

00345

6
Rej



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

“EFECTO DE LA LUZ Y LA TEMPERATURA EN LA
RESPUESTA GERMINATIVA DE LAS PRINCIPALES
MALEZAS DE LA ZONA DE MILPA ALTA EN EL
D.F. Y SU REPERCUSION EN LA INVASION
DEL CULTIVO DEL NOPAL”

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS (BIOLOGIA VEGETAL)

P R E S E N T A :

ROGELIO MARTIN MORAN PERALES

DIRECTORA DE TESIS: DRA. ALMA DELFINA LUCIA OROZCO SEGOVIA.

269798

1999

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Agradecimientos:

Al Instituto de Ecología de la Universidad Nacional Autónoma de México
Lugar en donde se realizó la experimentación para la elaboración de esta Tesis y
a DGAPA-UNAM que otorgó los recursos para el proyecto (IN-207892 e IN-102991).

A mi directora la Dra. Alma Delfina Lucía Orozco Segovia
Por la enseñanza y la paciencia.

Al resto de mi comité tutorial:

El Dr. Fco. Javier Espinosa y la Dra. Alicia Brechu
Por sus asesorías.

A todos mis compañeros y amigos del laboratorio de
Fisiología Ecológica del Instituto de Ecología
Por hacer placentera mi estancia en el Instituto.

A mis hermanos Jaime y Marina
El verdadero apoyo de la vida cotidiana.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología
Por la Beca durante mis estudios de Maestría.

A todos los amigos que he encontrado
Por mi paso por esta Universidad.

Esta Tesis esta dedicada a:

Rogelio Morán Oaxaca (1935-1998 †)

Quien no sólo me dio la vida, sino también la

Libertad para vivirla.

INDICE

RESUMEN	1
INTRODUCCION GENERAL	2
OBJETIVOS:	3
Objetivo general	3
Objetivos particulares	3
HIPOTESIS GENERAL	4
HIPOTESIS PARTICULARES	4
ANTECEDENTES GENERALES	5
1.- Características de las malezas.	5
2.- Interacción cultivo-maleza.	6
3.- Formación del banco de semillas de malezas.	9
4.- Factores que controlan la germinación de las semillas.	9
5.- Longevidad de las semillas.	12
6.- Tipos de latencia.	14
7.- El establecimiento de las malezas.	15
BIBLIOGRAFIA CITADA.	16
LA ZONA DE TRABAJO, LAS ESPECIES DE MALEZAS Y EL CULTIVO.	18
Localización de la zona de colecta y experimentación	18
Las especies utilizadas	18
El cultivo del nopal	19
I.- REQUERIMIENTOS DE LUZ Y TEMPERATURA PARA LA GERMINACION DE CINCO ESPECIES DE MALEZAS EN MILPA ALTA D.F. EN EL CULTIVO DEL NOPAL.	21
INTRODUCCION.	21
MATERIALES Y METODOS.	24
Material biológico utilizado.	24
Pruebas de germinación en diferentes condiciones de luz y temperatura.	24
Procedimientos Generales:	24
Pruebas de germinación.	25
Pruebas estadísticas	25
RESULTADOS	26

1.- Recién colectadas las semillas.	29
2.- Después de 6 meses de colecta.	31
3.- Después de un año de almacenamiento.	34
4.- Respuesta al Acido Giberélico (AG).	35
DISCUSION.	37
Temperatura	37
Luz.	39
Tiempo de almacenamiento.	41
El ácido giberélico en la respuesta germinativa.	42
El medio ambiente en el cultivo del nopal y nuestras especies	43
CONCLUSIONES.	44
Estas especies y el cultivo del nopal.	44
BIBLIOGRAFIA CITADA.	45
II.-EFECTO DEL ENTERRAMIENTO EN LA LATENCIA DE LAS SEMILLAS DE CINCO ESPECIES DE MALEZAS EN LA ZONA DE MILPA ALTA, D.F.	49
INTRODUCCION.	49
MATERIALES Y METODOS.	51
Inhumación y exhumación de las semillas.	51
Experimentos de Germinación	52
-Procedimientos Generales:	52
-Pruebas de germinación.	53
-Pruebas estadísticas	54
RESULTADOS	54
<u>Tagetes tenuifolia:</u>	56
<u>Salvia polystachya:</u>	57
<u>Reseda luteola:</u>	59
<u>Amaranthus hybridus:</u>	63
<u>Piqueria trinervia:</u>	65
DISCUSION.	68
Luz, temperatura y respuesta germinativa.	68
El sitio de enterramiento y la respuesta germinativa (una respuesta al microclima).	72
<u>Salvia polystachya</u>	72
<u>Piqueria trinervia:</u>	73

