory storage, the seeds underwent a sort of after-ripening, since the temperature range
420 for germination was wider after two months. This effect is similar to that of thermal time units
421 accumulated after dispersion in cardinal temperatures; however, punctual mechanisms of after-
422 ripening are poorly understood (Baskin & Baskin, 2014). As in the case of *E. gibbiflora*, a decrease
423 in the $\theta_{T(50)}$ values observed during the buried and the two-month storage is reflective of the
424 dormancy release. Nevertheless, it was not significant in the DA. Thus, a decrease in the $\theta_{T(50)}$ value
425 as a measure of dormancy liberation need to be investigated further.

426 Given the importance of species' germination in community structures (Grubb, 1977; Jiménez-
427 Alfaro et al., 2016), the study of this response in the species' own and novel environments is crucial
428 for understanding their adaptive capacity. The results of this research highlight the plasticity in this
429 response of the different habitats and are useful for understanding the capacity of the species in the
430 colonization of new habitats and, perhaps, predicting their presence in contrasting environments.

431

432 **Acknowledgements**

433

434 To Secretaría Ejecutiva de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (SEREPSA; project
435 number: 356) and authorities from Parque Ecológico de la Ciudad de México for permissions and
436 facilities for work in these areas. Irene Pisanty, Margarita Collazo, César M. Flores-Ortíz, Zenón
437 Cano-Santana and Irma Trejo for their valuable comments, María Esther Sánchez Coronado, Pedro
438 Eloy Mendoza Hernández and Irma Acosta Calixto for technical support. Posgrado en Ciencias
439 Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) for the academic and scientific

440 support. Jorge A. Martínez-Villegas was supported by a fellowship from the Consejo Nacional de
441 Ciencia y Tecnología (245529, CONACyT, México). This research was supported by the grants
442 PAPIIT, UNAM (IN 205715) and CONACyT (221015).

443

444 **References**

445

446 Adondakis, S. & Venable, D. L. (2004). Dormancy and germination in a guild of Sonoran desert
447 annuals. *Ecology*, *85*, 2582–2590.

448 Allen, P. S. & Meyer, S. E. (1998). Ecological aspects of seed dormancy loss. *Seed Science*
449 *Research*, *8*, 183–191.

450 Andersson, L. & Milberg, P. (1998). Variation in seed dormancy among mother plants, populations
451 and years of seed collection. *Seed Science Research*, *8*, 29–38.

452 Ascough, G. D., Erwin, J. E. & Van Staden, J. (2007). Temperature-dependent seed germination in
453 *Watsonia* species related to geographic distribution. *South African Journal of Botany*, *73*, 650–
454 653.

455 Baskin, C. C. & Baskin, J. M. (2014). *Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy*
456 *and germination* (2nd ed.). San Diego, USA: Academic Press.

457 Baskin, J. M. & Baskin, C. C. (1985). The annual dormancy cycle in buried weed seeds: A
458 continuum. *BioScience*, *35*, 492–498.

459 Batlla, D. & Benech-Arnold, R. L. (2007). Predicting changes in dormancy level in weed seed soil
460 banks: Implications for weed management. *Crop Protection*, *26*, 189–197.

461 Belmont, J., Sánchez-Coronado, M. E., Osuna-Fernández, H. R., Orozco-Segovia, A. & Pisanty, I.
462 (2018). Priming effects on seed germination of two perennial herb species in a disturbed lava
463 field in central Mexico. *Seed Science Research*, *28*, 63–71.

- 464 Benech-Arnold, R. L., Sánchez, R. A., Forcella, F., Kruk, B. C. & Ghersa C. M. (2000).
465 Environmental control of dormancy in weed seed banks in soil. *Field Crops Research*, 67,
466 105–122.
- 467 Bewley, J. D., Bradford, K., Hilhorst, H. & Nonogaki H. (2013). *Seeds: physiology of development,*
468 *germination and dormancy* (3rd ed.). New York, USA: Springer.
- 469 Blanquart, F., Kaltz, O., Nuismer, S. L. & Gandon, S. (2013). A practical guide to measuring local
470 adaptation. *Ecology Letters*, 16, 1195–1205.
- 471 Brändle, M., Stadler, J., Klotz, S. & Brandl, R. (2003). Distributional range size of weedy plant
472 species is correlated to germination patterns. *Ecology*, 84, 136–144.
- 473 Cano-Santana, Z., Pisanty, I., Segura, S., Mendoza-Hernández, P. E., León-Rico, R., Soberón, J.,
474 Tovar, E., Martínez-Romero, E., Ruiz L. C. & Martínez-Ballesté, A. (2006). Ecología,
475 conservación, restauración y manejo de las áreas Naturales y Protegidas del Pedregal del Xitle.
476 In K. Oyama & A. Castillo (Eds.), *Manejo, conservación y restauración de recursos naturales*
477 *en México* (pp. 203–226). México, D.F., México: Siglo XXI.
- 478 Castillo-Argüero, S., Martínez-Orea, Y., Romero-Romero, M. A., Guadarrama-Chávez, P., Núñez-
479 Castillo, O., Sánchez-Gallen, I., & Meave J. A. (2007). *La Reserva Ecológica del Pedregal de*
480 *San Ángel: aspectos florísticos y ecológicos*. México, D.F., México: Secretaría Ejecutiva de la
481 Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel.
- 482 Chantre, G. R., Batlla, D., Sabbatini, M. R. & Orioli, G. (2009). Germination parameterization and
483 development of an after-ripening thermal-time model for primary dormancy release of
484 *Lithospermum arvense* seeds. *Annals of Botany*, 103, 1291–1301.
- 485 Conover, D. O. & Schultz, E. T. (1995). Phenotypic similarity and the evolutionary significance of
486 countergradient variation. *Trends in Ecology & Evolution*, 10, 248–252.
- 487 Donohue, K. (2003). Setting the stage: Phenotypic plasticity as habitat selection. *International*
488 *Journal of Plant Sciences*, 164, S79–S92.

- 489 Donohue, K., Rubio de Casas, R., Burghardt, L., Kovach, K. & Willis, C. G. (2010). Germination,
490 postgermination adaptation and species ecological ranges. *Annual Review of Ecology,*
491 *Evolution and Systematics, 41*, 293–319.
- 492 Dürr, C., Dickie, J. B., Yang, X. Y. & Pritchard, H.W. (2015). Ranges of critical temperature and
493 water potential values for the germination of seeds worldwide: Contribution to a seed trait
494 database. *Agricultural and Forest Meteorology, 200*, 222–232.
- 495 Estañol-Tecuatl, F. & Cano-Santana, Z. (2017). Recovery of basalt substrate for xeric scrub
496 restoration in a lava field in Mexico City. *Ecological Restoration, 35*, 41–51.
- 497 Fenner, M. (1991). The effects of the parental environment on seed germinability. *Seed Science*
498 *Research, 1*, 75–84.
- 499 Fernández-Pascual, E., Mattana, E. & Pritchard, H. W. (2019). Seeds of future past: climate change
500 and the thermal memory of plant reproductive traits. *Biological Reviews, 94*, 439–456.
- 501 Finch-Savage W. E. & Leubner-Metzger, G. (2006). Seed dormancy and the control of germination.
502 *New Phytologist, 171*, 501–523.
- 503 García-Huidobro, J., Monteith, J. L. & Squire, G. R. (1982). Time, temperature and germination of
504 Pearl Millet (*Pennisetum typhoides* S. & H.) I. Constant temperature. *Journal of Experimental*
505 *Botany, 33*, 288–296.
- 506 González-Hidalgo, B., Orozco-Segovia, A. & Diego-Pérez, N. (2002). Florística y afinidades
507 fitogeográficas de la Reserva Lomas del Seminario (Ajusco medio, Distrito Federal). *Acta*
508 *Botanica Hungarica, 44*, 297–316.
- 509 Grubb, P. J. (1977). The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of
510 the regeneration niche. *Biological Reviews, 52*, 107–145.
- 511 Grundy, A. C., Phelps, K., Reader, R. J. & Burston, S. (2000). Modelling the germination of
512 *Stellaria media* using the concept of hydrothermal time. *New Phytologist, 148*, 433–444.
- 513 Hardegree, S. P. (2006). Predicting germination response to temperature. I. Cardinal-temperature
514 models and subpopulation-specific regression. *Annals of Botany, 97*, 1115–1125.

- 515 Hills, P. N. & van Staden, J. (2003). Thermoinhibition of seed germination. *South African Journal*
516 *of Botany*, *69*, 455–461.
- 517 Jiménez-Alfaro, B., Silveira, F. A. O., Fidelis, A., Poschlod, P. & Commander, L. E. (2016). Seed
518 germination traits can contribute better to plant community ecology. *Journal of Vegetation*
519 *Science*, *27*, 637–645.
- 520 Kawecki, T. J. & Ebert, D. (2004). Conceptual issues in local adaptation. *Ecology Letters*, *7*, 1225–
521 1241.
- 522 Luna, B., Pérez, B., Torres, I. & Moreno, J. (2012). Effects of incubation temperature on seed
523 germination of Mediterranean plants with different geographical distribution ranges. *Folia*
524 *Geobotanica*, *47*, 17–27.
- 525 Martínez-Orea, Y., Castillo-Argüero, S., Guadarrama-Chávez, M. P. & Sánchez, I. (2010). Post-fire
526 seed bank in a xerophytic shrubland. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, *86*, 11–21.
- 527 Martínez-Villegas, J. A., Castillo-Argüero, S., Márquez-Guzmán, J. & Orozco-Segovia, A. (2018).
528 Plant attributes and their relationship to the germination response to different temperatures of
529 18 species from central Mexico. *Plant Biology*, *20*, 1042–1052.
- 530 Mattana, E., Daws, M. I. & Bacchetta, G. (2010). Comparative germination ecology of the endemic
531 *Centranthus amazonum* (Valerianaceae) and its widespread congener *Centranthus ruber*. *Plant*
532 *Species Biology*, *25*, 165–172.
- 533 Mazer, S. M. & LeBuhn, G. (1999). Genetic variation in life-history traits: heritability estimates
534 within and genetic differentiation among populations. In T. O. Vuorisalo & P. Mutakainin
535 (Eds.), *Life history evolution in plants* (pp. 85–171). Dordrecht, Netherlands: Kluwer.
- 536 Mendoza-Hernández, P. E., Orozco-Segovia, A. & Pisanty, I. (2010). Germination, emergence and
537 survival of *Buddleja cordata* in an urban forest. *Ecological Restoration*, *28*, 263–265.
- 538 Meyer, S. E. & Kitchen, S. G. (1992). Cyclic seed dormancy in the short-lived perennial *Penstemon*
539 *palmeri*. *Journal of Ecology*, *80*, 115–122.

- 540 Meyer, S. E. & Kitchen, S. G. (1994). Habitat-correlated variation in seed germination response to
541 chilling in *Penstemon* section *Glabri* (Scrophulariaceae). *American Midland Naturalist*, 132,
542 349–365.
- 543 Meyer, S. E., Kitchen, S. G. & Carlson, S. L. (1995). Seed germination timing patterns in
544 intermountain *Penstemon* (Scrophulariaceae). *American Journal of Botany*, 82, 377–389.
- 545 Picciau, R., Pritchard, H. W., Mattana, E. & Bacchetta, G. (2019). Thermal thresholds for seed
546 germination in Mediterranean species are higher in mountain compared with lowland areas.
547 *Seed Science Research*, 29, 44–54.
- 548 R Core Team (2016). R: A language and environment for statistical computing, Vienna, Austria: R
549 Foundation for Statistical Computing.
- 550 Ramírez-Valiente, J. A., Sánchez-Gómez, D., Aranda I. & Valladares F. (2010). Phenotypic
551 plasticity and local adaptation in leaf ecophysiological traits of 13 contrasting cork oak
552 populations under different water availabilities. *Tree Physiology*, 30, 618–627.
- 553 Rojo, A. & Rodríguez, J. (2002). *La flora del Pedregal de San Ángel*. Mexico City, Mexico:
554 Instituto Nacional de Ecología.
- 555 Royal Botanic Gardens Kew. (2019) Seed Information Database (SID). Version 7.1. Available
556 from: <http://data.kew.org/sid/> (April 2019).
- 557 Rzedowski, G. C. & Rzedowski, J. (2005). *Flora fanerogámica del Valle de México*. Pátzcuaro,
558 Michoacán, Mexico: Instituto de Ecología, A. C., CONABIO.
- 559 Siebe, C. (2000). Age and archaeological implications of Xitle volcano, southwestern Basin of
560 Mexico-City. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, 104, 45–64.
- 561 Silvertown, J. & Charlesworth D. (2001). *Introduction to plant population biology* (4th ed.).
562 Oxford, UK: Blackwell Science.
- 563 Thompson, K., Gaston, K. J. & Band, S. R. (1999). Range size, dispersal and niche breadth in the
564 herbaceous flora of central England. *Journal of Ecology*, 87, 150–155.

