

207 384

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO



FACULTAD DE CIENCIAS

ECOFISIOLOGÍA DE LA GERMINACIÓN DE *Dahlia coccinea*.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

B I Ó L O G A.

P R E S E N T A :

EMMA SUSANA VIVAR EVANS

DIRECTORA DE TESIS: DRA. ALMA DELFINA LUCÍA OROZCO SEGOVIA





Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

**M. EN C. ELENA DE OTEYZA DE OTEYZA**  
Jefa de la División de Estudios Profesionales de la  
Facultad de Ciencias  
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito:

Ecofisiología de la germinación de Dahlia coccinea .

realizado por vivar Evans Emma Susana

con número de cuenta 9652607-3 , quién cubrió los créditos de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis Propietario Dra. Alma Deifina Lucía Orozco Segovia

Propietario Dra. María del Pilar Huante Pérez

Propietario Biól. Ana María Lourdes González Zertuche

Suplente M.en C. María Esther Sánchez Coronado

Suplente Dr. Víctor Luis Barradas Miranda

Consejo Departamental de **FACULTAD DE CIENCIAS**  
Biología U.N.A.M.

Dra. Patricia Ramos Morales



DEPARTAMENTO  
DE BIOLÓGIA

Though I do not believe

That a plant will spring up

Where no seed has been,

I have great faith in a seed.

Convince me that you have a seed there,

And I am prepared to expect wonders.

Henry D. Thoreau

A mi mamá y

Armando

## AGRADECIMIENTOS

A la Dra. Alma por dirigir esta tesis. Al Dr. Víctor, B. Lourdes, M. En C. Ma. Esther y a la Dra. Pilar por aceptar la revisión de este trabajo.

A CONACYT por la beca para realizar la tesis como parte del proyecto G0011N, de Restauración Ecológica, Investigación Básica sobre Propagación Establecimiento y Supervivencia de Plantas Nativas.

Al M. en C. Jerónimo Reyes (Jardín Botánico, UNAM) por permitirme trabajar en 1996 con Dahlias de varios lugares del país.

Al M. en C. Jaime Jiménez y a la M. en C. Martha Martínez (UNAM), al M. José Mejía (Universidad Autónoma de Chapingo) y al B. Rolando Ramírez (Universidad Autónoma del Estado de Morelos) por proporcionarme literatura sobre Dahlia.

A mi familia... A mi papá por contagiarme su interés por las plantas, por conseguir algunos artículos y libros, por su computadora y por revisar este texto. A mi mamá por elaborar las canastas para las semillas en el campo, así como por su cariño y amistad siempre. A Marco y a Hugo por respaldar los archivos; a Barigüi. A Lupita, Adriana, Karla y Fabiola por su compañía y apoyo.

A Armando por su cariño y ayuda durante todo el proceso, la colecta de semillas, las fotografías y la computadora. A mis amigos Mario, Ivonne, Lourdes, Angélica, Yadira, Alfredo, Renato y Mariana por su ayuda en el laboratorio. A Rogelio y a Lourdes por su amistad y por revisar este trabajo. A Raúl Alcalá y Sergio López. A Vladimir por la colecta de las raíces tuberosas de *D. coccinea*. A Enrique Solís por registrar el pH de la ceniza. A José Antonio Hernández por el tiempo que dedicó para incluir las imágenes en este trabajo. A Lupita por ayudarme con la presentación de la tesis. A Arturo por prestarme su cámara fotográfica. A mis amigos de la carrera Daniel, Jethro, Felipe, Verónica, Carlitos, Amanda, Carla, Odette, Juan Carlos y Edgar, con quienes compartí momentos memorables.

Un agradecimiento con mucho cariño para la Dra. Carol Baskin y el Dr. Jerry Baskin por revisar la discusión, enviar artículos relacionados con el tema y por sus asesorías vía correo electrónico.

A mis amigos de Davis, Miguel y Chris por traer el libro de Fisiología Vegetal y a Jeff por conseguir y enviar los artículos.

|                                                                                          |           |
|------------------------------------------------------------------------------------------|-----------|
| <b>ÍNDICE</b>                                                                            |           |
| <b>I. RESUMEN</b>                                                                        | <b>6</b>  |
| <b>II. INTRODUCCIÓN</b>                                                                  | <b>8</b>  |
| <b>III. HIPÓTESIS</b>                                                                    | <b>9</b>  |
| <b>IV. OBJETIVOS</b>                                                                     | <b>9</b>  |
| <b>V. ANTECEDENTES</b>                                                                   | <b>11</b> |
| <b>VI. ESPECIE DE ESTUDIO: <i>Dahlia coccinea</i> Cavanilles</b>                         | <b>18</b> |
| 6.4. DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA                                                             | 20        |
| 6.5. ECOLOGÍA                                                                            | 20        |
| 6.6. UTILIZACIÓN                                                                         | 21        |
| <b>VII. DESCRIPCIÓN DE LA ZONA DE ESTUDIO</b>                                            | <b>22</b> |
| 7.3. VEGETACIÓN                                                                          | 23        |
| 7.4. FENOLOGÍA                                                                           | 24        |
| <b>VIII. METODOLOGÍA</b>                                                                 | <b>25</b> |
| 8.3.1. EFECTO DEL TIEMPO DE ALMACENAMIENTO Y LAS GIBERELINAS EN LA CAPACIDAD GERMINATIVA | 27        |
| 8.3.3. ESTRATIFICACIÓN A 5 °C                                                            | 27        |
| 8.3.6. EFECTO DEL FUEGO                                                                  | 29        |
| 8.4. Germinación en el campo                                                             | 30        |
| 9.5. CALOR HÚMEDO                                                                        | 41        |
| <b>IX. RESULTADOS</b>                                                                    | <b>32</b> |
| <b>X. DISCUSIÓN</b>                                                                      | <b>57</b> |
| <b>XI. CONCLUSIONES</b>                                                                  | <b>68</b> |
| <b>XII. PERSPECTIVAS</b>                                                                 | <b>70</b> |
| <b>LITERATURA CITADA</b>                                                                 | <b>71</b> |



## I. RESUMEN

Se realizó este trabajo, Ecofisiología de la germinación de *Dahlia coccinea* (Vivar-Evans 2002), para conocer el comportamiento de esta en la Reserva del Pedregal de San Ángel. Debido a la periodicidad del fuego en la Reserva, se intentó determinar su influencia en la germinación de esta especie. El objetivo fue analizar si los efectos de los incendios de febrero de 1998, promovieron o inhibieron la germinación de *D. coccinea*, ya que ésta fue un elemento muy conspicuo después de los incendios. Se colectaron las semillas en octubre de 1998 y se germinaron en el laboratorio y en el campo; se simularon las condiciones que enfrentan en condiciones naturales y en los incendios.

La temperatura óptima de incubación resultó ser la constante (25 °C). La escarificación con ácido sulfúrico aumentó la tasa germinativa. Las semillas hidratadas fueron vulnerables a temperaturas promedio de 40 °C, mientras que las semillas secas resistieron temperaturas de 60 °C. El efecto de los incendios artificiales sobre la germinación dependió de la intensidad y duración de las temperaturas altas, la mayoría de las semillas presentaron una alta germinación. La ceniza redujo la germinación. Las semillas sembradas en el campo germinaron en la época de lluvias sin necesidad de ningún estímulo adicional.

Lo anterior parece indicar que las semillas de esta especie tuvieron una latencia física y fisiológica, no profunda. La cual ocurrió en el periodo de postmaduración y tuvo una duración aproximada de dos meses, que coinciden con las lluvias invernales en la Reserva. El tiempo de postmaduración de las semillas de *D. coccinea* fue suficiente para romper la latencia, aunque la adición de giberelinas aumentó el porcentaje de germinación en los primeros meses de edad. Las semillas no dependieron de la luz para germinar. El frío (5 °C) aplicado a semillas jóvenes (dos meses) no rompió la latencia, pero en semillas mayores (siete meses) sincronizó la germinación, lo cual podría optimizar la germinación y el establecimiento de *D. coccinea* durante los periodos de humedad y temperatura adecuados.

Estudios posteriores podrían enfocarse en el efecto del fuego sobre las estructuras de perenación y reproducción vegetativa de *D. coccinea*, para tener una visión más completa de este fenómeno sobre la especie. Ya que las raíces tuberosas permanecen enterradas en el suelo cuando ocurren los incendios y en otras especies, estructuras similares son estimuladas por la alternancia de temperatura.

## II. INTRODUCCIÓN

La alteración del clima ha provocado fluctuaciones estacionales de temperatura a nivel global (Parker y Jones 1996). El fenómeno del Niño en 1998 ocasionó una sequía prologada que causó una gran cantidad de incendios en nuestro país (National Geographic 1999). Los incendios registrados en el periodo de 1997 – 1998 ocuparon una superficie de 5, 735.3 ha (CORENA 1998). Desde 1992 hasta 1997 se ha registrado un total de 455 incendios en el Pedregal de San Ángel y zonas boscosas aledañas, tan sólo en 1998 ocurrieron 202 incendios forestales (Departamento de Bomberos UNAM 1998). Además, los fuegos en la Reserva también han tenido un origen humano debido a la cercanía de ésta con la zona urbana (Rojo 1994; Cano-Santana y Meave 1996).

El fuego tiene un efecto extremo sobre el ambiente en el que se produce. Al principio provoca una disminución aparente de los individuos existentes pero a través del tiempo reestructura las comunidades vegetales (Begon 1988). Esta reestructuración es posible debido a la adaptación de algunas especies al fuego. La tolerancia a los efectos del fuego puede deberse a las características de las semillas o a la presencia de estructuras de perenación (Grime 1979). Después de los incendios el banco de semillas de la Reserva del Pedregal de sitios quemados presentan menos semillas viables que en sitios no quemados; sin embargo, la diversidad de especies no disminuyó en los sitios quemados. Las especies de la Reserva que aparentemente están adaptadas al fuego son *Desmodium grahammi*, *Montanoa tomentosa*, *Nicotiana glauca*, *Physalis glutinosa* y *Senecio praecox* (Martínez-Orea 2001).

Aunque el fuego es un evento recurrente en la Reserva del Pedregal de San Ángel (Alvarez-Sánchez *et al.* 1982; Cano-Santana y Meave 1996), no se han realizado muchos trabajos sobre sus efectos sobre la comunidad vegetal de esta zona. Sin embargo, los estudios de Martínez-Mateos (2001) y Martínez-Orea (2001) proporcionan algunos elementos para comprender los efectos del fuego sobre las especies de esta zona. Después de los incendios de 1998 las plantas de *D. coccinea* fueron muy abundantes en la comunidad

de la Reserva (Martínez-Mateos 2001). Lo cual sugiere que la germinación o el crecimiento de esta especie fue estimulado por el fuego, o por lo menos fue tolerante a sus efectos. Por lo que se diseñó una serie de experimentos, de laboratorio y campo, para conocer la relación entre el fuego y la germinación de esta especie en su hábitat natural. Los experimentos simularon las condiciones ambientales a las que están sujetas las semillas de la especie, en condiciones naturales en ausencia o en presencia de incendios.

### III. HIPÓTESIS GENERAL

- El fuego genera cambios en la Reserva El Pedregal de San Ángel, que influyen en las semillas de *D. coccinea* y favorecen su germinación.

### IV. HIPÓTESIS PARTICULARES

- Las altas temperaturas de los incendios provocan la ruptura de las cubiertas seminales, lo cual favorece la hidratación de las semillas y promueve la germinación.
- Las cenizas producidas por los incendios rompen la latencia de las semillas de esta especie.

### IV. OBJETIVOS GENERALES

- Determinar el tipo de latencia de las semillas especie, así como las condiciones naturales de su germinación.
- Analizar la influencia del fuego o sus distintos componentes en la germinación de *D. coccinea*.

#### IV.1. OBJETIVOS PARTICULARES

- Evaluar el comportamiento germinativo de *D. coccinea* con respecto al tiempo, en presencia de giberelinas y en condiciones controladas de temperatura y luz. Así como conocer la germinación de las semillas de *D. coccinea* en el campo.
- Determinar la presencia de latencia física en las semillas por medio de un experimento de escarificación.

- Determinar si la estratificación fría rompe la latencia de las semillas.
- Determinar si las temperaturas elevadas, en condiciones secas o de humedad, influyen en la germinación.
- Conocer la germinación de las semillas que experimentan un incendio artificial.
- Determinar si la aplicación de ceniza a las semillas de *D. coccinea* rompe la latencia o si la combinación de la estratificación y la ceniza tienen el mismo efecto.

## V. ANTECEDENTES

### 5.1. El fuego como un factor ecológico

La vegetación ha experimentado los efectos del fuego desde hace millones de años, aunque la frecuencia y periodicidad de los incendios ha aumentado notablemente debido a las actividades humanas (Bond y Wilgen 1996). El fuego determina la dinámica de algunas comunidades vegetales, ya que regula procesos fisiológicos de las plantas y establece interacciones con el resto de la comunidad. El fuego interviene en la floración, germinación, reclutamiento de plántulas e inducción del crecimiento de diferentes estructuras vegetativas como yemas y lignotúberes (Cooper 1961; Moreno y Oechel 1991b; Keeley y Fotheringham 2000). El efecto más común del fuego sobre las semillas es la fractura de las cubiertas seminales, la cual facilita la hidratación del embrión y favorece la germinación (Vázquez-Yanes 1974).

El fuego es un proceso de combustión, manifestado como luz y calor. Dependiendo de la naturaleza y de la distribución del material combustible serán las características del fuego. Los incendios se clasifican según su origen (Komarek 1967) o según el lugar donde se desarrollen (Fuller 1991). El fuego de origen natural puede ser causado por volcanes o relámpagos. Según el lugar donde se desarrolle, el fuego puede ser *superficial*, de *suelo* o de *copa*. Los incendios superficiales se mueven sobre el suelo quemando pastos, otras plantas, arbustos, ramas secas, leños y árboles pequeños. Mientras que, los fuegos de suelo queman de forma subterránea y sin llamas la materia orgánica y matan casi todas las plantas que se encuentran en el material que se está quemando. Los fuegos de *copa* queman únicamente las partes aéreas de árboles y arbustos cuando la vegetación leñosa es densa (Daubenmire 1979).

El fuego tiene efecto directo sobre una planta si afecta cualquier proceso fisiológico de la misma, su germinación, establecimiento, fenología o si disminuye su biomasa. El fuego actúa de forma indirecta si influye sobre otros elementos de la comunidad, disminuyendo la competencia entre especies sobrevivientes (Moreno y Oechel 1991a; Quick 1959), desplazando a los dispersores de semillas, eliminando especies

patógenas (hongos, virus y bacterias) o modificando la disponibilidad de nutrientes. Los efectos de un incendio dependen del origen del fuego, su intensidad y duración así como del tipo de vegetación, la cantidad de suelo, la época del año y las condiciones del clima (Daubenmire 1979; Bradstock y Auld 1995).

La concepción del fuego como un evento destructivo ha cambiado radicalmente, desde hace varias décadas la tendencia es utilizarlo como mecanismo de prevención. En muchos países se realizan quemas controladas para eliminar periódicamente la materia orgánica acumulada, de esta manera se evitan los incendios intensos y se conservan las especies vegetales (Komarek 1967; Bradstock y Auld 1995).

## 5.2. Aspectos generales de la germinación

La semilla es producto de la fecundación ocurrida en las estructuras florales de la planta madre, es una estructura que contiene generalmente a un embrión y sustancias nutritivas para él (Mohamed-Yasseen *et al.* 1994).

La maduración de las semillas en la planta madre implica deshidratación, diferenciación de cubiertas seminales e interrupción de la transcripción genética y de la síntesis de proteínas, así como disminución de la actividad metabólica y la respiración, en conjunto todos estos procesos hacen que el individuo entre en reposo. Después de este proceso las semillas pueden germinar o entrar en latencia (Bewley 1997).

A las semillas que germinan al exponerlas a condiciones óptimas de agua, temperatura y oxígeno se les denomina *quiescentes*. La germinación comienza con la absorción de agua por las semillas (imbibición) y termina con la elongación del eje embrionario. Este proceso requiere de la hidratación de proteínas, la síntesis de macromoléculas y la elongación de las células, que transforman a un embrión deshidratado y en reposo en uno con metabolismo activo que provocará su crecimiento (Bewley y Black 1994). El intervalo óptimo de temperatura para promover la germinación en la mayoría de las especies es de 25 a 30 °C, el mínimo es de 0 a 5 °C y el máximo es de 45 a 48 °C (Raven *et al.* 1992).

La latencia es un fenómeno que ocurre a las semillas que en condiciones óptimas no pueden germinar. Es una estrategia adaptativa de las semillas frente a condiciones ambientales desfavorables y está regulada por factores tanto hereditarios como ecológicos (Vázquez-Yanes *et al.* 1997). Durante su vida las semillas pasan por ciclos de latencia y quiescencia debido a las fluctuaciones estacionales de temperatura y a las condiciones dinámicas de humedad y luz que actúan en el suelo (Karssen 1995).

La gran cantidad de términos usados para describir los tipos de latencia crea confusión. Este trabajo se apoya en la caracterización que hizo la bióloga rusa Nikolaeva (Nikolaeva 1977 en Baskin y Baskin 1998). A la latencia provocada por las características del embrión (inmadurez fisiológica y cambios enzimáticos o bioquímicos) se le considera latencia *endógena*. Cuando es provocada por estructuras de las semillas (cubiertas seminales impermeables, endospermo, perispermo o paredes del fruto) se le considera latencia *exógena*. Los tres tipos de latencia endógena descritos son: fisiológica, morfológica y morfofisiológica. Y los tres tipos de latencia exógena son: física, química y mecánica.

Al parecer, en la latencia fisiológica el embrión experimenta un estado de reposo y como consecuencia se inhibe el surgimiento de la radícula. Aunque la causa no está definida hay una relación entre la temperatura y el equilibrio hormonal de las semillas. Aquéllas con latencia fisiológica sólo germinan después de períodos de estratificación a temperaturas bajas (0 a 10 °C) o relativamente altas ( $\geq 15$  °C). La estratificación con temperaturas altas no rompe la latencia si el contenido de humedad de las semillas está por encima de 8.5 al 9%. Para algunas especies con latencia fisiológica profunda, el GA<sub>3</sub> (Ácido Giberélico) puede sustituir a la estratificación fría (Baskin y Baskin 1998).

La latencia morfológica es provocada por la diferenciación incompleta del embrión antes de la dispersión y ocurre con frecuencia en las especies tropicales.

Las cubiertas seminales impermeables son la causa principal de la latencia física que ocurre con frecuencia en algunas Angiospermas, principalmente de las familias Anacardiaceae, Cannaceae, Leguminosae y Cistaceae. La impermeabilidad y la dureza de las cubiertas son provocadas por la contracción



de las paredes del parénquima en empalizada, además de la asociación de ceras a estas cubiertas (Baskin *et al.* 2000). Las cubiertas impermeables también pueden conferir a las semillas protección contra las condiciones ambientales extremas y contra el ataque de los microorganismos (Mohamed-Yasseen *et al.* 1994). Para romper esta latencia se debe afectar la integridad de las cubiertas seminales de forma física (escarificación), química (ácidos) o por medio de temperaturas altas; después de este proceso el agua logra pasar por alguna apertura del parénquima o por otras capas impermeables y las semillas germinan (Hanley y Fenner 1998).

La latencia química es provocada por sustancias inhibitorias producidas en el pericarpio o en la diaspóra. Estas sustancias interfieren con los eventos bioquímicos durante la germinación, persisten por un tiempo en las semillas y pueden degradarse con el tiempo o lavarse con las lluvias (Thanos *et al.* 1995).

Nikolaeva (1977) describe a la latencia mecánica como aquella producida por la pared dura y leñosa del endocarpo. Esta se presenta en miembros de las familias Anacardiaceae, Apocynaceae y Burseraceae, entre otras.

Además de realizar una clasificación de los tipos de latencia, también se ha estudiado el momento en el que ésta ocurre. Para hacerlo se utilizan los términos latencia *primaria* o *secundaria*, sin embargo estos no describen sus bases biológicas (Bewley y Black 1985). Antes de separarse de la planta madre las semillas entran en latencia *primaria*, si las condiciones del medio son favorables entonces germinan. Las que no tienen éxito, entran en latencia *secundaria*. La temperatura es un factor crítico en la adquisición de la latencia *secundaria* (Hilhorst 1998).

