



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO**

**FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA  
CARRERA DE BIOLOGÍA**

**Laboratorio de Ecología Fisiológica del Instituto de Ecología,  
UNAM.**

**EFFECTO DE LA LUZ, DE UN GRADIENTE DE  
TEMPERATURA Y DEL TIEMPO DE  
ALMACENAMIENTO EN LA GERMINACIÓN DE LAS  
SEMILLAS DE PENELLIA LONGIFOLIA (BENTH.)  
ROLLINS (BRASSICACEAE).**

**TESIS**

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

**BIÓLOGO**

PRESENTA

**HÉCTOR ABRAHAM ÁLVAREZ ESPINOSA**



Asesor de tesis: M. en C. María Esther Sánchez Coronado

Ciudad de México; 2023



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.

# ÍNDICE

I. ÍNDICE.....	1
II. RESUMEN.....	3
III. INTRODUCCIÓN.....	4
IV. MARCO TEÓRICO.....	6
a. Reproducción de semillas.....	7
b. Longevidad de semillas.....	7
c. Viabilidad.....	9
d. Semillas ortodoxas.....	9
e. Semillas recalcitrantes .....	10
d. Latencia.....	10
e. Tipos de latencia de semillas.....	11
f. Bioenergética de las semillas.....	13
g. Tamaño de las semillas.....	14
h. Fases de la germinación.....	15
i. Factores que determinan la germinación.....	18
V. ANTECEDENTES .....	22
VI. OJETIVOS GENERALES .....	23
VII. OBJETIVOS PARTICULARES.....	23
VIII.HIPÓTESIS .....	24
IX. MATERIAL Y MÉTODO.....	24
a. Especie de estudio.....	24
b. Sitio de recolecta.....	28
c. Germinación de las semillas .....	31

d. Análisis de datos.....	31
X. RESULTADOS.....	33
a. Efecto de la luz.....	32
b. Efecto de la edad de las semillas y de la temperatura.....	33
c. Porcentaje de germinación final .....	33
d. Velocidad de germinación.....	36
e. Tiempo de inicio de la germinación.....	36
XI. DISCUSIÓN.....	38
XII. CONCLUSIÓN .....	44
XIII. BIBLIOGRAFÍA.....	46

## RESUMEN

El conocimiento de la germinación de las semillas es importante para tratar de implementar medidas que amortigüen la presión que ejerce el crecimiento de los desarrollos urbanos sobre las áreas naturales que rodean a las ciudades como la Ciudad de México, lo que determina una disminución en los servicios ecosistémicos, favorece el establecimiento de especies invasoras y con ello la pérdida de biodiversidad. El objetivo del presente trabajo fue obtener información sobre el efecto de la edad de las semillas; recién recolectadas y de tres años de almacenamiento subóptimo. De la luz, presencia de luz blanca o ausencia; de un gradiente de 7 temperaturas constantes (5, 10, 15, 20, 25, 30, 35°C) y 2 temperaturas alternantes (25-30 y 30-35°) en la respuesta germinativa de las semillas de *Pennellia longifolia*, (Benth.) Rollins (Brassicaceae), una especie herbácea de la familia Brassicaceae que se distribuye de Estados Unidos a Centroamérica y que se recolectó en el Parque Ecológico de la Ciudad de México.

Las semillas de esta especie requirieron la presencia de luz para germinar independientemente de su edad. El porcentaje de germinación de las semillas recién recolectadas fue mayor en el intervalo 15 - 25 °C, mientras que después de tres años de almacenamiento la capacidad germinativa se presentó en un intervalo mayor de temperaturas, que incluyó también a las temperaturas más bajas del gradiente (5 - 25 °C). En ningún caso el porcentaje de germinación fue mayor al 20% en temperaturas mayores a 25 °C. Se puede concluir que incrementos de temperatura debidos a la

perturbación del hábitat de esta especie pondrían en riesgo su germinación y por lo tanto su establecimiento.

## **INTRODUCCIÓN**

Los botánicos han reconocido que la crisis en la diversidad de las plantas silvestres, es resultado de actividades humanas que traen cómo desenlace la pérdida del hábitat, cambio climático y hasta la introducción de especies invasoras. De seguir así la mayor parte del germoplasma de las especies puede llegar a desaparecer (Heslop-Harrison, 1976; Raven, 1976).

En el caso de las herbáceas, su éxito de sobrevivencia depende de la producción y de la diseminación de semillas. Estas tienen varias funciones: a) dispersión espacial, b) dispersión temporal a través de la latencia, c) alimentación temporal del embrión, d) transferencias de nuevas combinaciones genéticas, lo que asegura la sobrevivencia de la especie, mantiene una reserva de semillas en el suelo (colonización) y compensan las pérdidas en el número de las plántulas (Pareja, 1984).

La germinación de las semillas está controlada por las condiciones internas de la semilla y por las condiciones ambientales en el suelo. La germinación se inicia con la imbibición de agua y termina con la emergencia de la radícula. Los factores ambientales principales que afectan la germinación de semillas en el campo son: temperatura, contenido de humedad, lluvia, concentración de oxígeno y dióxido de carbono y luz, (Karsen, 1981).

Actualmente el incremento acelerado de la urbanización, representa una amenaza para las áreas naturales que rodean a las ciudades que a su vez otorgan diferentes servicios ecosistémicos como la regulación del clima y refugio para las especies vegetales y animales propias de las zonas. (Kowarik, 2011). Este fenómeno lo podemos observar en el Parque Ecológico de la Ciudad de México (PECM) (Pedrero-López *et al.*, 2016), el cual se localiza al suroeste de la Ciudad de México (Mendoza-Hernández *et al.*, 2010).

Los cambios en uso del suelo, así como las alteraciones climáticas, causadas por el calentamiento global, modifican las señales ambientales que determinan la dinámica poblacional (Walck *et al.*, 2011). En esta Área Natural Protegida, como en otras, el quehacer humano ha perturbado la formación de suelo y el reemplazo de las comunidades vegetales; modificando su composición, su estructura y funcionalidad (Mendoza-Hernández *et al.*, 2014).

Entre los factores ambientales que presentan mayores variaciones debido a la transformación de los ambientes naturales, están la disponibilidad de la luz y las ampliaciones en la variación del régimen térmico (Jauregui, 2005), los cuales cambian como resultado de la modificación de la cobertura vegetal (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1996).

El conocimiento de la distribución de las especies de plantas en relación a las diferencias de luz dentro de su hábitat, es útil para predecir futuros cambios debidos a la fragmentación o manejo del mismo y planificar la conservación de la diversidad local.

En el presente estudio se evaluará la respuesta germinativa, en condiciones de luz contrastante y en un gradiente térmico, de las semillas de dos edades (recién recolectadas y después de tres años de almacenamiento en el laboratorio) de *Pennellia longifolia*, una especie herbácea de la familia Brassicaceae.

## **MARCO TEÓRICO**

Programados para la colonización y la supervivencia, las pequeñas semillas de la mayoría de las especies herbáceas pueden soportar la desecación y largos períodos de latencia, características que ayudan a estas semillas a dominar casi todos los hábitats terrestres que pueden llegar a ser demasiados áridos para los árboles y arbustos (Hanson, T. 2015). Las herbáceas evolucionaron durante un período árido en el Eoceno temprano, con un conjunto de características adaptadas a la vida en planicies abiertas (El tamiz.com., 2015). Son polinizadas por viento y crecen desde la base, pegadas al suelo, lo cual les ayuda a recuperarse rápidamente del pastoreo o de fuegos incontrolados. Sus hojas llegan a tener incluso cristales de silicón parecidos al vidrio, diseñados para desgastar los dientes de los rumiantes (Azorín y Gómez, 2008).

También vale la pena tener en cuenta que, aunque la semilla de las herbáceas nos parece pequeñas, pueden ser bastantes grandes comparadas con el tamaño de la planta y representan una inversión considerable de energía, particularmente para las plantas anuales (Hanson, T. 2015).

## Reproducción por semillas

Las semillas son la estructura de resistencia y dispersión de las plantas superiores por lo que determinan, en gran parte, la renovación, la regeneración y la sucesión de las poblaciones vegetales, ya que preservan su variabilidad genética por ser la estructura resultante de la reproducción sexual (Vázquez-Yanes *et al.*,1997). Las semillas son óvulos maduros y fecundados que contienen un embrión y componentes de reserva, rodeados de una cubierta protectora (Vander Wall *et al.*, 2005).

Las semillas de la mayoría de las especies, en su etapa independiente de la planta madre, tiene una gran resistencia ante condiciones adversas del medio que la rodea y es capaz de permanecer viable durante largos periodos, hasta que en el medio se presentan las condiciones adecuadas que favorezcan el establecimiento de una nueva planta, a través de la germinación (Vázquez-Yanes *et al.*,1997). La germinación de las semillas se considera una fase crítica del ciclo de vida de las plantas para su establecimiento en ecosistemas alterados, lo que está muy relacionado con las variaciones en la luz y la temperatura (Baskin y Baskin, 1998; Shimono y Kudo, 2005).

## Longevidad de las semillas

Las semillas pueden almacenarse vivas por largos períodos, asegurando así la preservación de las especies. Las razones por las cuales se deben guardar las semillas son múltiples, pero el objetivo primordial de su almacenamiento es mantenerlas en buenas condiciones físicas y fisiológicas, desde su recolección hasta la próxima

siembra. La longevidad de las semillas se define como su capacidad para permanecer vivas y viables sin germinar a lo largo del tiempo (Vázquez-Yanes *et al.*, 1997). Se han reconocido dos tipos principales de longevidad: longevidad ecológica y longevidad potencial (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1993). La primera se refiere a la permanencia de las semillas en el suelo de la comunidad natural como en el banco de semillas del suelo y la segunda se evalúa en condiciones óptimas, subóptimas y circunstanciales de almacenamiento artificial, en ésta última apoyándose con técnicas y tecnologías para generar entornos de bajas temperaturas y bajos niveles de hidratación (Roberts, 1973).

Sin embargo, la longevidad de las semillas no es fácilmente predecible porque varía mucho entre especies, e incluso entre lotes de semillas, poblaciones o cultivares. El envejecimiento celular de las muestras de bancos de semillas provoca una disminución en la calidad, tanto en términos de viabilidad del material, que pueden reflejarse en variación fenotípica; producido principalmente por daños por estrés oxidativo. Entre los principales daños que puede sufrir una célula a causa de la progresiva acumulación de especies reactivas el oxígeno (ROS) se encuentran la peroxidación lipídica, los daños en la integridad genética y la oxidación de proteínas. (*Longevidad de semillas / Grupo de Investigación en Germoplasma Vegetal PLANGER. (s. f.)*).

## Viabilidad

La viabilidad de las semillas se define como el tiempo en que pueden permanecer vivas: Se ha dividido en dos grandes grupos: viabilidad potencial y viabilidad ecológica. La primera dura dependiendo del método de almacenamiento, que puede ser óptima, subóptima o circunstancial: mientras que la viabilidad ecológica es la que se expresa en el campo, de manera natural o en condiciones semicontroladas, cuando se colocan semillas en el suelo en tela de organiza; la cuál permite que las semillas estén expuestas a todas las variables ambientales (Vazquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1993). De acuerdo con la viabilidad de las semillas expresada en condiciones de almacén, las semillas se han dividido en dos principales grupos: ortodoxas y recalcitrantes.