- 565 Thompson, P. A. (1970). Characterization of the germination response to temperature of species
566 and ecotypes. *Nature*, 225, 827–831.
- 567 Vidigal, D. S., Marques, A., Willems, L. A. J., Buijs, G., Mendez-Vigo, B., Hilhorst, H. M.,
568 Bentsink, L., Pico, F. X. & Alonso-Blanco, C. (2016). Altitudinal and climatic associations of
569 seed dormancy and flowering traits evidence adaptation of annual life cycle timing in
570 *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell and Environment*, 39, 1737–1748.
- 571 Zar, J. H. (2010). *Biostatistical analysis* (5th ed.). New Jersey, USA: Prentice Hall.

For Review Only

TABLE 1. The cardinal temperatures ($^{\circ}\text{C}$), the thermal time for sub- and supra-optimal temperature ($^{\circ}\text{Cd}$) and temperature range for germination for the two species in laboratory-storage treatments (subpopulation $50\% \pm$ standard deviation).

Species	Treatment	T_b	T_o	T_c	$\theta_{T(50)}$ suboptimal	$\theta_{T(50)}$ supraoptimal	Range of temperature for germination
<i>Echeveria gibbiflora</i>	REPSA-0	6.11 \pm 0.27	23.33 \pm 0.28	33.15 \pm 1.58	80.00 \pm 12.48	-45.66 \pm 3.26	27.04
	REPSA-2	5.11 \pm 0.40	23.60 \pm 0.31	33.85 \pm 1.82	86.21 \pm 17.06	-47.85 \pm 5.18	28.74
	PECM-0	5.45 \pm 0.82	23.79 \pm 0.11	31.91 \pm 0.32	80.65 \pm 6.18	-35.59 \pm 3.73	26.46
	PECM-2	6.69 \pm 0.26	23.63 \pm 0.36	32.50 \pm 1.29	64.94 \pm 11.79	-33.90 \pm 4.48	25.81
<i>Penstemon campanulatus</i>	REPSA-0	8.81 \pm 1.15	22.90 \pm 0.08	38.47 \pm 4.69	84.75 \pm 6.07	-93.46 \pm 12.66	29.66
	REPSA-2	7.14 \pm 0.93	23.57 \pm 0.30	35.16 \pm 1.17	103.10 \pm 29.20	-72.46 \pm 27.21	28.02

	PECM-0	7.94 ± 0.15	22.95 ± 1.15	40.42 ± 17.17	78.13 ± 17.00	-90.09 ± 67.52	32.48
	PECM-2	8.56 ± 0.82	22.94 ± 0.63	34.56 ± 1.05	68.49 ± 8.40	-55.56 ± 4.88	26.00

For Review Only

TABLE 2. The cardinal temperatures ($^{\circ}\text{C}$), the thermal time for sub- and supra-optimal temperature ($^{\circ}\text{Cd}$) and temperature range for germination for the two species in burial treatments (subpopulation $50\% \pm$ standard deviation).

Species	Treatment	T_b	T_o	T_c	$\theta_{T(50)}$ suboptimal	$\theta_{T(50)}$ supraoptimal	Range of temperature for germination
<i>Echeveria gibbiflora</i>	RR	10.19 \pm 0.32	22.48 \pm 0.10	33.35 \pm 0.55	38.02 \pm 8.73	-33.56 \pm 6.15	23.16
	RP	8.80 \pm 1.39	23.92 \pm 1.05	33.35 \pm 0.11	49.75 \pm 20.26	-31.15 \pm 4.68	24.55
	PP	9.03 \pm 0.52	23.20 \pm 0.72	34.15 \pm 3.72	41.67 \pm 8.95	-32.26 \pm 7.99	25.12
	PR	9.96 \pm 0.58	22.98 \pm 0.21	32.51 \pm 1.79	34.60 \pm 1.95	-25.25 \pm 3.22	22.55
<i>Penstemon campanulatus</i>	RR	8.26 \pm 0.96	23.91 \pm 0.27	35.77 \pm 1.62	129.87 \pm 55.20	-98.04 \pm 47.41	27.51
	RP	5.57 \pm 2.60	21.93 \pm 0.82	39.66 \pm 9.11	149.25 \pm 43.12	-163.93 \pm 205.41	34.09

	PP	5.86 ± 0.67	23.51 ± 0.56	34.61 ± 0.76	131.58 ± 55.64	-82.65 ± 32.95	28.75
	PR	10.33 ± 0.26	23.77 ± 0.48	32.87 ± 0.81	72.46 ± 20.59	-49.51 ± 8.93	22.54

For Review Only

TABLE 3. The cardinal temperatures ($^{\circ}\text{C}$), the thermal time for sub- and supra-optimal temperature ($^{\circ}\text{Cd}$) and temperature range for germination for the two species in the groups formed by the cluster (mean \pm standard deviation).

<i>Echeveria gibbiflora</i>						
Group	T_b	T_o	T_c	$\theta_{T(50)}$ suboptimal	$\theta_{T(50)}$ supraoptimal	Range of temperature for germination
A	9.49 ± 0.68	$23.15 \pm$ 0.59	$33.34 \pm$ 0.67	$41.01 \pm$ 6.50	-30.56 ± 3.67	23.85 ± 1.19
B	5.84 ± 0.70	23.59 ± 0.19	$32.85 \pm$ 0.84	$77.95 \pm$ 9.11	-40.75 ± 7.03	27.01 ± 1.26
<i>Penstemon campanulatus</i>						
Group	T_b	T_o	T_c	$\theta_{T(50)}$ suboptimal	$\theta_{T(50)}$ supraoptimal	Range of temperature for germination
A	8.03 ± 1.67	$23.54 \pm$ 0.37	$34.59 \pm$ 1.08	$101.10 \pm$ 30.18	$-71.64 \pm$ 19.79	26.56 ± 2.46
B	7.44 ± 1.68	$22.59 \pm$ 0.58	$39.52 \pm$ 0.98	$104.11 \pm$ 39.24	$-115.83 \pm$ 41.69	32.08 ± 2.24

Figure legends.

FIGURE 1. Hourly daily course of the mean-soil temperature (\pm standard error) for the duration of the seed-burial treatments (two months) in REPSA (squares) and PECM (circles).

FIGURE 2. The final seed-germination percentages of *E. gibbiflora* and *P. campanulatus* (mean \pm standard error) in laboratory-storage treatments. The treatments are indicated according to the “material and methods” section. Different letters represent significant differences between the treatments for each species.

FIGURE 3. The final seed-germination percentages of *E. gibbiflora* and *P. campanulatus* (mean \pm standard error) in burial treatments. The treatments are indicated according to the “material and methods” section. Different letters represent significant differences between the treatments for each species.

FIGURE 4. The relationship between $GR_{(50)}$ (day^{-1}) and temperature ($^{\circ}\text{C}$) in *E. gibbiflora* and *P. campanulatus* for burial and temperature treatments as well as laboratory storage and temperature treatments. The treatments are indicated according to the “material and methods” section.

FIGURE 5. The dendrogram of the cluster analysis for a) *E. gibbiflora* and b) *P. campanulatus*. Formed groups are presented for each of them. The treatments are indicated according to the “material and methods” section.

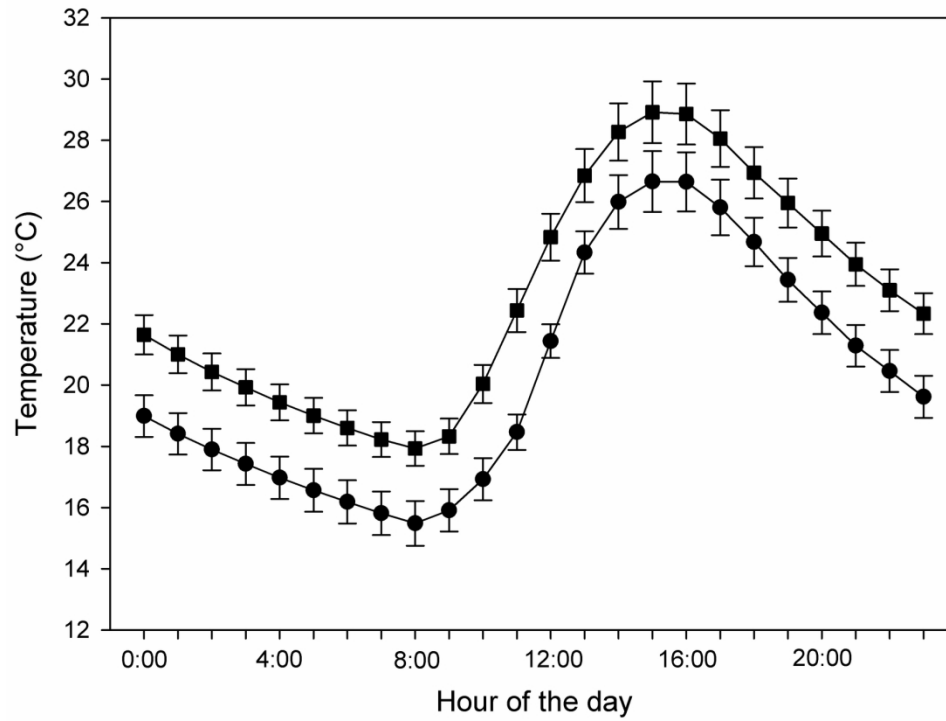


FIGURE 1. Hourly daily course of the mean-soil temperature (\pm standard error) for the duration of the seed-burial treatments (two months) in REPSA (squares) and PECM (circles).

79x63mm (600 x 600 DPI)

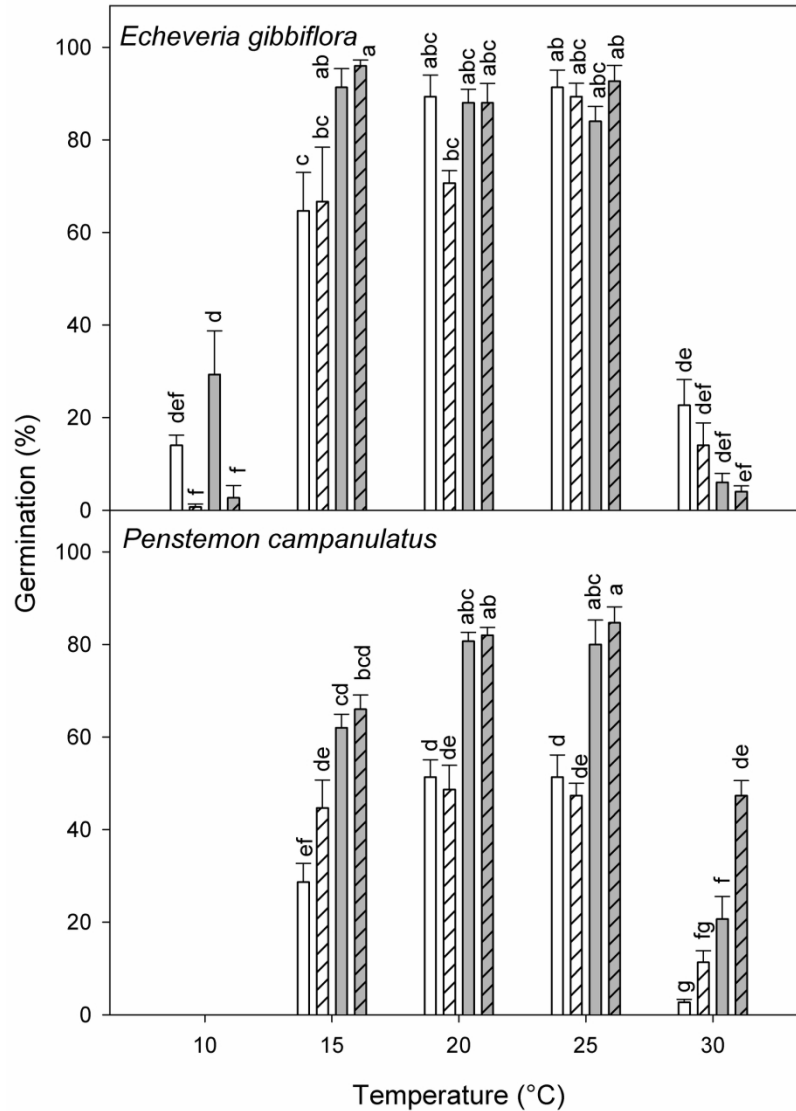


FIGURE 2. The final seed-germination percentages of *E. gibbiflora* and *P. campanulatus* (mean \pm standard error) in laboratory-storage treatments. The treatments are indicated according to the "material and methods" section. Different letters represent significant differences between the treatments for each species.