Harper (1977) reconoce otro tipo de latencia: latencia impuesta o ambiental, que es la imposibilidad de las semillas maduras para germinar debido a condiciones ambientales desfavorables, como la falta de luz o la presencia de un inhibidor (Baskin y Baskin 1998; Keeley y Fotheringham 2000).

### 5.3. El papel de las hormonas en la germinación

Las semillas en desarrollo por lo general presentan altos niveles de giberelinas, auxinas, citocininas y ABA (Karssen 1995).

El nivel de giberelinas se incrementa durante el desarrollo de las semillas y disminuye conforme se alcanza la maduración y la deshidratación (Karssen 1995). Estas hormonas se ubican en el endospermo, incluyendo la capa de aleuronas, las cubiertas seminales y el pericarpio interno (Jacobsen y Chandler 1990). Su actividad se relaciona con el crecimiento y desarrollo de semillas (Bewley y Black 1985; Karssen 1995) y la germinación (Métraux 1990). Al parecer su mecanismo de acción es el de aumentar la plasticidad de la pared celular y favorecer la división celular, lo cual puede provocar el rompimiento de la latencia en diversas semillas (Salisbury y Ross 1985).

Las auxinas (3-Ácido Indol Acético) se acumulan en el endospermo y nucela. Las citocininas (Zeatinas) son derivados de adenina y se ignora si son utilizadas durante la germinación o sólo en el desarrollo posterior de la planta (Salisbury y Ross 1985). El etileno moviliza las sustancias de reserva del embrión, termina con la latencia de algunos cereales y algunos brotes y aumenta la tasa de germinación (Taiz y Zeiger 1991).

El Acido Abscísico (ABA) tiene una función antagónica a las giberelinas, es decir inhibe la germinación; la inhibición ocurre desde la histodiferenciación del embrión e impide la germinación cuando las semillas están en la planta madre (Bewley y Black 1985). El ABA es fundamental en la expansión celular, en el establecimiento de un potencial osmótico alto en las semillas y en la síntesis de proteínas de resistencia a la deshidratación. Los mutantes de esta hormona han permitido relacionarla con el control de la viviparidad (Baskin y Baskin 1998).

#### 5.4. Efecto del fuego en la germinación

El fuego puede afectar directa o indirectamente la germinación. De forma directa el fuego favorece la germinación de las semillas adaptadas, las cuales generalmente presentan latencia física. Los incendios causan fracturas en las cubiertas seminales duras e impermeables que impiden el paso de agua y oxígeno al embrión, lo cual favorece la germinación (Quick 1959; Come 1968; Moreno 1991b; Bradstock y Auld 1995). La mayoría de las especies adaptadas al fuego son leguminosas o coníferas (Baskin y Baskin 1998; Baskin *et al.* 2000; Cooper 1961; Núñez y Calvo 2000).

De forma indirecta el fuego altera la química del ambiente (Went *et al.* 1952). Los incendios influyen en los ciclos de conversión de la materia modificando la disponibilidad de nutrientes como K, Ca y P, los cuales permanecen en la ceniza y son rápidamente accesibles para las plantas en las capas superficiales del suelo (Stromgaard 1984). El etileno es uno de los componentes de la ceniza y estimula la germinación de las semillas (Karssen *et al.* 1989; Ne'eman *et al.* 1999). El humo puede estimular la germinación, aunque el mecanismo fisiológico no se conoce, puede variar de una especie a otra y depender de la intensidad del incendio (Bond y Wilgen 1996; Keith 1997; Keeley y Fotheringham 1998).

Los incendios también pueden modificar las condiciones de temperatura, humedad y la luz, al crear claros aumenta la alternancia diurna de la temperatura del suelo (Keeley y Fotheringham 2000). El incremento o la reducción de luz debido a la caída de la cubierta vegetal o por la acumulación de cenizas puede inhibir o promover la germinación (Bewley y Black 1985; Hanley y Fenner 1998; Keeley y Fotheringham 2000). Después de un incendio aumenta la reproducción de las plantas debido al control de enfermedades o patógenos como hongos o plagas y se incrementa la cantidad y calidad de las semillas (Cooper 1961; Komarek 1967). De esta manera puede influir el fuego en la regeneración de las comunidades vegetales a diferentes niveles, desde la germinación en el banco de semillas hasta el reclutamiento de plántulas o en el paso de los organismos a las etapas maduras (Gómez-Pompa y Del Amo-Rodríguez 1985).

### 5.5. Efecto del agua, la temperatura y la luz en el control de la germinación

El agua es un factor indispensable en la respuesta germinativa de las semillas. La hidratación progresiva de las semillas va encendiendo gradualmente los procesos previos necesarios para la germinación, al inicio el agua entra en contacto con las proteínas, propicia el transporte de solutos y la actividad enzimática comienza. Se sintetizan proteínas y nuevos RNAm, las sustancias de almacenamiento se degradan. El aumento de agua provoca cambios conformacionales de la cromatina, el ensamblaje de la RNA polimerasa y la hidratación de los ácidos nucleicos (Obroucheva y Antipova 2000).

La temperatura en sí misma es un factor crítico tanto para la actividad enzimática como para la permeabilidad de las membranas, se le relaciona con el rompimiento del reposo de las semillas y con el establecimiento de la latencia secundaria. Se ha demostrado en bacterias que las propiedades lipídicas y proteicas de las membranas se modifican en condiciones de temperaturas altas o bajas. Por otra parte, se ha observado que el ABA y el GA<sub>3</sub> modifican las propiedades de la membrana con cierta especificidad (Hilhorst 1998).

La temperatura también interactúa con la luz, las reacciones fotoquímicas que ocurren en el fitocromo son termosensibles. Ambos factores operan en conjunto siempre y cuando la temperatura no aumente demasiado y detenga la reacción. Parece que éste es el mecanismo por el cual las semillas fotoblásticas positivas de especies como *Lactuca sativa* y *Lepidium virginianum* pueden germinar (Salisbury y Ross 1992). El fitocromo mantiene la latencia hasta que existan condiciones favorables y las plantas puedan establecerse (Orozco-Segovia 1989).

La luz puede estimular la biosíntesis de giberelinas en *Arabidopsis thaliana*. Aunada a la estratificación fría puede aumentar la sensibilidad a las giberelinas (Derx y Karssen 1993).

## VI. Especie de estudio: *Dahlia coccinea* Cavanilles

### 6.1. Descripción

Las plantas del género *Dahlia* pertenecen a la familia Asteraceae (Bye *et al.* 1999). Las dahlias son plantas herbáceas perennes con raíces tuberosas (Grime 1979). La temperatura óptima para sembrarlas en exterior, a mitad de mayo, es de 20 a 30 °C (De Hertogh y Le Nard 1993).

*D. coccinea* (Fig. 1) tiene tallos de 40 cm hasta dos metros de altura y 0.4 a dos cm de diámetro. Sus hojas son compuestas y opuestas, con borde dentado y con peciolo alado y acanalado. Las cabezuelas son erectas o inclinadas, solitarias o en grupos de dos y tres, presentan pedúnculos hasta de 25 cm de largo. Las inflorescencias, piezas florales que parecen pétalos, son flores verdaderas conocidas como *ligulas* y forman la corona; mientras en el centro, hay otro tipo de flores que constituyen al *disco*. Las flores líguladas por lo general son ocho. Las corolas son ovado-elípticas, de color amarillo a escarlata-negruzco, con tamaños de 1.6 a cuatro cm de largo. Las flores del disco, de 70 a 160, tienen una longitud de 0.8 a 1.3 cm (Sorensen 1969).

### 6.2. Características de la semilla, tipo de dispersión.

La semilla en el caso de *D. coccinea* es en realidad un aquenio (Fig. 2), un fruto indehiscente simple de una semilla (Raven *et al.* 1992). Los aquenios son linear-oblancoolados a espatulados, surcados, de 0.8 a 1.3 cm de largo y de 0.2 a 0.6 cm de ancho, la gama de color va de café grisáceo a negro (Sorensen 1969). La dispersión es de tipo anémocora y le confiere amplio alcance; las características de la diáspora son el tamaño pequeño de las semillas, la alta relación superficie / volumen y el aplanamiento y presencia de apéndices plumosos o alados (Vázquez-Yanes *et al.* 1997). La testa de las semillas de la familia Asteraceae es de menor grosor que las de Leguminosae (Fig. 3), como ejemplo de Asteraceae está *Helianthus annuus* (Bewley y Black

1985). A pesar de no ser poseer testas tan gruesas como las de algunas leguminosas, los aquenios cuentan con la pared del fruto además de sus cubiertas seminales.

En el caso de *D. pinnata*, el embrión maduro es recto y ocupa longitudinalmente la semilla. Entre la capa de la hipodermis y una capa de fibras se deposita una sustancia conocida como fitomelanina. Esta sustancia protege al embrión contra la deshidratación y los patógenos. La cubierta seminal tiene de tres a cuatro capas de células (Pandey 1989). Es posible que *D. coccinea* presente características similares.

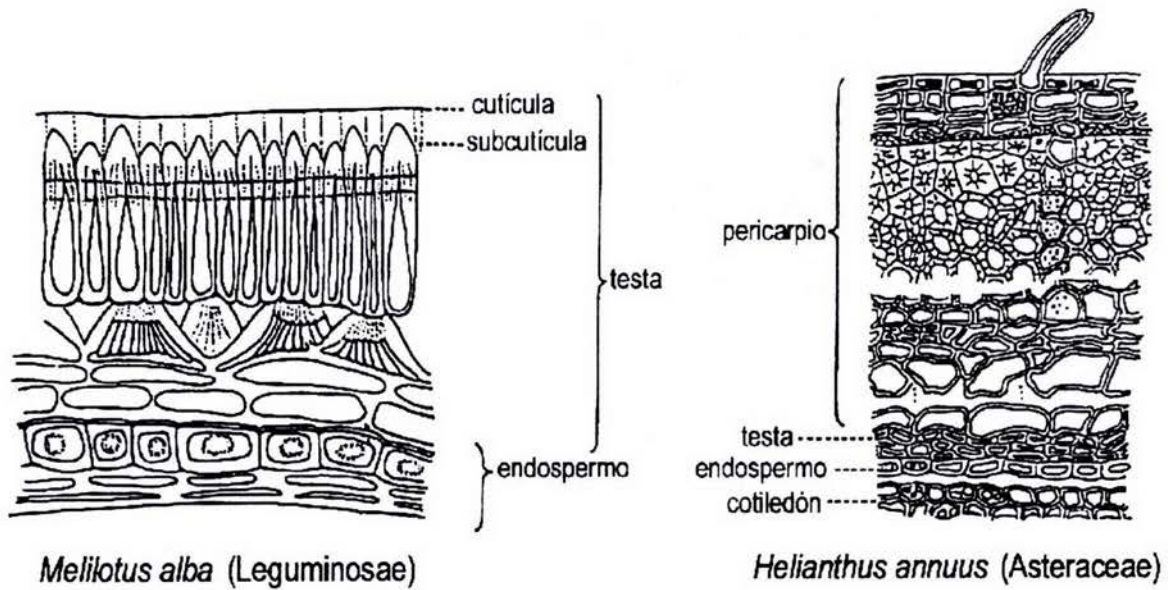


Figura 3. Esquema de Cubiertas Seminales de una Leguminosae y una Asteraceae.  
(Modificado de Bewley y Black 1985).



Figura 1. *Dahlia coccinea* en la Reserva del Pedregal de San Angel.



Figura 2. Aquenios de *Dahlia coccinea*.



Figura 4. Raíces tuberosas de *Dahlia coccinea*.

### 6.3. Estructuras vegetativas: fisiología y función.

*D. coccinea* presenta estructuras de perenación (Fig. 4). En la literatura no hay un consenso para denominarlas, lo cual causa gran confusión. En este trabajo se considera que tales estructuras son raíces tuberosas, con función de almacenamiento y conectadas a un pedazo pequeño del tallo menor que contenga un ojo, brote o yema y tejido radicular (Bienz 1993). Difieren de los tubérculos, tallos modificados como órganos subterráneos de almacenamiento (Hartmann y Kester 1998), en carecer de ojos o yemas; un ejemplo de tubérculo es la papa (*Solanum tuberosum*). No se les debe llamar bulbos, ya que estas estructuras son tallos cortos y engrosados, desarrollados a partir de yemas axilares de hojas carnosas, los cuales tienen en el centro un meristemo vegetativo o un vástago floral (Vázquez Yanes *et al.* 1997). Además, los bulbos y cormos son estructuras vegetativas de plantas monocotiledóneas y *D. coccinea* es dicotiledónea.

Las raíces tuberosas recién colectadas presentan un período de quiescencia antes del crecimiento del brote y la floración. Este período se puede terminar con un tiempo de almacenamiento a temperaturas bajas. El carbohidrato predominante en las raíces tuberosas es la inulina (De Hertogh y Le Nard 1993).

### 6.4. Distribución geográfica de *D. coccinea*

Existen muchas poblaciones de *D. coccinea* cuya distribución se extiende desde el norte del país hasta Guatemala y Colombia (Sorensen 1969). Fuera del valle de México se le puede encontrar de Chihuahua a Tamaulipas. Es una de las especies progenitoras de las actuales especies de Dahlias cultivadas (Bye *et al.* 1999).

### 6.5. Ecología

Estas plantas requieren buena iluminación y agua en abundancia; las *Dahlias* crecen bien en suelos profundos, fértiles y bien drenados (Salmerón de Diego 1975). La especie de estudio no presenta raíces muy



profundas y por lo mismo no requiere gran cantidad de suelo para establecerse. Las raíces tuberosas le permiten fijarse al sustrato, así como retener humedad y nutrientes, al ser tan abundante constituye un gran aporte de materia orgánica para la comunidad en la que habita. Estas plantas crecen mejor en ambientes donde el suelo tiene un pH de 6 a 6.5. Para la siembra de *Dahlia*s el tiempo adecuado es marzo y abril a una temperatura entre 16 y 18 °C (Evans 1998).

#### 6.6. Utilización

Debido a la gran demanda de flores ornamentales del género *Dahlia*, la especie de la Reserva del Pedregal de San Ángel podría utilizarse para crear nuevos híbridos o para conservar la biodiversidad genética y para realizar investigación biotecnológica.

## VII. DESCRIPCIÓN DE LA ZONA DE ESTUDIO

### 7.1. Ubicación geográfica

El Pedregal de San Ángel se encuentra al sur de la cuenca del Valle de México, entre los paralelos  $19^{\circ} 20' 2''$  y  $19^{\circ} 14' 3''$  longitud este. Con una extensión de  $72 \text{ km}^2$  y se encuentra entre altitudes de 2250 a 3100 m.s.n.m. (Schmitter 1953; Eguiarte-Frums 1983).

### 7.2. Características generales

El Pedregal de San Ángel es una zona localizada al suroeste de la ciudad de México a 2250 m.s.n.m. Su origen se remonta a la erupción del volcán Xitle y bocas aledañas, hace 2000 años (Cano-Santana y Meave 1996). Ocupa parte de las faldas del Ajusco hasta San Ángel. Se encuentra en el eje Neovolcánico, donde confluyen dos regiones biogeográficas, la Neártica y la Neotropical (Rzedowski y Rzedowski 1979). Tiene forma de elipse cuyo eje mayor tiene una orientación noreste-suroeste (Rojo 1994). Es un área basáltica cuya superficie irregular presenta pequeñas cavidades. La roca oscura debido a sus características físicas está sujeta a temperaturas relativamente altas durante el día (Rzedowski 1954). El espesor de las lavas varía entre unos 50 cm y un poco más de 10 m. Debido a sus antecedentes volcánicos el suelo es rico en Ca y K y pobre en N y P; tiene origen eólico y orgánico, se acumula en grietas, fisuras y depresiones (Rzedowski 1954). El suelo es somero, la profundidad promedio del suelo en la Reserva del Pedregal de San Ángel es de 4.5 cm (Cano-Santana y Meave 1996).

Esta zona presenta una estacionalidad térmica, con temperaturas altas durante los meses de marzo a mayo y temperaturas frías en los meses de diciembre a febrero (Rzedowski 1954). La temperatura media anual oscila entre los  $14.6^{\circ}\text{C}$ , con variaciones que van de los  $-6$  a los  $34.6^{\circ}\text{C}$ . La precipitación promedio anual es de 800 mm, a menudo se observa rocío (Valiente-Banuet y Luna-García 1990).

Debido a la gran diversidad de especies silvestres presentes en esta zona se tomó la decisión de convertirla en reserva en 1983, con una extensión de 124 ha y bajo la responsabilidad de la Coordinación de la Investigación Científica de la UNAM. Posteriormente, debido a un acuerdo de reestructuración se incrementó la zona de la Reserva Ecológica y se declararon las Áreas Verdes de manejo especial de la Ciudad Universitaria, por lo tanto la extensión actual de esta zona es de 176 ha (Gaceta UNAM 1997). La reserva está constituida por dos zonas: el núcleo, destinado a actividades de educación y docencia donde se encuentra la vegetación más representativa del Pedregal y la zona de amortiguamiento (Álvarez-Sánchez *et al.* 1994). Actualmente en el Pedregal de San Ángel hay dos reservas, el Parque Ecológico de la Ciudad de México y la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel en Ciudad Universitaria (Fig. 5).

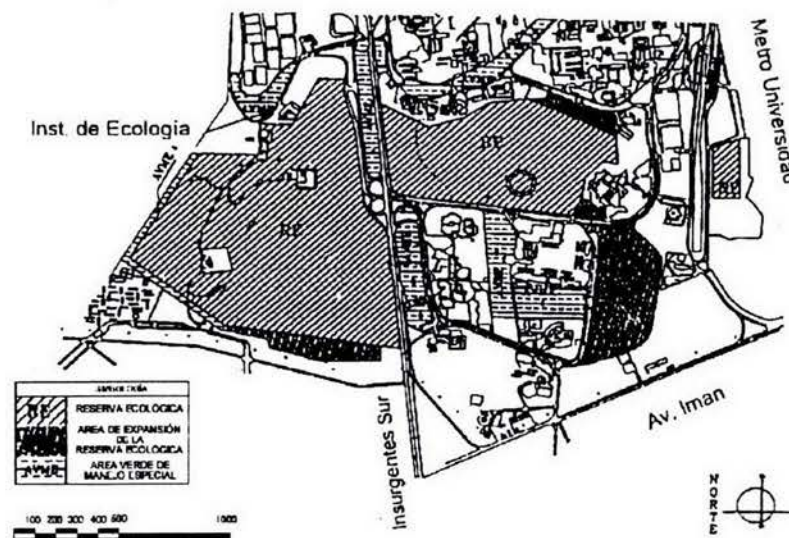


Figura 5. Mapa de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel modificado de la Gaceta UNAM 1997.

### 7.3. Vegetación

La vegetación es de tipo matorral xerófilo. A la comunidad vegetal presente en esta zona se le conoce como *Senecionetum praecoxis* debido a la densidad de *Senecio praecox* que ahí se desarrolla (Rzedowski 1954). La flora actual existente en la Reserva está constituida por 301 especies agrupadas en 61 familias de

fanerógamas (Valiente-Banuet y Luna-García 1990). Las familias con mayor número de géneros son: Asteraceae (41), Graminae (25), Leguminosae (15) y Orchidaceae (11). Sus principales afinidades geográficas son neotropicales y neárticas. Existe un alto porcentaje de especies endémicas (Herrera-Legarreta y Almeida-Leñero 1994).

#### 7.4. Fenología

Septiembre y octubre son los meses con el máximo de formas vegetales en flor y fruto, pero en este último mes decrece la radiación fotosintéticamente activa. De noviembre a enero todavía se reproducen muchas especies a pesar de que la actividad vegetativa se restringe a las leñosas y suculentas. De febrero a mayo se reducen las formas activas en general, aunque ocurre la reproducción de árboles y muchos arbustos (Meave *et al.* 1994; Martínez-Mateos 2001).