## Semillas ortodoxas

Estas semillas pueden ser desecadas hasta contenidos de humedad muy bajos sin sufrir daños, al menos hasta un nivel de humedad constante que se mantenga en equilibrio con una humedad relativa al 10% (Vázquez-Yanes *et al.*, 1997). Su longevidad se prolonga a los factores de almacenamiento y también cuando se disminuye el contenido de humedad y la temperatura durante el almacenamiento, en una forma cuantificable. Algunos ejemplos de semillas ortodoxas y su longevidad son los expuestos por Telewski *et al.* (2002) de la germinación de semillas almacenadas durante 120 años y también Matthew *et al.* (2007) de semillas germinadas después de haber sido almacenadas por 200 años.

## Semillas recalcitrantes

En contraste con las semillas ortodoxas, las recalcitrantes no pueden ser desecadas por debajo de un punto relativamente alto en el contenido de humedad sin causarles daño. A pesar de que existe gran variación en el contenido de humedad crítico entre las especies, bajo el cual la viabilidad se reduce, algunas especies comienzan a morir rápidamente aún en equilibrio con una humedad relativa ambiental de 98-99%, y la mayoría de las semillas muere cuando su contenido de humedad está en equilibrio con una humedad ambiental de 60-70%. Todavía no existe un método eficiente para mantener la posibilidad de viabilidad de las semillas de estas especies por arriba de un período largo y su esperanza de vida en condiciones óptimas de almacenamiento depende de la especie (Vázquez-Yanes *et al.*, 1997).

## Latencia

Una vez que la semilla ha completado su desarrollo se inician los cambios que darán lugar al establecimiento del reposo en las semillas. Este reposo o reducción del metabolismo se denomina quiescencia cuando la causa de que no ocurra la germinación es fundamentalmente la falta de agua. El reposo de las semillas se denomina latencia cuando las semillas no germinan a pesar de encontrarse en condiciones óptimas de temperatura y humedad. Las causas por las que no germinan pueden deberse a la existencia de un periodo cronológicamente regulado de interrupción del crecimiento del

embrión y de disminución del metabolismo durante su desarrollo. Ésta es una estrategia adaptativa de supervivencia frente a condiciones ambientales desfavorables que se presentan en las semillas (Vázquez-Yanes *et al.*, 1997).

El establecimiento de la latencia está regulado por factores hereditarios que determinan los mecanismos físicos, morfológicos y/ o fisiológicos de las plantas, los cuáles interactúan con factores del ambiente en el que las plantas crecen; esto da lugar, a la larga, a cambios evolutivos en las plantas. Entre las condiciones más importantes del ambiente se encuentran las variaciones climáticas de temperatura y humedad, las variaciones microclimáticas de aspectos abióticos y bióticos, como la calidad espectral de la luz y el termoperiodo, la microflora y microfauna edáfica, así como las características específicas del lugar a las que las plantas se han adaptado para establecerse y crecer. Las variaciones micro y macroclimáticas, así como las condiciones hormonales y nutricionales de la planta progenitora tienen gran influencia en el establecimiento de la latencia de sus semillas durante su desarrollo, por lo cuál pueden existir variaciones entre cosechas de semillas de una especie, según la época y el lugar de producción (Hartmann y Kester 1997; Willan, 1991; Vleeshowers *et al.*, 1995).

#### Tipos de latencia en las semillas

Se cataloga a la latencia como el bloqueo a la germinación promovido por algún factor interno y/o externo a la semilla, por lo que puede ser de origen endógeno y/o exógeno

(Nikolaeva, 1977). En la latencia endógena el obstáculo para la germinación se debe a las características del embrión, y la latencia exógena a las características de estructuras como el endospermo, el perispermo, la testa o las paredes del fruto que frenan la germinación (Baskin y Baskin, 1998), de esa definición de latencia endógena y exógena, modificaron y extendieron la categorización de Nikolaeva (1977), y propusieron la siguiente clasificación.

*Latencia fisiológica.* Es motivada por la inhibición fisiológica del embrión, que frena la emergencia de la radícula. Se distinguen tres niveles: *a) Latencia no profunda.* Los embriones desnudos producen plántulas normales. Las giberelinas pueden promover la germinación en especies con este tipo de latencia, y en algunos casos, también la escarificación mecánica. Las semillas pueden completar su maduración (postmaduración) en almacenamiento seco. También los tratamientos de estratificación fría (0-10 °C) o caliente (>15 °C) pueden romper la latencia dependiendo de la especie. *b) Latencia intermedia.* Como en el caso anterior, los embriones desnudos producen plantas normales. Las giberelinas pueden promover la germinación sólo en algunas especies. Se requieren de 2 a 3 meses de estratificación en frío para romper este tipo de latencia. *c) Latencia profunda.* En este tipo de latencia el único tratamiento para que la germinación se logre es mediante una estratificación con frío durante períodos prolongados (entre 3 y 4 meses). En este caso, los tratamientos con giberelinas no promueven la germinación, y los embriones extirpados producen plántulas anormales (Vázquez-Yanes *et al.*, 1997).

*Latencia morfológica.* Este tipo de latencia se describe porque, una vez que la semilla es dispersada, el embrión todavía no ha terminado de crecer, siendo un embrión subdesarrollado, aunque está diferenciado ya que se pueden distinguir los cotiledones y el eje hipocótilo-radícula. Suelen presentarse en muchas especies del trópico y regiones templadas. Los embriones no necesitan tratamientos para romper la latencia, sólo tiempo para que terminen de crecer. En algunos casos alternar periodos con estratificación caliente y fría, durante la incubación pueden romper esta latencia (Vázquez-Yanes *et al.*, 1997).

*Latencia física.* Esta latencia está definida por la impermeabilidad al agua de una cubierta seminal característica que se encuentra asociada con la presencia de capas impermeables de esclereidas y macroesclereidas. Esta latencia puede ser rota cuando la semilla pasa por el tracto digestivo de ciertos animales y por altas temperaturas (Vázquez-Yanes *et al.*, 1997).

### Bioenergética de las semillas

Las semillas contienen muchos diferentes tipos de reservas energéticas que abarcan: grasas, carbohidratos y a veces proteínas que sostendrán a la futura planta durante sus primeras etapas de vida. Estas reservas se pueden encontrar en diferentes tejidos o en el embrión mismo, y todo esto está relacionado con la germinación y el desarrollo de un nuevo individuo. La planta madre puede cambiar las proporciones basándose en la

disposición de lluvia, fertilidad de suelo u otras condiciones para el crecimiento (Doria J. 2010).

Las plantas en ambientes similares o con historias similares de vida tampoco se basan en la misma estrategia. Las semillas de la hierba son notoriamente almidonadas, pero una de las malas hierbas más comunes en un campo de granos es la mostaza anual llamada colza, cuyas pequeñas semillas producen cantidades copiosas de aceite de canola. Las semillas que almacenan grasas y aceite tienen la mayor cantidad de energía en relación con su peso. Obteniendo mayor empuje de los lípidos que del almidón (Hanson, T. 2015).

#### Tamaño de las semillas

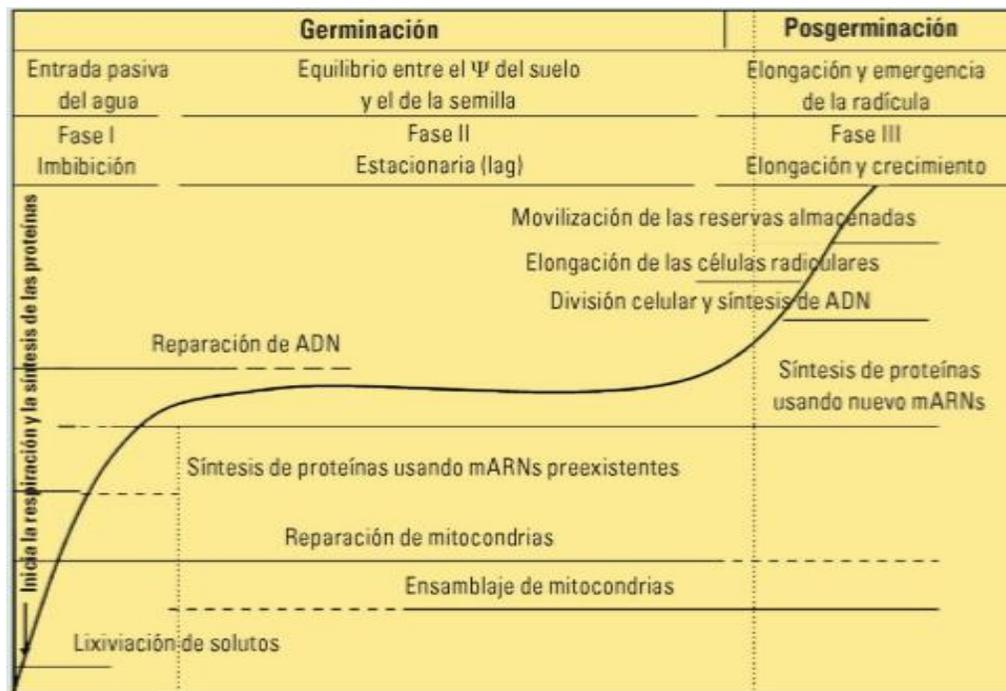
El tamaño de las semillas entre diferentes especies de plantas varía en una forma impresionante. Hay aproximadamente 11 órdenes de magnitud de diferencia en tamaño entre las semillas más pequeñas y las más grandes que existen en la naturaleza. Las semillas de una orquídea pueden pesar 0.1 mg, en tanto que la semilla de una palma de coco del Pacífico produce semillas de 10 kilogramos de peso. Los recursos de una planta para producir semillas son limitados, así que cierta cantidad de energía disponible para producirlas puede traducirse en un gran número de semillas pequeñas que se diseminan más ampliamente y tienen mayores oportunidades de encontrar un sitio favorable para germinar y crecer; sin embargo, su tamaño pequeño aporta poco al

crecimiento de la nueva planta y esta depende muy pronto de los recursos disponibles del entorno, por lo que el riesgo de morir es alto (Vázquez-Yanes *et al.*, 1997).

### Fases de la germinación

La germinación es el evento que representa el inicio del ciclo de vida y responde al contexto ambiental para el desarrollo posterior de la planta; lo que repercute en la amplitud ecológica y la distribución geográfica, así como en la selección natural de la especie (Baskin y Baskin, 1998). La germinación inicia con la entrada de agua a la semilla y culmina con la emergencia de la radícula a través de la o las cubiertas de la semilla. Dado que el inicio de la germinación depende de la hidratación de la semilla es necesario que las estructuras que la rodean sean permeables. Bewley y Black (2013) describen tres fases para la dinámica de la entrada de agua a la semilla: Fase I que corresponde a la imbibición de la semilla, Fase II que corresponde a la fase estacionaria y Fase III que corresponde a la elongación y crecimiento del eje embrionario (Fig. 1).

Entrada de agua a la semilla



Hidratación completa de las enzimas

Emergencia de la radícula

Tiempo

**Figura 1.** Fases que describen el curso temporal de la entrada de agua a las semillas (Tomada de Bewley, 1997).

### Fase I. Imbibición de la semilla

Se caracteriza por la entrada de agua y oxígeno a la semilla, por lo que se incrementan su volumen y peso, y se reinicia su metabolismo. Con la imbibición de la semilla se inicia la reparación del material genético, de las mitocondrias, de cualquier otro sistema de membranas y de los daños ocurridos durante la etapa de deshidratación que ocurre al final del desarrollo de la semilla (Vázquez-Yanes *et al.*, 1997).