80x112mm (600 x 600 DPI)

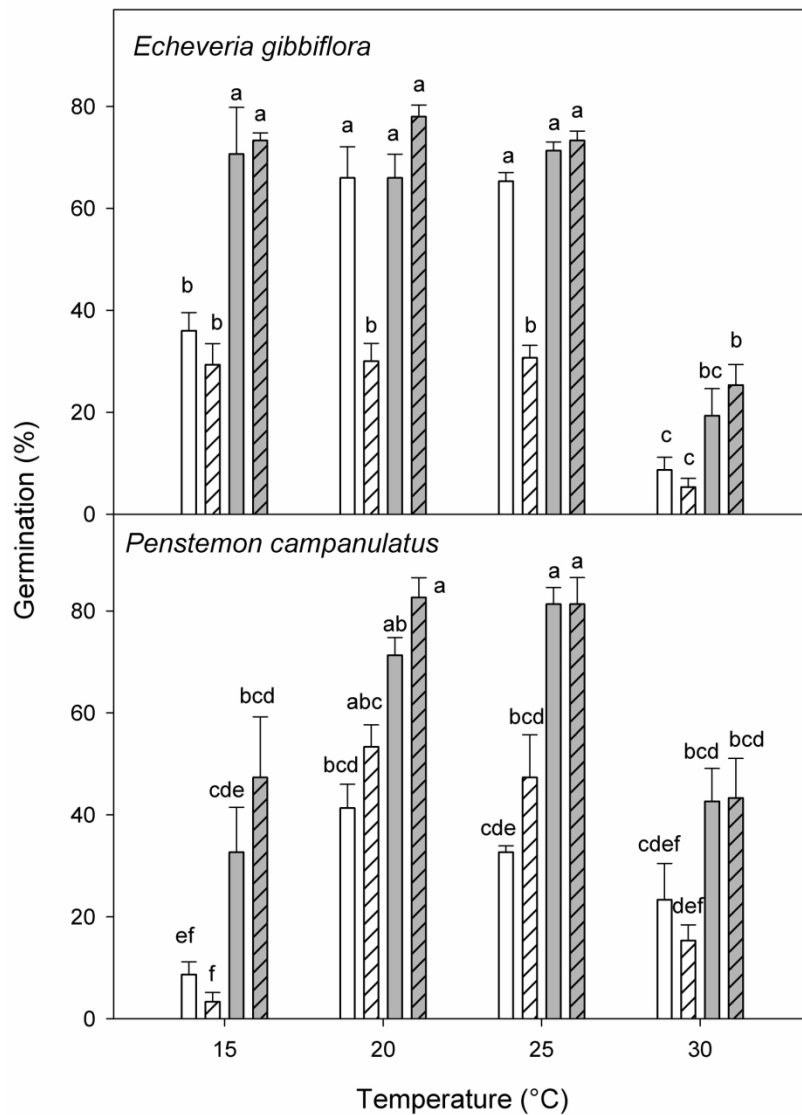
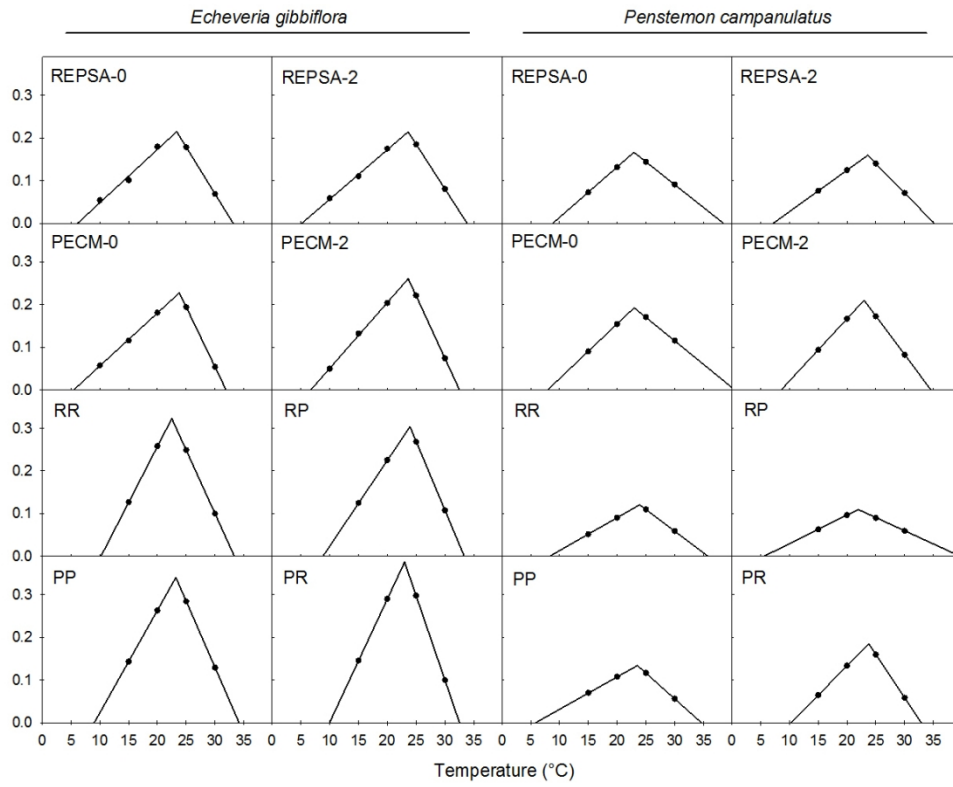


FIGURE 3. The final seed-germination percentages of *E. gibbiflora* and *P. campanulatus* (mean \pm standard error) in burial treatments. The treatments are indicated according to the "material and methods" section. Different letters represent significant differences between the treatments for each species.

80x112mm (600 x 600 DPI)



The relationship between $GR_{(50)}$ (day^{-1}) and temperature ($^{\circ}\text{C}$) in *E. gibbiflora* and *P. campanulatus* for burial and temperature treatments as well as laboratory storage and temperature treatments. The treatments are indicated according to the "material and methods" section.

216x170mm (150 x 150 DPI)

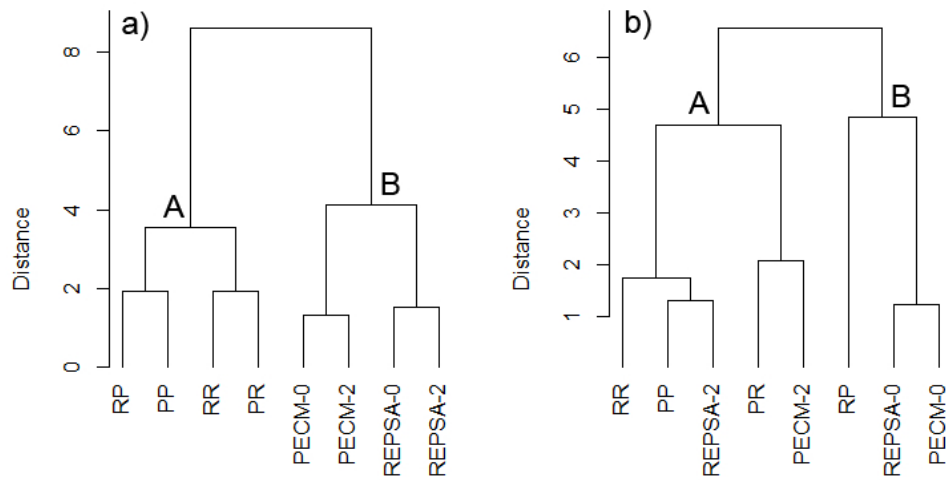


FIGURE 5. The dendrogram of the cluster analysis for a) *E. gibbiflora* and b) *P. campanulatus*. Formed groups are presented for each of them. The treatments are indicated according to the "material and methods" section.

265x138mm (72 x 72 DPI)

Table S1. The cardinal temperatures (°C) and thermal time for sub- and supra-optimal temperatures (°Cd) for all the seed subpopulations (10–90%) of the two species in storage treatments.

Species	Treatment	Parameter	Subpopulation									
			10%	20%	30%	40%	50%	60%	70%	80%	90%	σ
<i>Echeveria gibbiflora</i>	REPSA-0	T_b	5.49	5.76	5.93	6.03	6.11	6.16	6.19	6.29	6.33	0.27
		T_o	22.59	22.96	23.15	23.24	23.33	23.35	23.33	23.44	23.47	0.28
		T_c	37.51	34.66	33.85	33.43	33.15	32.94	32.76	32.62	32.51	1.58
		θ_T sub-	60.98	67.57	72.46	76.34	80.00	83.33	86.96	92.59	101.01	12.48
		θ_T supra-	-52.91	-45.66	-44.84	-45.05	-45.66	-46.51	-47.62	-49.50	-53.19	3.26
	REPSA-2	T_b	5.53	5.45	5.34	5.22	5.11	4.97	4.85	4.64	4.29	0.40
		T_o	24.27	23.99	23.78	23.65	23.60	23.50	23.51	23.38	23.28	0.31
		T_c	38.92	35.47	34.59	34.14	33.85	33.62	33.43	33.26	33.09	1.82
		θ_T sub-	61.73	70.42	76.34	81.30	86.21	90.91	97.09	104.17	116.28	17.06
		θ_T supra-	-48.31	-43.86	-44.64	-46.08	-47.85	-49.75	-52.08	-54.95	-59.88	5.18
	PECM-0	T_b	3.65	4.53	4.94	5.22	5.45	5.65	5.84	6.05	6.28	0.82
		T_o	24.01	23.95	23.84	23.84	23.79	23.80	23.74	23.76	23.64	0.11
		T_c	32.73	32.29	32.10	31.99	31.91	31.84	31.79	31.76	31.75	0.32
		θ_T sub-	72.46	75.19	76.92	78.74	80.65	82.64	84.75	87.72	91.74	6.18
		θ_T supra-	-31.06	-32.36	-33.44	-34.60	-35.59	-36.76	-38.02	-39.84	-42.74	3.73
	PECM-2	T_b	7.16	6.95	6.85	6.74	6.69	6.62	6.52	6.45	6.29	0.26
		T_o	24.36	24.03	23.88	23.73	23.63	23.59	23.46	23.35	23.21	0.36
		T_c	36.15	33.61	33.00	32.70	32.50	32.36	32.23	32.12	32.01	1.29
		θ_T sub-	46.51	53.19	57.80	61.35	64.94	68.49	71.94	76.92	84.03	11.79

		θ_T supra-	-31.75	-29.85	-31.06	-32.47	-33.90	-35.59	-37.45	-39.68	-43.48	4.48
<i>Penstemon campanulatus</i>	REPSA-0	T_b	6.18	7.55	8.15	8.52	8.81	9.06	9.29	9.55	9.94	1.15
		T_o	22.99	22.98	22.97	22.96	22.90	22.94	22.86	22.88	22.73	0.08
		T_c	51.56	42.70	40.42	39.24	38.47	37.89	37.41	36.98	36.59	4.69
		θ_T sub-	78.13	79.37	81.30	83.33	84.75	86.96	89.29	92.59	96.15	6.07
		θ_T supra-	-133.33	-101.01	-95.24	-93.46	-93.46	-94.34	-95.24	-98.04	-103.09	12.66
	REPSA-2	T_b	8.95	8.21	7.77	7.43	7.14	6.86	6.59	6.32	6.10	0.93
		T_o	24.20	23.89	23.81	23.66	23.57	23.57	23.52	23.36	23.16	0.30
		T_c	33.27	33.99	34.45	34.82	35.16	35.49	35.85	36.31	37.05	1.17
		θ_T sub-	59.17	74.63	85.47	94.34	103.09	112.36	121.95	133.33	151.52	29.20
		θ_T supra-	-35.46	-47.85	-57.14	-64.94	-72.46	-80.65	-90.09	-102.04	-121.95	27.21
	PECM-0	T_b	8.04	7.97	7.95	7.94	7.94	7.96	7.99	8.09	8.42	0.15
		T_o	20.15	21.74	22.41	22.72	22.95	23.17	23.41	23.63	23.86	1.15
		T_c	91.17	49.62	44.24	41.87	40.42	39.36	38.49	37.67	36.73	17.17
		θ_T sub-	49.75	60.24	67.57	72.99	78.13	83.33	88.50	95.24	103.09	17.00
		θ_T supra-	-294.12	-121.95	-102.04	-94.34	-90.09	-87.72	-86.96	-86.21	-86.96	67.52
	PECM-2	T_b	6.72	7.66	8.08	8.35	8.56	8.74	8.92	9.11	9.39	0.82
		T_o	24.74	22.56	22.74	22.84	22.94	23.02	23.10	23.09	23.14	0.63
		T_c	37.16	35.73	35.16	34.81	34.56	34.35	34.17	34.00	33.84	1.04
		θ_T sub-	56.50	60.24	63.29	66.23	68.49	71.43	74.07	77.52	82.64	8.40
		θ_T supra-	-67.57	-53.19	-53.76	-54.35	-55.56	-56.50	-58.14	-59.88	-63.69	4.87

Table S2. The cardinal temperatures (°C) and thermal time for sub- and supra-optimal temperatures (°Cd) for all the seed subpopulations (10–90%) of the two species in burial treatments.