## VIII. METODOLOGÍA

### 8.1. *Recolecta de las semillas*

Se colectaron las semillas de *D. coccinea* cuando la floración había terminado y las cabezuelas estaban secas, en una primera cohorte (octubre 1998) y una segunda (octubre 2000). Después de recolectadas quedaron extendidas sobre charolas de plástico para secarse en el laboratorio por 24 horas a temperatura ambiente. Las semillas se separaron manualmente de las brácteas. Para eliminar los insectos presentes, se expuso a las semillas a vapores de éter de petróleo (JT Baker CAS No. 8032-32-4, México) durante 10 horas. Por último se almacenó un total de 35, 000 semillas de *D. coccinea* dentro de una bolsa de papel estraza en el laboratorio a temperatura ambiente ( $20 \pm 2$  °C).

### 8.2. *Procedimientos generales*

Para los experimentos de germinación se hicieron cinco réplicas (a menos que se establezca algo diferente en el texto) de 50 semillas cada una por tratamiento. Las semillas se sembraron en cajas Petri de plástico de ocho centímetros de diámetro, sobre agar bacteriológico al 1% (Bioxon Cat.150-1 Becton Dickinson, México) y se incubaron en cámaras de crecimiento en un fotoperiodo de 12 horas luz y 12 horas oscuridad (Convicon modelo: 125L Control Environments Limited, Canadá).

En el laboratorio se realizaron experimentos preliminares de germinación a temperatura constante de 25 y alternante de 20-30 °C para establecer la temperatura óptima de las cámaras de germinación, que resultó ser la temperatura constante. Se utilizaron las siguientes concentraciones de Ácido Giberélico ( $GA_3$ ), 250, 1000 y 1500 ppm (Sigma Chemical Co. G-7645, San Luis MO, USA. Previamente a la siembra, las semillas se lavaron con una solución de hipoclorito de sodio al 10% y con fungicida (Interguzan 30-30, Quintozeno + thiram, polvo, Internacional Química de cobre, México) para evitar la contaminación de las semillas.

Las semillas se revisaron cada dos días, el criterio para decidir si la germinación había ocurrido fue el surgimiento de la radícula (Come 1970). Las plántulas se desecharon. Los datos de germinación final (en porcentaje) fueron transformados a arcosenos para ser comparados mediante un análisis de varianza en Statgraphics versión cinco (Statistical Graphics Corporation, Graphic Software System, Rockville, MD, USA). Las curvas generadas por los datos se ajustaron a un modelo exponencial sigmoide ( $y = a / [1 + b \cdot (-x)^c]$ ) mediante el programa Table Curve versión tres (AISN Software, Chicago, Illinois, USA).

Las cuatro variables de la germinación analizadas en todas las curvas son las siguientes (Fig. 6): la capacidad germinativa (el porcentaje máximo de germinación), la tasa germinativa (se calcula a partir de la primera derivada máxima en el punto de inflexión de la curva), el tiempo de retardo de la germinación (el periodo previo al inicio de la germinación) y el tiempo promedio de germinación (que es una medida del tiempo promedio que necesitan las semillas para germinar) (González-Zertuche y Orozco-Segovia 1996).

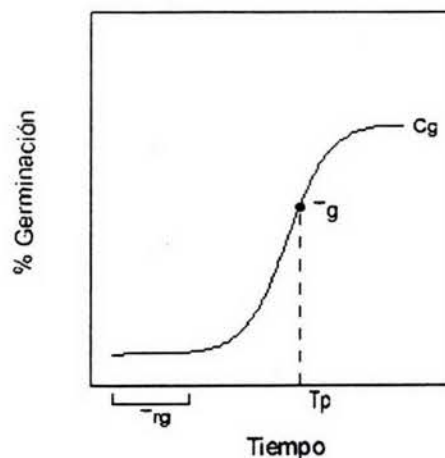


Figura 6. Variables de germinación. Cg = Capacidad germinativa, Tg = Tasa germinativa, Tp = Tiempo promedio de germinación y Trg = Tiempo de retardo para la germinación.

### 8.3. Experimentos de germinación en el laboratorio

#### 8.3.1. Efecto del tiempo de almacenamiento y las giberelinas en la capacidad germinativa

Después de uno, siete y 18 meses de almacenamiento se evaluó la capacidad germinativa de semillas de la primera cohorte. Se incubaron a 25 °C y en tres concentraciones de GA<sub>3</sub> (ácido giberélico) de 0, 250 y 1000 ppm. Haciendo un total de nueve combinaciones.

También se realizaron experimentos de germinación con semillas jóvenes (segunda cohorte) de distintos tiempos de almacenamiento (uno, dos, tres y cuatro meses). Pero en este caso no se aplicó GA<sub>3</sub> a las semillas.

#### 8.3.2. Escarificación

Para determinar si las semillas tenían latencia física, a los cuatro meses de almacenamiento se les expuso a ácido sulfúrico concentrado (Baker, Cat. 9681-059, México). El tiempo de escarificación fue de cero, uno y dos minutos, después se enjuagaron con agua corriente y se sembraron en el medio de cultivo (agar 1%) con o sin GA<sub>3</sub> [1500 y 0 ppm] y a temperatura constante (25 °C) o alternante (20 - 30 °C) en las cámaras de germinación. El control fueron semillas sin escarificar. Se obtuvo un total de doce combinaciones.

#### 8.3.3. Estratificación a 5 °C

En este tratamiento se trató de simular todas las condiciones posibles en las que las semillas pudieran pasar la época invernal antes de germinar, a menos que fueran exhumadas o removidas del sitio. El tiempo de exposición a 5 °C se calculó con base en el total de horas acumuladas con temperaturas bajas, menores o iguales a ésta, durante el invierno de 1998 en el Pedregal de San Ángel (Barradas, datos sin publicar). La temperatura se registró con un data logger (Campbell Scientific, 21x, Logan, UTAH, USA). Con base en esta información las semillas de *D. coccinea* se expusieron a un total de 28 días de estratificación; dentro de cajas

de Petri con agar y sin agar (semillas no hidratadas), en condiciones de luz u oscuridad en un refrigerador (American Refrigeration Products, modelo RC-600-N México). Posteriormente se les colocó en el medio de cultivo (agar 1%). Las semillas se incubaron a 25 °C en las mismas condiciones de luz u oscuridad en las que fueron sometidas al tratamiento de frío. Los controles y los tratamientos hicieron un total de seis combinaciones. Las semillas, de la primera cohorte, tenían un tiempo de almacenamiento de siete meses.

#### *8.3.4. Temperatura alta: calor seco*

Semillas de la segunda cohorte se expusieron a la temperatura constante de 60 °C en un horno (modelo HSCFME 127 volts, Riossa, México). El tiempo de calor (180 horas) se calculó a partir de los registros de temperatura anual del Pedregal de San Ángel en 1998 (Barradas, datos sin publicar). Después del tratamiento con calor, las semillas tratadas y el control se incubaron en cámaras de germinación a 25 °C.

#### *8.3.5. Efecto de la temperatura alta: calor húmedo*

Los incendios pueden ocurrir cuando el suelo está seco o cuando la hojarasca o el suelo mineral están húmedos y cada uno de ellos puede tener un efecto distinto en la germinación (Cushwa *et al.* 1967). Por lo tanto se dispuso de volúmenes de 10, 50 y 100 ml de agua caliente con una temperatura inicial de 89 °C, a cada uno se le agregó un total de 250 semillas. La temperatura se registró cada minuto con un termopar conectado a un data logger (21x Micrologger, aleación Cu-constatán, Campbell Scientific Inc, USA). Se les asignó la siguiente terminología T1, T2 y T3. Las semillas se retiraron del agua cuando esta llegó a la temperatura ambiente (24 °C). Posteriormente se sembraron con 0 y 1500 ppm de GA<sub>3</sub>. Las semillas eran de la primera cohorte y tenían siete meses de almacenamiento. El total de combinaciones fue de ocho.



### 8.3.6. Efecto del fuego

Se colectó hojarasca y suelo del Pedregal de San Ángel. La hojarasca se secó en un horno (modelo 293A Felisa, México) a 60 °C por 24 horas. El suelo se tamizó y se secó a 80 °C en el mismo horno durante dos días, para eliminar las semillas de *D. coccinea* presentes. En el fondo de cada uno de seis recipientes de aluminio de 18 X 6.5 X 7.5 cm se colocaron 242 g de tezontle para simular la roca volcánica del Pedregal y se les agregó 92 g (S1) y 222.7 g (S2) de suelo y 10 g (H1), 32 g (H2) y 58 g (H3) de hojarasca: S1H1, S1H2, S1H3, S2H1, S2H2 y S2H3. La hojarasca se depositó encima del suelo. En cada recipiente se colocó sobre el tezontle un total de 300 semillas de *D. coccinea* mezcladas con el suelo. Con cerillos se encendió la hojarasca y se registró la temperatura con seis termopares, introducidos por orificios hechos en una de las paredes laterales de cada recipiente de aluminio, los termopares quedaron a nivel del suelo (Cole Parmer, E chromel-constatan, USA). La duración del incendio así como las temperaturas producidas se registraron con un sistema de adquisición de datos (21x Campbell Scientific, Inc, USA). Cada recipiente se dejó enfriar hasta alcanzar la temperatura ambiente. Las semillas (primera cohorte) con tiempo de almacenamiento de 18 meses, fueron tamizadas para separarlas del suelo y de la ceniza de cada recipiente y se les incubó a 25 °C. Se hicieron tres réplicas por tratamiento mientras que el control fueron semillas que no experimentaron el incendio. Haciendo un total de siete combinaciones. Se realizaron regresiones entre los parámetros de las temperaturas producidas en los incendios (temperatura promedio, desviación de las temperaturas, duración del incendio, temperatura máxima y temperatura acumulada) y el porcentaje de germinación de las semillas de este experimento para determinar si había una relación ente ellos.

### 8.3.7. Ceniza

Se agregaron 2.3 gramos de ceniza a semillas de un mes de edad (segunda cohorte) y se incubaron a 25 °C. El control fueron semillas sin ceniza. La cenizas se obtuvieron al quemar la hojarasca colectada

aleatoriamente en la Reserva del Pedregal de San Ángel en 1998. Ésta tuvo un pH de 11.59, para determinarlo la ceniza se mezcló con agua destilada 1:2 peso / volumen ceniza / agua y el pH se registró con un potenciómetro (Corning 440, NY, USA) (Ne'eman *et al.* 1999).

#### 8.3.8. Efecto de la ceniza y la estratificación

Semillas de 45 días de edad (segunda cohorte) se utilizaron para determinar si la ceniza (ver tratamiento de estratificación y ceniza) podía romper la latencia inicial de *D. coccinea*. Durante dos semanas se colocaron a 5 °C: a) semillas sembradas sobre agar 1%, b) semillas sembradas sobre agar 1% y cubiertas por ceniza 2.3 gramos, c) semillas sembradas sobre agar, a las que después del periodo de frío se les agregó ceniza 2.3 gramos. El control fueron semillas sin estratificar y sin ceniza colocadas entre dos hojas de papel filtro y dispuestas sobre el agar (Whatman 5 Cat. 1005 090, Whatman International Ltd. Maidstone, England). Al término del período frío, las semillas se incubaron en las cámaras de germinación a 25 °C. Haciendo un total de cuatro combinaciones.

#### 8.4. Germinación en el campo

Se sembraron semillas *D. coccinea* (de la primera cohorte) dentro de 12 canastas de tela, con soporte de tela de canevá de 8 cm de diámetro y 5 cm de alto. Cubiertas con tul para restringir la entrada de otras semillas. Las canastas se colocaron dentro de cajas de alambre hexagonal de 5 cm de alto y una base de 10.2 X 10.2 cm para protegerlas de los depredadores. La malla de alambre tenía una apertura de 1.5 cm. Cada bolsa contenía suelo estéril hidratado con agua corriente y esterilizado en un horno de microondas por 20 minutos (Panasonic, Franklin, IL, USA) así como un total de 50 semillas. Las canastas se colocaron en cada uno de los sitios seleccionados en la Reserva del Pedregal. El criterio para elegir los micrositos fue la presencia de condiciones contrastantes de temperatura, relieve, iluminación y humedad. En octubre de 1998 y marzo de 1999 se registró la temperatura de cada micro sitio durante dos días, enterrando los data loggers (HO1-001-

01, Onset Computer Corp, Pocasset, MA, USA) en los 12 micrositos. Los datos de temperatura por microsito se graficaron contra el tiempo. Las canastas se colocaron en los micrositos en diciembre de 1998 y se retiraron en julio de 1999, fueron revisadas semanalmente y se contaron las semillas germinadas.

## X. RESULTADOS

### 9.1. Efecto del tiempo de almacenamiento y de las giberelinas en la germinación

El tiempo de almacenamiento de las semillas (Fig. 7A-I), influyó significativamente en la capacidad germinativa ( $F_{2,44} = 3.58$   $P = 0.0382$ ), la tasa ( $F_{2,44} = 271.364$   $P = 0.0001$ ), el tiempo de retardo de la germinación ( $F_{2,44} = 5.124$   $P = 0.0110$ ) y el tiempo promedio de germinación ( $F_{2,44} = 167.501$   $P = 0.0001$ ). El análisis estadístico indicó que las giberelinas afectaron la capacidad germinativa ( $F_{4,44} = 2.594$   $P = 0.0527$ ) al interactuar con el tiempo de almacenamiento. Pero al analizar únicamente los datos de germinación de las semillas de dos meses, se observó que las semillas que recibieron giberelinas [250 ppm] tuvieron una capacidad germinativa significativamente mayor al control ( $F_{2,14} = 3.884$   $P = 0.0500$ ).

El MRT (Multiple Range Test o Análisis de Intervalo Múltiple) indicó que la menor capacidad germinativa correspondió al control de dos meses y la mayor al de siete meses; es decir que a menor tiempo de almacenamiento, menor capacidad germinativa. El mismo comportamiento se observó para la tasa germinativa. El mayor tiempo de retardo de la germinación correspondió a semillas con menor tiempo de almacenamiento y el menor al control de siete meses. Después de 18 meses de almacenamiento, el tiempo promedio de germinación se acortó. A los siete meses de almacenamiento la mayor concentración de giberelinas disminuyó la capacidad germinativa de una porción de las semillas, mientras que las restantes respondieron positivamente.

La cosecha del año 2000 tuvo un comportamiento distinto al de la cosecha del año anterior (1998). Aquí se presentó una relación inversa entre el tiempo de almacenamiento y la capacidad germinativa. La diferencia entre semillas de un mes de edad y dos meses fue un incremento en la sincronía de la germinación de las últimas. A los tres y cuatro meses se redujo la capacidad germinativa y el tiempo de retardo de la germinación, mientras que la tasa de germinación y la dispersión de los datos y aumentó (Fig. 8).

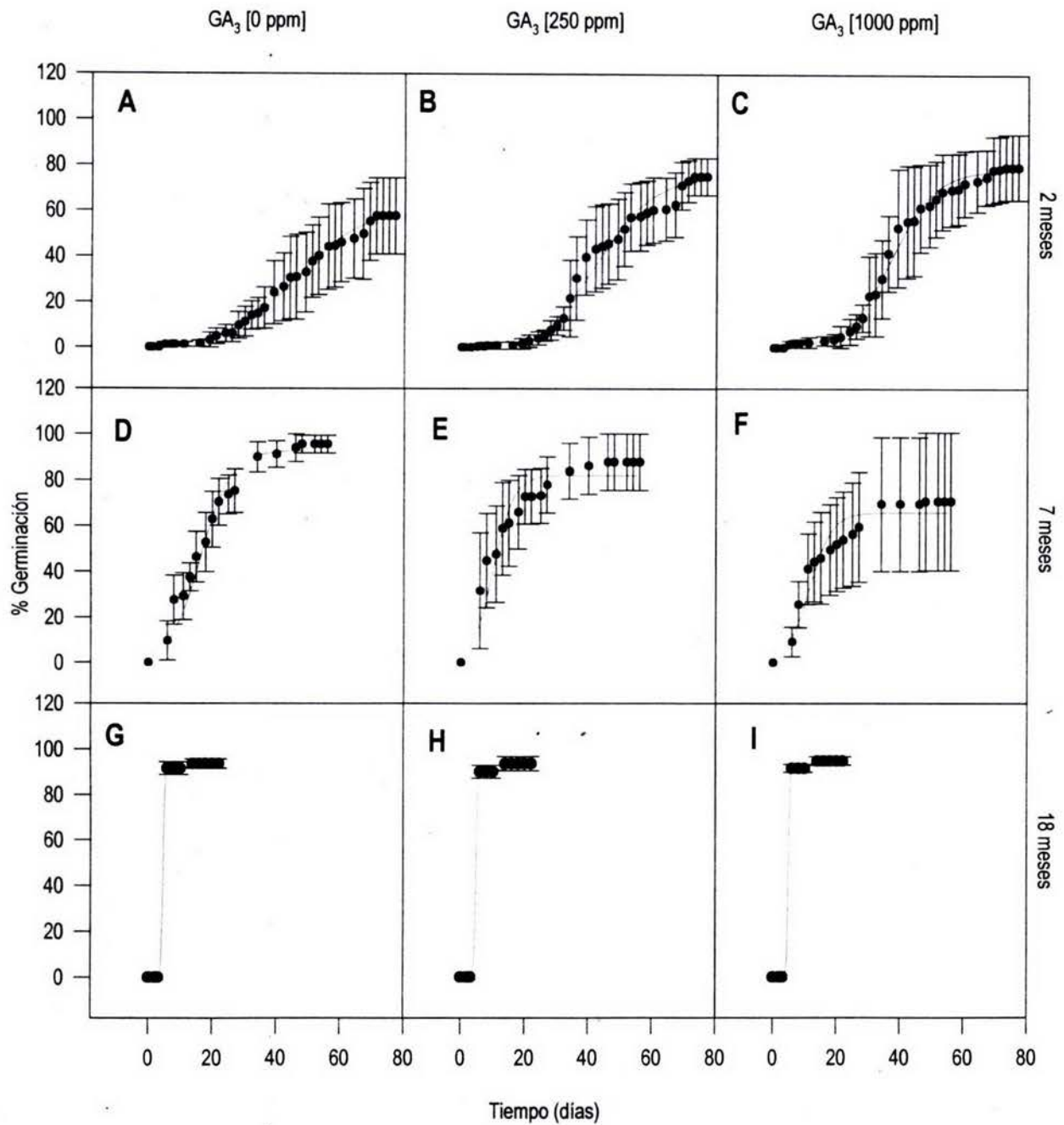


Figura 7. Efecto del tiempo de almacenamiento y las giberelinas en la germinación de *D. coccinea* (primera cohorte) ( $\pm 1$ DE). Los ajustes tuvieron coeficientes de determinación ( $R^2$ ) de 0.96 a 0.99 y fueron significativos con una  $P < 0.0001$ .

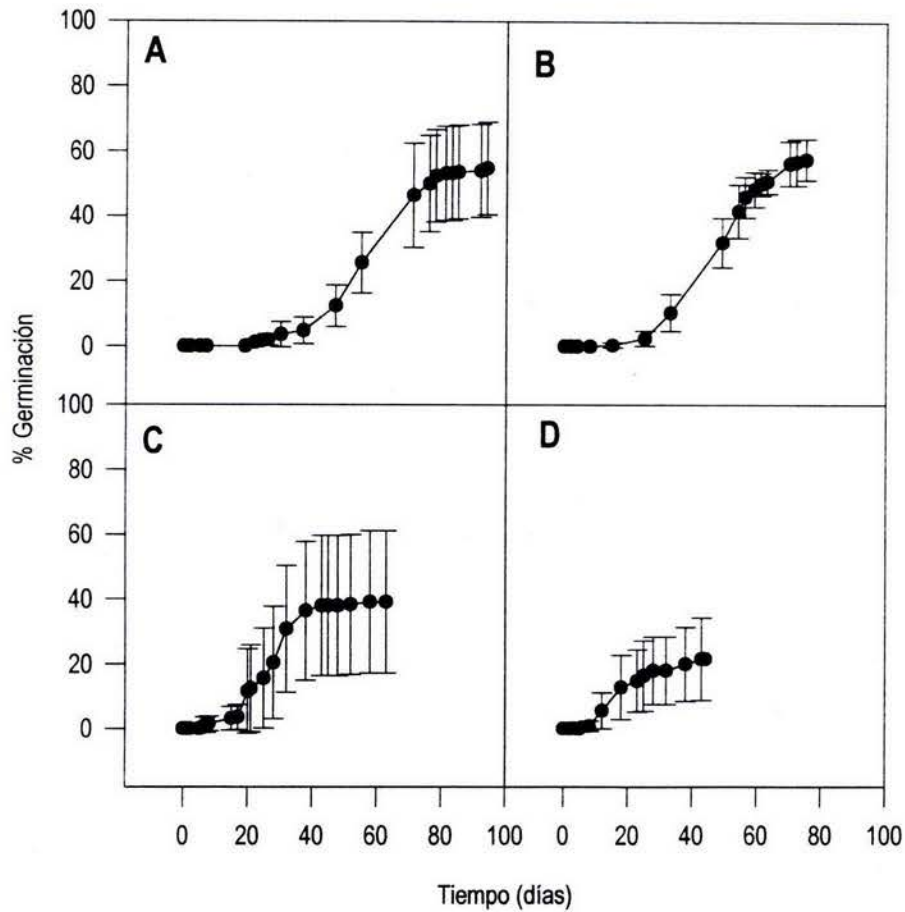


Figura 8. Efecto del tiempo de almacenamiento en la germinación de *D. coccinea* ( $\pm 1DE$ ) de semillas (segunda cohorte). Las semillas de A = un mes, B = dos meses, C = tres meses y D = cuatro meses no recibieron hormonas y se incubaron en las cámaras de germinación a 25 °C. Los ajustes tuvieron coeficientes de determinación ( $R^2$ ) de 0.97 a 0.99 y fueron significativos con una  $P < 0.0001$ .