## Fase II. Fase estacionaria

En esta fase el contenido de agua de la semilla aumenta poco o se mantiene constante. Se producen con mayor intensidad los procesos bioquímicos iniciados en la Fase I, tales como la síntesis de ARN y ADN; y se inician nuevos procesos, tales como la renovación del sistema mitocondrial mediante el nuevo ensamblaje de sus componentes, la movilización de sustancias de reserva y la elongación de las células de la radícula (Vázquez-Yanes *et al.*, 1997).

## Fase III. Elongación y crecimiento del eje embrionario

En esta etapa se presenta el crecimiento del embrión y la emergencia de la radícula. Con esto se marca el fin de la germinación y el inicio del crecimiento de la plántula.

Con esto podemos observar que cuando llegan las semillas al suelo, el recurso clave para iniciar los cambios fisiológicos que conducen a la germinación es el agua, que resulta indispensable para activar el metabolismo y el crecimiento de las células vivas de los tejidos de las semillas. La cantidad de agua que absorbe una semilla y la velocidad a la que lo hace no sólo dependen de las características de la semilla, como la permeabilidad de sus cubiertas, la composición química de sus reservas, su tamaño y su contenido de humedad, sino que también están determinadas por condiciones ambientales como la humedad del suelo, humedad del aire y la temperatura. Por otra parte, algunas semillas pueden tolerar cierto grado de sequía cuando se encuentran en

el suelo perdiendo humedad y entrando en un estado de reposo (quiescente), hasta que se incrementa la humedad del suelo, al inicio de la estación de lluvias. en la hojarasca La germinación de las semillas con frecuencia tiene lugar en la superficie del suelo, por lo que el equilibrio entre la ganancia de humedad del suelo y su pérdida por transpiración a la atmósfera determina el momento en que la semilla se satura de humedad y comienza a germinar. Algunas veces este equilibrio mejora cuando las semillas están parcialmente enterradas (Vázquez-Yanes *et al.*, 1997).

Factores que determinan la germinación.

Luz

Las semillas, cuya respuesta a la luz se conoce, se han dividido básicamente en tres grupos: fotoblásticas positivas, no germinan en la oscuridad y constituye el 70% de las especies; fotoblásticas negativas, su germinación es inhibida por la luz, son el 25% de las especies; por último, las especies indiferentes a la luz, constituido únicamente por el 5% de las especies (Come, 1970). La germinación regulada por la luz permite una detección muy clara de las condiciones ambientales en que se encuentran las semillas; lo que permite detectar las variaciones producidas por cambios en la cobertura vegetal (Hanson, 2016) y también en su profundidad de enterramiento (Benvenuti *et al.*, 2001).

Son tres las principales bandas del espectro lumínico que tienen acción sobre la germinación, y corresponden a la franja de 660 nanómetros, rojo; 730 nanómetros, rojo

lejano y la luz comprendida entre 400 y 500 nanómetros, azul; aunque con efectos mucho menos claros. Tanto el rojo (R) como el rojo lejano (RL) son absorbidos por un compuesto denominado fitocromo que es una cromoproteína que actúa como sensor. Éste pigmento en su forma activa es inductor de la germinación e interviene en procesos de permeabilidad, activación de enzimas y expresión genética.

La conversión de fitocromo inactivo (Pr) a fitocromo activo (Pfr), por lo general se lleva a cabo bajo el efecto de la luz roja, y la reacción opuesta ocurre bajo el efecto del rojo lejano. La intensidad de la luz, el fotoperíodo y la cantidad de rojo en relación con el rojo lejano presente denominada relación R: RL, modulan la respuesta de las semillas a la luz a través de este pigmento (Vázquez-Yanes *et al.*, 1997).

La cantidad de fitocromo activo presente en una semilla en el momento de su liberación determina si ésta puede germinar en la oscuridad o si requerirá luz para iniciar el proceso. El dosel vegetal y la hojarasca que cubre al suelo modifica la relación R: RL; así como otras propiedades físicas del suelo. Este tipo de latencia regulada por la luz es muy común en semillas que permanecen latentes en la oscuridad, enterradas en el suelo, hasta que son exhumadas, cuando estas semillas alcanzan la superficie del suelo y quedan expuestas a la luz. En las semillas pequeñas la conversión del fitocromo normalmente se realiza a muy bajas intensidades de luz; sin embargo, la temperatura y el fotoperíodo tienen influencia directa en el resultado final del proceso, expresando en porcentaje y velocidad de germinación (Orozco-Segovia A. 1989).

## Temperatura

Los cambios que ocurren durante la germinación comprenden procesos metabólicos que se producen en estrecha relación con la temperatura, y su efecto se expresa en la capacidad germinativa o en la velocidad de la germinación., además, la temperatura está muy relacionada con procesos de rompimiento de latencia en muchas especies (Baskin y Baskin, 2014). Los procesos fisiológicos y bioquímicos que permiten la germinación requieren intervalos de temperatura relacionadas con el tipo de ambiente en el que las plantas se desarrollan (Baskin y Baskin, 1998). Estos intervalos incluyen las temperaturas cardinales (mínima, óptima y máxima) que pueden variar entre especies (Toole, 1973). En zonas templadas o frías, en muchos casos se ha visto que las semillas sólo germinan en los intervalos de temperaturas que caracterizan precisamente a las épocas del año más favorables o adecuadas para el establecimiento de las plantas. Algunas especies requieren de alternancia de temperaturas para germinar (Vázquez-Yáñez, 1974).

## Alternancia de temperaturas

El estudio de las temperaturas cardinales de germinación es insuficiente para conocer la respuesta germinativa de especies que producen semillas cuya germinación se ve beneficiada por una alternancia de temperaturas, como la que se produce por el calentamiento del suelo soleado por el día. Las semillas que responden a este cambio ambiental pueden presentar diversos mecanismos para detectar este factor como, por

ejemplo; la presencia de una testa impermeable, que se hace permeable al calentarse, o la existencia de un mecanismo químico endógeno que sólo puede activar el proceso de germinación cuando ocurren fluctuaciones de temperatura (Vázquez-Yanes *et al.*, 1997).

En el interior de los bosques la temperatura en la superficie del suelo se mantiene relativamente constante durante el día y la noche, en tanto que los lugares abiertos ésta puede fluctuar hasta más de 10 °C cada día. La estacionalidad de la temperatura es determinante para que ocurra la germinación; en regiones isotermas son más bien las condiciones microclimáticas las que determinan el establecimiento de las plantas (Vázquez-Yanes *et al.*, 1997).

El efecto de la alternancia de la temperatura parece tener relación con la hidratación de las semillas, pues la escarificación de éstas es suficiente para permitir la germinación a una temperatura constante. En general se piensa que la fluctuación de temperatura permite la activación de ciertas enzimas y hace permeables algunas membranas, lo que desencadena la germinación (Doria J. 2010).

La regulación de la germinación producida por las fluctuaciones de temperatura, la calidad de la luz incidente o alguna combinación de ambos factores es común en hierbas y plantas colonizadoras. Los sensores ambientales de estas semillas detectan cambios en su ambiente que les indican la aparición de condiciones favorables para la germinación y establecimiento de las plantas. Estos cambios se dan cuando la cubierta

de plantas se destruye, cuando desaparece la capa de hojarasca o cuando las semillas son desenterradas por algún disturbio, producto de un fenómeno natural o de la perturbación por el hombre (Vázquez-Yanes *et al.*, 1997).

## **ANTECEDENTES**

El Parque Ecológico de la Ciudad de México presenta un desequilibrio ecológico provocado por la deforestación e intentos de urbanización que ocurrieron antes de su expropiación en el año de 1989. Debido a estos sucesos el parque perdió parte de su vegetación original y continua en riesgo debido a la presión urbana sobre el área y pocas acciones de restauración en él (Molla Ruíz-Gómez M. 2006). Las etapas tempranas del ciclo de vida de las plantas son las más vulnerables a las alteraciones climáticas (Walck *et al.*, 2011), y la dificultad para la germinación de las semillas representa un reto para la regeneración de los ecosistemas perturbados. El PECM se estableció en un área forestal que estuvo sujeta entre 1987 y 1989 a la presión ejercida por la demanda de vivienda y por lo tanto con distintos niveles de urbanización en la Alcaldía Tlalpan (Molla Ruíz-Gómez M. 2006).

El asentamiento irregular conocido como Lomas del seminario perturbó al ecosistema y en algunas zonas destruyó incluso al suelo, por lo que perdió la estabilidad de ésta. Por este motivo el 28 de julio de 1989 se decretó como Parque Ecológico de la Ciudad de México en el Diario Oficial de la Federación en un intento por rescatar la zona y recuperar la funcionalidad del ecosistema (DOF.GOB.MX.1989), la

respuesta a estos eventos mencionados puede afectar a las diversas especies vegetales que se establecen en el PECM, sobre todo a las que tienen semillas pequeñas, y que requieren de luz para germinar. Por ejemplo (Sánchez-Coronado et al., (2015), realizó estudios de germinación a una población de *Hypericum philonotis*, la cual crece cada 2 o 5 años en el Parque Ecológico de la Ciudad de México (PECM), para comprender el tipo de latencia y su dinámica poblacional en el PECM, evaluando el efecto sobre la germinación de la luz, y de temperaturas constantes y fluctuantes, presentando altos porcentajes de germinación en temperaturas de 35°C de un gradiente de temperatura.

## **OBJETIVOS**

### Objetivo general

- Determinar los requerimientos de luz y temperatura para la germinación de las semillas de *P. longifolia*, recién recolectadas y después de tres años de almacenamiento en laboratorio.

### Objetivos particulares.

- Evaluar la respuesta germinativa de las semillas de *P. longifolia* en luz blanca y en oscuridad.

- Identificar la respuesta germinativa de las semillas de *P. longifolia* en un gradiente de temperatura que incluya la variación térmica del sitio de recolecta de las semillas.
- Precisar el efecto del almacenamiento (envejecimiento de las semillas), en condiciones de laboratorio, en la respuesta germinativa de *P. longifolia*.

## HIPÓTESIS

- Debido al tamaño pequeño de las semillas de *P. longifolia* , habrá un requerimiento de luz para su germinación.
- Si *P. longifolia* es una especie que se establece en el PECM, donde la temperatura media anual del sitio de recolecta es de 15 °C, entonces la ventana térmica para la germinación de sus semillas estará cercana a la variación de temperaturas del sitio de recolecta (entre los 5 y 30 °C).
- El envejecimiento de las semillas de *P. longifolia* afectará su respuesta germinativa.