Species	Treatment	Parameter	Subpopulation									
			10%	20%	30%	40%	50%	60%	70%	80%	90%	σ
<i>Echeveria gibbiflora</i>	RR	T_b	10.90	10.60	10.42	10.29	10.19	10.10	10.02	9.95	9.97	0.32
		T_o	22.69	22.58	22.55	22.50	22.48	22.47	22.42	22.37	22.38	0.10
		T_c	34.71	33.94	33.65	33.48	33.35	33.24	33.15	33.05	32.91	0.55
		θ_T sub-	23.98	29.07	32.57	35.34	38.02	40.65	43.48	46.73	51.55	8.73
		θ_T supra-	-24.51	-27.47	-29.76	-31.75	-33.56	-35.46	-37.45	-40.00	-43.86	6.15
	RP	T_b	11.14	10.23	9.65	9.20	8.80	8.40	7.98	7.48	6.70	1.38
		T_o	21.82	22.75	23.24	23.59	23.92	24.13	24.33	24.77	25.26	1.05
		T_c	33.08	33.20	33.26	33.31	33.35	33.38	33.41	33.43	33.38	0.11
		θ_T sub-	22.27	31.45	38.17	44.05	49.75	55.56	62.50	71.43	86.96	20.26
		θ_T supra-	-23.47	-26.32	-28.17	-29.67	-31.15	-32.47	-33.78	-35.84	-38.31	4.68
	PP	T_b	9.98	9.60	9.37	9.19	9.03	8.89	8.73	8.56	8.32	0.52
		T_o	21.50	22.46	22.81	23.05	23.20	23.38	23.51	23.68	23.82	0.72
		T_c	44.71	37.13	35.48	34.67	34.15	33.76	33.43	33.13	32.80	3.71
		θ_T sub-	28.09	33.00	36.36	39.22	41.67	44.44	47.39	51.02	56.50	8.95
		θ_T supra-	-56.50	-37.74	-34.25	-32.89	-32.26	-31.95	-31.85	-32.05	-32.57	7.99
	PR	T_b	8.76	9.32	9.60	9.80	9.96	10.10	10.24	10.40	10.62	0.58
		T_o	22.42	22.79	22.91	22.95	22.98	23.04	23.08	23.07	23.09	0.21
		T_c	37.44	34.13	33.26	32.81	32.51	32.28	32.08	31.89	31.67	1.79
		θ_T sub-	31.95	32.79	33.44	34.01	34.60	35.21	35.97	36.76	38.02	1.95

		θ_T supra-	-35.21	-27.62	-26.11	-25.51	-25.25	-25.25	-25.32	-25.51	-26.04	3.22
<i>Penstemon campanulatus</i>	RR	T_b	9.49	8.95	8.67	8.46	8.26	8.04	7.75	7.29	6.23	0.96
		T_o	23.36	23.68	23.78	23.79	23.91	23.92	24.04	24.22	24.21	0.27
		T_c	33.40	34.33	34.90	35.36	35.77	36.19	36.67	37.34	38.75	1.62
		θ_T sub-	54.35	81.30	100.00	114.94	129.87	144.93	163.93	188.68	232.56	55.20
		θ_T supra-	-39.22	-58.82	-72.99	-85.47	-98.04	-111.11	-126.58	-149.25	-192.31	47.41
	RP	T_b	-1.99	3.44	4.63	5.21	5.57	5.82	6.00	6.12	6.07	2.60
		T_o	22.80	22.39	22.26	21.97	21.93	21.82	21.55	21.15	19.96	0.82
		T_c	33.62	35.55	36.99	38.30	39.66	41.23	43.35	47.13	63.91	9.11
		θ_T sub-	98.04	109.89	125.00	136.99	149.25	163.93	178.57	196.08	232.56	43.12
		θ_T supra-	-42.74	-75.76	-104.17	-131.58	-163.93	-200.00	-250.00	-344.83	-714.29	205.41
	PP	T_b	7.43	6.59	6.24	6.02	5.86	5.72	5.59	5.45	5.27	0.67
		T_o	22.21	22.91	23.18	23.28	23.51	23.56	23.71	23.96	24.01	0.56
		T_c	33.43	33.95	34.23	34.43	34.61	34.80	35.01	35.32	35.99	0.76
		θ_T sub-	48.54	78.13	99.01	114.94	131.58	147.06	163.93	188.68	227.27	55.64
		θ_T supra-	-36.90	-53.19	-64.10	-73.53	-82.64	-91.74	-103.09	-117.65	-142.86	32.95
	PR	T_b	9.59	10.02	10.18	10.27	10.33	10.37	10.40	10.40	10.31	0.26
		T_o	22.54	23.20	23.49	23.61	23.76	23.80	23.88	24.01	24.06	0.48
		T_c	35.20	33.69	33.25	33.01	32.87	32.77	32.70	32.69	32.81	0.81
		θ_T sub-	42.19	53.19	60.61	66.67	72.46	78.13	84.75	93.46	108.70	20.59
		θ_T supra-	-41.15	-42.19	-44.64	-46.95	-49.50	-52.08	-55.25	-59.88	-68.49	8.93

DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES

EL NICHOS DE GERMINACIÓN Y EL USO DE MODELOS UMBRAL PARA DETERMINAR SUS CARACTERÍSTICAS TÉRMICAS

El nicho de germinación es un componente esencial del nicho de regeneración propuesto por Grubb (1977). Entre las n -dimensiones que puede tener éste, la temperatura es de gran relevancia, ya que junto con la disponibilidad de agua, es el principal factor que afecta diferentes respuestas fisiológicas de las semillas (Roberts 1988). Entre las características térmicas del nicho de germinación se encuentran las temperaturas cardinales (T_b , T_o , y T_t) y el tiempo térmico ($\theta_{T(50)}$). Dichas características están relacionadas con el nivel de latencia de las semillas y, en consecuencia, con el intervalo de condiciones para que ocurra la germinación, lo que le conferirá a las especies vegetales mayor adecuación. En este contexto, se han realizado muchos trabajos donde se han determinado las características térmicas del nicho de germinación a través del uso de modelos umbral poblacional como el del tiempo térmico. Por ejemplo, este modelo ha sido utilizado ampliamente para predecir la velocidad de germinación en especies de interés agrícola, en malezas asociadas a cultivos y en especies herbáceas (García-Huidobro *et al.* 1982a; Bradford 1995; Moot *et al.* 2000; Trudgill *et al.* 2000; Bradford 2002; Rowse y Finch-Savage 2003; Dürr *et al.* 2015); sin embargo, su uso en otro tipo de especies ha tenido auge sólo hasta fechas recientes (Ordoñez-Salanueva *et al.* 2015; Arana *et al.* 2016; Galíndez *et al.* 2017; Seal *et al.*, 2017; Daibes y Cardoso 2018; Daibes *et al.* 2019; Picciau *et al.* 2019). Es probable que el sesgo en las especies en donde se ha evaluado el modelo umbral del tiempo térmico se deba a que en especies de interés agrícola se ha buscado, dada su importancia para el hombre, que las semillas presenten un bajo nivel de latencia y que éstas tengan una respuesta germinativa uniforme ante diferentes condiciones ambientales (Finch-Savage y Bassel 2016), por lo que la determinación de las temperaturas cardinales y el $\theta_{T(50)}$ son relativamente sencillas a través del uso del modelo

lineal simple. Algo similar ocurriría en el caso de malezas (la mayoría hierbas), ya que, al considerarse perjudiciales para el crecimiento de las especies de interés agrícola, algunas estrategias de control se basan en evitar su germinación, por lo que primero se deben determinar los requerimientos térmicos o hídricos que éstas necesitan para la liberación de los complejos mecanismos de latencia que muchas poseen para su germinación.

Sin embargo, la relación entre la tasa de germinación y la temperatura no necesariamente es lineal (Orozco-Segovia *et al.* 1996; Hardegree 2006). Esta es la razón por la que en el capítulo III la relación entre estas dos variables se ajustó a modelos no lineales específicos para cada especie. De haberse evaluado la relación a través de un modelo lineal simple, parámetros como la T_b , la T_t y el $\theta_{T(50)}$ pueden carecer de sentido biológico, por ejemplo, temperaturas por debajo de 0°C o tan elevadas que se vea comprometida la actividad enzimática de las semillas. Muchas de las especies en las que recientemente se ha evaluado el modelo umbral del tiempo térmico son silvestres y tienen una alta plasticidad en su respuesta germinativa, además de que presentan una relación no lineal entre la tasa de germinación y la temperatura. Esto se debe a múltiples razones, como la presencia de ciclos de latencia durante su permanencia en el suelo, requerimientos especiales para la germinación como la estratificación, el *afterripening* (o postmaduración), el ablandamiento de cubiertas o la disolución de sustancias inhibitoras de la germinación, entre otras. Debido a esto el uso de modelos no lineales es una buena alternativa para la determinación de parámetros como la T_b , la T_t y el $\theta_{T(50)}$.

Un aspecto importante en donde aún no se llega a un consenso es en la manera en que puedan incorporarse las temperaturas fluctuantes para construir el modelo umbral de tiempo térmico. Si bien es cierto que en la naturaleza la temperatura ambiental presenta fluctuaciones a lo largo del día y que ésta actúa como un factor para que ocurra la germinación (Benech-Arnold *et al.* 2000; Baskin y Baskin 2014), la manera en que puedan incorporarse al modelo aún se debate. Algunos autores sugieren que esta fluctuación se incorpore al modelo a través de la relación entre la tasa de germinación y la media (ya sea aritmética o ponderada) de las temperaturas mínima y máxima utilizadas (García-Huidobro *et al.* 1982b; Rosback y Poschlod 2015). A pesar de su importancia ecológica, Masin *et al.* (2017) argumentan que no existen razones fisiológicas para el uso de la media al evaluar la relación; además los mecanismos fisiológicos y moleculares mediante los cuales actúa la temperatura fluctuante aún no son del todo entendidos (Baskin y Baskin 2014).