## 9.2. Escarificación

Los controles tanto a temperatura constante como alternante presentaron la capacidad germinativa significativamente más alta (Fig. 9A-D). La escarificación aumentó la tasa germinativa y disminuyó la capacidad (Fig. 9I, K) (Tabla 1). En el caso particular de las semillas escarificadas por uno y dos minutos e incubadas a temperatura constante, se observó que las giberelinas incrementaron significativamente la capacidad germinativa ( $F_{1,9} = 6.94$   $P = 0.0300$ ;  $F_{1,9} = 28.38$   $P = 0.0007$ ) y la tasa ( $F_{1,9} = 6.06$   $P = 0.0392$ ;  $F_{1,9} = 105.45$   $P = 0.0001$ ) (Fig. 9H, L); mientras que esto no ocurrió a temperatura alternante (Fig. 9F, J). En semillas no escarificadas y a temperatura constante, las giberelinas provocaron una gran dispersión de los datos (Fig. 9A-D).

Tanto la temperatura, como la escarificación y las hormonas tuvieron un efecto significativo en los diferentes parámetros de la germinación (Tabla 1). La temperatura indujo diferencias en la capacidad germinativa aunque no se observó ningún patrón de importancia biológica. La temperatura alternante disminuyó el tiempo de retardo de la germinación y acortó el tiempo promedio, en presencia o ausencia de giberelinas. La escarificación acortó el tiempo promedio de germinación respecto a los controles.

Tabla 1. Parámetros estadísticos (Grados de libertad (factor, totales), F (Prueba de Fisher) y P (Nivel de Significancia) de los Análisis de Varianza Multifactoriales (MANOVAs) aplicados a las variables de germinación: capacidad germinativa (Cg), tasa germinativa (Tg), tiempo de retardo de la germinación (Trg) y tiempo promedio de germinación (Tp). En semillas de la misma edad (cuatro meses), escarificadas con H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> concentrado por uno o dos minutos, con o sin GA<sub>3</sub> [1500 y 0 ppm] y sembradas en cámaras de germinación a temperatura alternante (20 - 30 °C) o constante (25 °C).

|           |   | Factores      |                     |                                    | Interacciones |               |        |               |
|-----------|---|---------------|---------------------|------------------------------------|---------------|---------------|--------|---------------|
| Parámetro |   | Temp. (A)     | AG <sub>3</sub> (B) | H <sub>2</sub> SO <sub>4</sub> (C) | AB            | AC            | BC     | ABC           |
| GL        |   | 1,59          | 1,59                | 2,59                               | 1,59          | 2,59          | 2,59   | 2,59          |
| Cg        | F | 26.323        | 1.67                | 133.733                            | 2.647         | 25.991        | 2.182  | 2.82          |
|           | P | <b>0.0001</b> | 0.2025              | <b>0.0001</b>                      | 0.1103        | <b>0.0001</b> | 0.1239 | 0.0694        |
| Tg        | F | 0.644         | 2.13                | 18.955                             | 8.98          | 0.637         | 1.11   | 7.714         |
|           | P | 0.4347        | 0.151               | <b>0.0001</b>                      | <b>0.0043</b> | 0.5332        | 0.3377 | <b>0.0012</b> |
| Trg       | F | 4.584         | 2.146               | 2.384                              | 3.67          | 5.813         | 0.517  | 3.451         |
|           | P | <b>0.0374</b> | 0.1495              | 0.103                              | 0.0614        | <b>0.0055</b> | 0.5993 | <b>0.0398</b> |
| Tp        | F | 169.59        | 7.485               | 78.165                             | 1.198         | 39.722        | 0.937  | 0.937         |
|           | P | <b>0.0001</b> | <b>0.0087</b>       | <b>0.0001</b>                      | 0.2793        | <b>0.0001</b> | 0.3988 | 0.3988        |



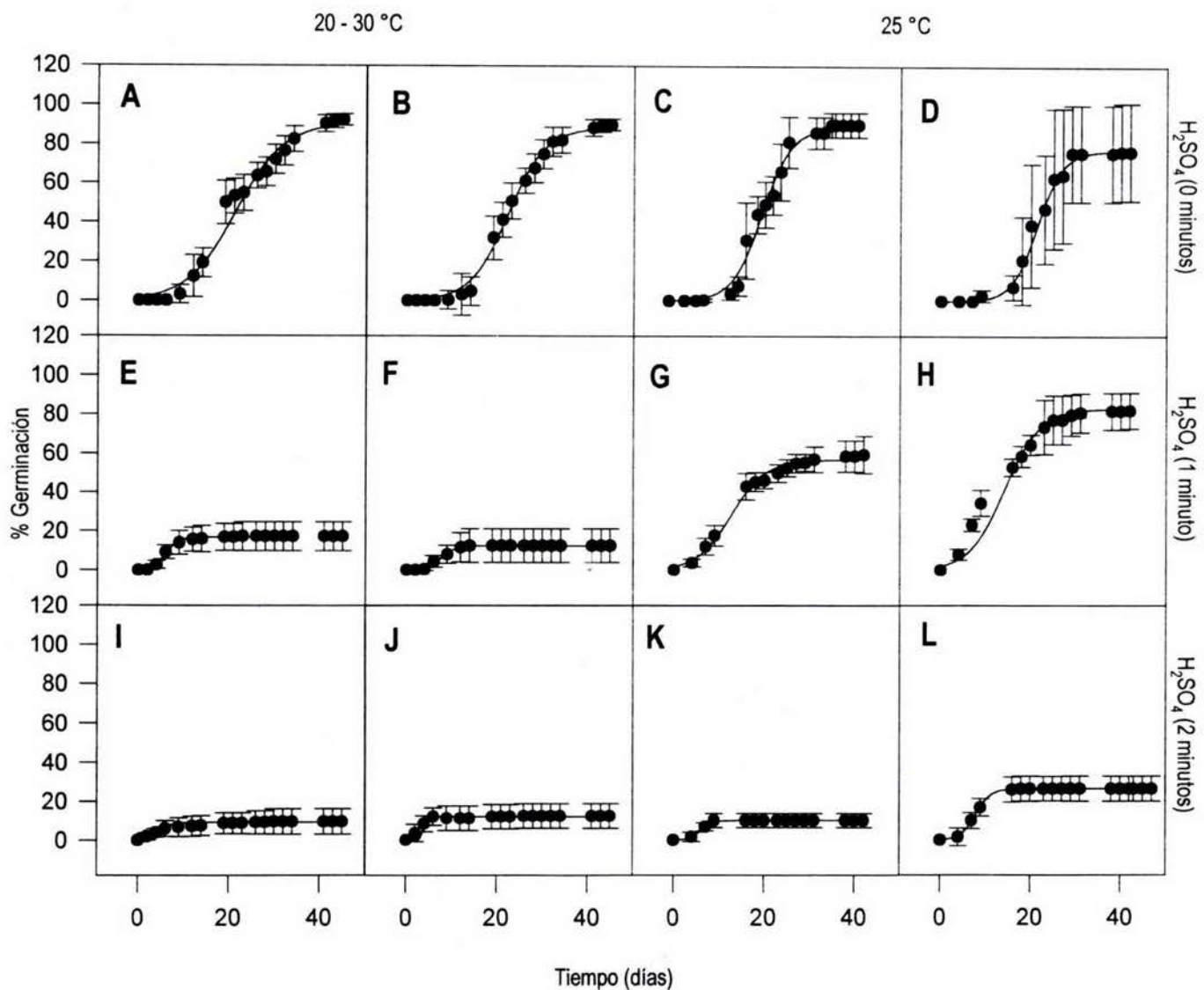


Figura 9. Efecto de la escarificación, las giberelinas y la temperatura alternante o constante sobre la germinación de *D. coccinea* ( $\pm 1$ DE). Los tratamientos de la segunda (9B-J) y cuarta columna (9D-L) tuvieron  $GA_3$  [1500 ppm]. Los ajustes presentaron coeficientes de determinación ( $R^2$ ) de 0.90 a 0.99 y fueron significativos con una  $P < 0.0001$ . La edad de las semillas era de cuatro meses, primera cohorte.

### 9.3. Estratificación a 5 °C

En general la exposición a 5 °C tanto en semillas hidratadas como en secas, no indujo diferencias significativas en la capacidad germinativa con respecto a los controles (Fig. 10). Pero si redujo el tiempo de retardo de la germinación ( $F_{2,29} = 17.5$   $P = 0.0001$ ; Fig. 10C, E) y el tiempo promedio de germinación ( $F_{2,29} = 6.117$   $P = 0.0071$ ). En los diferentes tratamientos, la luz redujo significativamente el tiempo promedio de germinación ( $F_{1,29} = 9.974$   $P = 0.0042$ ), el MRT indicó que también la estratificación produjo este efecto. En el caso de las semillas secas y expuestas al frío, la luz aumentó significativamente la tasa germinativa ( $F_{1,9} = 251.12$   $P = 0.0001$ ) (Fig. 10C, D). Las semillas hidratadas y en oscuridad tuvieron una gran dispersión en la germinación (Fig. 10F).

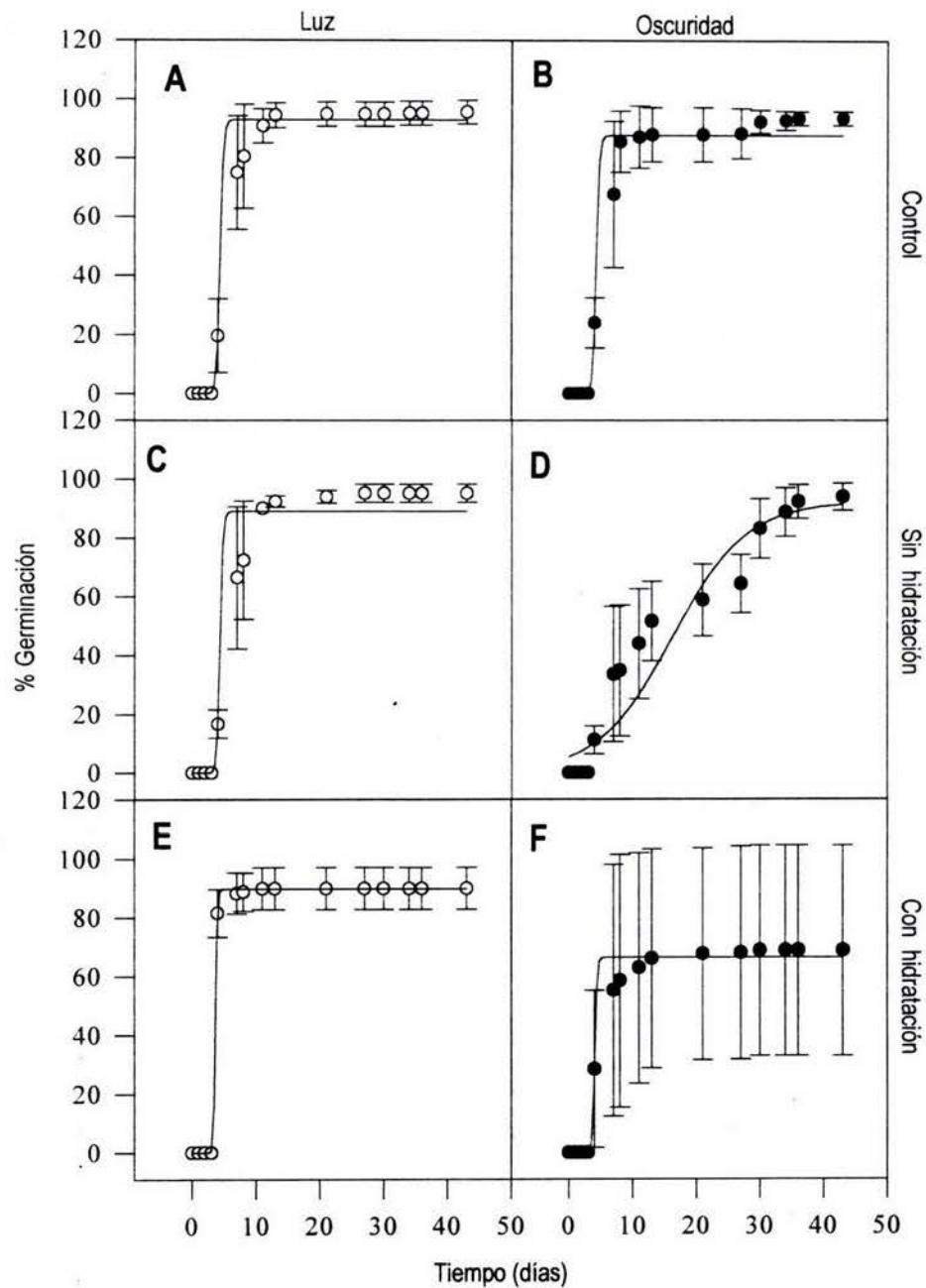


Figura 10. Efecto de la estratificación a 5 °C en condiciones de luz (O) u oscuridad (●), en la germinación de *D. coccinea* ( $\pm 1DE$ ). Las semillas se incubaron a 25 °C. Los ajustes tuvieron coeficientes de determinación ( $R^2$ ) de 0.95 a 0.99 y fueron significativos con una  $P < 0.0001$ . La edad de las semillas era de siete meses, primera cohorte.

#### 9.4. Calor seco

La temperatura alta aplicada a semillas de la segunda cohorte de cuatro meses de edad y en ausencia de humedad (Fig. 11) sólo aumentó significativamente la tasa germinativa ( $F_{1,9} = 14.745$   $P = 0.0049$ ), pero no modificó ni la capacidad germinativa ni las otras variables de germinación. El control y el tratamiento de calor seco muestran una gran dispersión de los datos.

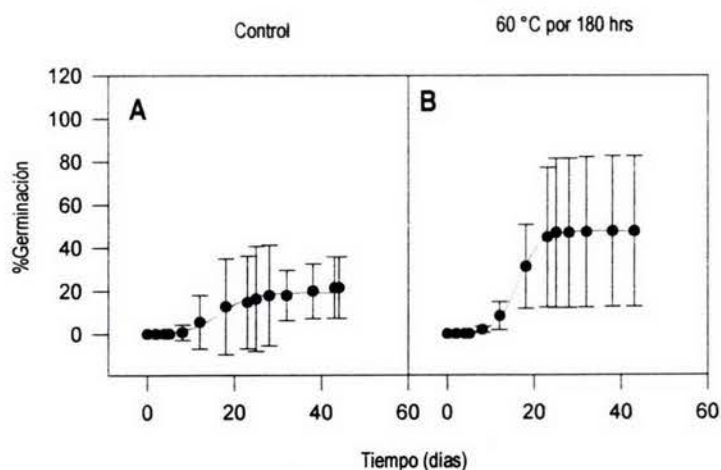


Figura 11. Efecto del calor seco en la germinación de *D. coccinea* ( $\pm 1DE$ ). Los ajustes tuvieron coeficientes de determinación ( $R^2$ ) de 0.96 a 0.99 y fueron significativos con una  $P < 0.0001$ . La edad de las semillas era de cuatro meses, segunda cohorte.



BIBLIOTECA  
INSTITUTO DE ECOLOGIA  
*UNAM*

### 9.5. Calor húmedo

En la Tabla 2 se muestra la temperatura inicial de cada tratamiento, la temperatura promedio y la duración total de los tratamientos.

Tabla 2. Registro de la temperatura del agua de cada recipiente (T1, T2 y T3) donde se sumergieron las semillas de *D. coccinea*. Ti.= Temperatura inicial en °C, Tm = Temperatura Promedio en °C y Tt = Tiempo total en minutos.

|    | Ti | Tm    | Tt |
|----|----|-------|----|
| T1 | 89 | 23.72 | 11 |
| T2 | 89 | 32.39 | 28 |
| T3 | 89 | 40.09 | 63 |

El calor húmedo (Fig. 12) produjo diferencias significativas en todas las variables de germinación (Tabla 3). El MRT indicó que las semillas del tratamiento T1 (Fig. 12C, D) y los controles (Fig. 12A, B) tuvieron la mayor capacidad germinativa. En las semillas del tratamiento T3, donde la temperatura se conservó por el mayor tiempo (Tabla 3), no hubo germinación (Fig. 12G, H).

La adición de giberelinas redujo significativamente el tiempo promedio de germinación en todos los tratamientos excepto en el de T2 (Tabla 3). En este caso particular (Fig. 12E, F) las giberelinas tampoco aumentaron significativamente el porcentaje de germinación ( $F_{1,9} = 4.84$   $P = 0.0590$ ). Al analizar exclusivamente los datos de germinación de las semillas secas expuestas al frío, se observó que la luz aumentó significativamente la tasa germinativa ( $F_{1,9} = 7.12$   $P = 0.0284$ ) y el tiempo promedio de germinación ( $F_{1,9} = 251.12$   $P = 0.0001$ ).