<u>Amaranthus hybridus</u>	74
<u>T. tenuifolia</u> y <u>Reseda luteola</u>	74
El enterramiento y la respuesta germinativa.	74
La germinación bajo capas profundas del suelo.	76
Cambios estacionales y la respuesta germinativa del banco de semillas.	77
CONCLUSIONES.	79
BIBLIOGRAFIA CITADA.	81
III- GERMINACION EN CAMPO DE CINCO ESPECIES DE MALEZAS DE LA ZONA DE MILPA ALTA, D.F. Y SU INVASIBILIDAD DEL CULTIVO DEL NOPAL.	
	85
INTRODUCCION.	85
MATERIALES Y METODOS.	88
Experimentos de germinación.	88
Controles.	89
RESULTADOS.	89
DISCUSION.	93
CONCLUSIONES.	96
BIBLIOGRAFIA CITADA.	97
DISCUSION GENERAL.	99
CONCLUSIONES FINALES.	103
<u>Tagetes tuenifolia:</u>	103
<u>Salvia polystachya:</u>	103
<u>Reseda luteola:</u>	104
<u>Amaranthus hybridus:</u>	105
<u>Piqueria trinervia:</u>	106
BIBLIOGRAFIA CITADA.	106
ANEXO I	108
ANEXO II	112

INDICE DE FIGURAS

Figura 1	30
Figura 2	36
Figura 3	58
Figura 4	60
Figura 5	62
Figura 6	64
Figura 7	66
Figura 8	67
Figura 9	92

EFFECTO DE LA LUZ Y LA TEMPERATURA EN LA RESPUESTA GERMINATIVA DE LAS PRINCIPALES MALEZAS DE LA ZONA DE MILPA ALTA EN EL D.F. Y SU REPERCUSION EN LA INVASION DEL CULTIVO DEL NOPAL.

RESUMEN.

En el presente trabajo se estudió la respuesta germinativa a la luz y a la temperatura de cinco especies de malezas que se establecen en diferentes cultivos agrícolas en Milpa Alta, D.F.: Tagetes tenuifolia, Salvia polystachya, Amaranthus hybridus, Piqueria trinervia y Reseda luteola. Se relacionó dicha respuesta con las características que se encuentran en una parcela de nopal con el fin de determinar si las respuestas germinativas encontradas para cada especie son determinantes en el hecho de que sólo algunas de ellas se presenten en mayor medida en ese cultivo en particular. Se encontró que las malezas que más se establecen en ese cultivo comparten características germinativas similares, que contrastan con las especies que menos se establecen en ese cultivo y que son muy diferentes en algunos aspectos a la especie que difícilmente se encuentra en las nopaleras, debido a que tanto las labores de cultivo, como las características ambientales y microambientales que se presentan en una parcela de nopal, generan un ambiente más favorable para sólo algunas de las especies estudiadas.

INTRODUCCION GENERAL.

Desde el origen de la agricultura se conocen una gran cantidad de plantas que crecen conjuntamente con los cultivos y que llamamos malezas o arvenses, el hombre ha procurado eliminarlas para evitar la competencia con las plantas que les sirven de alimento. En la actualidad los costos que esa actividad representa son mas elevados que los invertidos en el control de insectos, enfermedades y nemátodos en muchos países (Patterson, 1982).

No todas las plantas arvenses se establecen en todos los cultivos agrícolas, sino que sólo algunas se presentan con frecuencia en un cultivo determinado y predominan un número de especies aún mas reducido. Para que una arvense se presente en un cultivo es necesario que éste y

las prácticas culturales propias de ese cultivo proporcionen las características ambientales adecuadas para que la planta invasora pueda germinar y establecerse (Radosevich y Holt, 1984).

Dentro de cualquier parcela de cultivo encontramos diferentes microclimas que pueden favorecer o no el establecimiento de algunas especies de arvenses. Los factores microclimáticos más importantes son: radiación solar (calidad e irradiación), temperatura (del suelo y del aire), humedad relativa, velocidad del viento y humedad del suelo (Hatfield, 19982); casi todos estos factores son determinantes para la germinación de las semillas de una gran variedad de especies que se encuentran en el suelo.

Existen diferentes microclimas no solo de manera horizontal a lo largo de la parcela, sino que también existen diferencias microclimáticas dependientes de la profundidad del suelo en la que se encuentren las semillas.