## MATERIAL Y MÉTODOS

Especie de estudio

La especie que se eligió para estudiar su respuesta germinativa es *Pennellia longifolia* (Benth.) Rollins (Martínez y Hernández, 2013) (Fig. 2 y 3). Una herbácea de la familia

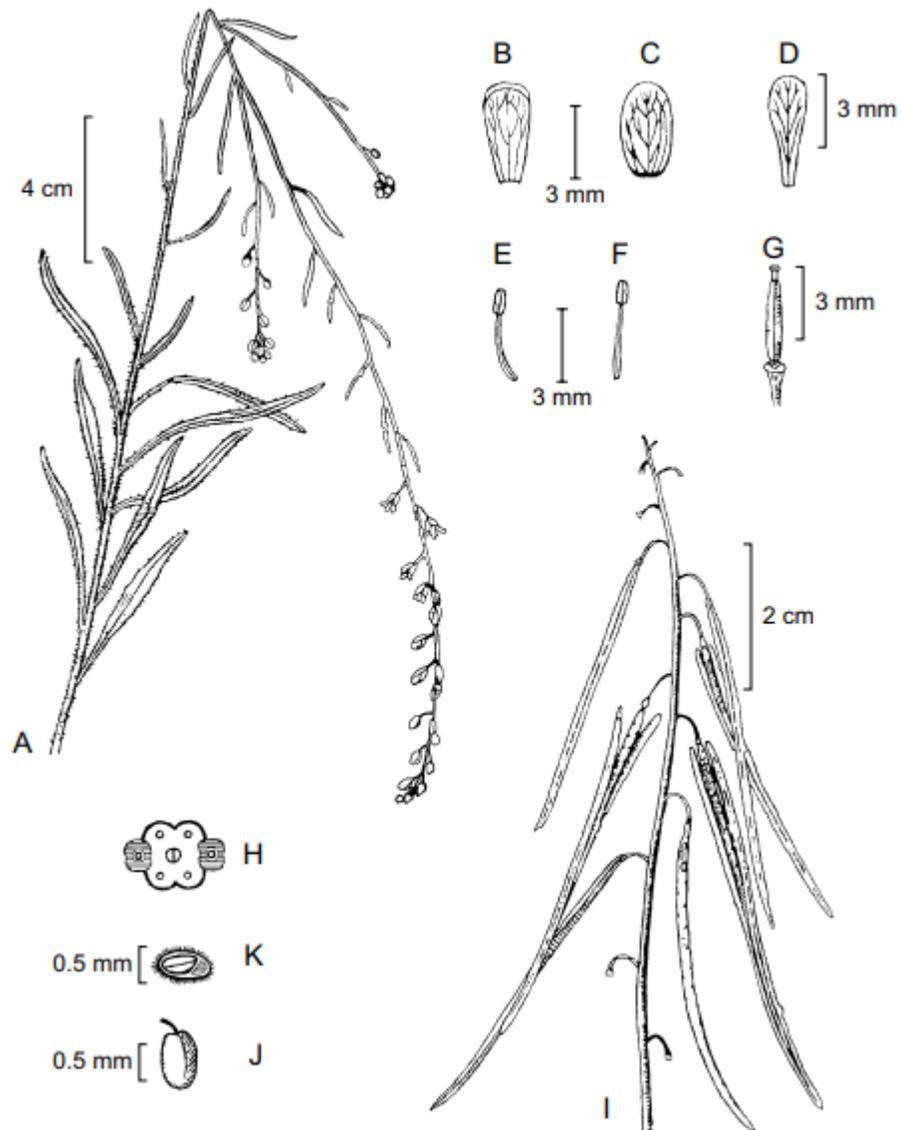
Brassicaceae cuya especie dentro del género es la más ampliamente distribuida y la más variable morfológicamente, se atribuye que esta variabilidad está relacionada directamente con ciertas condiciones ecológicas.

Su distribución es de Estados Unidos a Centroamérica; Martínez y Hernández (2013) describen a *P. longifolia* (Benth) como una planta herbácea perenne o bianual, erecta, de 40.0 a 80.0 cm de alto. Las numerosas semillas reticuladas, aplanadas y rojizas, comprenden dimensiones de 0.4 a 0.5 mm largo, y de 0.2 mm ancho, éstas se desarrollan en un fruto seco dehiscente conocido como silicua. Tiene inflorescencias en racimos de 10.5 a 21.0 cm largo; flores moradas; y su hábitat por lo regular es en el bosque de quercus y vegetación secundaria, donde existe presencia de abundante suelo café oscuro, de origen ígneo; las elevaciones donde se ha encontrado oscilan entre los 2200 y 2802 m.s.n.m.; floreciendo y fructificando de mayo a noviembre (Martínez y Hernández, 2013).

Brassicaceae se considera un nombre alternativo de Cruciferae Juss., este nombre hace referencia a la disposición de pétalos y sépalos en forma de cruz. Se ha comprobado que parte de las funciones ecológicas de las especies de la familia Brassicaceae ha sido la protección del suelo, proveer una cobertura. En esta familia se ha contabilizado 365 géneros y 3250 especies en el mundo verde (Calderón y Rzedowski, 2001).

La familia contiene numerosas especies de importancia económica en la alimentación, como el rábano (*Raphanus sativus* L.), coliflor (*Brassica oleracea* L. var.

botrytis L.), col o repollo (*Brassica oleraceae* L. var. *capitata* L.), y el berro (*Nasturtium*), también destacan por algunas especies ornamentales e industrialmente tienen valor porque de ellas también se extraen aceites como la colza. En el hemisferio norte se presenta una gran diversidad, sobre todo en regiones áridas y templadas. El centro primario de diversidad es el este de Europa y suroeste de Asia, seguido por la región del Mediterráneo, en menor grado de diversidad, pero de igual importancia se reconoce a Norteamérica (Calderón y Rzedowski, 2001).



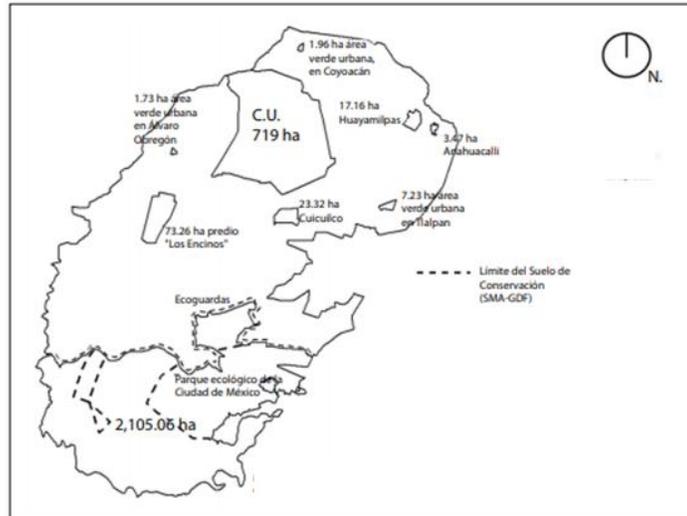
**Figura 3.** *Pennellia longifolia*. A) parte superior de la planta; B) sépalo externo; C) sépalo interno; D) pétalo; E) estambre corto; F) estambre largo; G) pistilo; H) diagrama de ubicación de glándulas nectaríferas; I) infrutescencia; J) semilla; K) sección transversal de semilla humedecida. Tomado de Martínez y Hernández (2013).



**Figura 2.** *Pennellia longifolia* (Fuente: Naturalista, CONABIO 2018-2019).

#### Sitio de Recolecta

El Parque Ecológico de la Ciudad de México se localiza al suroeste de la CDMX, dentro de la Alcaldía Tlalpan. Se localiza entre los paralelos 19°10'00'' y 19°14'30'' N y, 99°16'40'' y 99°13'40'' de longitud W. Está ubicado en la parte media de la sierra del Ajusco (al sur de la cuenca del Valle de México) entre los 2450 y 2850 msnm (Mendoza-Hernández *et al.*, 2016). (Fig. 4). Tiene una superficie aproximada de 727 ha; el punto de acceso vía terrestre más viable es por el kilómetro 5.5 de la carretera Picacho-Ajusco (Cano-Santana *et al.*, 2006).



**Fig. 4.** Superficies aproximadas de los fragmentos de pedregal en la CDMX, y ubicación del Parque Ecológico de la Ciudad de México (Lot y Camarena, 2009).

El PECM forma parte del pedregal originado por la erupción del volcán Xitle, ocurrida hace aproximadamente 2400 años, la cual cubrió con una capa de lava un área de aproximadamente 80 kilómetros cuadrados, abarcando lo que hoy día serían las alcaldías de Tlalpan, Coyoacán y Magdalena Contreras. En general los suelos presentes en el área de trabajo son suelos con poco contenido de materia orgánica producto de la lenta acumulación a través de cientos de años de arcillas y humus, y así mismo tienen poca retención de agua ya que el sustrato volcánico permite la percolación rápida del agua hacia el manto freático; el clima de PECM es marcadamente estacional con periodos de sequía prolongados (Yarza, 1992).

El clima en el área es templado semifrío, con lluvias en verano. La temperatura anual promedio es de 18 °C, la época más calurosa se presenta durante los meses de noviembre a febrero con una temperatura media, en el mes más frío, de 9.1 °C y, en el

mes más caliente, de 13.9 °C. La precipitación anual es de alrededor de 1000 mm, los meses de junio a septiembre son los más húmedos. La temperatura media anual oscila entre los 12 y 18 °C (García, 1981).

La recolecta de las semillas se realizó en enero de 2016 en el PECM y se llevaron al laboratorio de ecología fisiológica del Instituto de Ecología, UNAM donde se separaron de los restos florales y se almacenaron en frascos de vidrio.

#### Germinación de las semillas

En el año 2016 se realizó una recolecta de semillas de una población silvestre de *Penellia longifolia* en el Parque Ecológico de la Ciudad de México; Las semillas se recolectaron a partir del mayor número posible de plantas individuales, se probó el efecto de la temperatura sobre la germinación, incubando las semillas en un gradiente térmico con las siguientes temperaturas constantes: 5, 10, 15, 20, 25, 30, 35°C y con dos temperaturas alternantes: 25-30 y 25-35°C, con un fotoperiodo luz-obscuridad de 12/12 horas. Otro grupo de semillas se puso a germinar en el mismo gradiente de temperaturas, pero envueltas en papel aluminio para conocer la respuesta germinativa a la oscuridad. En todos los casos las semillas se sembraron en cajas de Petri sobre placas de agar bacteriológico al 1% (Bioxon, México). Las cajas de Petri, con las semillas, se introdujeron en bolsas de plástico Ziplock para evitar la deshidratación y se colocaron en cámaras de ambiente controlado (Lab-line 455 Instrument, Inc. Melrose Park Illinois) equipadas con lámparas fluorescentes de luz fría de 20 Watts (Sylvania, USA), una cámara para cada

temperatura del gradiente. Dentro de las cámaras, la densidad de flujo fotónico (DFF; 400 – 700 nm; 33.21  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) se midió con un cuantómetro (MQ-200, Apogee Instruments, Inc. North Logan, UT; USA). La germinación se registró diariamente y las semillas se consideraron germinadas al observarse 3 mm de radícula. Las semillas que no se sembraron en ese momento se mantuvieron en los frascos de vidrio en el laboratorio ( $T = 21.6 \pm 1.7 \text{ }^\circ\text{C}$ ,  $\text{HR} = 38.6 \pm 6\%$ ). En marzo de 2019 se repitió el mismo experimento con las semillas almacenadas, por lo tanto, éstas tenían 3 años de edad.

El diseño experimental se muestra a continuación:

2 edades de las semillas  $\times$  2 condiciones de luz  $\times$  9 temperaturas  $\times$  3 réplicas  $\times$  30 semillas.