Tabla 3. Parámetros estadísticos (P) (Grados de libertad GL (factor, totales), F (Prueba de Fisher) y P (Nivel de Significancia) de los análisis de varianza multifactoriales (MANOVAs) aplicados a las variables de germinación (V): capacidad germinativa (CG), tasa germinativa (TG), tiempo de retardo de la germinación (TL) y tiempo promedio de germinación (TPG). En semillas de la misma edad (siete meses), sumergidas en agua caliente (T1, T2 ó T3 °C) con o sin GA<sub>3</sub> [1500 y 0 ppm] y sembradas en cámaras de germinación a 25 °C.

| V   |   | Factores |               | Interacción         |               |
|-----|---|----------|---------------|---------------------|---------------|
|     |   | P        | Temp.(A)      | GA <sub>3</sub> (B) | AB            |
| GL  |   |          | 3,39          | 1,39                | 3,39          |
| CG  | F |          | 153.683       | 1.783               | 3.783         |
|     | P |          | <b>0.0001</b> | 0.1912              | <b>0.0198</b> |
| TG  | F |          | 3.846         | 0.147               | 0.475         |
|     | P |          | <b>0.0186</b> | 0.7076              | 0.7016        |
| TL  | F |          | 11.491        | 4.041               | 5.196         |
|     | P |          | <b>0.0001</b> | 0.0529              | <b>0.0049</b> |
| TPG | F |          | 37.599        | 7.407               | 2.42          |
|     | P |          | <b>0.0001</b> | <b>0.0104</b>       | 0.0842        |

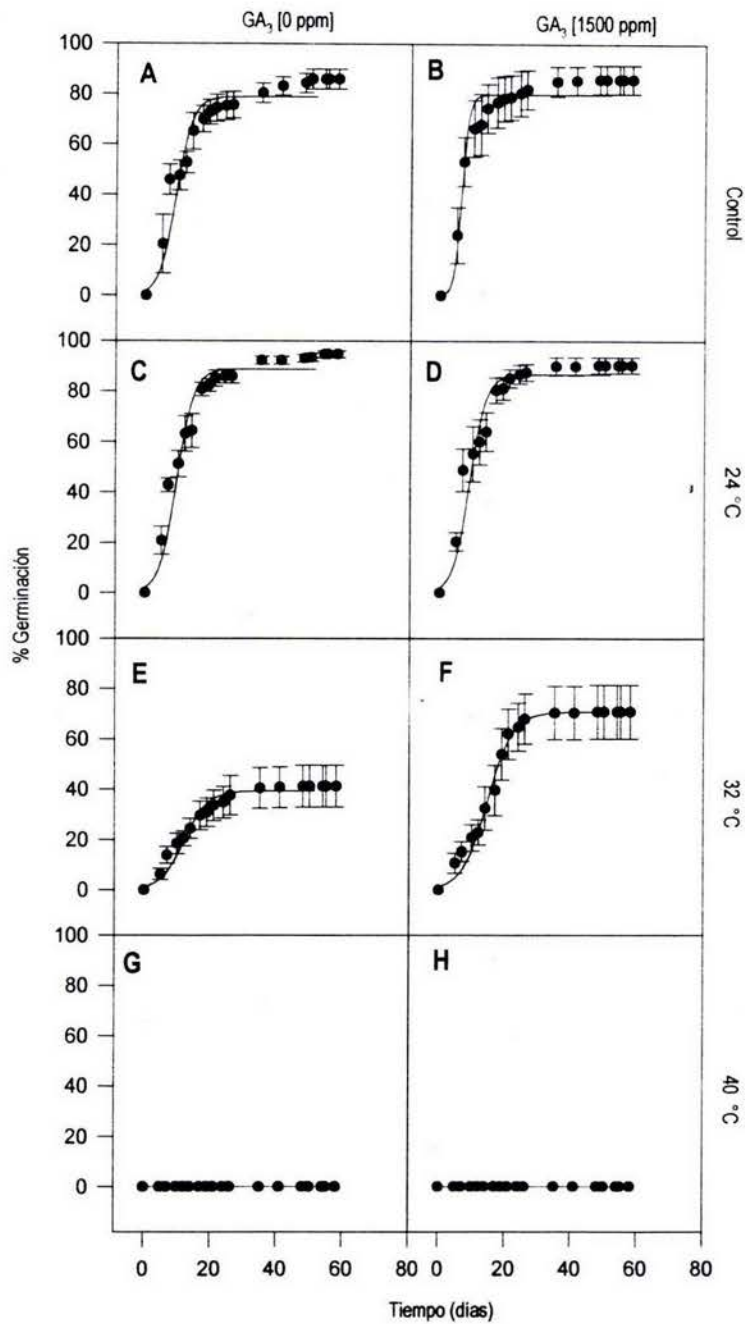


Figura 12. Efecto del calor húmedo en la germinación de *D. coccinea* ( $\pm 1DE$ ). Temperatura promedio: 24 °C (T1), 32 °C (T2) y 40 °C (T3). Los ajustes tuvieron coeficientes de determinación ( $R^2$ ) de 0.94 a 0.99 y fueron significativos con una  $P < 0.0001$ . La edad de las semillas era de siete meses, primera cohorte.



### 9.6. Incendio controlado

La duración promedio de los incendios fue de 93.67 minutos; el valor promedio de la temperatura máxima fue de 121 °C y la temperatura media fue de 52.5 °C. Sin embargo, la temperatura máxima y la promedio, así como la duración de los incendios varió ampliamente entre cada uno de los dispositivos experimentales (Tabla 4, Fig. 13). La temperatura más alta durante el incendio se registró en la charola con mayor cantidad de suelo y hojarasca (S2H3). Aunque esto no indicó que hubiera una relación entre estos dos factores y la temperatura del incendio, ya que las temperaturas en S1H2 y S2H2 fueron menores que en S2H3, pero mayores que en cualquier otro tratamiento. Mientras que en la mayoría de los incendios la duración de las temperaturas altas fue de unos cuantos segundos, en S2H2 se registraron temperaturas >100 °C por casi 40 minutos. En S2H3 se registraron las temperaturas más altas (200 - 215 °C) durante 20 minutos y las temperaturas >100 °C tuvieron una duración de 50 minutos.

Tabla 4. Temperatura registrada durante cada incendio y la capacidad germinativa respectiva. T<sub>máx</sub> = Temperatura máxima en °C, D = Duración total del incendio en minutos, T<sub>a</sub> = Temperatura acumulada en °C, T<sub>m</sub> = Temperatura promedio en °C, DE = Desviación estándar, C<sub>g</sub> = Capacidad germinativa en porcentaje.

|      | T <sub>máx</sub> | D   | T <sub>a</sub> | T <sub>m</sub> | DE    | C <sub>g</sub> |
|------|------------------|-----|----------------|----------------|-------|----------------|
| S1H1 | 45               | 38  | 1078           | 27.6           | 5.7   | 76.42          |
| S1H2 | 156              | 90  | 3474           | 36.2           | 21.63 | 73.94          |
| S1H3 | 57               | 56  | 1801           | 31.6           | 8.16  | 70.65          |
| S2H1 | 112              | 38  | 1264           | 32.41          | 14.65 | 76.53          |
| S2H2 | 124              | 162 | 8553           | 78.5           | 34.34 | 46.15          |
| S2H3 | 230              | 178 | 12963          | 109            | 70.13 | 22.45          |

Se puede inferir que la temperatura producida en los incendios (Fig. 13) tuvo un efecto en el porcentaje de germinación (Fig. 14), ya que las temperaturas elevadas por tiempo prolongado disminuyeron el porcentaje de germinación (Tabla 4, Fig. 14, S2H2 y S2H3).

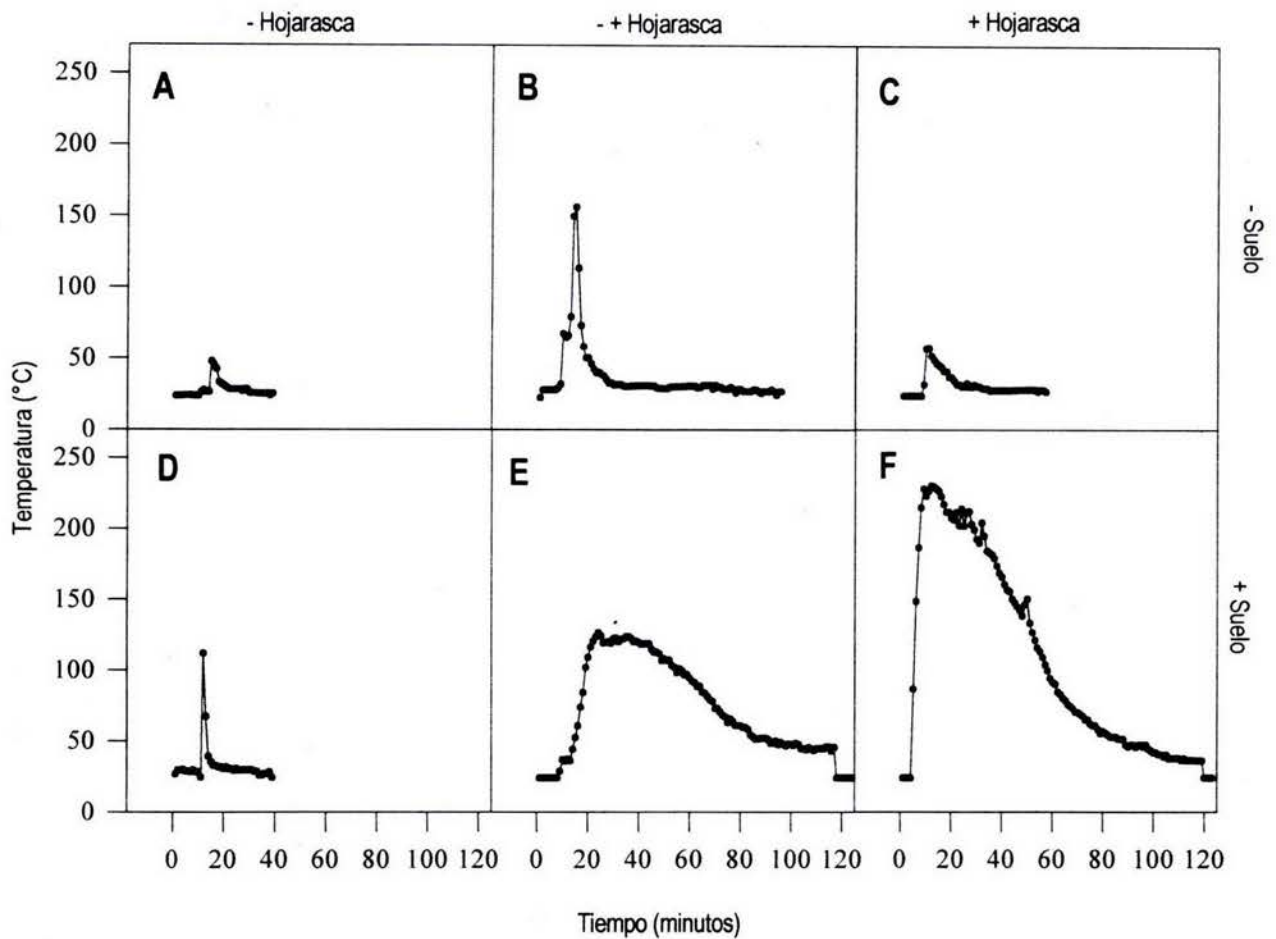


Figura 13. Temperatura promedio, cada minuto, que experimentaron las semillas de *D. coccinea* en los incendios simulados. A= S1H1, B = S1H2, C = S1H3, D = S2H1, E = S2H2 y F = S2H3 (ver texto).

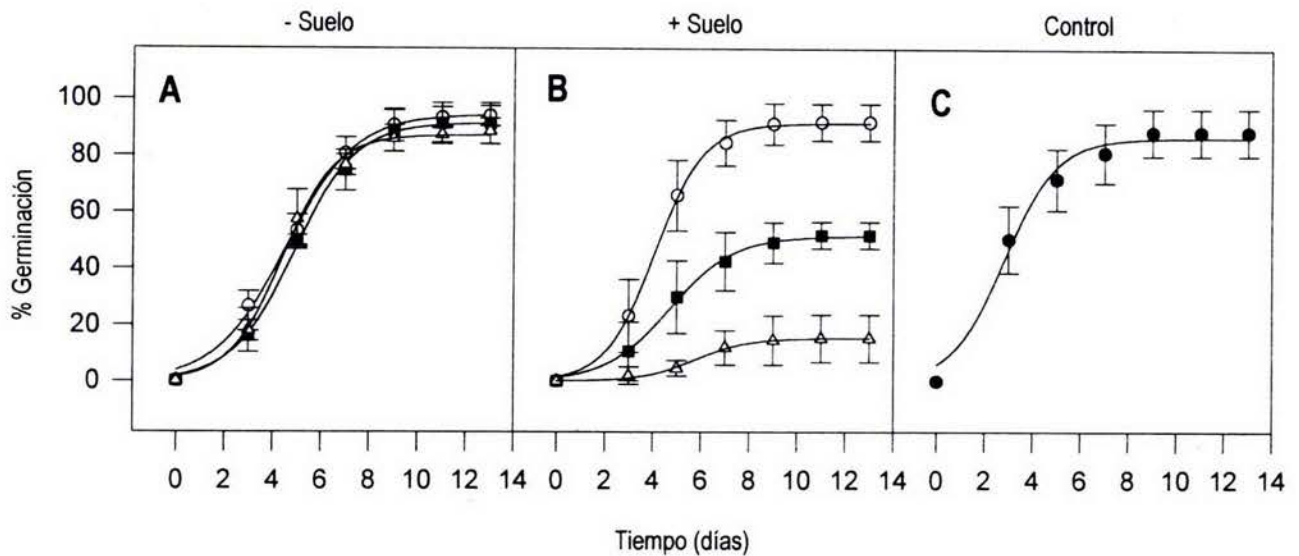


Figura 14. Germinación acumulada de semillas de *D. coccinea* ( $\pm 1$ DE) después de los incendios artificiales. **A** : (O) = S1H1, (■) = S1H2, ( $\Delta$ ) = S1H3; **B** : (O) = S2H1, (■) = S2H2, ( $\Delta$ ) = S2H3 y **C** : Control. Todas las semillas se incubaron a 25 °C. Los ajustes tuvieron coeficientes de determinación ( $R^2$ ) de 0.94 a 0.99 y fueron significativos con una  $P < 0.0001$ . La edad de las semillas era de 18 meses, primera cohorte.

Las regresiones lineales (Fig. 15A-C) indicaron una relación inversa entre la germinación y la temperatura durante los incendios. Los parámetros de las temperaturas que se relacionaron más con la germinación fueron la desviación estándar de la temperatura ( $r^2 = 0.8576$ , Fig. 15A), la temperatura acumulada ( $r^2 = 0.9341$ , Fig. 15B) y la temperatura promedio ( $r^2 = 0.9358$ , Fig. 15C). La temperatura máxima y la duración del incendio tuvieron coeficientes de correlación menores con la germinación. La mejor relación fue la de la temperatura promedio y el porcentaje de germinación, ya que presentó el mayor coeficiente de determinación; aunque en todas las relaciones la tendencia está marcada sólo por dos tratamientos (S2H2 y S2H3).

El tiempo de retardo de la germinación ( $F_{6,20} = 2.47$   $P = 0.0761$ ) y el tiempo promedio de germinación ( $F_{6,20} = 1.746$   $P = 0.1829$ ) no fueron afectados significativamente por la acción de las temperaturas altas alcanzadas durante los incendios. Los incendios disminuyeron de forma no significativa la tasa germinativa con respecto a la del control ( $F_{6,20} = 1.97$   $P = 0.1382$ ).

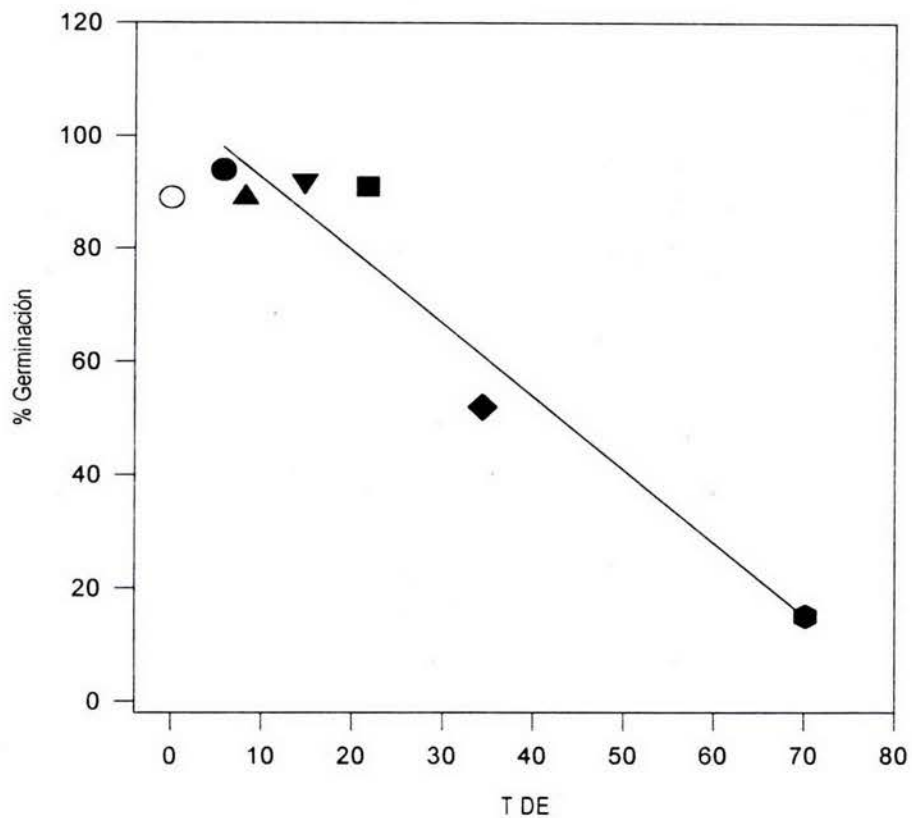


Figura 15A. Relación del porcentaje de germinación de *D. coccinea* y la desviación estándar de la temperatura ( $T_{DE}$ ) registrada durante los incendios. La curva se ajusta a una recta  $y = bx + a$ , ( $a = 100.62$  y  $b = -1.17$ ). Con un coeficiente de determinación ( $r^2$ ) de 0.8576. ○ = Control, ● = S1H1, ■ = S1H2, ▲ = S1H3, ▼ = S2H1, ◆ = S2H2 y ● = S2H3.

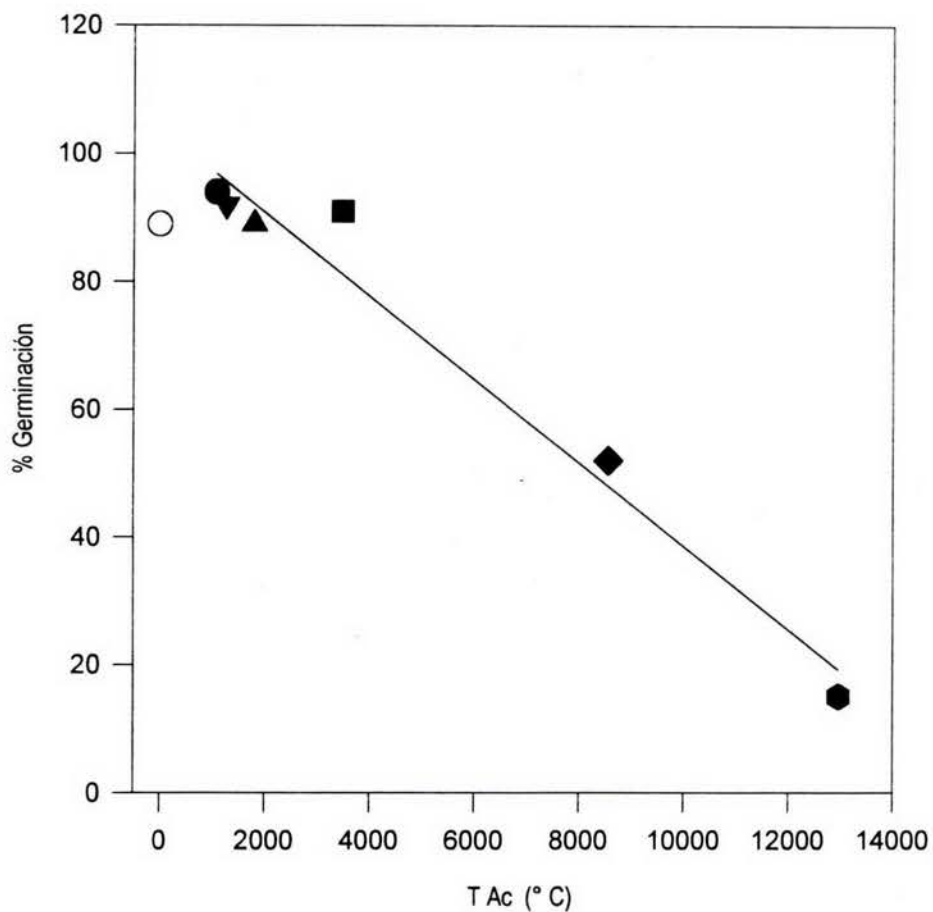


Figura 15B. Relación del porcentaje de germinación *D. coccinea* y la temperatura acumulada ( $T_{Ac}$ ) durante los incendios experimentales. La regresión se ajusta a una recta  $y = bx + a$ , ( $a = 99.73$  y  $b = - 0.006$ ). El coeficiente de determinación ( $r^2$ ) fue de 0.8976. ○ = Control, ● = S1H1, ■ = S1H2, ▲ = S1H3, ▼ = S2H1, ◆ = S2H2 y ● = S2H3.