LA FILIACIÓN BIOGEOGRÁFICA DE LAS ESPECIES Y LAS CARACTERÍSTICAS TÉRMICAS DEL NICHOS DE GERMINACIÓN: EL CASO DE LAS ESPECIES DEL PEDREGAL DE SAN ÁNGEL

Se ha propuesto que algunas características térmicas del nicho de germinación (T_b , T_o , T_t y el $\theta_{T(50)}$) son específicos a cierta especie y de alguna manera pueden reflejar su origen geoclimático (Dürr *et al.* 2015). Si bien está ampliamente documentado que las características térmicas del nicho de germinación pueden reflejar las características ambientales de la temporada de crecimiento presentes en el sitio de donde son originarias las especies (Thompson 1970a,b, 1973a,b; Thompson *et al.* 1999; Brändle *et al.* 2003; Ascough *et al.*, 2007; Mattana *et al.* 2010; Luna *et al.* 2012; Dürr *et al.* 2015), esto no necesariamente es un reflejo del origen biogeográfico de las mismas. El presente trabajo partió de la hipótesis de que la filiación biogeográfica de las especies es un determinante en la respuesta germinativa a la temperatura y en las características térmicas del nicho de germinación. Sin embargo, los resultados mostrados en el capítulo III muestran que no se encontró relación entre la filiación biogeográfica de 18 especies presentes en la REPSA (tropical y templada) y las características térmicas de su nicho de germinación (en específico T_b y $\theta_{T(50)}$; Martínez-Villegas *et al.* 2018). La REPSA, que corresponde a la parte baja del Pedregal de San Ángel, pertenece a la provincia de la FTV que a su vez pertenece a la ZTMM, la cual representa una zona de transición entre dos reinos biogeográficos (Espinosa-Organista *et al.* 2008). Los sitios que pertenecen a la FTV presentan especies que tienen diferentes filiaciones biogeográficas (Castillo-Argüero *et al.* 2009), además de presentar una gran cantidad de elementos endémicos (Rzedowski 1991a,b). Esto se debe a que el sitio fungía como un corredor norte-sur de diversos taxones (Ferrusquía-Villafranca 2007). Estas zonas de transición biogeográfica son de gran relevancia, ya que en ellas existe interacción de elementos tanto endémicos como de distinta filiación, las cuales se favorecen gracias a los eventos históricos y ecológicos que han acontecido en ellas (Morrone 2005). Ésta probablemente sea la razón por la que las características térmicas del nicho de germinación se relacionaron con atributos funcionales de las especies y no con su filiación biogeográfica. Durante la formación de la FTV (Mioceno medio-Pleistoceno) el sitio dejó de fungir como un corredor que conectaba a la biota de los reinos biogeográficos Neártico y Neotropical, manteniendo a las poblaciones aisladas y favoreciendo la aparición de múltiples endemismos, por lo que dichas poblaciones tuvieron que adaptar sus respuestas fisiológicas, entre ellas la germinación, a las condiciones ambientales heterogéneas del sitio.

Dado que muchas características conductuales, morfológicas y fisiológicas de los organismos están limitadas por su historia filogenética (Maynard Smith *et al.* 1985), es probable que la relación entre la filiación biogeográfica de las especies y las características térmicas de su nicho de germinación se hubiera observado si se hubieran contrastado las respuestas germinativas de especies presentes en sitios donde las relaciones filogenéticas entre taxones den evidencia de que la zona se comporta como una unidad biogeográfica natural y no de zonas como la FTV que no se comportan de esta manera (Morrone 2001; Corona *et al.* 2007). Sin embargo, los reportes de las características térmicas del nicho de germinación, especialmente la T_b , y las relaciones filogenéticas de las especies no son consistentes, mientras que en algunos trabajos sí se encuentra dicha relación (Rosback y Poschlod 2015; Arène *et al.* 2017) en otros ésta no es significativa (Fang *et al.* 2017). Respecto a esto, Arène *et al.* (2017) argumentan que la T_b ha evolucionado gracias a las presiones de selección del hábitat de las especies, dando soporte a la idea de que las características térmicas del nicho de germinación entre especies de filiaciones biogeográficas contrastantes hubieran sido significativamente diferentes si se hubieran comparado especies cuyo desarrollo se hubiera dado en sitios contrastantes.

De las 18 especies abordadas en este estudio, 15 son nativas al Valle de México, por lo que su historia evolutiva se ha llevado a cabo en el sitio. Las tres especies restantes son introducidas de sitios fuera del territorio nacional, tal es el caso de *Leonotis nepetifolia* (África tropical), *Nicotiana glauca* (Sudamérica) y *Reseda luteola* (Europa) (Rzedowski y Rzedowski 2005; Castillo-Argüero *et al.* 2009, Tabla 1.1). Las características térmicas del nicho de germinación de estas especies resultaron interesantes. Por ejemplo, en *L. nepetifolia* se registró un porcentaje alto de germinación en oscuridad (>80%), la mayor T_b (21.49°C) y un bajo $\theta_{T(50)}$ (7.80°Cd); estos requerimientos térmicos, en especial la T_b , pueden ser reflejo de las características ambientales de su lugar de origen (África tropical) que le confieren una estrategia invasora. Los trabajos florísticos realizados sugieren que la especie fue introducida al país entre 1900 y 1950 y, a pesar de su amplia distribución y de su capacidad invasiva (Rzedowski y Rzedowski 1990), es probable que este tiempo aún sea muy poco como para que la especie presente una T_b similar al del resto de las especies estudiadas (<13°C). Dado el relativamente poco tiempo que la especie está presente en el país, es probable que los requerimientos térmicos para la germinación de la especie aún sea reflejo de las condiciones térmicas experimentadas por sus ancestros (Fernández-Pascual *et al.* 2019). La temperatura ambiental reportada para la REPSA durante la temporada de lluvias es de $17.6 \pm 3.9^\circ\text{C}$ (junio-

julio; Vivar-Evans *et al.* 2006), sin embargo en la superficie del suelo puede alcanzar temperaturas de entre 25 y 30°C (Mendoza-Hernández *et al.* 2014). *Leonotis nepetifolia* se presenta en sitios perturbados, principalmente en donde hay acumulación de roca volcánica fragmentada. Al tener un $\theta_{T(50)}$ tan bajo esta especie puede germinar rápidamente durante los breves periodos en que la temperatura supere su T_b , siendo esta una de las posibles causas de su capacidad invasora.

Por otra parte, las otras dos especies introducidas (*N. glauca* y *R. luteola*) tuvieron T_b similar a las del resto de las especies nativas (entre 5.41 y 12.93°C); probablemente esto se deba a que las especies llevan más tiempo experimentando las condiciones ambientales del sitio comparado con el que tiene *L. nepetifolia*, ya que su introducción al territorio nacional data de la época de la Colonia (Rzedowski y Rzedowski 2005). Especialmente en *N. glauca* no se tiene registro previo de la T_b sin embargo en *N. longiflora* esta temperatura es de 14°C (Faccini y Puricelli 2006). Esta T_b es mayor a la registrada para *N. glauca*, no obstante, sigue estando por debajo de la T_b registrada para *L. nepetifolia*, *P. subpeltata* y *D. stramonium* y también por debajo de la temperatura registrada en el REPSA durante la temporada de crecimiento.

Además de *L. nepetifolia*, otras dos especies presentaron T_b muy superiores al del resto de las especies estudiadas, *P. subpeltata* (19.83°C) y *D. stramonium* (21.33°C), las cuales tienen comportamiento de malezas (Castillo-Argüero *et al.* 2009). La germinación en *P. subpeltata* no ha sido evaluada, sin embargo, en otras especies del género sí se han realizado estudios de la respuesta germinativa. Benvenuti *et al.* (2001) evaluaron el efecto de la temperatura sobre la germinación de *P. incarnata*, y determinaron que la mayor velocidad y porcentaje fue a 35°C y la T_b fue de 23.9°C. En este estudio también se encontró que el porcentaje de germinación tiene un aumento progresivo de 20 a 35°C. Estos resultados son similares a los registrados en este trabajo, y concluyen que el mayor porcentaje de germinación a 35°C es un reflejo del origen tropical de *P. incarnata*. *Passiflora subpeltata* puede tener una T_b alta por esta misma razón, aunque también puede deberse a que en la REPSA, la especie crece entre la roca basáltica, que llega presentar temperaturas muy elevadas.

Por otra parte, existe un mayor número de estudios sobre la germinación de *D. stramonium*. En poblaciones europeas de esta especie (una portuguesa, una española y otra italiana) se han reportado T_b menores a las encontradas en este trabajo (entre 7.4 y 13.8°C, Loddo *et al.* 2013). A través de una serie de experimentos de jardín común realizados con estas mismas tres poblaciones, Loddo *et al.* (2014) encontraron que tanto el porcentaje como

la velocidad de germinación dependieron de las condiciones ambientales que experimentaron las semillas de cada población después de la dispersión, dando evidencia de adaptación local. Es probable que la población de la REPSA presente T_b alta por la temperatura que llega a alcanzar el sustrato basáltico durante la temporada de crecimiento, y dada su amplia distribución en sitios perturbados del país (Rzedowski y Rzedowski 2005) es probable que también presente adaptación local.

Un alto porcentaje de las especies de la REPSA se comportan como malezas (47%). Entre éstas se encuentran *C. bipinnatus*, *D. coccinea*, *T. tubiformis*, *W. urens*, *S. tiliifolia*, *P. icosandra*, *R. luteola* y *N. glauca*, siendo anuales algunas de ellas (Castillo-Argüero *et al.* 2009; Tabla 1.1). Este grupo de malezas presentaron T_b menores a 13°C y $\theta_{T(50)}$ similares, por lo que la germinación puede ocurrir al mismo tiempo, lo que provocaría que haya competencia entre las plántulas; entonces una alta T_b podría actuar como un mecanismo que permitiría a *L. nepetifolia*, *P. subpeltata* y *D. stramonium* evitar la competencia con el resto de las malezas. Daws *et al.* (2002) demostraron que las diferencias en los requerimientos de diferentes factores para la germinación de cuatro especies del género *Piper* evitaron la competencia entre ellas y favoreció su coexistencia. Sin embargo, en este trabajo sólo se evaluaron pocos elementos del nicho de germinación de las especies (T_b y $\theta_{T(50)}$), por lo que se requerirían estudios sobre la caracterización de otras dimensiones del nicho de germinación (radiación solar, potencial hídrico, entre otros) para poder asegurar que ocurre algo similar.

EL HÁBITAT Y SU RELACIÓN CON LAS CARACTERÍSTICAS TÉRMICAS DEL NICHOS DE GERMINACIÓN

Como se mencionó anteriormente, el Pedregal de San Ángel se caracteriza por estar asentado en un amplio intervalo de altitudes (2240–3100 m snm) y por presentar un relieve muy heterogéneo, por lo que presenta zonas con diferentes condiciones ambientales, donde se han desarrollado diferentes asociaciones vegetales (Cano-Santana *et al.* 2006). A pesar de que la dominancia de las especies difiere entre dichas asociaciones, hay ciertas especies que se comparten entre ellas, por lo que es razonable pensar que las respuestas fisiológicas de las especies van a estar determinadas por las condiciones ambientales de cada sitio más que por su filiación biogeográfica, formando poblaciones locales bien diferenciadas. Esto es a lo que probablemente se refieren Dürr *et al.* (2015), cuando argumentan que la respuesta germinativa es un reflejo del origen geoclimático de las especies.

Ya que no se encontró relación entre la filiación biogeográfica de las especies y las características térmicas del nicho de germinación, en el capítulo IV se investigó si estas últimas difieren entre poblaciones locales presentes en sitios contrastantes en altitud dentro del Pedregal de San Ángel (REPSA y PECM), y por lo tanto en las condiciones ambientales que experimentan los individuos. Se han propuesto diferentes métodos para evaluar si las diferencias en las respuestas fenotípicas de diferentes poblaciones locales se determinan genética o ambientalmente, a través del registro de alguna medida fenotípica de adecuación utilizando trasplantes recíprocos y/o experimentos de jardín común (Conover y Schultz 1995; Mazer y LeBuhn 1999; Kawecki y Ebert 2004; Blanquart *et al.* 2013).

A través de estos procedimientos (trasplantes recíprocos y experimentos de jardín común) se puede encontrar una gran variedad de respuestas. Una de ellas es que un fenotipo expresado por una población local se mantenga constante bajo diferentes condiciones ambientales. Cuando la expresión del fenotipo en los individuos de una población local depende de las condiciones ambientales a las cuales éstos se exponen da evidencia de adaptación local (es decir, que la interacción población local \times hábitat sea significativa; Kawecki y Ebert 2004). Otra respuesta encontrada puede dar indicio de “robustez” (*robustness*), es decir, la producción de un mismo fenotipo bajo diferentes condiciones ambientales (Boukhibar y Barkoulas 2016). Los resultados presentados en el capítulo IV (porcentaje final de germinación y caracterización de T_b , T_o , T_t y $\theta_{T(50)}$) se obtuvieron a partir de la siembra de semillas de dos especies (*E. gibbiflora* y *P. campanulatus*) que proceden de dos poblaciones locales dentro del Pedregal de San Ángel (REPSA y PECM) recién recolectadas, almacenadas en laboratorio durante dos meses y enterradas dos meses en campo recíprocamente. Este procedimiento permitió diferenciar si las respuestas evaluadas se debían a las condiciones ambientales que experimentan las semillas después de la dispersión o a las condiciones experimentadas por la planta parental durante el desarrollo de las semillas (efecto materno; Fenner 1991). Las poblaciones locales fueron escogidas de esos dos sitios ya que hasta antes de la década de 1950, el Pedregal de San Ángel representaba un continuo de vegetación bien conservado, sin embargo, a partir de la urbanización de la zona sur de la Ciudad de México, esta área fue fragmentada y se produjeron grandes parches de vegetación, entre ellos la REPSA y el PECM, que mantienen aisladas a las poblaciones que se presentan en ellas (Cano-Santana *et al.* 2006). Los sitios donde se presentan las poblaciones locales contrastan en altitud y, por lo tanto, en su temperatura y precipitación (Cano-Santana *et al.* 2006).