La respuesta germinativa se analizó a través de las siguientes variables: 1) tiempo de inicio para germinar (tiempo en el que se observa la primera semilla germinada para cada uno de los tratamientos), 2) velocidad de germinación (tasa de germinación) y 3) porcentaje máximo de germinación.

### Análisis de los Datos

Para el análisis de los resultados, a los porcentajes de germinación diaria acumulada se les realizó la transformación arcoseno (Zar, 1974), con el objeto de cumplir con los supuestos de los análisis estadísticos paramétricos. Estos datos, a través de tiempo, fueron ajustados a la función exponencial sigmoide  $Y = \frac{a}{(1+b) \cdot (\exp(-c \cdot x))}$  con el software Table Curve 2D, versión 3.0 (AISN.Software, INC., Chicago, Illinois, USA). La curva ajustada permite estimar el tiempo de inicio de la germinación y la primera derivada

máxima de la curva permite estimar la velocidad de germinación (González-Zertuche *et al.*, 2001).

Los efectos de la edad de la semilla, de la luz, de la temperatura y de la interacción entre ellos, sobre la capacidad germinativa (porcentaje de germinación máximo en cada tratamiento), velocidad de germinación y tiempo de inicio de germinación, fueron analizados con Análisis Varianza (ANOVAs multivariados), y en cada caso se realizó una prueba de Tuckey como prueba poshoc. Los análisis se realizaron utilizando el programa Statgraphics, versión 5.0 (Statistical Graphics Corporation, Englewood Cliffs, N.J., U.S.A.). En el análisis estadístico del porcentaje de germinación final sí se incluyó el efecto de las temperaturas en las que el valor de la respuesta fue 0, ya que este valor sí corresponde a la respuesta cuantitativa de esta variable. En el caso de la velocidad de germinación y el tiempo de inicio de germinación, las temperaturas en las que no hubo germinación en alguna de las temperaturas no fueron incluidas en el análisis, debido a que es indispensable que haya un diseño balanceado para evaluar la interacción entre las dos fuentes de variación (ANOVA de 2 vías), en este caso la temperatura y la edad de la semilla.

## **RESULTADOS**

### Efecto de la luz

En ningún caso hubo germinación de las semillas de *Pennellia longifolia* en la oscuridad, por lo que los análisis estadísticos no incluyeron el efecto de la luz y

sólo se describen los resultados de las semillas incubadas en luz. Los porcentajes de germinación significativamente mayores ( $77.77 \pm 5.09\%$  -  $88.88 \pm 6.93\%$ ) se presentaron en las semillas con tres años de edad, en el intervalo entre 5 y 20 °C). Mientras que, en las semillas recién germinadas, la germinación más alta ( $70.18 \pm 2.39\%$  -  $56.66 \pm 8.81\%$ ) se observó en el intervalo entre 15 y 25 °C (Fig. 5).

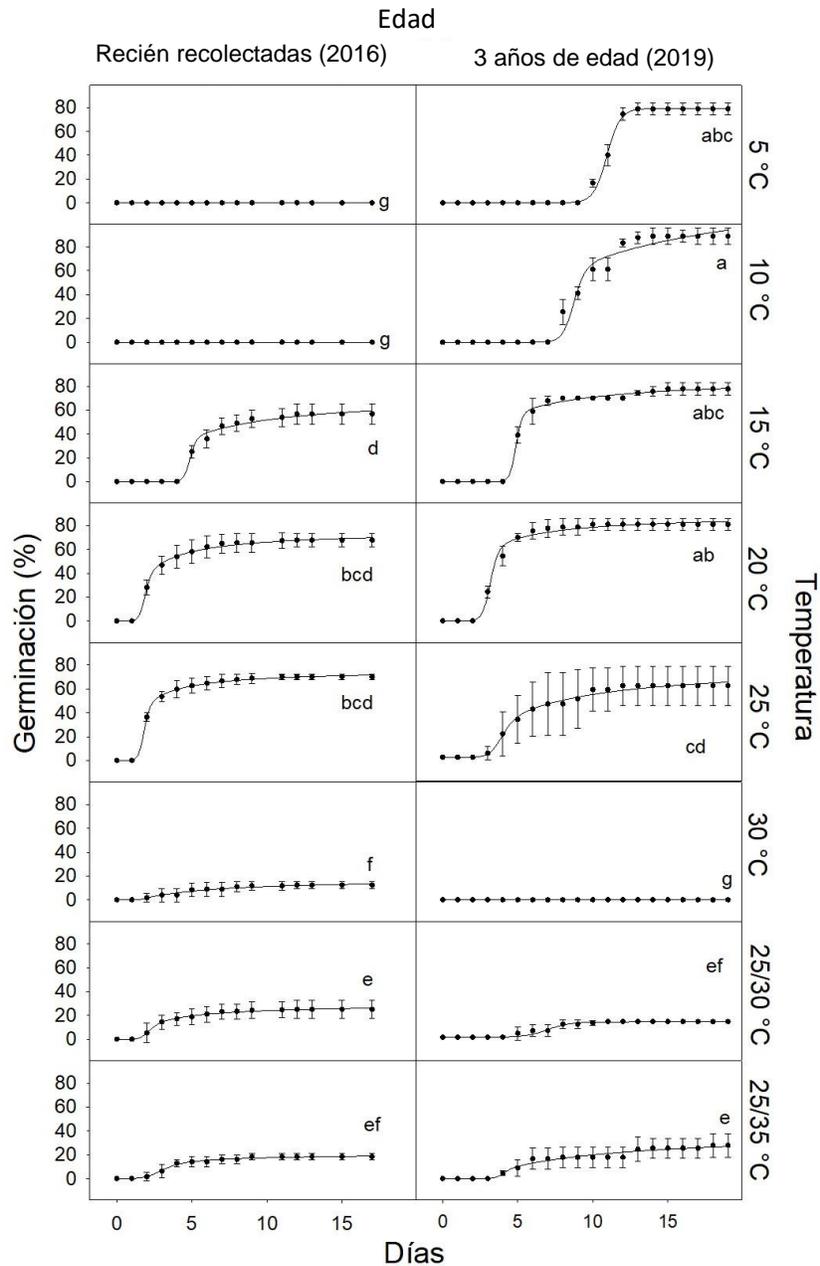
#### Efecto de la edad de las semillas y de la temperatura

En ningún caso hubo germinación a 35 °C constantes, por lo que los análisis estadísticos no incluyeron el efecto de esta temperatura. En las semillas recién recolectadas, la germinación a 5 y 10 °C fue nula. Esta misma respuesta se observó en las semillas con tres años de edad que se incubaron en 30°C (Fig. 5).

En los demás casos, la edad de las semillas, las diferentes temperaturas y la interacción entre estos factores determinaron diferencias significativas en los tres parámetros de la respuesta germinativa.

#### Porcentaje de germinación final

La edad de las semillas y la temperatura de germinación, así como su interacción afectaron significativamente al porcentaje de germinación final de las semillas de *Pennelia longifolia* (Tabla 1, Fig. 5)



**Figura. 5.** Porcentaje de germinación, a lo largo del tiempo, de las semillas de *Pennelia longifolia*, recién recolectadas y después de tres años de almacenamiento, germinadas en ocho temperaturas diferentes: seis constantes (5°, 10°, 15°, 20°, 25°, 30°), y dos alternas (25/30° y 25/35°).

30°) y dos alternantes (25-30°C) y (25-35°C). Medias  $\pm$  desviación estándar, n = 3. Las letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos.

Considerando el efecto de la edad de las semillas, independientemente de la temperatura de germinación, se encontró que en las semillas con tres años de edad el porcentaje de germinación fue significativamente mayor ( $53.61 \pm 6.07\%$ ) que en las semillas recién recolectadas ( $31.30 \pm 3.72\%$ ). Mientras que, considerando el efecto de la temperatura, independientemente de la edad de la semilla, el porcentaje de germinación mayor se encontró a 15, 20 y 25 °C sin diferencia significativa ( $67.22 \pm 6.95$ ,  $74.46 \pm 5.10$ , y  $65.64 \pm 9.58$  % respectivamente). El porcentaje de germinación significativamente menor se obtuvo a 30°C ( $6.18 \pm 1.56$  %).

Por otro lado, la interacción entre la edad de la semilla y la temperatura de germinación produjo que la germinación fuese nula en las semillas recién recolectadas, expuestas a 5 y 10 °C; así como en las semillas de tres años de edad expuestas a 30 °C. Los porcentajes de germinación significativamente mayores se presentaron en las semillas de tres años expuestas a 5, 10, 15 y 20°C ( $78.88 \pm 5.09$ ,  $88.88 \pm 6.93$ ,  $77.77 \pm 5.09$  y  $81.11 \pm 5.09$  % respectivamente) sin diferencia significativa entre ellos (Fig. 5). Las temperaturas alterantes produjeron porcentajes de germinación significativamente menores (en 25/30°,  $13.33 \pm 0\%$  y en 25/35°C,  $27.77 \pm 9.62\%$ ) sin diferencia significativa entre ellas ni con las semillas recién recolectadas y expuestas a 30°C ( $12.36 \pm 3.12\%$ ). Las semillas recién recolectadas y expuestas a 15, 20 y 25 °C presentaron porcentajes de

germinación intermedios ( $56.66 \pm 8.81$ ,  $67.82 \pm 5.12$  y  $70.18 \pm 2.39$ ); aunque fueron los valores más altos para esta edad de las semillas. No presentaron diferencia significativa con el porcentaje de germinación de las semillas de tres años de edad expuestas a  $25^{\circ}\text{C}$  ( $61.11 \pm 16.77\%$ ).