Cuando una semilla pasa a formar parte de un banco de semillas en el suelo (después de haber pasado por una primera fase de dispersión que va de la planta madre a la superficie del suelo) entra en una dinámica de movimiento conocida como una segunda fase de dispersión, dentro de la cual la semilla está expuesta a cambios frecuentes de posición tanto a lo largo y ancho de la superficie del suelo, como verticalmente en las diferentes capas profundas del mismo (Chambers y MacMahon, 1994). De esta manera la semilla es expuesta a diferentes microclimas que la pueden conducir a un estado de latencia si las condiciones no son favorables para la germinación o al disparo del proceso germinativo si las condiciones de exposición previa y las actuales son las adecuadas.

Si dentro de una parcela existen diferentes microclimas y un banco de semillas con una gran variedad de especies ¿qué determina que sean unas cuantas especies de arvenses las que se establezcan con mayor éxito?. Seguramente se establecerán aquellas arvenses que formen parte del banco de semillas y que durante la dinámica de éste estén expuestas a las condiciones más favorables para romper la latencia de sus semillas y que además logren estar en el sitio adecuado en donde reciban los requerimientos necesarios para que se dispare el proceso germinativo, tomando especial relevancia las características de luz y temperatura que pueda ofrecer cada sitio dentro de la parcela, ya que estos factores son los más importantes para la germinación cuando la humedad no es limitante.

Para comprobar lo anterior se diseñaron una serie de tres cada uno encaminado a obtener información específica sobre un aspecto de la germinación de las semillas de varias especies de arvenses seleccionadas para este estudio (citadas líneas abajo) dentro de una parcela de un cultivo en particular: el del nopal. El primer experimento tiene por objeto caracterizar en el laboratorio los requerimientos de luz y temperatura de cada una de las especies en estudio y sus cambios a través del tiempo; en el segundo experimento se pretende obtener información sobre el comportamiento fisiológico de las semillas de cada una de las especies dentro del banco de semillas a través del tiempo, y en el tercero se tiene como objetivo saber cuáles de las especies seleccionadas encuentran características adecuadas para que sus semillas germinen dentro de la parcela del nopal si éstas fueran liberadas por la planta madre en la época del año en que la humedad no es limitante.

Para lograr nuestros objetivos se seleccionaron cinco especies de arvenses que se presentan en diferentes cultivos en la zona de Milpa Alta en el D.F. de manera habitual: Tagetes tenuifolia y Salvia polystachya las dos especies dominantes que se presentan en el nopal cultivado en la zona; Amaranthus hybridus y Piqueria trinervia, dos especies de mediana incidencia en el nopal y que se presentan en otros cultivos de la zona, y Reseda luteola, una especie que difícilmente se establece en el nopal pero que es muy frecuente en otros cultivos, pero sobre todo después de la cosecha sobre la parcela ya desmontada.

OBJETIVOS.

Objetivo general: Conocer cómo afectan la luz y la temperatura la respuesta germinativa de Tagetes tenuifolia, Salvia polystachya, Amaranthus hybridus, Piqueria trinervia y Reseda luteola y cómo estos factores influyen en su presencia y abundancia en el cultivo del nopal.

Objetivos particulares:

- 1.- Conocer los requerimientos de luz y temperatura para la germinación de las cinco especies de malezas (I).
- 2.- Saber como el tiempo de almacenamiento en laboratorio de semillas colectadas afecta la capacidad germinativa (I).
- 3.- Estudiar el efecto de la aplicación exógena de ácido giberélico en la germinación de las semillas de las especies colectadas y su relación con la luz y la temperatura (I).

4.- Determinar los cambios que se producen en la latencia de las semillas de las cinco especies en estudio, al pasar a formar parte del banco de semillas del suelo en una parcela del cultivo del nopal (II).

5.- Encontrar el tipo de respuesta germinativa que pueden presentar las especies estudiadas, después de haber formado parte del banco de semillas del suelo y reincorporarse a capas más superficiales en el perfil del suelo dentro de las condiciones que se presentan en un cultivo perenne como el del nopal (II).

6.- Estudiar de qué manera afectan la germinación de las cinco especies de arvenses mencionadas los microhábitats que se generan en una parcela de nopal, del área de Milpa Alta en el D.F., y su relación con el establecimiento o no de estas especies en dicho cultivo (III).

7.- Establecer la relación entre: 1) requerimientos fisiológicos de las semillas de las diferentes especies, 2) sus cambios a través del tiempo en el laboratorio y en el banco de semillas, 3) respuesta germinativa en campo después de la diseminación; con la abundancia de las especies estudiadas en el cultivo del nopal.

HIPOTESIS GENERAL.