La relación entre las características térmicas del nicho de germinación y el sitio de procedencia de las semillas se ha observado en especies que crecen a diferentes altitudes, principalmente en la T_b y el $\theta_{T(50)}$, y representa una adaptación al ambiente térmico de los individuos (Arana *et al.* 2016; Picciau *et al.* 2019). Dado el poco número de especies que se estudiaron en el capítulo IV, no se pudo establecer si algún atributo específico afectó esta relación. Tampoco se encontró una respuesta similar en las dos especies estudiadas, por lo que se podría concluir que cada una de las especies que habitan sitios contrastantes mostrará una respuesta tal que le permita incrementar su supervivencia, adecuación y la persistencia de su población. Una de estas posibles respuestas puede ser que exista una diferenciación genética entre los individuos de las dos poblaciones estudiadas, como podría sugerir la respuesta que se observó en *P. campanulatus*. En esta especie, la germinación fue significativamente menor en las semillas que provenían de la REPSA con respecto a las de PECM, tanto en semillas recién recolectadas, almacenadas dos meses y enterradas recíprocamente. Las semillas de las especies de este género presentan latencia fisiológica, la cual se caracteriza por presentar diferentes niveles de profundidad (Baskin y Baskin 2014), y su liberación diferencial en el tiempo se ha interpretado como una estrategia de historia de vida en ambientes estocásticos para preservar poblaciones locales (Adondakis y Venable 2004). Esta estrategia de historia de vida es la que Seger y Brockmann (1987) denominan como *bet-hedging* (o mejor apostador) y se presenta en ambientes altamente heterogéneos. De acuerdo a estos autores, esta estrategia se relaciona con la inversión a la reproducción y sobrevivencia de la descendencia, donde al reducir la variabilidad invertida en la reproducción favorecerá la adecuación de organismos que habitan ambientes altamente variables e impredecibles (Seger y Brockmann 1987). Es probable que la diferencia en los porcentajes de germinación en las dos poblaciones se deba a que sus semillas presentan latencia con diferente nivel de profundidad; de esta manera las poblaciones expresarían la estrategia *bet-hedging* de manera diferencial. Por este motivo, se requiere de un estudio más detallado sobre pérdida de latencia durante la permanencia de semillas en el suelo para determinar si la especie sigue esta estrategia.

Otra respuesta que se puede encontrar es que una o las dos poblaciones presenten adaptación local, como la que se encontró en *E. gibbiflora*. En este caso sólo se observó que las semillas de la población de la REPSA fueron sensibles a las condiciones ambientales que experimentaron las semillas después de la dispersión, mientras que las del PECM no. Las semillas de la REPSA que fueron enterradas en el PECM redujeron su porcentaje de

germinación, y es probable que esto se deba a que las condiciones ambientales de este sitio no sean las favorables para la adecuación de los individuos, por lo que la reducción en el porcentaje de germinación indicaría un aumento en el nivel de latencia. Por otra parte, las semillas almacenadas dos meses en laboratorio no presentaron diferencias en su porcentaje de germinación con respecto a las recién recolectadas. Estos dos resultados sugieren que la reducción en la germinación de las semillas de la REPSA se debió a las condiciones ambientales experimentadas por las semillas durante su permanencia en el suelo y no a efecto materno.

Los resultados obtenidos al determinar las temperaturas cardinales y el $\theta_{T(50)}$ se relacionaron con el nivel de latencia; además, las semillas que no germinaron no mostraron señales de pudrición. En *E. gibbiflora* se encontró que la T_t fue similar entre todos los tratamientos, pero la T_b fue mayor en las semillas enterradas que en las almacenadas, lo que indica una menor amplitud del intervalo de temperatura para que ocurra la germinación en estas últimas. Por otra parte, en *P. campanulatus* la T_b fue similar en todos los tratamientos, mientras que la T_t fue menor en semillas recién recolectadas con respecto a las almacenadas en laboratorio y en las enterradas, lo que indica una mayor amplitud en el intervalo de temperatura para que ocurra la germinación de estas últimas. La amplitud de este intervalo ofrece un estimado del nivel de latencia que presenta un lote de semillas; un intervalo amplio indica un nivel bajo de latencia, mientras que un intervalo menor indica un nivel alto de latencia (Benech-Arnold *et al.* 2000; Batlla y Benech-Arnold 2015). Esto refuerza la idea de que en *E. gibbiflora* las condiciones que experimentan las semillas durante el enterramiento pudieron ser adversas para que ocurriera la germinación y, de esta manera, la reducción en el intervalo de temperatura podría indicar que estas semillas entran en latencia y se incorporan al banco. Esta especie se ha reportado en el banco de semillas de la REPSA, lo que refuerza esta idea (Martínez-Orea *et al.* 2010). Caso contrario en *P. campanulatus*, donde tanto las condiciones experimentadas durante el enterramiento como los cambios fisiológicos durante el almacenamiento en laboratorio (tiempo durante el cual puede ocurrir *afterripening*) causaron que el intervalo de temperatura para la germinación fuera amplio, lo que indica una liberación de la latencia. Para el caso específico de *P. campanulatus*, es probable que el enterramiento y el *afterripening* tengan el mismo efecto fisiológico sobre la germinación. Es necesario ahondar en este tema por dos razones. La primera es que no se ha documentado la presencia de esta especie en el banco de semillas de la REPSA (Martínez-Orea *et al.* 2010); sin embargo, *P. roseus*, que habita tanto en la REPSA como en el PECM, tiene el potencial de

incorporarse al banco (Belmont *et al.* 2018), al igual que otras especies de este género (Meyer y Kitchen 1992; Meyer *et al.* 1995). La segunda es debido a que se sabe poco sobre el mecanismo fisiológico del *afterripening*, a pesar de que se conoce que existe un efecto de la temperatura a la cual ocurre este proceso sobre la pérdida de latencia (Chantre *et al.* 2009; Baskin y Baskin 2014).

Una respuesta que comparten *E. gibbiflora* y *P. campanulatus* es la reducción del $\theta_{T(50)}$ en las semillas que fueron enterradas; sin embargo, su efecto no fue significativo. Durante su permanencia en el suelo, las semillas experimentan las condiciones ambientales del sitio donde se desarrollará la plántula (efecto post-dispersión), entre ellas la temperatura. El efecto fisiológico de esta temperatura se acumula en las semillas incrementando o reduciendo su nivel de latencia, y se verá reflejado en el $\theta_{T(50)}$ requerido para la germinación (Fernández-Pascual *et al.* 2019). La reducción en el $\theta_{T(50)}$ observado en este trabajo da idea de que el nivel de latencia disminuye mientras las semillas permanecen en el suelo, y es probable que esto se deba al efecto acumulado de la temperatura experimentada en campo. Sin embargo, la amplitud del intervalo de temperatura para que ocurra la germinación, dado por las temperaturas cardinales, muestran que sólo en *P. campanulatus* la latencia disminuyó, mientras que en *E. gibbiflora* no. Estas respuestas hacen pensar que se requiere uniformidad en los parámetros germinativos que deben evaluarse al momento de realizar estudios sobre liberación de la latencia. El papel de la temperatura sobre los procesos fisiológicos es de gran relevancia, ya que este factor experimentado por la semilla no sólo tendrá efecto en su germinación o en el estado de latencia que presenten, sino también va a influenciar a los estadios posteriores del ciclo de vida del nuevo individuo e incluso a sus descendientes (historia térmica), creando de esta forma una memoria térmica que le conferirá a los individuos plasticidad en la respuesta germinativa ante las condiciones heterogéneas del sitio (Fernández-Pascual *et al.* 2019).

ATRIBUTOS ESPECÍFICOS Y SU RELACIÓN CON LAS CARACTERÍSTICAS TÉRMICAS DEL NICHOS DE GERMINACIÓN

Además de la filiación biogeográfica de las especies y de las condiciones ambientales donde se desarrollan los individuos, existen otros factores que afectan la respuesta germinativa y las características térmicas del nicho de germinación. Uno de estos factores está relacionado con la historia de vida de las especies. Los resultados del capítulo III muestran que las semillas de

las especies anuales presentaron $\theta_{T(50)}$ menores con respecto a la perennes, es decir, una mayor velocidad en la respuesta germinativa de las especies anuales; por otra parte, la T_b no fue significativamente diferente entre especies anuales y perennes. Esta diferencia en el $\theta_{T(50)}$ entre especies anuales y perennes ha sido ampliamente documentada (Monks *et al.* 2009; Xu *et al.* 2014; Zhang *et al.* 2015). Es probable que en la REPSA las especies anuales presenten mayor velocidad de germinación ya que éstas tienen entre cuatro y cinco meses, que es lo que dura la temporada de lluvias en la REPSA, para completar su ciclo de vida, es decir, las semillas que germinen rápidamente al inicio de la temporada de crecimiento podrán completar su ciclo de vida y las que no germinen serán capaces de incorporarse al banco. Por otra parte, las especies perennes son menos comunes en el banco (Thompson *et al.* 1998), por lo que deberán germinar y formar alguna estructura de perennación durante su primera temporada de crecimiento, ya que pueden retrasar su reproducción durante algunas temporadas de crecimiento. Es probable que esta diferencia se deba a que en ambas estrategias la asignación de recursos es diferencial a cada uno de los procesos demográficos, es decir, las especies perennes tienen una mayor asignación a la supervivencia, mientras que las especies anuales asignan más recursos al crecimiento y la fecundidad (Silvertown *et al.* 1993). La T_b no se relacionó con el tipo de ciclo de vida de las especies (anual o perenne), ya que, como se mencionó anteriormente, este requerimiento está relacionado principalmente con las presiones de selección presentes en el hábitat de las especies (Arène *et al.* 2017).

Otro factor relacionado con la capacidad germinativa de las semillas y con la adecuación de las plántulas es el tamaño de las semillas. Este efecto se ha reportado a nivel intra e interespecífico (Meyer *et al.* 1995; Milberg *et al.* 1996; Zhang y Hamill 1997; Xu *et al.* 2014). La diferencia en el tamaño de las semillas puede deberse a diferentes factores tales como el ambiente térmico de las plantas parentales, que afecta al tamaño del embrión y del endospermo, la cantidad y composición de sustancias de reserva y algunas características anatómicas de las estructuras que conforman a la semilla (Boesewinkel y Bouman 1984; Fernández-Pascual *et al.* 2019). En el capítulo III se evaluó si existía una relación en el tamaño de las semillas a nivel especie y la forma de vida de éstas (herbácea, arbustiva y arbórea) o las características térmicas del nicho de germinación, sin embargo, ninguna de estas relaciones resultó significativa. Se ha documentado que dentro de diferentes grupos funcionales (por ejemplo, en plantas anuales, bianuales y árboles, entre otros) el tamaño de las semillas presenta una gran variación (Coomes y Grubb 2003), incluso entre los individuos de una misma especie (Venable 1985; Imbert 2002). Debido a esta heterogeneidad en el tamaño de

las semillas, no es raro que dicha relación no se haya encontrado en este trabajo. En donde sí se ha reportado esta relación es en las especies de diferentes estadios sucesionales donde, de manera general, se ha observado que las especies sucesionalmente tempranas producen muchas semillas pequeñas con algún grado de latencia, mientras que las tardías tienen pocas semillas grandes no latentes; estas características se relacionan con la capacidad competitiva y colonizadora de las especies (Tilman 1990; Rees 1993) que, a su vez, están relacionadas estrechamente con las estrategias de historia de vida r y K (MacArthur y Wilson 1967).