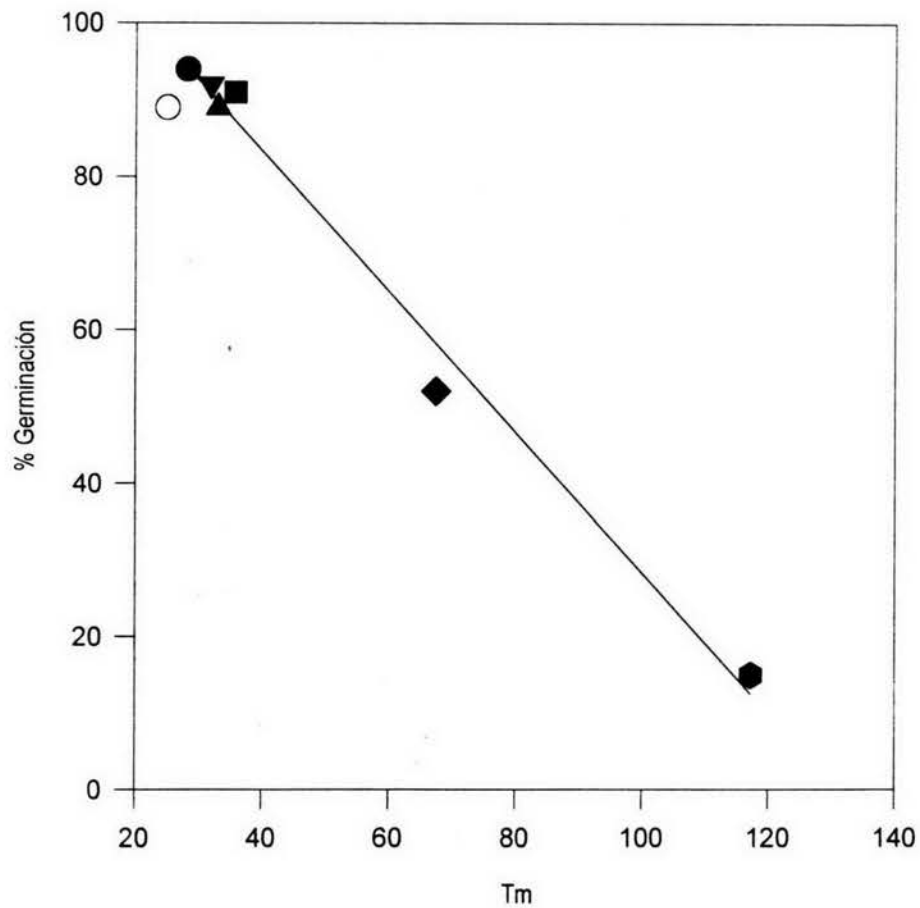


Figura 15C. Relación del porcentaje de germinación *D. coccinea* y la temperatura promedio ( $T_m$ ) durante los incendios experimentales. La regresión se ajusta a una recta  $y = bx + a$ , ( $a = 117.27$  y  $b = - 0.88$ ). El coeficiente de determinación ( $r^2$ ) fue de 0.9358. ○ = Control, ● = S1H1, ■ = S1H2, ▲ = S1H3, ▼ = S2H1, ◆ = S2H2 y ● = S2H3.

### 9.7. Ceniza

La aplicación de ceniza a semillas de la segunda cohorte, de un mes de edad (Fig. 16), disminuyó drásticamente todas las variables de germinación. La capacidad germinativa ( $F_{1,9} = 25.50$   $P = 0.0010$ ) y la tasa germinativa ( $F_{1,9} = 13.47$   $P = 0.0063$ ) fueron significativamente menores que el control.

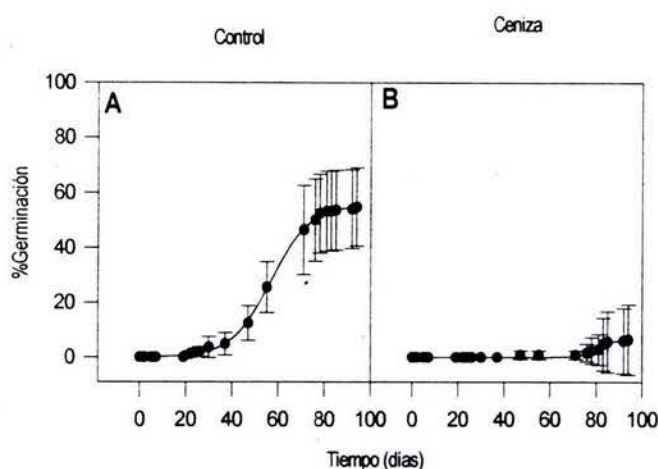


Figura 16. Efecto de la ceniza en la germinación de *D. coccinea* ( $\pm 1$ DE). Las semillas se incubaron a 25 °C. Los ajustes tuvieron coeficientes de determinación ( $R^2$ ) de 0.97 a 0.99 y fueron significativos con una  $P < 0.0001$ . La edad de las semillas era de un mes, segunda cohorte.

### 9.8. Estratificación y ceniza.

La estratificación con ceniza y la aplicación de ceniza a semillas ya estratificadas (embebidas a la luz), de la segunda cohorte, con dos meses de edad (Fig. 17) redujo significativamente la capacidad germinativa ( $F_{3,19} = 11.6$   $P = 0.0003$ ). El MRT mostró que el control y las semillas que sólo fueron estratificadas presentaron la mayor capacidad germinativa (Fig. 17A, B). La ceniza indujo un efecto adverso en la germinación (Fig. 17C,



D). Al igual que en los tratamientos descritos en el caso anterior la estratificación produjo una gran dispersión de la germinación.

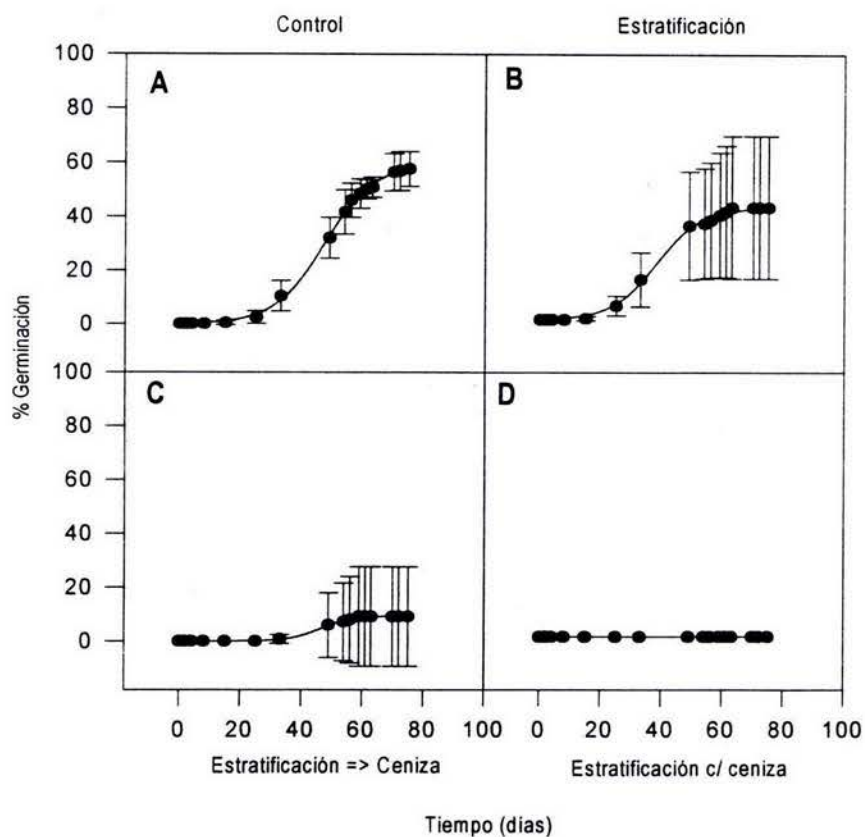


Figura 17. Efecto de la estratificación y la ceniza en la germinación de *D. coccinea* ( $\pm 1DE$ ). A = control, B = semillas estratificadas, C = semillas estratificadas, se les agregó ceniza al sembrarlas en las cámaras, D = semillas cubiertas por ceniza durante la estratificación. Todos los tratamientos se incubaron a 25 °C. Los ajustes tuvieron coeficientes de determinación ( $R^2$ )  $>0.98$  y fueron significativos con una  $P < 0.0001$ . La edad de las semillas era de dos meses, segunda cohorte.

### 9.9. Germinación en el campo

En la Tabla 5 se observa que en octubre la temperatura promedio del suelo en el Pedregal y la temperatura máxima fueron menores que en marzo; aunque en octubre la temperatura mínima resultó mayor (Fig.18).

Tabla 5. Temperatura en el suelo de los 12 micrositios, en el Pedregal de San Ángel. O = Temperatura registrada durante octubre del 2000, M = Temperatura registrada en Marzo de 1999. Tm = Temperatura promedio en °C, Tmáx = Temperatura máxima en °C, Tmín = Temperatura mínima en °C y DE = Desviación Estándar.

|   | Tm    | Tmáx  | Tmín  | DE   |
|---|-------|-------|-------|------|
| O | 15.91 | 27.79 | 13.41 | 2.33 |
| M | 18.17 | 33.5  | 10.4  | 5.8  |

En el campo, en algunos micrositios la germinación máxima (Fig. 19) fue similar a la germinación máxima obtenida en el laboratorio en semillas de la misma edad (Fig. 7G-I), mientras que en otros no rebasó el 60% (Fig. 19A, G). Sin embargo, la germinación en el campo no mostró ninguna relación con la temperatura mínima, máxima, promedio de los micrositios.

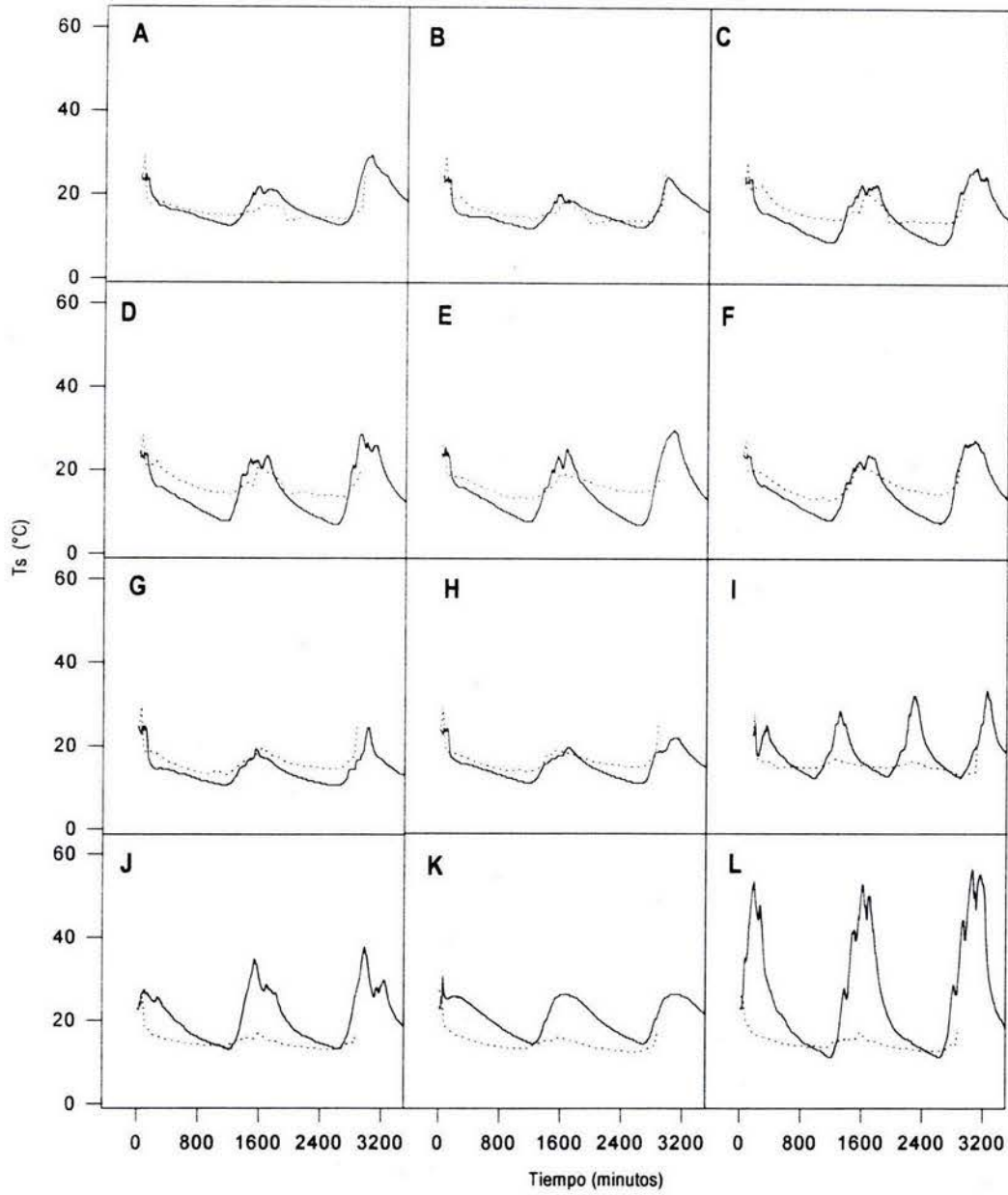


Figura 18. Registro de la temperatura del suelo de cada micrositio ( $T_s$ ) en el Pedregal de San Ángel durante dos días. Temperatura registrada en octubre de 1998 (- - -) y temperatura registrada en marzo de 1999 (—).

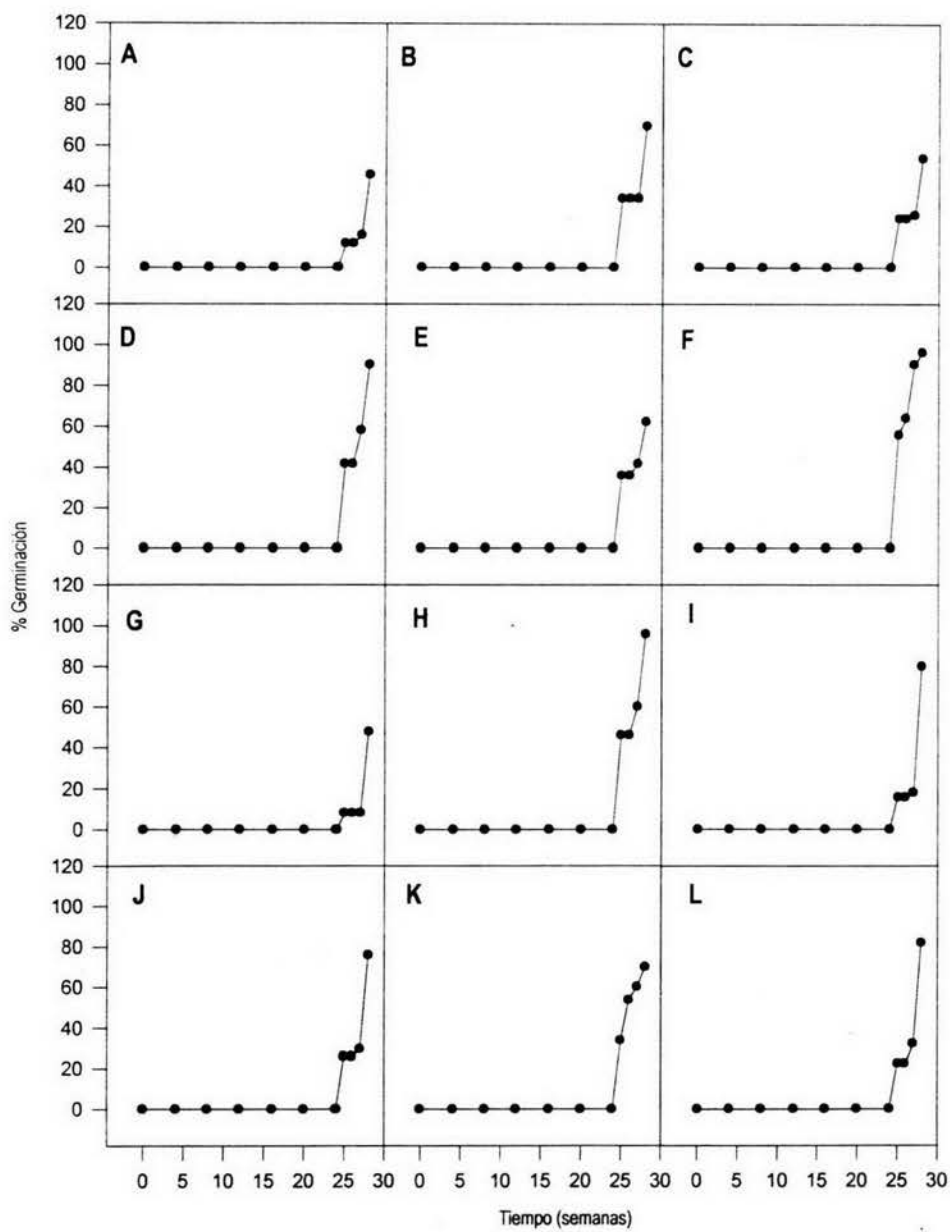


Figura 19. Germinación de *D.coccinea* en las canastas colocadas en cada uno de los 12 micrositos, en el Pedregal de San Ángel

## X. DISCUSIÓN

### *Tiempo de almacenamiento y adición de giberelinas*

Las semillas de *D. coccinea* de la primera cohorte perdieron gradualmente su latencia y a partir del cuarto mes germinaron sin dificultad. Durante el tiempo de almacenamiento ocurren cambios en el embrión que provocan su maduración (Bewley y Black 1985). En semillas de tomate, las sustancias inhibitoras de la germinación como el ABA pueden oxidarse químicamente después de un año y la sensibilidad a los factores que estimulan la germinación, como las giberelinas puede aumentar (Karssen 1995). Con el paso del tiempo las semillas de *D. coccinea* presentaron un comportamiento germinativo más homogéneo.

Las semillas en desarrollo contienen hormonas, como las giberelinas. En *Avena fatua* las semillas latentes y quiescentes presentan cantidades similares de giberelinas, lo que ocurre es que la sensibilidad a esta hormona se modifica en función del tiempo y de otras condiciones ambientales (Karssen 1995). La adición de giberelinas, en la menor concentración, aumentó la germinación de *D. coccinea* en semillas de dos meses de edad; al parecer en este momento las hormonas suplieron los efectos del tiempo de almacenamiento en las semillas. Mientras que en semillas de siete meses, una la mayor concentración de giberelinas provocó una gran dispersión en los datos de germinación; tal vez las semillas ya estaban maduras para realizar este proceso.

El mismo comportamiento respecto a la latencia inicial de las semillas de la primera cohorte se observó en las de la segunda, pero éstas al cuarto mes presentaron un comportamiento germinativo diferente. Las semillas del género *Dahlia* están reportadas como ortodoxas y permanecen viables por varios años (Hong *et al.* 1996; Bass 1980), por lo tanto, es más probable que las semillas de la segunda cohorte hayan entrado en latencia secundaria a que perdieran su viabilidad.

### *Germinación en el campo*

En la Reserva del Pedregal las semillas experimentaron un período invernal frío, después del cual permanecieron quiescentes durante el tiempo de secas. Sólo hasta el periodo de lluvias (mayo-julio) ocurrió, en un alto porcentaje, la germinación de las semillas de *D. coccinea* en los micrositios elegidos. No hubo diferencias considerables entre las temperaturas registradas en los micrositios, ni efecto alguno de la temperatura de estos en la germinación. Al parecer no es necesario que un evento adicional (como un incendio o un régimen de temperaturas altas) se presente para que la germinación de las semillas de esta especie ocurra. Las semillas permanecen latentes durante la época desfavorable del año (Allen y Meyer 1998). En el caso de las semillas de *D. coccinea*, su latencia duró dos meses que coincidieron con la época fría (noviembre y diciembre) donde pueden presentarse algunas lluvias ocasionales (Rzedowsky y Rzedowsky 1979; Meave *et al.* 1994). Si las semillas germinaran con el aporte de humedad de estas precipitaciones, las plántulas morirían debido a que la humedad no es continua y la temperatura disminuye (Borghetti *et al.* 1989).