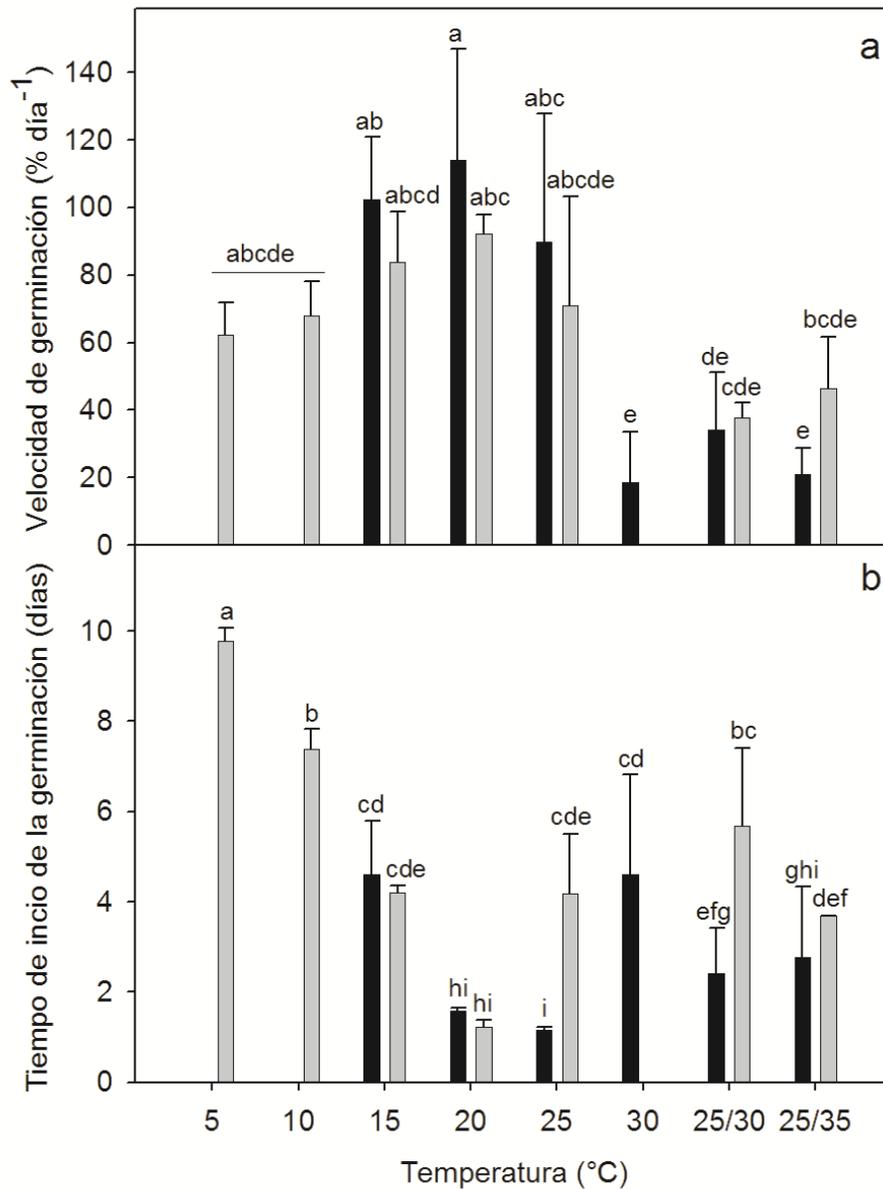
#### Velocidad de Germinación

Ni la edad de las semillas ni su interacción con la temperatura afectaron la velocidad de germinación de las semillas de *P. longifolia* (Tabla 1). El efecto de la temperatura produjo dos grupos significativamente distintos; las velocidades de germinación mayores se observaron en las semillas germinadas entre  $5$  y  $25^{\circ}\text{C}$  ( $62.18 \pm 9.77 - 113.87 \text{ \%d}^{-1}$ ) y en  $25/35^{\circ}\text{C}$  ( $49.25 \pm 15.26 \text{ \%d}^{-1}$ ) sin diferencia entre éstas. Mientras que la velocidad de germinación se redujo significativamente en las semillas que germinaron en  $30^{\circ}\text{C}$  y en ambas alternancias de temperatura ( $18.70 \pm 14.89 - 37.70 \pm 4.36 \text{ \%d}^{-1}$ ) sin diferencia significativa entre ellas (Fig. 6).

#### Tiempo de Inicio de la Germinación

Este parámetro tomó valores entre  $1.16$  y  $9.78$  días (Fig. 6). La edad de las semillas y la temperatura de germinación, así como su interacción afectaron significativamente al tiempo de germinación de las semillas de *P. longifolia* (Tabla 1). El tiempo de inicio de germinación fue significativamente menor en las semillas recién recolectadas que germinaron a  $25^{\circ}\text{C}$  ( $1.16 \pm 0.10$  días) sin diferencia con las que germinaron a  $20$ ,  $25/30$  y  $25/35^{\circ}\text{C}$  ( $1.23 \pm 0.15 - 2.76 \pm 1.58$  días) independientemente de la edad. Sin embargo, el tiempo de inicio de germinación de las semillas germinadas a  $25$ ,  $25/30$  y  $25/35^{\circ}\text{C}$ , pero con tres años de edad

aumentaron significativamente su tiempo para germinar, en comparación con las recién recolectadas e incubadas a esas temperaturas (Fig. 6).



**Figura 6.** Velocidad de germinación y tiempo de inicio de germinación de las semillas de *Pennelia longifolia*, recién recolectadas (barras negras) y con tres años de edad (barras grises), expuestas a ocho diferentes temperaturas: seis constantes (5°, 10°, 15°, 20°, 25°, 30°) y dos fluctuantes (25/30° y 25/35°).

15°, 20°, 25°, 30°, 35°C) y dos alternantes (25-30°C) y (25-35°C). Medias  $\pm$  desviación estándar. Diferentes letras muestran diferencias significativas.

**Tabla 1.** Efecto de la edad de la semilla, de la temperatura y de su interacción en la respuesta germinativa de las semillas de *Pennellia longifolia* de dos edades, en un gradiente de temperatura. n. s. = no significativo

Parámetro de germinación	Fuente de variación	F	g. l.	P
Germinación (%)	Edad (E)	239.31	1, 63	0.00001
	Temperatura (T)	140.85	7, 63	0.00001
	E $\times$ T	129.57	7, 63	0.00001
Velocidad de germinación (% d <sup>-1</sup> )	E	0.53	1, 39	n. s.
	T	145.32	4, 39	0.00001
	E $\times$ T	1.61	4, 39	n. s.
Tiempo de inicio de germinación (d)	E	19.78	1, 39	0.0001
	T	14.35	4, 39	0.00001
	E $\times$ T	6.63	4, 39	0.0006

## DISCUSIÓN

La viabilidad de las semillas de *Pennellia longifolia* fue relativamente alta y su longevidad, en condiciones subóptimas de almacenamiento, duró al menos tres

años, lo que sugiere que en condiciones naturales esta especie tiene probabilidades de dispersión en el tiempo en espera de condiciones favorables para su germinación y establecimiento (Long *et al.*, 2015), al menos por este periodo, y que podría formar un banco de semillas persistente, ya que, por su tamaño pequeño las semillas pueden ser fácilmente enterradas y ser poco sujetas de depredación (Peco *et al.*, 2003).

Después de ser recolectadas, las semillas germinaron 70% en la condición experimental óptima en ese momento (luz-20°C). Sin embargo, alrededor del 20% presentaron latencia fisiológica, como sugiere la germinación cercana al 90%, observada después de tres años de almacenamiento, lo que funcionó como un periodo de post-maduración del embrión en las semillas que no germinaron inmediatamente después de la recolecta (Probert, 2000). El que una proporción de semillas de una misma cosecha no esté lista para germinar, al mismo tiempo que las demás, se debe a la presencia de un heteromorfismo intraespecífico relacionado con la variabilidad ambiental que experimentan las semillas durante su desarrollo, y con los mecanismos endógenos que imponen latencia (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1993). En especies de ambientes estacionales se propone que este heteromorfismo en la germinación representa una distribución del riesgo, en caso de que las condiciones no sean lo suficientemente favorables para el establecimiento de las plántulas (Jurado y Moles, 2003).

Se ha probado que las señales ambientales indican las condiciones óptimas para la germinación de las semillas y el crecimiento de las plántulas (Daws *et al.*, 2002; Fenner y Thompson, 2005). *P. longifolia* es una especie herbácea, de vida corta (anual

o bianual) y tiene semillas pequeñas, lo que coincide con las características de las especies que presentan una gran dependencia de sus semillas para persistir en ambientes heterogéneos o estacionales (Jurado y Flores, 2005). Estas características se han asociado con requerimientos exigentes para su germinación (Jurado y Flores, 2005), como se encontró en *Hypericum philonotis* (Sánchez-Coronado *et al.*, 2015), otra especie herbácea del PECM. Acorde con esto, en el estudio se identificó el requerimiento estricto de luz para la germinación de *P. longifolia*. Se ha demostrado que la germinación, tanto de especies pioneras del bosque tropical húmedo como de especies herbáceas del bosque templado (Pearson *et al.*, 2002; Xia *et al.*, 2016) es más dependiente de la luz cuando el tamaño de las semillas disminuye (Leishman *et al.*, 2000). En algunas especies, la DFF ( $0.026 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) que penetra a 5 – 10 mm debajo de la superficie del suelo (Bliss y Smith, 1985) es suficiente para la germinación de sus semillas, mientras que otras no pueden hacerlo en profundidades mayores a los 2 mm (Xia *et al.*, 2016). Después de su dispersión, las semillas pequeñas como las de *P. longifolia* (Martínez y Hernández, 2013), pueden ser fácilmente enterradas e hidratarse en las capas profundas del suelo, desde las cuales, las plántulas no podrían emerger (Bliss y Smith, 1985 ; Pons, 2000); por lo que el requerimiento de luz asegura la germinación sólo cuando la semilla hidratada está cerca de la superficie del suelo (Benvenuti *et al.*, 2001). Los altos porcentajes de germinación obtenidos, independientemente de la edad de las semillas, indican también que sus cubiertas seminales son permeables al agua. Los cortos tiempos para comenzar a germinar (1.23 – 4.6 días) y las altas velocidades de germinación en el intervalo de temperaturas óptimas (15 – 25 °C), sugieren que en las semillas de *P. longifolia*, que al ser liberadas

quedan sobre la superficie del suelo o que son circunstancialmente desenterradas, su germinación se produce durante el inicio de la temporada de lluvias (mayo), cuando ha disminuido la cobertura vegetal en la previa época seca, y la humedad en el suelo permitiría completar su ciclo de vida (Ibarra-Manríquez *et al.*, 2021) durante la temporada de crecimiento en el PECM.

Otra señal ambiental para una germinación favorable en los ambientes estacionales como el PECM es la temperatura (Merritt *et al.*, 2007). La germinación de cada especie ocurre dentro de un intervalo específico de temperatura, relacionado con los gradientes altitudinales y los climas presentes en el área, o por determinadas épocas del año relacionadas con su distribución geográfica (Probert, 2000). En los ambientes estacionales, la caída de las hojas de las especies deciduas y la desaparición de los individuos de las especies anuales incrementan la incidencia de la radiación en el suelo de la comunidad (Finch-Savage y Leubner-Metzger, 2006), y en consecuencia se eleva la temperatura del suelo y se amplían sus fluctuaciones de temperatura lo largo del día (Thompson y Grime 1983; Ashton, 1992), lo que favorece la germinación de las especies demandantes de luz (Baskin y Baskin, 1998 ; Fenner y Thompson, 2005). Sin embargo, la respuesta a esta condición ambiental puede ser contrastante en las especies herbáceas que se establecen en el PECM, que tienen semillas pequeñas, y que requieren de luz para germinar. Por ejemplo, *Hypericum philonotis* presentó altos porcentajes de

germinación en las temperaturas de 35°C de un gradiente de temperatura (Sánchez-Coronado *et al.*, 2015), mientras que los tres parámetros de germinación evaluados en las semillas de *P. longifolia* presentaron su mejor respuesta entre 15 y 25 °C y, notablemente,

aumentaron los tiempos para iniciar la germinación y disminuyeron significativamente los porcentajes y las velocidades de germinación, o no hubo germinación, en las temperaturas más altas que fue entre 30 y 35 °C, tanto constantes como alternantes. La diferencia en los requerimientos térmicos de germinación entre ambas especies puede deberse a los mecanismos fisiológicos como por ejemplo la inmadurez del embrión y estructurales por ejemplo la cubierta seminal impermeable, presentes en las semillas de *Hypericum philonotis*, que establecen una latencia compleja, y por lo tanto, determinan su establecimiento en claros grandes del PECM (Sánchez-Coronado *et al.*, 2015), mientras que la única restricción para la germinación de las semillas de *P. longifolia* fue el requerimiento de luz. Debido a que la amplitud de las fluctuaciones diarias en la temperatura del suelo discrimina eficazmente entre sitios abiertos, cerrados y pequeños huecos (Pearson *et al.*, 2002), los resultados obtenidos en el gradiente de temperatura sugieren que el establecimiento de *P. longifolia* requiere de microambientes con luz, pero húmedos y con amortiguamiento de la temperatura, como se ha comprobado para varias especies del sur de la Ciudad de México (González-Zertuche *et al.*, 2001; Olvera-Carrillo *et al.*, 2009; Martínez-Villegas *et al.*, 2012, Mendoza-Araujo, 2018). Un análisis del tiempo hidrotérmico, que describa cuantitativamente la respuesta germinativa en varias combinaciones de potencial hídrico y temperatura (Bradford, 2002; Meyer *et al.*, 2000), podría confirmar de manera más clara esta propuesta.