Los trabajos en donde se evalúa la relación entre el tamaño de la semilla y las características térmicas del nicho de germinación son escasos. Zhang *et al.* (2015) no encontraron una relación entre la T_b y el tamaño de las semillas en especies con metabolismo fotosintético C_3 y C_4 de un pastizal templado en China. De igual manera, Arène *et al.* (2017) mostraron que, en general, la T_b incrementa con el tamaño de las semillas; sin embargo, al evaluar la relación de acuerdo con el bioma que habitan las especies, la relación entre la T_b y el tamaño de las semillas fue significativa, y la fuerza y la dirección de dicha relación dependió del bioma (negativa en climas Mediterráneos y positiva en el trópico seco). De igual manera, el trabajo de Arène *et al.* (2017) muestra que la relación entre la T_b y el tamaño de las semillas fue negativa en plantas anuales y perennes dependiendo del bioma que habitan las especies. Ellos atribuyen esta relación a dos causas, la primera a que los datos recolectados para su análisis provenían de semillas tropicales grandes (con altas T_b) y semillas templadas pequeñas (en general, con T_b bajas). La segunda causa es que las semillas de especies perennes (generalmente de gran tamaño) no pueden escapar de temperaturas bajas, ya que por su tamaño son poco eficientes para incorporarse al banco, por lo tanto, su T_b para la germinación debe ser baja; por otra parte, las especies anuales tienen T_b mayor porque pueden incorporarse al banco, escapando de esta forma de las bajas temperaturas y germinar durante la época del año en donde la temperatura se eleva. Esta relación podría evaluarse en el Pedregal de San Ángel si se poseyera información de un mayor número de especies.

CONSIDERACIONES FINALES

La respuesta germinativa ante diferentes factores ambientales es un reflejo de las condiciones que afectarán el desempeño de todos los estadios del ciclo de vida de las plantas, por lo que su papel en la estructura de las poblaciones, en la composición y abundancia de las comunidades y en el funcionamiento de los ecosistemas es indiscutible (Grubb 1977; Olf *et al.* 1994;

Poschlod *et al.* 2013; Jiménez-Alfaro *et al.* 2016), así que su caracterización es esencial. En este sentido, la evaluación de la plasticidad en la respuesta germinativa ante diferentes factores ambientales y la caracterización de requerimientos para la germinación tales como la T_b o el $\theta_{T(50)}$, permiten no sólo entender la presencia de las especies en su hábitat, sino también pueden utilizarse para evaluar el impacto que tendrán los cambios de temperatura en todos estos niveles de organización (Ellis *et al.*, 1986; Bradford, 2002). A pesar de que en este trabajo se evaluaron la capacidad germinativa de algunas especies del Pedregal de San Ángel, algunas características térmicas de su nicho de germinación y la plasticidad que presentan, aún quedan algunos problemas por analizar, tales como la relación que hay de estas respuestas con el estado sucesional del sitio (y por lo tanto, de las especies que contiene), el tamaño de la semillas, el efecto de la permanencia dentro del banco de semillas o el comportamiento germinativo entre especies que muestren procedencias con características ambientales más contrastantes a las aquí evaluadas. Una de las prioridades de estudio es determinar algunas características hídricas del nicho de germinación, tales como el potencial hídrico base (ψ_b) o el tiempo hídrico (θ_H). Estos últimos son de gran importancia, ya que el incremento de la temperatura que actualmente está ocurriendo trae como consecuencia una disminución en la disponibilidad de agua para que las plantas realicen sus funciones fisiológicas, entre ellas la germinación. De esta manera, estas características hídricas para la germinación, junto con la T_b y el $\theta_{T(50)}$ y a través del modelo umbral del tiempo hidrotérmico ayudarán a entender algunos efectos del cambio climático sobre características de las especies, tales como la persistencia y la colonización de nuevos hábitats.

CONCLUSIONES GENERALES

Con base en los resultados obtenidos en los capítulos de este trabajo y en la discusión realizada sobre éstos, se formulan las siguientes conclusiones generales:

1. La filiación biogeográfica de las especies y su forma de vida (herbácea, arbustiva o arbórea) no se relacionaron con las características térmicas del nicho de germinación (T_b y $\theta_{T(50)}$) ni con el peso de las semillas.

2. El tipo de ciclo de vida de las especies (anual o perenne) se relacionó significativamente con el $\theta_{T(50)}$. Las especies anuales tuvieron valores bajos para esta característica (lo que implica mayor velocidad de la germinación), mientras que en las perennes sus valores fueron altos (lo que implica una menor velocidad de la germinación).

3. Hay un efecto de la procedencia de las semillas sobre el porcentaje de germinación sólo en *P. campanulatus*; por otra parte, en *E. gibbiflora* y *P. campanulatus* no existe un efecto de la procedencia de las semillas sobre las temperaturas cardinales (T_b y T_t) ni el $\theta_{T(50)}$, pero estas características sí difieren entre semillas enterradas y almacenadas en laboratorio.

4. Las semillas de *P. campanulatus* disminuyen su nivel de latencia durante el almacenamiento en laboratorio y durante su permanencia en el suelo. Aunque el efecto en estas dos condiciones es similar, es probable que haya diferencias en el mecanismo fisiológico o molecular entre ellas.

5. Las semillas de *E. gibbiflora* de la REPSA presentan adaptación local, mientras que las del PECM no, lo que implica que la estrategia que sigue una población dependerá de las condiciones experimentadas por sus semillas, ya sea durante su desarrollo, durante su permanencia en la planta madre (efecto pre-dispersión) o en el suelo (efecto post-dispersión).

LITERATURA CITADA

- Adondakis S. y Venable D.L. 2004. Dormancy and germination in a guild of Sonoran desert annuals. *Ecology*, 85: 2582–2590.
- Arana M.V., Gonzalez-Polo M., Martinez-Meier A., Gallo L.A., Benech-Arnold R.L., Sánchez R.A. y Batlla D. 2016. Seed dormancy responses to temperature relate to *Nothofagus* species distribution and determine temporal patterns of germination across altitudes in Patagonia. *New Phytologist*, 209: 507–520.
- Arène F., Affre L., Doxa A. y Saatkamp A. 2017. Temperature but not moisture response of germination shows phylogenetic constraints while both interact with seed mass and lifespan. *Seed Science Research*, 27: 110–120.
- Ascough G.D., Erwin J.E. y Van Staden J. 2007. Temperature-dependent seed germination in *Watsonia* species related to geographic distribution. *South African Journal of Botany*, 73: 650–653.
- Baskin C.C. y Baskin J.M. 2014. *Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination* (2° ed.). Academic Press. San Diego.
- Batlla D. y Benech-Arnold R.L. 2015. A framework for the interpretation of temperature effects on dormancy and germination in seed populations showing dormancy. *Seed Science Research*, 25: 147–158.
- Belmont J., Sánchez-Coronado M.E., Osuna-Fernández H.R., Orozco-Segovia A. y Pisanty I. 2018. Priming effects on seed germination of two perennial herb species in a disturbed lava field in central Mexico. *Seed Science Research*, 28: 63–71.
- Benech-Arnold R.L., Sánchez R.A., Forcella F., Kruk B.C. y Ghera C.M. 2000. Environmental control of dormancy in weed seed banks in soil. *Field Crops Research*, 67: 105–122.
- Benvenuti S., Simonelli G. y Macchia M. 2001. Elevated temperature and darkness improve germination in *Passiflora incarnata* L. seed. *Seed Science & Technology*, 29: 533–541.
- Blanquart F., Kaltz O., Nuismer S.L. y Gandon S. 2013. A practical guide to measuring local adaptation. *Ecology Letters*, 16: 1195–1205.
- Boesewinkel F.D., Bouman F. 1984. The seed: structure. En: Johri B.M. (ed.), *Embriology of Angiosperms*, pp 567–610. Springer, Berlin.
- Boukhibar L. y Barkoulas M. 2016. The developmental genetics of biological robustness. *Annals of Botany*, 117: 699–707.
- Bradford K.J. 1995. Water relations in seed germination. En: Kigel J. y Galili G. (eds.) *Seed Development and Germination*, pp. 351–396. Marcel Dekker, Inc. Nueva York.

- Bradford K.J. 2002. Applications of hydrothermal time to quantifying and modeling seed germination and dormancy. *Weed Science*, **50**: 248–260.
- Brändle M., Stadler J., Klotz S. y Brandl R. 2003. Distributional range size of weedy plant species is correlated to germination patterns. *Ecology*, **84**: 136–144.
- Cano-Santana Z., Pisanty I., Segura S., Mendoza-Hernández P.E., León-Rico R., Soberón J., Tovar E., Martínez-Romero E., Ruiz L.C. y Martínez-Ballesté A. 2006. Ecología, conservación, restauración y manejo de las áreas Naturales y Protegidas del Pedregal del Xitle. En: Oyama K. y Castillo A. (eds.) *Manejo, Conservación y Restauración de Recursos Naturales en México*, pp. 203–226. Siglo XXI, México.
- Castillo-Argüero S., Martínez-Orea Y., Meave J.A., Hernández-Apolinar M., Núñez-Castollo O., Santibáñez-Andrade G. y Guadarrama-Chávez P. 2009. Flora: susceptibilidad de la comunidad a la invasión de malezas nativas y exóticas. En: Lot A. y Cano-Santana Z. (eds.) *Biodiversidad del Ecosistema del Pedregal de San Ángel*. pp 107–133. UNAM, México, México.
- Chantre G.R., Batlla D., Sabbatini M.R. y Orioli G. 2009. Germination parameterization and development of an after-ripening thermal-time model for primary dormancy release of *Lithospermum arvense* seeds. *Annals of Botany*, **103**: 1291–1301.
- Conover D.O. y Schultz E.T. 1995. Phenotypic similarity and the evolutionary significance of countergradient variation. *Trends in Ecology & Evolution*, **10**: 248–252.
- Coomes D.A. y Grubb P.J. 2003. Colonization, tolerance, competition and seed-size variation within functional groups. *Trends in Ecology and Evolution*, **18**: 283–291.
- Corona A.M., Toledo V.H. y Morrone J.J. 2007. Does the Trans-Mexican Volcanic Belt represent a natural biogeographical unit? An analysis of the distributional patterns of Coleoptera. *Journal of Biogeography*, **34**: 1008–1015.
- Daibes L.F. y Cardoso V.J.M. 2018. Seed germination of a South American forest tree described by linear thermal time models. *Journal of Thermal Biology*, **76**:156–164.
- Daibes L.F., Amoêdo S.C., Nascimento Moraes J., Felon N., da Silva D.R., de Melo Lopes M.J., Vargas L.A., Monteiro E.F. y Frigeri R.B.C. 2019. Thermal requirements of seed germination of ten tree species occurring in the western Brazilian Amazon. *Seed Science Research*, **29**: 115–123.
- Daws M.I., Burslem D.F.R.P., Crabtree L.M., Kirkman P., Mullins C.E. y Dalling J.W. 2002. Differences in seed germination responses may promote coexistence of four sympatric *Piper* species. *Functional Ecology*, **16**: 258–267.
- Dürr C., Dickie J.B., Yang X.-Y. y Pritchard H.W. 2015. Ranges of critical temperature and water potential values for the germination of seeds worldwide: Contribution to a seed trait database. *Agricultural and Forest Meteorology*, **200**: 222–232.
- Ellis R.H., Covell S., Roberts E.H. y Summerfield R.J. 1986. The influence of temperature on seed germination rate in grain legumes. II. Intraspecific variation in chickpea (*Cicer arietinum* L.) at constant temperatures. *Journal of Experimental Botany*, **37**: 1503–1515.
- Espinosa-Organista D., Ocegueda S., Aguilar C., Flores O y Llorente-Bousquets J. 2008. El conocimiento biogeográfico de las especies y su regionalización natural. En: Soberón J., Halfpeter G. y Llorente-Bousquets J. (eds.) *Capital Natural de México, vol. I: Conocimiento Actual de la Biodiversidad*, pp. 33–65. CONABIO, México.
- Faccini D. y Puricelli E. 2006. Effect of temperature and the light on germination of *Nicotiana longiflora* Cavanilles and *Oenothera indecora* Camb. *Agriscientia*, **23**: 15–21.
- Fang X.W., Zhang J.J., Xu D.H., Pang J., Gao T.P., Zhang C.H., Li, F.M. y Turner N.C. 2017. Seed germination of *Caragana* species from different region is strongly driven by environmental cues and not phylogenetic signals. *Scientific Reports*, **7**: 11284.
- Fenner M. 1991. The effects of the parental environment on seed germinability. *Seed Science Research*, **1**: 75–84.
- Fernández-Pascual E., Mattana E. y Pritchard H.W. 2019. Seeds of future past: climate change and the thermal memory of plant reproductive traits. *Biological Reviews*, **94**: 439–456.
- Ferrusquía-Villafranca I. 2007. Ensayo sobre la caracterización y significación biológica. En: Luna I., Morrone J.J. y Espinosa D. (eds.) *Biodiversidad de la Faja Volcánica Transmexicana*, pp. 7–24. ENEP-Zaragoza, Instituto de Biología, UNAM y CONABIO, México.
- Finch-Savage W.E. y Bassel G.W. 2016. Seed vigour and crop establishment: extending performance beyond adaptation. *Journal of Experimental Botany*, **67**: 567–591.