### *Escarificación*

La escarificación aumentó la tasa germinativa, lo cual podría indicar una relación entre las cubiertas seminales y la latencia de *D. coccinea*. El largo tiempo de exposición al ácido o la concentración del mismo fueron los factores que disminuyeron la capacidad germinativa. Ya que al retirar con pinzas de disección las cubiertas seminales de *Dahlia rudis* Sor., se obtiene un alto porcentaje de germinación (42%); en semillas recién colectadas (Acosta-Baustista 1999). Los resultados sugieren que en ambas especies hay una latencia combinada, física y fisiológica, la cual sólo se pierde con el paso del tiempo y favorece la germinación aún en presencia de las cubiertas seminales relativamente duras. Estas cubiertas que obstaculizan la germinación pueden ser estructuras distintas a la testa. En *Emmenanthe penduliflora* la testa es permeable al agua y

solutos, pero existe una cutícula subdérmica que restringe el paso de solutos de alto peso molecular, por lo que la escarificación de las semillas promueve su germinación (Keeley y Fotheringham 2000). En *D. coccinea*, que presenta aquenios, la semilla está rodeada por la pared del fruto y las cubiertas seminales, las cuales son permeables al agua pero restringen mecánicamente al embrión. Además, en *Dahlia pinnata* existe una capa de fitomelaminas que previene la deshidratación del embrión (Pandey 1989). Esta capa podría existir también en *D. coccinea*, disminuir la permeabilidad al agua y limitar la germinación. Al parecer, lo que ocurre en esta especie es que con el tiempo de almacenamiento las cubiertas experimentan cambios que modifican su rigidez inicial o el embrión es capaz de romperlas por sí mismo (Baskin y Baskin 1998).

La inmadurez del embrión puede incapacitarlo para romper las cubiertas seminales antes del período de postmaduración (Baskin y Baskin 1998) y esto pudo ser la causa de la latencia de *D. coccinea*. Lo anterior apoya la idea de una latencia de tipo fisiológico y no sólo físico *sensu* Baskin *et al.* 2000; ya que las semillas después de su tiempo de postmaduración fueron capaces de romper las cubiertas seminales, lo que no ocurre con las semillas que presentan latencia física. El aumento en la germinación de las semillas provocado por las giberelinas, podría ser otra evidencia de que el embrión de las semillas de dos meses, aún se encontraba inmaduro. Por lo tanto habría que estudiar las características del embrión en ese período. También habría que evaluar el papel de las giberelinas en el rompimiento de las cubiertas seminales por la radícula, ya que se ha demostrado que su función es importante para la germinación (Karssen *et al.* 1989). Al parecer, en las semillas de tomate las GA<sub>3</sub> controlan el rompimiento de las paredes celulares del endospermo, lo cual facilita la protrusión de la radícula (Karssen 1995).

La temperatura constante y la escarificación breve aumentaron la germinación de las semillas. Esto pudo deberse a que las semillas escarificadas ya habían experimentado cierto estrés en sus cubiertas, de modo que el intervalo de temperatura elegido fue otra fuente de estrés ambiental. Los factores que influyen en la germinación interactúan entre sí y pueden favorecer este proceso siempre y cuando no exista otro factor que cause un daño más severo en las semillas (Bewley y Black 1985). Es posible que el intervalo utilizado y

no la alternancia de temperaturas fue lo que causó un efecto negativo en la germinación de *D. coccinea*. Ya que en el suelo las semillas experimentan cambios de temperatura, los cuales actúan con otros factores como luz y nitratos, provocando el rompimiento de la latencia (Murdoch *et al.* 1989). Cada especie responde de manera óptima a una determinada fluctuación de temperatura en el ambiente y esta respuesta actúa como un control de la germinación de las semillas en el tiempo (Bewley y Black 1985). En la literatura se reporta una temperatura de 16 –18 °C para el cultivo de Dahlias en Estados Unidos (Evans 1998), por lo que lo más adecuado habría sido realizar varias pruebas preliminares con intervalos de temperatura que incluyeran estas temperaturas para observar la germinación en las condiciones de temperatura de la Reserva.

Para la mayoría de las especies la temperatura alternante es un requerimiento importante, pues aumenta la permeabilidad de la membrana (Hilhorst 1998) y provoca la formación de canales acuosos debido al movimiento de los lípidos; inducido por el calor (Randall *et al.* 1997; Sheeler y Bianchi 1983). Pero en semillas deterioradas puede ocasionar la filtración de sales (Abdul-Baki y Anderson 1972) y disminuir la germinación.

La escarificación manual es el método más eficaz para eliminar la latencia de *D. rudis* en semillas recién colectadas (Acosta-Bautista 1999). Como la germinación no es un proceso dirigido por un sólo factor (Dennis 1994), tal vez en el caso de *D. coccinea* la latencia se habría podido romper al aplicar una mayor concentración de giberelinas a las semillas jóvenes.

#### *Estratificación a 5 °C*

En varias especies la estratificación rompe la latencia (Hilhorst 1998), ya que las temperaturas bajas aumentan la permeabilidad de las membranas celulares y facilitan la entrada de giberelinas a otros compartimentos de almacenamiento (Salisbury y Ross 1985) o modifican la sensibilidad de la membrana a las giberelinas endógenas (Derx y Karssen 1993; Orozco-Segovia 1999). El frío de la época invernal modifica el balance ABA / GA<sub>3</sub> o incrementa la sensibilidad al GA<sub>3</sub> endógeno (Derx y Karssen 1993). Es



posible que el frío aumentara el nivel de giberelinas endógenas en las semillas jóvenes, pero las características de las cubiertas seminales en ese momento pudieron impedir la germinación. Esto reforzaría la idea de una latencia combinada. La sincronía germinativa debida al frío podría indicar que la latencia fisiológica fue superficial y estuvo repartida diferencialmente en la población. Por lo que la estratificación en *D. coccinea* pudo suplir el efecto de las giberelinas exógenas.

Las semillas que absorben agua durante el periodo de exposición a bajas temperaturas avanzan en los procesos moleculares previos a la germinación, mientras que las semillas secas se retrasan (Cruz-García *et al.* 1995). Esto se explica debido a que las temperaturas bajas no estimulan la germinación si las semillas no están hidratadas (Baskin y Baskin 1998), ya que en los tejidos de las semillas secas cambia el estado físico del agua existente. El líquido queda inmóvil y por lo tanto no hay transporte de moléculas, la actividad enzimática disminuye y el metabolismo también (Moreno-Casasola 1996). En las semillas secas el agua está unida a las macromoléculas, en estas condiciones las propiedades termodinámicas del agua difieren de las del agua libre (Bewley y Black 1994).

La estratificación fría tanto en condiciones de luz u oscuridad favorece la germinación (Borghetti *et al.* 1989). La hidratación fue un factor clave en el aumento de la tasa germinativa en *D. coccinea*. Probablemente esto se debió a que el pretratamiento de las semillas a temperaturas bajas puede causar sensibilidad a la luz (Bewley y Black 1985; Hilhorst 1997) y estimular la biosíntesis de GA<sub>3</sub> (Derx y Karssen 1993), lo cual prepara a las semillas para la germinación. En cambio, en condiciones de oscuridad y frío se produjo una gran dispersión en los datos de germinación, posiblemente debido a la falta de la producción adicional de giberelinas. Una respuesta así podría ocurrir en los individuos que van a formar un banco de semillas (Priestley 1986).

El aumento en la tasa germinativa de las semillas secas y expuestas al frío pudo deberse a que la estratificación en condiciones de luz puede estimular la biosíntesis de GA<sub>3</sub> (Derx y Karssen 1993). En las condiciones de la Reserva las semillas experimentan condiciones similares.

La latencia regula la germinación de las semillas en el tiempo, lo cual puede ser una ventaja en la supervivencia de los individuos de la población (Bewley y Black 1985). Sin embargo, la sincronía en la germinación también es importante, pues podría producir muchos individuos al mismo tiempo y aumentar sus probabilidades de supervivencia. Ya que las semillas podrían germinar durante los periodos adecuados de temperatura y humedad y aprovechar las condiciones favorables para establecerse antes de que el ciclo de crecimiento termine (Allen y Meyer 1998; Thanos *et al.* 1995).

### *Calor húmedo*

Es posible que el calor húmedo *per se* no sea dañino, sino la forma en que se aplica a las semillas y las características físicas de éstas. Se obtiene una alta respuesta germinativa al aplicar calor húmedo (80 °C) en una atmósfera saturada con vapor de agua, mientras que el calor seco resulta inadecuado (Cushwa *et al.* 1967). La especie de estudio fue *Cassia nictitans* con cubiertas duras, que le confieren largos periodos de latencia. En *Ochroma lagopus* los resultados son similares, en ambas especies las cubiertas seminales son duras; sin embargo, en esta última especie también se encontró que exposiciones por 30 minutos en agua hirviendo producen plántulas que carecen de color (Vázquez-Yanes 1974). *D. coccinea* carece de cubiertas tan duras como las de *Cassia* o las de algunas leguminosas, por lo que la aplicación de calor húmedo a pesar de que la temperatura no rebasó los 89 °C, pudo haber dañado a las semillas.

Dependiendo del grado de hidratación, las semillas pueden ser más vulnerables al aumento en la temperatura (Bewley y Black 1994; Hilhorst 1998; Lodish *et al.* 2000). Las temperaturas altas (>30 °C) pueden modificar la permeabilidad de las membranas y provocar la filtración de aminoácidos en varias especies vegetales, reduciendo su capacidad para germinar (Hilhorst 1998; Abdul-Baki y Anderson 1972). Es decir, las temperaturas altas de preincubación pueden reinducir la latencia (Derkx y Karssen 1993). También es posible que al debilitarse la barrera de la pared del fruto, la hidratación ocurriera más rápido y esto pudiera dañar a las semillas. Algunas pueden experimentar el daño por imbibición, causado por la rápida entrada del

agua, que destruye las células cotiledonarias superficiales (Ellis *et al.* 1985). Es posible que entre mayor sea la temperatura, mayor sea el daño en las semillas. En el caso de las temperaturas intermedias que experimentaron las semillas de *D. coccinea*, parece que el calor produjo daños menores en las semillas y éstos pudieron ser compensados por el GA<sub>3</sub>. De modo que tal vez en las células de las semillas que experimentaron estas temperaturas, la concentración de las giberelinas disminuyó considerablemente. Sin embargo, para poder conocer con certidumbre lo que ocurre a las semillas de *D. coccinea* sería necesario evaluar la velocidad de imbibición de las semillas a diferentes temperaturas.

### *Calor seco*

Probablemente la exposición de las semillas al calor seco aceleró la tasa germinativa, la temperatura acumulada fue alta y pudo afectar las células de la pared del fruto o de las cubiertas seminales, y así facilitar la permeabilidad al agua (Baskin y Baskin 1998). Esto podría apoyar la relación de las cubiertas seminales y la latencia en las semillas jóvenes.

Como se mencionó anteriormente, las semillas no hidratadas tienen mayor resistencia térmica y el embrión no resulta dañado; mientras que las semillas hidratadas difícilmente sobrevivieron a temperaturas altas. Aunque las temperaturas máximas del suelo del Pedregal registradas en octubre de 1998 y marzo de 1999 no alcanzaron los 60 °C, experimentalmente las semillas resistieron esta temperatura y germinaron normalmente debido a que permanecieron secas en esa época del año. Considerando que la germinación promedio se incrementó esto podría sugerir un efecto positivo en la germinación de *D. coccinea*. Parece que el calor seco incrementó la dispersión de los resultados, hubieron réplicas con alta germinación y otras con baja, lo que pudiera indicar que las cubiertas de las semillas son heterogéneas entre la población.

La baja capacidad germinativa de estas semillas probablemente fue provocada por la latencia fisiológica del embrión, en las semillas de esta edad (cuatro meses).

### *Incendio artificial*

En los incendios experimentales se observó la existencia de micrositos. Los cinco termopares colocados en cada una de las charolas en que se realizaron los incendios, permitieron un registro confiable de la variación en las temperaturas alcanzadas. La variabilidad en la temperatura del suelo en estos incendios, al parecer estuvo relacionada con el tipo del material vegetal y sobre todo con la cantidad de suelo. En la mayoría de los incendios se registraron temperaturas relativamente bajas, incluso con niveles de hojarasca altos. A pesar de que en el diseño experimental se consideraron los pesos totales de hojarasca, pudo influir la heterogeneidad del material colectado (pastos, ramas pequeñas o hasta cladodios de *Opuntia*) y tal diversidad se reflejó en la flamabilidad del material y por lo tanto en la variabilidad espacio-temporal del incendio experimental. Lo cual puede explicar por que las temperaturas altas no acabaron con la viabilidad de todas las semillas, aunque si tuvieron un efecto negativo cuando se prolongó su duración. Las temperaturas mayores a 120 °C disminuyeron los porcentajes de germinación, pero al mantenerse estas temperaturas la germinación no ocurrió. Este fenómeno también se observa en los experimentos realizados en *Adenostoma fasciculatum* (Moreno y Oechel 1991a) y en dos especies de pino, las temperaturas similares a las de un incendio superficial (70 - 190 °C) y de duración prolongada tienen un efecto negativo en la germinación (Núñez y Calvo 2000). Probablemente la reducción en la capacidad germinativa de *D. coccinea* no se debió a que el fuego quemara las semillas, ya que éstas no mostraron daño superficial. Sin embargo, pudieron ocurrir daños imperceptibles a simple vista en las cubiertas o las semillas pudieron haber sufrido daños internos.

La temperatura del suelo en los incendios naturales no se mantiene uniforme en espacio y tiempo; influye la cantidad, tipo y distribución del material combustible, el relieve, la profundidad del suelo y el viento entre otros factores (Herranz *et al.* 1998). Las condiciones heterogéneas de los incendios provocan la supervivencia diferencial de las semillas y afectan espacialmente el reclutamiento de las plántulas (Odion y Davis 2000). La irregularidad del relieve de la Reserva (Cano-Santana y Meave 1996), la cantidad variable de

suelo presente, la naturaleza de la hojarasca y la presencia del viento son algunas de las condiciones que se combinan y de manera aleatoria pueden proteger a las semillas de los efectos destructivos de los incendios. Al parecer eso fue lo que ocurrió con *D. coccinea*, que aunque no posee cubiertas seminales tan duras como las de especies adaptadas al fuego, si resistió a los efectos de los incendios.

Esta especie produjo una gran cantidad de semillas (obs. pers.). La dispersión anémocora les permite desplazarse a sitios alejados de la planta madre y colonizar lugares con características muy diversas (Vázquez-Yanes *et al.* 1997). Por lo que las semillas también pudieron haber sobrevivido al incendio al encontrarse enterradas en el suelo a mayor profundidad, ya que el suelo puede aislar a las semillas de las altas temperaturas y mantener la temperatura promedio más estable (Bradstock y Auld 1995). Aunque en la Reserva el suelo no es muy profundo, hay sitios con grietas o depresiones donde éste se acumula en gran cantidad (Cano-Santana y Meave 1996). Las semillas también pudieron haber sobrevivido al fuego al quedar en la periferia del sitio incendiado, donde las temperaturas son menores, posiblemente parecidas a las que experimentaron las semillas en el tratamiento del calor seco. Esto pudo haber ocurrido a las semillas que experimentaron los incendios de febrero de 1998, pues ese es el periodo de secas en la Reserva del Pedregal.

Por otro lado, el fuego puede actuar como agente escarificador de las cubiertas seminales (Núñez y Calvo 2000) y como se mencionó anteriormente la escarificación de semillas jóvenes de *D. rudis* rompe la germinación. De modo que si el incendio modificó la constitución de las cubiertas seminales sin dañar a las semillas, entonces en la siguiente época de lluvias las semillas escarificadas podrían germinar más rápidamente que las de cubiertas seminales intactas y esto podría permitirles aprovechar las condiciones ambientales óptimas para crecer y establecerse en la Reserva. En la literatura se menciona que el fuego puede provocar la deshidratación de las cubiertas seminales (Keeley y Fotheringham 2000) y por lo tanto puede aumentar la tasa germinativa. Lo cual parece indicar que las cubiertas seminales o las paredes del fruto están involucradas en la latencia de *D. coccinea*.

## *Ceniza*

El efecto negativo de la ceniza en semillas de un mes de edad (segunda cohorte) podría deberse a su concentración, al pH básico debido a la hojarasca de la zona o a las condiciones del medio de incubación. El pH del suelo óptimo para la germinación de las Dahlias es de 6 – 6.5 (Evans 1998). Además La ISTA (International Seed Testing Association, en Baskin y Baskin 1998) recomienda que los medios de cultivo para germinar semillas tengan un pH de 6 – 7.5 (Baskin y Baskin 1998). De modo que lo más probable es que el pH de la ceniza haya sido el factor limitante para que la germinación de *D. coccinea* ocurriera. Otros factores que pudieron inhibir la germinación son el tiempo de exposición a las cenizas y el medio de aplicación de ésta (Keeley y Fotheringham 2000).

Otra explicación alternativa, es que la ceniza provocó condiciones de oscuridad que inhibieron los efectos estimulantes del etileno (Karssen *et al.* 1989). En algunos casos se libera etileno al humedecerse la ceniza, este compuesto en bajas concentraciones estimula la germinación de especies como *Rhus coriaria* (Ne'eman *et al.* 1999). Al parecer *R. coriaria* presenta características físicas muy distintas a *D. coccinea*. Aún en el caso de que la ceniza hubiera liberado etileno, éste fue incapaz de romper la latencia de *D. coccinea*, predominando el efecto adverso del pH o de la reducción del potencial osmótico y / o hídrico producido por la cantidad de ceniza en el medio de germinación. Algunos de los cambios que ocurren durante los incendios modifican el potencial osmótico de la solución del suelo y el pH; el cual puede inhibir la germinación (Daubenmire 1979; Henig-Sever *et al.* 1996).

## *Dahlia coccinea* en la Reserva del Pedregal

Aunque *D. coccinea* germinó tanto en el campo como en el laboratorio, la etapa de plántula es un período crítico para la propagación de estos individuos; debido a los herbívoros y a la falta de espacios con suelo, humedad y luz (Grime 1979). Las plántulas que sobreviven, crecen y después de dos meses van

desarrollando gradualmente las raíces tuberosas que les permitirán su establecimiento y permanencia (Leopold y Kriedermann 1975). Al lograrlo tienen una ventaja competitiva respecto a otras anuales que se propagan únicamente por semillas, pues su tasa de mortalidad es menor que la de las plántulas por semilla. Ya que las estructuras de perennación siguen conectadas a la planta madre que les transporta recursos suficientes para la etapa de establecimiento (Grime 1979). La reproducción sexual de *D. coccinea* le confiere una ventaja ecológica en la Reserva; promueve la variabilidad genética, benéfica en ambientes heterogéneos y frente a la presión de plagas y herbívoros (Antonovics y Ellstrand 1984), así como la dispersión a grandes distancias (Vázquez-Yanes *et al.* 1997). Lo cual es muy favorable para las semillas en este sitio donde los incendios son un fenómeno frecuente. La permanencia de los individuos aumenta sus probabilidades de supervivencia en la siguiente etapa de crecimiento, al aumentar la biomasa en forma considerable en un tiempo reducido (Herranz *et al.* 1998).

Parece que la estrategia ecológica de *D. coccinea* en la Reserva es la de producir gran cantidad de semillas (individuos genéticamente distintos), de modo que las probabilidades de supervivencia aumenten. A los pocos individuos que logran establecerse sólo les falta crecer y desarrollar las estructuras de permanencia en esos sitios con recursos, para que el mismo individuo pueda surgir en ese sitio al siguiente ciclo de crecimiento.

Después de los incendios ocurridos durante 1998 en el Pedregal de San Ángel se observó una gran proliferación de *D. coccinea* (Martínez-Mateos 2001). Sin embargo, con los diseños experimentales elaborados no se encontró una relación directa del fuego con la germinación. Posiblemente la abundancia de *D. coccinea* se debió a que los incendios en la Reserva liberaron una gran cantidad de nutrientes que fueron aprovechados por esta especie. Por lo tanto, sería interesante determinar el efecto del fuego sobre las raíces tuberosas. Por lo que se requiere realizar experimentos en las estructuras de perennación, que permanecen enterradas y latentes durante la época desfavorable (De Hertogh y Le Nard 1993); cuando ocurren los

incendios en el Pedregal. Ya que en algunas especies las estructuras vegetativas son estimuladas por la temperatura (Wen-Hao y Nishimoto 1997).



## XI. CONCLUSIONES

Esta tesis aporta datos sobre la germinación y latencia de *D. coccinea*. El conocimiento de la fisiología germinativa de esta especie es importante para entender su comportamiento y el de otros miembros de la familia Asteraceae en la Reserva del Pedregal, con características anatómicas y fisiológicas similares. Este conocimiento podría ser útil para el proyecto de restauración ecológica que se está realizando en esta zona.