En cuanto al efecto de la edad de las semillas de *P. longifolia*, se puede comentar que, aunque se ha propuesto que el envejecimiento de las semillas puede disminuir la habilidad competitiva en las hierbas anuales (Rice y Dyer, 2001), el porcentaje de

germinación de las semillas de *P. longifolia* de tres años se incrementó, como se comentó en los párrafos iniciales de esta discusión, por la postmaduración de los embriones de una porción de las semillas. Por otro lado, se propone que una germinación retardada podría representar una ventaja en ambientes heterogéneos (Rice y Dyer, 2001), pero aunque se encontró un aumento aproximado a 3 días en el tiempo de inicio de la germinación, en las semillas de tres años, incubadas en temperaturas mayores a 20 °C, tanto constantes como alternantes; este retardo marginal, en el inicio de la germinación probablemente no es suficiente para afectar el establecimiento de las plántulas de *P. longifolia* en el PECM. El incremento del tiempo para comenzar a germinar pudo deberse a que, durante la imbibición de las semillas, ocurre la reparación de las membranas que sufrieron daño debido a la degradación de los lípidos durante el envejecimiento de la semilla (Berjak y Villiers, 1972; Priestley, 1986, Walters, 1998, Mohammadi *et al.*, 2012).

Por otro lado, después de tres años de almacenamiento, la ventana térmica para la germinación de las semillas de *P. longifolia* se amplió hacia las temperaturas bajas, y los porcentajes y velocidades de germinación no presentaron diferencia significativa en el intervalo de temperatura entre 5 y 25 °C. Este resultado sugiere que, mientras que la mayor proporción de semillas recién liberadas podría germinar en las temperaturas que se presentan en el suelo del PECM al inicio de la época de lluvias (mayo) inmediata a su liberación, otra proporción de las semillas de *P. longifolia* fue liberada con latencia condicional, definida como la incapacidad de las semillas maduras para germinar en una gama amplia de condiciones físicas (Baskin

y Baskin, 2004), lo que se ha descrito en las semillas de especies anuales de verano como *Veronica arvensis* (Baskin y Baskin, 1983). Con la pérdida de esta latencia, como sucedió durante el almacenamiento de las semillas de *P. longifolia*, disminuye la temperatura mínima a la cual las semillas de las especies anuales de verano pueden germinar (Baskin y Baskin, 1983 y 2014), lo que amplía la gama de temperaturas para hacerlo, incluyendo las temperaturas del hábitat en la época de crecimiento.

## CONCLUSIONES

La viabilidad de las semillas de *P. longifolia* recién liberadas fue relativamente alta y después de tres años de almacenamiento en condiciones de laboratorio, mantuvieron una alta respuesta germinativa. Si bien, la densidad de flujo fotónico Densidad de Flujo Fotónico y las variaciones en la temperatura del suelo son señales importantes para la germinación de las semillas, en el caso de *P. longifolia* la presencia de luz tuvo una importancia relativa mayor, como proponen Xia *et al.* (2016), debido a que su disminución puede ser detectable por las semillas pequeñas, dentro de los 2 mm de profundidad.

Una proporción de las semillas de *P. longifolia* fue liberada con latencia fisiológica, la que se perdió después de tres años de almacenamiento, sin disminución en el vigor de las semillas.

Otra proporción de las semillas de *P. longifolia* fue liberada con latencia condicional, y con su liberación después de tres años de almacenamiento, se amplió la gama de

temperaturas a las que las que las semillas de *P. longifolia* pudieron germinar, manteniendo una óptima respuesta germinativa. La presencia de ambos tipos de latencia podría aumentar la probabilidad de establecimiento de *P. longifolia* en el tiempo.

Las semillas de *P. longifolia* deben germinar, en el PECM, al inicio de la época de lluvias (mayo), cuando ha disminuido la cobertura vegetal en la época seca previa, aunado a que, la humedad en el suelo debida al inicio de la época de lluvia, amortigua las fluctuaciones de temperatura.

El que no haya habido germinación o la disminución de esta respuesta, en las temperaturas altas del gradiente (constantes o alternantes), sugiere que éstas representan una condición estresante para los embriones, y que la perturbación debida a la urbanización o al cambio de uso del suelo del PECM tendría efectos negativos en el establecimiento de *P. longifolia*.

Con el fin de preservar el germoplasma de esta especie es importante continuar con experimentos que permitan conocer el efecto de: el almacenamiento de las semillas a mayor plazo, la estratificación fría, la aplicación de giberelinas exógenas, los ciclos de entrada y salida de latencia, así como del tiempo hídrico en la germinación de las semillas de *P. longifolia*.

## BIBLIOGRAFÍA

1. Ashton, P.M.S. 1992. Some measurements of the microclimate in a Sri Lankan tropical rainforest. *Agriculture and Forest Meteorology*, 59, Pp. 217–235. En línea en: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/016819239290094K>
2. Azorín A., J. y D. Gómez G. 2008. Estrategias de las plantas frente al consumo de los herbívoros. pp. 189-203. *In*: F. Fillat, R. García-González, D. Gómez y R. Reiné (eds.). *Pastos del Pirineo*. Consejo Superior de Investigaciones Científicas. Madrid, España. ISBN: 978-84-00-08614-5. En línea en: <https://digital.csic.es/handle/10261/100502>
3. Baskin, J.M., Baskin, C.C. 1983. Germination ecology of *Veronica arvensis*. *The Journal of Ecology*, 71, Pp. 57–68.
4. Baskin C.C. y J.M Baskin. 1998. *Seeds. Ecology, biogeography and evolution of dormancy and germination*. San Diego, Academic Press. E.U.A.
5. Baskin, J.M., Baskin, C.C. 2004. A classification system for seed dormancy. *Seed Science Research*, 14. Pp. 1–16.
6. Baskin, C.C., Baskin, J.M., 2014. *Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. Academic Press, San Diego.
7. Benvenuti, S., Macchia, M., Miele, S., 2001. Quantitative analysis of emergence of seedlings from buried weed seeds with increasing soil depth. *Weed Science*, 49, 528–535.
8. Berjak, P., Villiers, T.A. 1972. Ageing in plant embryos II. Age-induced damage and its repair during early germination. *New Phytologist*, 71, Pp. 135–144.

9. Bewley, J. D. 1997. Seed germination and dormancy. *The Plant Cell*, 9, 1055–1066.
10. Bewley, J. D., Black, M. 2013. *Seeds: Physiology of Development and Germination*. Springer Science and Business Media.
11. Bliss, D., Smith, H., 1985. Penetration of light into soil and its role in the control of seed germination. *Plant, Cell and Environment*, 8, Pp. 475–483.
12. Bradford, K.J. 2002. Applications of hydrothermal time to quantifying and modeling seed germination and dormancy. *Weed Science*, 50, Pp. 248–260.
13. Calderón, G., Rzedowski, J. 2001. *Flora Fanerogámica del Valle de México*. Comisión Nacional para el Estudio de la Biodiversidad e Instituto de Ecología, AC. México.
14. Cano-Santana, Z., Pisanty, I., Segura, S, Mendoza-Hernández, P.E., León-Rico, R., Soberón, J., Tovar, E., Martínez-Romero, E., Ruíz, L. Del C. y Martínez-Ballesté, A. 2006. Ecología, conservación, restauración y manejo de las áreas naturales y protegidas del pedregal del Xitle. En: Oyama, K., Castillo, A (Coord.) “Manejo, Conservación y Restauración de Recursos Naturales en México”. Pp. 203-226. Siglo XXI Editores, S.A. de C.V. México.
15. Come, D. 1970. *Les obstacles a la germination*. Masson. Et cie editeurs, Paris. Pp.162.
16. Daws, M.I., Burslem, D.F.R.P., Crabtree, M., Kirkman, P., Mullins, C. Dalling, J.W. 2002. Differences in seed germination responses may promote coexistence of four sympatric *Piper* species. *Functional Ecology*, 16, 258–267.

17. Diario Oficial de la Federación. Gobierno de México. 1989. Decreto por el que se establece como zona prioritaria de preservación y conservación del equilibrio ecológico y se declara zona sujeta a Conservación Ecológica, como área natural protegida, la superficie de 727-61-42 hectáreas, conformadas por las tres fracciones contenidas en un polígono. En línea en: [https://dof.gob.mx/nota\\_detalle.php?codigo=4818992&fecha=28/06/1989#gsc.tab=0](https://dof.gob.mx/nota_detalle.php?codigo=4818992&fecha=28/06/1989#gsc.tab=0)
18. Doria Jessica, 2010. Generalidades sobre las semillas: su producción, conservación y almacenamiento. *Cultivos Tropicales*, 31(1).
19. El tamiz.com (Redactado en 2015). *La biografía de la vida 49. El Eoceno*. El Cedazo. Comparte conocimiento. En línea en: <https://eltamiz.com/elcedazo/2015/03/28/la-biografia-de-la-vida-49-el-eoceno/>
20. Fenner, M.K., Fenner, M., Thompson, K. 2005. *The Ecology of Seeds*. Cambridge University Press. En línea en: [https://assets.cambridge.org/97805216/53688/frontmatter/9780521653688\\_frontmatter.pdf](https://assets.cambridge.org/97805216/53688/frontmatter/9780521653688_frontmatter.pdf)
21. Finch-Savage, W.E., Leubner-Metzger, G. 2006. Seed dormancy and the control of germination. *New Phytologist*, 171, Pp. 501–523.
22. García E. 1981. Modificaciones al Sistema Climático de Köppen: Para adaptarlo a las Condiciones Climáticas de La República Mexicana. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. México.

23. González-Zertuche, L, Vázquez-Yanes, C, Gamboa, A., Sánchez Coronado, M.E., Aguilera, P. y Orozco Segovia, A. 2001. Natural priming of *Wigandia urens* seed during burial: Effects on germination, growth and protein expression. *Seed Science Research*, 11, Pp. 27–34.
24. Hartmann H. T., Kester D. E., Davies F. T., Geneve R. L. 1997. *Plant propagation. Principles and practices*. Prentice Hall, Inc. New Jersey. Pp. 770.
25. Hanson, T. (2015). *The Triumph of Seeds: How grains, nuts, kernels, pulses, and pips conquered the plant kingdom and shaped human history*. Basic Books.
26. Heslop-Harrison J. 1976. introduction. En: Simmons J.B., Beyer R.I., Brandham P.E., Lucas G.LI. y Parry V.T.H. Eds. *Conservation of Threatened Plants*, pp. 3-7, Plenum Press, Nueva York.
27. Ibarra-Manríquez, G, Cortés-Flores, J. Sánchez-Coronado, M.E. Soriano, D. Reyes-Ortega, I. Orozco-Segovia, A. 2021 Climate change and plant regeneration from seeds in tropical dry forests. In *Plant Regeneration from Seeds* (pp. 169-181). Academic Press.
28. Jauregui, E. 2005. Possible impact of urbanization on the thermal climate of some large cities in México. *Atmósfera*, 18, 249–252.
29. Jurado, E. Moles, A.T. 2003. Germination deferment strategies. En: Nicolás, G., Bradford, K.J., Côme, D., Curie, M. y Pritchard, H.W. (Eds.) *The Biology of Seeds: Recent Research Advances*, pp. 381–388. CABI Publishing, Wallingford, UK.