- Galíndez G., Seal C.E., Daws M.I., Lindow L., Ortega-Baes P. y Pritchard H.W. 2017. Alternating temperature combined with darkness resets base temperature for germination (T_b) in photoblastic seeds of *Lippia* and *Aloysia* (Verbenaceae). *Plant Biology*, **19**: 41–45.
- García-Huidobro J., Monteith J.L. y Squire G.R. 1982a. Time, temperature and germination of Pearl Millet (*Pennisetum typhoides* S. & H.) I. Constant temperature. *Journal of Experimental Botany*, **33**: 288–296.
- García-Huidobro J., Monteith J.L. y Squire G.R. 1982b. Time, temperature and germination of Pearl Millet (*Pennisetum typhoides* S. & H.): II. Alternating temperature. *Journal of Experimental Botany*, **33**: 297–302.
- Grubb P.J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews*, **52**: 107–145.
- Hardegree S.P. 2006. Predicting germination response to temperature. I. Cardinal-temperature models and subpopulation-specific regression. *Annals of Botany*, **97**, 1115–1125.
- Imbert E. 2002. Ecological consequences and ontogeny of seed heteromorphism. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **5**: 13–36.
- Jiménez-Alfaro B., Silveira F.A.O., Fidelis A., Poschlop P. y Commander L.E. 2016. Seed germination traits can contribute better to plant community ecology. *Journal of Vegetation Science*, **27**: 637–645.
- Kawecki T.J. y Ebert D. 2004. Conceptual issues in local adaptation. *Ecology Letters*, **7**: 1225–1241.
- Loddo D., Sousa E., Masin R., Calha I.M., Zanin G., Fernández-Quintanilla C. y Dorado J. 2013. Estimation and comparison of base temperatures for germination of European populations of Velvetleaf (*Abutilon theophrasti*) and Jimsonweed (*Datura stramonium*). *Weed Science*, **61**: 443–451.
- Loddo D., Sousa E., Masin R., Calha I.M., Zanin G., Fernández-Quintanilla C. y Dorado J. 2014. Germination response of local Southern European populations of *Datura stramonium* at a range of constant temperatures. *Weed Research*, **54**: 356–365.
- Luna B., Pérez B., Torres I. y Moreno J. 2012. Effects of incubation temperature on seed germination of Mediterranean plants with different geographical distribution ranges. *Folia Geobotanica*, **47**: 17–27.
- MacArthur R.H. y Wilson E.O. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, Estados Unidos.
- Martínez-Orea Y., Castillo-Argüero S., Guadarrama-Chávez M.P. y Sánchez I. 2010. Post-fire seed bank in a xerophytic shrubland. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **86**: 11–21.
- Martínez-Villegas J.A., Castillo-Argüero S., Márquez-Guzmán J. y Orozco-Segovia A. 2018. Plant attributes and their relationship to the germination response to different temperatures of 18 species from central Mexico. *Plant Biology*, **20**: 1042–1052.
- Masin R., Onofri A., Gasparini V. y Zanin G. 2017. Can alternating temperatures be used to estimate base temperature for seed germination? *Weed Research*, **57**: 390–398.
- Mattana E., Daws M.I. y Bacchetta G. 2010. Comparative germination ecology of the endemic *Centranthus amazonum* (Valerianaceae) and its widespread congener *Centranthus ruber*. *Plant Species Biology*, **25**: 165–172.
- Maynard Smith J., Burian R., Kaufman S., Alberch P., Campbell J., Goodwin B., Lande R., Raup D. y Wolpert L. 1985. Developmental constraints and evolution. *The Quarterly Review of Biology*, **60**: 265–287.
- Mazer S.M. y LeBuhn G. 1999. Genetic variation in life-history traits: heritability estimates within and genetic differentiation among populations. En: Vuorisalo T.O. y Mutakainin P. (eds.), *Life History Evolution in Plants*. pp. 85–171. Kluwer, Dordrecht, Países Bajos.
- Mendoza-Hernández P.E., Rosete-Rodríguez A., Sánchez-Coronado M.E., Orozco S., Pedrero-López L., Méndez I. y Orozco-Segovia A. 2014. Vegetation patches improve the establishment of *Salvia mexicana* seedlings by modifying microclimatic conditions. *International Journal of Biometeorology*, **58**: 853–866.
- Meyer S.E. y Kitchen S.G. (1992). Cyclic seed dormancy in the short-lived perennial *Penstemon palmeri*. *Journal of Ecology*, **80**: 115–122.
- Meyer S.E., Kitchen S.G. y Carlson S.L. 1995. Seed germination timing patterns in intermountain *Penstemon* (Scrophulariaceae). *American Journal of Botany*, **82**: 377–389.
- Milberg P., Andersson L., Elfverson C. y Regnér S. 1996. Germination characteristics of seeds differing in mass. *Seed Science Research*, **6**: 191–197.

- Monks D.P., Sadat Esmaelan K. y Moot D.J. 2009. Cardinal temperatures and thermal time requirements for germination of annual and perennial temperate pasture species. *Agronomy New Zealand*, **39**: 95–109.
- Moot D.J., Scott W.R., Roy A.M. y Nichols A.C. 2000. Base temperature and thermal requirements for germination and emergence of temperate pasture species. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, **43**: 15–25.
- Morrone J.J. 2001. Homology, biogeography and areas of endemism. *Diversity and Distributions*, **7**: 297–300.
- Morrone J.J. 2005. Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, **76**: 207–252.
- Olf H., Pegtel D.M., Van Groenendael J.M. y Bakker J.P. 1994. Germination strategies during grassland succession. *Journal of Ecology*, **82**: 69–77.
- Ordoñez-Salanueva C.A., Seal C.E., Pritchard H.W., Orozco-Segovia A., Canales-Martínez M. y Flores-Ortiz C.M. 2015. Cardinal temperatures and thermal time in *Polaskia* Backeb (Cactaceae) species: Effect of projected soil temperature increase and nurse interaction on germination timing. *Journal of Arid Environments*, **115**: 73–80.
- Orozco-Segovia A., González-Zertuche L., Mendoza A. y Orozco S. 1996. A mathematical model that uses Gaussian distribution to analyze the germination of *Manfreda brachystachya* (Agavaceae) in a thermogradient. *Physiologia Plantarum*, **98**, 431–438.
- Picciau R., Pritchard H.W., Mattana E. y Bacchetta G. 2019. Thermal thresholds for seed germination in Mediterranean species are higher in mountain compared with lowland areas. *Seed Science Research*, **29**: 44–54.
- Poschlod P., Abedi M., Bartelheimer M., Drobnik J., Rosbakh S. y Saatkamp A. 2013. Seed ecology and assembly rules in plant communities. En: van der Maarel E. y Franklin J. (eds.), *Vegetation Ecology*, 2° edición. pp. 164–202. John Wiley and Sons, Londres, Reino Unido.
- Rees M. 1993. Trade-offs among dispersal strategies in British plants. *Nature*, **366**: 150–152.
- Roberts E.H. 1988. Temperature and seed germination. En: Long S.P. y Woodward F.I. (eds.), *Plants and temperature*. pp. 109–132. Symposia of the Society for Experimental Biology, Cambridge, Reino Unido.
- Rosbakh S., Poschlod P. 2015. Initial temperature of seed germination as related to species occurrence along a temperature gradient. *Functional Ecology*, **29**: 5–14.
- Rowse H.R. y Finch-Savage W.E. 2003. Hydrothermal threshold models can describe the germination response of carrot (*Daucus carota*) and onion (*Allium cepa*) seed populations across both sub- and supra-optimal temperatures. *New Phytologist*, **158**: 101–108.
- Rzedowski G.C. y Rzedowski J. 2005. *Flora fanerogámica del Valle de México*. Instituto de Ecología, A. C., CONABIO. Pátzcuaro, Michoacán, México.
- Rzedowski J. y Rzedowski G. 1990. Nota sobre el elemento africano en la flora adventicia de México. *Acta Botánica Mexicana*, **12**: 21–24.
- Rzedowski J. 1991a. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botánica Mexicana*, **14**: 3–21.
- Rzedowski J. 1991b. El endemismo en la flora fanerogámica mexicana: una apreciación analítica preliminar. *Acta Botánica Mexicana*, **15**: 47–64.
- Seal. C.E., Daws M.I., Flores J., Ortega-Baes P., Galíndez G., León-Lobos P., Sandoval A., Ceroni Stuva A., Ramírez Bullón N., Dávila-Aranda P., Ordoñez-Salanueva C.A, Yáñez-Espinosa L., Ulian T., Amosso C., Zubani L., Torres Bilbao A. y Pritchard H.W. 2017. Thermal buffering capacity of the germination phenotype across the environmental envelope of the Cactaceae. *Global Change Biology*, **23**: 5309–5317.
- Seeger J. y Brockmann H.J. 1987. What is bet-hedging? En: Harvey P.H. y Partridge L. (eds.), *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*, vol. 4, pp. 182–211. Oxford University Press. Oxford, Reino Unido.
- Silvertown J., Franco M., Pisanty I., Mendoza A. 1993. Comparative plant demography - Relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology*, **81**: 465–476.
- Thompson K., Bakker J.P., Bekker R.M. y Hodgson J.G. 1998. Ecological correlates of seed persistence in soil in the north-west European flora. *Journal of Ecology*, **86**: 163–169.

- Thompson K., Gaston K.J. y Band S.R. 1999. Range size, dispersal and niche breadth in the herbaceous flora of central England. *Journal of Ecology*, **87**: 150–155.
- Thompson P.A. 1970a. Germination of species of Caryophyllaceae in relation to their geographical distribution in Europe. *Annals of Botany*, **34**: 427–449.
- Thompson P.A. 1970b. Characterisation of the germination responses to temperature of species and ecotypes. *Nature*, **225**: 827–831.
- Thompson P.A. 1973a. Seed germination in relation to ecological and geographical distribution. En: Heywood V.H. (ed.) *Taxonomy and Ecology*, pp. 93–119. Academic Press, Londres.
- Thompson P.A. 1973b. Geographical distribution of seeds. En: Heydecker W. (ed.) *Seed Ecology: Proceedings of the 19th Easter School in Agricultural Science*, pp. 31–58. University of Nottingham. Butterworths, Londres.
- Tilman D. 1990. Constraints and tradeoffs: Toward a predictive theory of competition and succession. *Oikos*, **58**: 3–15.
- Trudgill D.L., Squire G.R y Thompson K. 2000. A thermal time basis for comparing the germination requirements of some British herbaceous plants. *New Phytologist*, **145**: 107–114.
- Venable D.L. 1985. The evolutionary ecology of seed heteromorphism. *The American Naturalist*, **126**: 577–595.
- Vivar-Evans S., Barradas V.L., Sánchez-Coronado M.E., Gamboa de Buen A. y Orozco-Segovia A. 2006. Ecophysiology of seed germination of wild *Dahlia coccinea* (Asteraceae) in a spatially heterogeneous fire-prone habitat. *Acta Oecologica*, **29**: 187–195.
- Xu J., Li W., Zhang C., Liu W., Du G. 2014. Variation in seed germination of 134 common species on the Eastern Tibetan Plateau: Phylogenetic, life history and environmental correlates. *PLoS ONE*, **9(6)**: e98601.
- Zhang H., Tian Y. y Zhou D. 2015. A modified thermal time model quantifying germination response to temperature for C₃ and C₄ species in temperate grassland. *Agriculture*, **5**: 412–426.
- Zhang J. y Hamill A.S. 1997. Seed weight, intraspecific competition, and plant performance in *Abutilon theophrasti*. *Canadian Journal of Botany*, **75**: 1614–1620.