- *D. coccinea* es una semilla ortodoxa, no fotoblástica. Presentó una latencia física y fisiológica no profunda. El factor principal en el rompimiento de la latencia fue el tiempo de almacenamiento.
- La escarificación con ácido sulfúrico aumentó la tasa germinativa. La concentración del ácido o el tiempo de exposición de las semillas a éste tuvieron un efecto nocivo en la capacidad germinativa.
- A temperatura constante el tratamiento con hormonas compensa el efecto de la escarificación por un minuto, sobre la germinación de esta especie.
- Las giberelinas también promovieron la germinación de *D. coccinea* durante los primeros meses de almacenamiento. Lo cual indicó que el nivel hormonal en el embrión no fue suficiente para promover la germinación.
- Los resultados de los experimentos de escarificación, calor seco y del incendio experimental sugirieron que las cubiertas seminales y la pared del fruto fueron uno de los factores que implantaron la latencia en esta especie.
- Las semillas de la primera cohorte no adquirieron latencia secundaria durante el tiempo que estuvieron almacenadas, mientras que las de la segunda cohorte si presentaron este comportamiento. Lo cual prueba la variabilidad en la respuesta germinativa entre las semillas del mismo sitio pero de cosechas de distintos años.

- A temperatura constante (25 °C) la especie tuvo una buena capacidad germinativa. Las semillas no necesitaron un régimen de temperatura elevada o baja para germinar. El efecto negativo del incendio en las semillas de *D. coccinea* depende de la intensidad de las temperaturas altas y su duración.
- Las temperaturas experimentales del incendio fueron similares a las obtenidas en otros estudios. La baja germinación de las semillas de *D. coccinea* podría deberse principalmente a la falta de cubiertas seminales tan duras como las de algunas leguminosas, lo cual las vuelve más vulnerables a las temperaturas altas.
- El fuego no tuvo un efecto totalmente deletéreo para la germinación de *D. coccinea*. Incluso podría tener un papel de agente escarificador de estas semillas y favorecer la germinación en los periodos de humedad y temperatura adecuados. Sin embargo, habría que realizar otros estudios en el campo para determinar si los efectos indirectos del fuego favorecen este proceso.

## XII. PERSPECTIVAS

Para determinar el factor causal de la latencia en esta especie, habría que realizar estudios anatómicos en las cubiertas seminales, la pared del fruto o la capa de fitomelaminas de las semillas recién colectadas. Para saber si estas estructuras de manera individual o conjunta experimentan cambios en los primeros meses de almacenamiento que promuevan la germinación.

Habría que realizar también, experimentos de escarificación (no destructivos) a semillas recién colectadas, así como adicionar giberelinas para evaluar el estado fisiológico del embrión.

El conocimiento de la fisiología de la germinación de *D. coccinea* podría ser útil para propagar las especies cultivadas. Aunque comercialmente se prefieren las raíces tuberosas, esto podría modificarse como ocurre ahora en la propagación por semilla en papa; técnica que elimina enfermedades y facilita su transportación (Schioler 2002).

Debido a la gran comercialización de varias especies de *Dahlia* a escala internacional, *D. coccinea* al ser una especie silvestre podría considerarse como una fuente de genes potencialmente útiles para el mejoramiento de especies ornamentales.

El análisis histológico de las estructuras de perenación podría poner fin a la confusión creada por la gran diversidad de términos empleados para referirse a ellas.

## LITERATURA CITADA

- Abdul-Baki AA y JD Anderson, 1972 Physiological and biochemical deterioration of seeds. En: Physiological Ecology. A Series of Monographs, Texts and Treatises. Germination Control, Metabolism and Pathology. TT Kozlowski (ed.) Vol.1.
- Acosta-Bautista E, 1999 Estudio preliminar sobre caracterización y germinación de semillas de *Dahlia rudis* Sor. A temperaturas bajas. Tesis profesional. Universidad Autónoma de Chapingo. Departamento de Fitotecnia.
- Allen P S y S E Meyer, 1998 Ecological aspects of seed dormancy loss. Seed Science Research 8, 183-191.
- Alvarez-Sánchez SJ, J Carabias-Lillo, J Meave del Castillo, P Moreno-Casasola, D Nava-Fernández, F Rodríguez-Zahar, C Tovar-González y A Valiente-Banuet, 1982 Proyecto para la creación de una reserva en el Pedregal de San Ángel. En: Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, 1994 Rojo A (ed).
- Antonovics J y NC Ellstrand, 1984 Experimental studies of the evolutionary significance of sexual reproduction. I. A test of the frequency-dependent selection hypothesis. Evolution 38(1), 103-115.
- Baskin C y JM Baskin, 1998 Seeds, Ecology, Biogeography and Evolution of Dormancy and Germination, Academic Press, E.U.A.
- Baskin C, JM Baskin y Li Xiaojie, 2000 Taxonomy, anatomy and evolution of physical dormancy in seeds. Plant Species Biology 15, 139-152.
- Bass L N, 1980 Flower seed storage. Seed Science and Technology, 8, 591-599.
- Begon M, 1988 Individuos, Poblaciones y Comunidades, Omega, Barcelona.
- Bewley JD y M Black, 1985 Physiology of Seeds. Development and Germination, Plenum, Londres.
- Bewley JD y M Black, 1994 Seeds: Physiology and Development and Germination, 2<sup>nd</sup>. Edition, Plenum Press, Nueva York.

- Bewley JD, 1997 Seed germination and dormancy, *The Plant Cell*, Vol. 9, 1055-1066.
- Bienz DR, 1993 *The Why and How of Home Horticulture*, 2<sup>nd</sup> Edition, Freeman Co. Nueva York.
- Bond WJ y BW Wilgen, 1996 *Fire and Plants*, Chapman and Hall, Londres.
- Borghetti M, GG Vendramin, R Giannini y A Schettino, 1989 Effects of stratification of *Pinus leucodermis*. *Acta Oecologica. Oecol. Plant.* Vol.10, 1, 45-56.
- Bradstock RA y TD Auld, 1995 Soil temperatures during experimental bushfires in relation to fire intensity: consequences for legume germination and fire management in southeastern Australia. *Journal of Applied Ecology* 32, 76-84.
- Bye R, E Linares, J Reyes, A Gutiérrez de la Rosa y G Treviño, 1999 Algunas dalias de México, hoja informativa para el calendario año 2000, Jardín Botánico del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Cano-Santana Z y J C Meave, 1996 Sucesión primaria en derrames volcánicos: el caso del Xitle. *Ciencias* 41: 58-68.
- Come D, 1968 Perméabilité a l'oxygene et au gaz carbonique des enveloppes séminales de diverses especes, 1-6.
- Come D, 1970 *Les obstacles a la germination*. Ed.Mason, Paris.
- Comisión de Recursos Naturales y Desarrollo Rural (CORENA) del Gobierno del Distrito Federal, 1998. Informe de la campaña de prevención y combate de incendios forestales 1997 – 1998.
- Cooper CF, 1961, The ecology of fire, reprinted from *Scientific American*, Abril, Vol.204, 4, 150-160.
- Cushwa CT, RE Martin y RL Miller, 1967 The effects of fire on seed germination, *Journal of Range Management*, 21(4): 250-254.
- Cruz-García F, LF Jiménez y JM Vázquez-Ramos, 1995 Biochemical and cytological studies on osmoprimed maize seeds. *Seed Science Research*. 5, 15-23.

- Daubenmire RF, 1979 Ecología Vegetal, Tratado de Autoecología de Plantas, Limusa.
- Dennis Jr.FG, 1994 Dormancy – What we know (and don't know). HortScience, Vol. 29(11), 1249-1255.
- Departamento de Bomberos de la Universidad Nacional Autónoma de México, Reporte Anual, 1998.
- De Hertogh AA y M Le Nard, 1993 Dahlia. En: De Hertogh AA y M Le Nard (eds.). The Physiology of Flower Bulbs. Elsevier Science Publishers. The Netherlands pp: 273-283.
- Derkx MPM y CM Karssen, 1993 Effects of light and temperature on seed dormancy and gibberellin-stimulated germination in *Arabidopsis thaliana*: studies with gibberellin and –insensitive mutants. Physiologia Plantarum 89: 360-368.
- Eguiarte-Frums LE, 1983 Tesis de licenciatura, UNAM, Facultad de Ciencias, Departamento de Biología. Instituto de Ecología, México, D.F.
- Ellis RH, TD Hong y EH Roberts, 1985 Handbook of Seed Technology for Genebanks. Vol. I Principles and Methodology. Department of Agriculture and Horticulture, International Board for Plant Genetic Resources, University of Reading, Reino Unido.
- Evans E, 1998 Dahlias for the home landscape, 7/98 HIL-8500. Extension Associate Department of Horticultural Science. [www.ces.ncsu.edu/depts/hort/hil/hil-8500.html](http://www.ces.ncsu.edu/depts/hort/hil/hil-8500.html)
- Fuller M, 1991 Forest Fires, An Introduction to Wildland Fire Behavior, Management, Firefighting and Prevention. Wiley Nature Editions, Nueva York.
- Gaceta UNAM, 1997 Acuerdo de reestructuración de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel.
- González-Zertuche AML y Orozco-Segovia A, 1996 Métodos de análisis de datos en la germinación de semillas, un ejemplo: *Manfreda brachystachya*. Bol.Soc.Bot.México 58: 15-30.
- Gómez-Pompa A y S Del Amo-Rodríguez, 1985 Investigaciones sobre la Regeneración en Selvas Altas en Veracruz, México. Instituto Nacional sobre Recursos Bióticos. Alambra mexicana.
- Grime JP, 1979 Plant Strategies and Vegetation Processes. John Wiley and sons, Nueva York.

- Hanley ME y M Fenner, 1998 Pre germination temperature and the survivorship and onward growth of Mediterranean fire-following plant species, *Acta Oecologica* 19(2): 181-187. Elsevier, Paris.
- Harper JL, 1977 *The Population Biology of Plants*. Academic Press, Londres.
- Hartmann HT y DE Kester, 1998 *Propagación de Plantas, Principios y Prácticas*, 6ª. Reimpresión, México.
- Henig-Sever N, A Eshel y G Ne'eman, 1996 pH and osmotic potential of pineash post-fire germination inhibitors, *Physiologia Plantarum*, 96: 71-76.
- Herranz JM, P Ferrandiny y J Martínez-Sánchez, 1998 Influence of heat on seed germination of seven Mediterranean Leguminosae species. *Plant.Ecol.*136: 95-103.
- Herrera-Legarreta A y L Almeida-Leñero, 1994 Relaciones fitogeográficas de la flora vascular de la Reserva del Pedregal de San Ángel. En: *El pedregal de San Ángel Ecología, Historia Natural y Manejo*, México.D.F. Rojo A (ed.). México.D.F. 1ªedición. UNAM.
- Hilhorst HWM, 1997 Seed dormancy, *Seed Science Research* 7, 221-223.
- Hilhorst HWM, 1998 The regulation of secondary dormancy. The membrane hypothesis revisited. *Seed Science Research* 8, 77-90.
- Hong TD, S Linington y RH Ellis, 1996 Seed storage behavior: A compendium. *Handbook for genebanks* 4. International Plant Resources, Roma.
- Jacobsen JV y PM Chandler, 1990 Gibberellin and abscisic in germinating cereals. En: *Plant Hormones and Their Role in Plant Growth and Development*. PJ Davies (ed.). Kluwer Academic Publishers, Londres.
- Karssen CM, S Zagórski, J Kępczynski y SPC Groot, 1989 Key role for endogenous gibberellins in the control of seed germination. *Ann. Bot.* 63:71-80.
- Karssen CM, Hormonal regulation of seed development, dormancy, and germination studied by genetic control. En: *Seed Development and Germination*, 1995 Kigel J y G Galili (eds.). Nueva York, Marcel Dekker. pp: 333-350.

- Keeley JE y CJ Fotheringham, 1998 Smoke-induced seed germination in California Chaparral. *Ecology*, 79(7), 2320-2336.
- Keeley JE y CJ Fotheringham, 2000 Role of fire in regeneration from seed. En: *The Ecology of Regeneration in Plant Communities*, (ed.). Fenner M, p: 311-330, 2<sup>nd</sup>. Edition, CAB International.
- Keith DA, 1997 Combined effects of heat shock, smoke and darkness on germination of *Epacris stuartii* Stapf, and endangered fire-prone Australian shrub, *Oecologia* 112: 340-344. Springer Verlag.
- Komarek EV, 1967 Fire and the ecology of man, reprinted from the Proceedings 6<sup>th</sup> Annual Tall Timbers Fire Ecology Conference, Marzo 6-7, pp: 143-170.
- Leopold AC y PE Kriederman, 1975 *Plant Growth and Development*, 2<sup>a</sup> Edición, Mc.Graw Hill, Nueva York.
- Lodish H, A Berk, SL Zipursky, P Matsudaira, D Baltimore y J Darnell, 2000 *Molecular Cell Biology*, 4<sup>th</sup> Edition, W.H.Freeman and Co. E.U.A..
- Martínez-Mateos AE, 2001 Regeneración natural después de un disturbio por fuego en dos microambientes contrastantes de la Reserva Ecológica El Pedregal de San Ángel. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM.
- Martínez-Orea Y, 2001 Efecto del fuego sobre el banco de semillas de la Reserva Ecológica El Pedregal de San Ángel. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Meave J, J Carabias, V Arriaga y A Valiente-Banuet, 1994 Observaciones fenológicas en el Pedregal de San Ángel. En: *El Pedregal de San Ángel Ecología, Historia Natural y Manejo*. Rojo A (ed.), 1a.edición. UNAM.
- Métraux JP, 1990 Gibberellins and plant cell elongation. En: *Plant Hormones and Their Role In Plant Growth and Development*. PJ Davies (ed.). Kluwer Academic Publishers, Londres, pp : 296-317.
- Mohamed-Yasseen Y, SA Barringer, WE Splittstoesser y S Constanza, 1994 The role of seed coats in seed viability. *The Botanical Review* 60, 427-439.



- Moreno JM y WC Oechel, 1991a Fire intensity effects on germination of shrubs and herbs in southern California chaparral. *Ecology* 72(6): 1993-2004.
- Moreno JM y WC Oechel, 1991b Fire intensity and herbivory effects on postfire resprouting of *Adenostoma fasciculatum* in southern California chaparral. *Oecologia* 85: 429-433.
- Moreno-Casasola P, 1996 Vida y Obra de Granos y Semillas, colección La Ciencia Para Todos, Fondo de Cultura Económica, México D.F.  
[http://omega.ilce.edu.mx:3000/sites/ciencia/volumen3/ciencia3/146/htm/sec\\_9.htm](http://omega.ilce.edu.mx:3000/sites/ciencia/volumen3/ciencia3/146/htm/sec_9.htm)
- Murdoch AJ, EH Roberts y CO Goedert, 1989 A model for germination responses to alternating temperatures. *Annals of Botany* 63: 97-111.
- National Geographic, marzo 1999 El Niño, Círculo vicioso de la naturaleza, pp: 73-95.
- Ne'eman G, N Henig-Sever y A Eshel, 1999 Regulation of the germination of *Rhus coriaria*, a post-fire pioneer, by heat, ash, pH, water potential and ethylene. *Physiol.Plant.*106: 47-52.
- Núñez MR y L Calvo, 2000 Effect of high temperatures on seed germination of *Pinus sylvestris* and *Pinus halepensis*. *Forest Ecology and Management*. 131: 183-190.
- Obroucheva NV y OV Antipova, 2000 The distinct controlling of dormancy release and germination commencement in seeds. En: *Dormancy in Plants. From Whole Plant Behavior to Cellular Control*. Viémont JD y J Crabbé (eds.). CAB International, Cambridge, Reino Unido.
- Odion CD y FW Davis, 2000 Fire, soil heating, and the formation of vegetation patterns in chaparral. *Ecological Monographs*, 70 (1): 149-169 by the Ecological Society of America.
- Orozco-Segovia A, 1989 Fisiología y ecología del fitocromo: su función en las semillas. *Bol.Soc.Bot.México*. 49: 71-84.
- Orozco-Segovia A, 1999 Procesos ecofisiológicos que intervienen en la germinación de semillas de especies tropicales. Papel de los fitocromos. Pp:59-66. En: *Ecofisiología vegetal y conservación de*

recursos genéticos. Orellana R, JA Escamilla y A Larque-Saavedra (eds.). Centro de Investigación Científica de Yucatán.

- Pandey AK, 1989 Developmental anatomy of seeds and fruits in *Galinsoga parviflora* and *Dahlia pinnata* (Asteraceae). Journ.Jap.Bot.Vol.64 No. 7: 204-213.
- Parker DE y PD Jones, 1996 Global surface temperatures, Nature, Vol.138, 23 Mayo.
- Priestley DA, 1986 Seed Aging.Implication for Seed Storage and Persistence in the Soil. Comstock Publishing Associates. A division of Cornell University Press. Ithaca y Londres, pp:304.
- Quick CR, 1959, *Ceanothus* seeds and seedlings on burns, Madroño 15: 79-81.
- Randall D, W Burggren y K French, 1997 Animal Physiology. Mechanisms and adaptations. W.H. Freeman and Company, Nueva York.
- Raven PH, RF Evert y SE Eichhorn, 1992 Biology of Plants, 5<sup>th</sup> Edition, Worth Publishers, E.U.A.
- Rojo A., 1994 El Pedregal de San Ángel Ecología, Historia Natural y Manejo, México.D.F, 1ªedición, UNAM.
- Rzedowski J, 1954 Vegetación del Pedregal de San Ángel, Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. México.D.F., Vol. 8, No. 1-2, pp: 59-129.
- Rzedowski J y GC de Rzedowski, 1979 Flora Fanerogámica del Valle de México. Tomo 1, Ed.Continental.
- Salmerón de Diego J, 1975 Las dalias, Ministerio de Agricultura, Núm. 15-75 HD, Madrid.
- Salisbury FB y CW Ross, 1985 Plant Physiology, 3<sup>rd</sup> Edition Wadsworth Pub.Co, California.
- Salisbury FB y CW Ross, 1992 Plant Physiology, 4<sup>th</sup> Edition Wadsworth Pub.Co, California.
- Schioler E, 2002 From the Rural Heart of Latinamerica. Farmers, Agricultural Research and Livelihoods. Future Harvest, Dinamarca, 7-12.
- Schmitter E, 1953 Investigación Petrológica en las lavas del Pedregal de San Ángel. En: El Pedregal de San Ángel Ecología, Historia Natural y Manejo. Rojo A. (ed.). 1994 1ªedición, UNAM, México.

- Sheeler P y DE Bianchi, 1983 Cell Biology Structure, Biochemistry and Function. 2ª Edición, John Wiley and Sons, Nueva York.
- Sorensen PD, 1969 Revision of the genus *Dahlia* (Compositae-Heliantheae-Coreopsidinae) *Rhodora* 71:309-416.
- Stromgaard P, 1984 The immediate effect of burning and ash-fertilization. *Plant and Soil*. No. 80: 307-320.
- Taiz L y E Zeiger, 1991 *Plant Physiology*, California, Benjamin Cummings.
- Thanos CA, CC Kadis y F Skarou, 1995 Ecophysiology of germination in the aromatic plants thyme, savory and oregano (Labiatae), *Seed Science Research*, 5: 161-170.
- Valiente-Banuet A, y E de Luna-García, 1990 Una lista florística actualizada para la reserva del Pedregal de San Ángel, México.D.F, *Acta Botánica Mexicana*, 9: 13-30.
- Vázquez-Yanes C, 1974 Studies on the germination of seeds of *Ochroma lagopus* Swartz. Reprinted from *Turrialba* Vol. 24, No. 2: 176-179. Cuatrimestre: Abril-Junio.
- Vázquez-Yanes C, A Orozco, M Rojas, ME Sánchez y V Cervantes, 1997 *La Reproducción de las Plantas: Semillas y Meristemas*, La Ciencia Para Todos, Fondo de Cultura Económica.
- Wen-Hao S y RK Nishimoto, 1997 Dormancy release of purple nutsedge tuber buds by a single thermal pulse. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 122(3):306-309.
- Went FW, G Juhren y MC Juhren, 1952 Fire and biotic factors affecting germination. *Ecology* Vol. 33 No. 3: 351-364.