30. Jurado, E., Flores, J. 2005. Is seed dormancy under environmental control or bound to plant traits? *Journal of Vegetation Science*, No.16, Pp. 559–564.
31. Karssen, C.M. 1981. Environmental conditions and endogenous mechanism involved in dormancy secondary of seed. *Israel J. Bot.* 29:45-64.
32. Leishman, M. R., I. J. Wright, A. T. Moles, and M. Westoby. 2000. The evolutionary ecology of seed size. *In*: Fenner, M. (ed). *The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. CABI Pub. London. pp: 31–57. En línea en:  
[https://www.researchgate.net/publication/285867902\\_The\\_evolutionary\\_ecology\\_of\\_seed\\_size\\_Seed\\_ecology\\_of\\_regeneration\\_in\\_plant\\_communities](https://www.researchgate.net/publication/285867902_The_evolutionary_ecology_of_seed_size_Seed_ecology_of_regeneration_in_plant_communities)
33. Longevidad de semillas / Seed longevity | Grupo de Investigación en Germoplasma Vegetal PLANGER. (s. f.). En línea en:  
<https://blogs.upm.es/plantgermresearch/longevidad-de-semillas-seed-longevity/>
36. Lot, A., Camarena, P. 2009. El Pedregal de San ángel de la ciudad de México: Reserva Ecológica Urbana de la Universidad Nacional. Secretaria Ejecutiva de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel de Ciudad Universitaria. Coordinación de la Investigación Científica, Universidad Nacional Autónoma de México. En línea en:  
[http://www.repsa.unam.mx/documentos/Lot\\_y\\_Camarena-Berruecos\\_2009\\_reserva\\_ecologica.pdf](http://www.repsa.unam.mx/documentos/Lot_y_Camarena-Berruecos_2009_reserva_ecologica.pdf)

37. Martínez M. Y L. Hernández. 2013. Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes. Fascículo 179. Familia Cruciferae. Instituto de Ecología A.C. Centro Regional del Bajío. Pátzcuaro, Michoacán, México. Pp.93-94. En línea en:  
<http://inecolbajio.inecol.mx/floradelbajio/documentos/fasciculos/ordinarios/Cruciferae%20179.pdf>
38. Martínez-Villegas, J.A., Orozco-Segovia, A., Sánchez-Coronado, M.E., Pisanty, I. 2012. Germination of *Sedum oxypetalum* (Crassulaceae) in a primary lava-field shrubland. *Plant Ecology*, 213, Pp. 871–881.
39. Matthew I.D., Davies J., Vaes E., Gelder R., Pritchard H. 2007. Two hundred year seed survival of *Leucospermum*, and two other Woody species from the Cape Floristic región. South Africa. *Seed Science Research*. Vol. 17, pp. 73-79.
40. Mendoza-Araujo, M.A. 2018. Efecto del acondicionamiento en las semillas de dos especies del Valle de México en su germinación y establecimiento. Tesis de Licenciatura, Facultad de Estudios Superiores, Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México.
41. Mendoza-Hernández, P. E., Orozco-Segovia, A., Pisanty, I. 2010. Germination, emergence, and survival of *Buddleja cordata* in an urban forest. *Ecological Restoration*, 28, 263–265.
42. 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, Pp.853–866.

43. Mendoza-Hernández, P.E., Rosete-Rodríguez, A., Pedrero-López, L., Martínez-Villegas, J.A., Sánchez-Coronado, M.E., Orozco-Segovia, A. 2016. Capítulo 10 Estrategias ecofisiológicas para la restauración de un pedregal urbano: el caso del Parque Ecológico de la Ciudad de México. Comité Editorial crim, p. 237.
44. Merritt, D.J., Turner, S.R., Clarke, S., Dixon, K.W. 2007. Seed dormancy and germination stimulation syndromes for Australian temperate species. *Australian Journal of Botany*, 55, 336–344.
45. Meyer, S.E., Debaene-Gill, S.B., y Allen, P.S. 2000. Using hydrothermal time concepts to model seed germination response to temperature, dormancy loss, and priming effects in *Elymus elymoides*. *Seed Science Research*, 10. Pp. 213–223.
46. Mohammadi, H., Soltani, A., Sadeghipour, H.R., Zeinali, E. 2012. Effects of seed aging on subsequent seed reserve utilization and seedling growth in soybean. *International Journal of Plant Production*, 5, Pp. 65–70.
47. Molla Ruíz-Gómez, Manuel. 2006. El crecimiento de los asentamientos irregulares en áreas protegidas. La delegación Tlalpan. *Investigaciones geográficas*, (60), pp. 83-109. En línea en: [http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S0188-46112006000200006&lng=es&tlng=es](http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0188-46112006000200006&lng=es&tlng=es).

48. Nikolaeva, M. G. (1977). Factors controlling the seed dormancy pattern. In Khan, A. A. (Ed.), *The physiology and biochemistry of seed dormancy and germination* (pp. 51-74). USA: Elsevier/North-Holland.
49. Olvera-Carrillo, Y., Méndez, I., Sánchez-Coronado, M.E., Márquez-Guzmán, J., Barradas, V.L., Huante, P., y Orozco-Segovia, A. 2009. Effect of environmental heterogeneity on field germination of *Opuntia tomentosa* (Cactaceae, Opuntioideae) seeds. *Journal of Arid Environments*, 73, Pp. 414–420.
50. Orozco-Segovia A. 1989. Fisiología y ecología del fitocromo: su función en las semillas. *Boletín Sociedad Botánica México* 49: PP 71-84.
51. Pareja. M. 1984. Seed-soil microrite characteristics in relation to weed seed germination. Thesis Ph. D. Iowa State university. Pp. 185.
52. Pearson, T.R.H., Burslem, D.F.R.P., Mullins, C.E., Dalling, J.W. 2002. Germination ecology of neotropical pioneers: interacting effects of environmental conditions and seed size. *Ecology*, 83, Pp. 2798–2807.
53. Peco, B., Traba, J., Levassor, C., Sánchez, A.M., Azcárate, F.M. 2003. Seed size, shape and persistence in dry Mediterranean grass and scrublands. *Seed Science Research*, 13, 87–95.
54. Pedrero-López, L.V., Rosete-Rodríguez, A., Sánchez-Coronado, M.E., Mendoza-Hernández, P.E., Orozco-Segovia, A. 2016. Effects of hydropriming treatments on the invigoration of aged *Dodonaea viscosa* seeds and water-holding polymer on the improvement of seedling growth in a lava field. *Restoration Ecology*, 24, 61–70.

55. Pons, T.L. 2000. Seed responses to light. En: Fenner, M. (Ed.). *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. pp: 237–260 CABI.
56. Priestley, D.A. 1986. Seed aging: implications for seed storage and persistence in the soil. Comstock Associates.
57. 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*, pp: 261–292, CABI.
58. Raven P.H. 1976. Ethics and attitudes. En: Simmons J.B., Beyer R.I., Brandham P.E., Lucas G.LI. y Parry V.T.H. Eds. *Conservation of Threatened Plants*, Pp. 155-179, Plenum Press. Nueva York.
- 60 Rice, K.J., Dyer, A.R. 2001. Seed aging, delayed germination and reduced competitive ability in *Bromus tectorum*. *Plant Ecology*, 155, Pp. 237–243.
61. Roberts, E.H. 1973. Predicting the storage life of seeds. *Seed Science and Technology*, 1, 499–514.
62. Sánchez-Coronado, M.E., Olvera, C., Márquez-Guzmán, J., Macías-Rubalcava, M. L., Orozco, S., Anaya, A.L., Orozco-Segovia, A. 2015. Complex dormancy in the seeds of *Hypericum philonotis*. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 213, 32–39.
63. Shimono, Y. y G. Kudo. 2005. Comparisons of germination traits of alpine plants between fell field and snowed habitats. *Ecological Research* 20, 189–197.

64. Telewski F., W., Zeevaart J.A. 2002. The 120 years period for Dr. Beal's seed viability experiment. *American Journal of Botany*. Vol. 89(8): pp 1285-1288.
65. Thompson K., Grime, J.P. 1983. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *Journal of Ecology*, 67, Pp.893–921.
66. Toole, V.K. 1973. Effects of light, temperature and their interactions on the germination of seeds. *Seed Science and Technology*, 1, 339–396.
67. Vander Wall, S.B., Forget, P.M., Lambert, J.E., Hulme, P.E. 2005. Seed fate pathways: filling the gap between parent and offspring. En: Lambert, J.E., Hulme, P. E., Vander Wall, S.B. (Eds.). *Seed fate: Predation, Dispersal, and Seedling Establishment*. pp: 1–8, Oxford, CABI Publishing.
68. Vázquez-Yanes, C. 1974. Estudios de la ecofisiología de la germinación en especies de la vegetación secundaria. En: Gómez-Pompa, A., Vázquez-Yanes, C. (Eds.) *Investigaciones Sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz*. México. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
69. Vázquez-Yanes, C., Orozco-Segovia, A. 1993. Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24, 69–87.
70. Vázquez-Yanes, C., Orozco-Segovia, A. 1996. Physiological ecology of seed dormancy and longevity. En: Mulkey, S.S., Chazdon, R.L., Smith, A.P.

- (Eds.). Tropical Forest Plant Ecophysiology. Chapman & Hall. Pp. 535 – 558.
71. Vázquez-Yanes, C.A., Orozco-Segovia, M.E., Sánchez-Coronado, M.E., Rojas-Arechiga, M., Cervantes, V. 1997. La Reproducción de las Plantas: Semillas y Meristemos. Colección la Ciencia Para Todos. Número 157; Fondo de Cultura Económica, México.
72. Vleeshowers, L. M., H. J. Bouwmeester y C. M. Karssen. 1995. Redefining seed dormancy: an attempt to integrate physiology and ecology. *Journal of Ecology* 83. Pp. 1031-1037.
73. Walck, J.L., Hidayati, S.N., Dixon, K.W., Thompson, K.E.N., Poschlod, P. 2011. Climate change and plant regeneration from seed. *Global Change Biology*, 17, 2145–2161.
74. Walters, C. 1998. Understanding the mechanisms and kinetics of seed aging. *Seed Science Research*, 8, Pp. 223–244.
75. Willan, R. L. 1991. Guía para la manipulación de semillas forestales, estudio con especial referencia a los trópicos. FAO. Montes 20/2. Pp. 502.
76. Xia, Q., Ando, M., Seiwa, K. 2016. Interaction of seed size with light quality and temperature regimes as germination cues in 10 temperate pioneer tree species. *Functional Ecology*, 30). Pp. 866–874.
77. Yarza T.E. 1992. Volcanes de México. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
78. Zar, J.H. 1974. *Biostatistical Analysis*. Englewood Cliffs, N.J: Prentice-Hall.