Las características ambientales y microambientales que se generan dentro de una parcela de nopal en Milpa Alta D.F., las características de la especie cultivada, las especies arvenses que crecen junto con ella y las actividades culturales propias que en esa región se practican en dicho cultivo permiten en mayor proporción la germinación de las semillas de algunas especies de malezas en particular y de otras no.

HIPOTESIS PARTICULARES.

Ho1.- La respuesta germinativa a la luz y/o a la temperatura de las semillas de Tagetes tenuifolia, Salvia polystachya, Reseda luteola, Amaranthus hybridus y Piqueria trinervia, no es diferente entre las especies (parte I).

Ho2.- El tiempo de almacenamiento de las semillas de las especies estudiadas no afecta su capacidad germinativa (parte I).

Ho3.- La aplicación exógena de ácido giberélico no influye en la respuesta germinativa de las semillas de alguna de las especies estudiadas (parte I).

Ho4.- La capacidad germinativa de semillas que han formado parte de un banco de semillas del suelo no es diferente para cada una de las especies estudiadas (parte II).

Ho5.- El tiempo que las semillas han formado parte del banco de semillas del suelo no influye en su capacidad germinativa (parte II).

Ho6.- La respuesta germinativa a diferentes tipos de luz y/o de temperatura no es diferente en semillas que han formado parte de un banco de semillas, de las que no lo han hecho (parte II).

Ho7.- La capacidad germinativa de las semillas que han formado parte de un banco de semillas no varía cuando acceden a diferentes capas de la superficie del suelo (parte II).

Ho8.- No hay diferencia en la germinabilidad de las semillas de alguna de las cinco especies estudiadas en las condiciones ambientales que se presentan en una parcela de nopal (parte III).

ANTECEDENTES GENERALES.

1.- Características de las malezas.

De manera general el término maleza es empleado para toda planta que se establece en un lugar no deseado fuera de la comunidad vegetal a la que pertenece (Klingmah y Ashton, 1980). El término que define la emergencia y el desarrollo de una planta no deseada conjuntamente con los cultivos agrícolas es el de planta arvense (Font-Quer, 1980), desde 1912 hasta la fecha se ha propuesto cuando menos tres decenas de definiciones para determinar lo que es una planta arvense y/o una maleza, en algunas de ellas parecen ser sinónimos, para evitar problemas semánticos en el presente trabajo los términos maleza y arvense son usados indistintamente para definir a las plantas que se establecen de manera no deseada en los cultivos agrícolas.

De aproximadamente unas 200,000 plantas conocidas, sólo alrededor de 250 especies pueden ser consideradas como malezas dado que aparecen frecuentemente en cultivos agrícolas y pueden llegar a afectar los rendimientos de éstos (Radosevich y Holt, 1984).

De acuerdo con su ciclo de vida, las malezas pueden clasificarse en anuales, bienales y perennes. La mayoría de las plantas arvenses son anuales con alta tasa potencial de crecimiento y en condiciones favorables son generalmente capaces de producir un elevado número de semillas,

muchas de las cuales tienden a enterrarse en el suelo y quedarse en estado latente por mucho tiempo (Grime, 1982).

Además de la reproducción por semillas, las malezas pueden propagarse por brotes vegetativos; la importancia de la reproducción sexual radica en que la variedad genotípica favorece a las respuestas en las poblaciones y especies ante la selección natural. Además, con relación a los propágulos, las semillas son numerosas, independientes y tolerantes a restricciones, y estas características les confieren, respectivamente, el potencial para la rápida multiplicación, dispersión y estado latente (Grime, 1982). Las consecuencias de la regeneración por vía asexual son, además de la uniformidad genética, la tendencia de las poblaciones a responder catastróficamente a cambios en el hábitat inducidos por factores tales como el clima, depredación y manejo de la vegetación. La importancia de cada uno de estos tipos de reproducción depende de las especies y de los ambientes que ocupan.

2.- Interacción cultivo-maleza.

La agricultura y la expansión de las malezas que la acompañan, son acontecimientos relativamente recientes en relación con la escala del tiempo para la evolución de las modernas plantas con flores (Grime, 1982). Antes de la aparición de la agricultura, las malezas que acompañan a los cultivos ya habían evolucionado en hábitats perturbados, de tal manera que su adaptación a las parcelas de cultivo no es casual, pues podemos referir ciertas malezas asociadas a cultivos específicos (Anderson, 1983). El tiempo de evolución de las malezas en el Nuevo y el Viejo Mundo difieren ampliamente, ya que la aparición de grupos humanos y la evolución agrícola y urbana tiene más tiempo en el último que en el Nuevo Mundo, lo cual no significa que no existiera en épocas precolombinas una flora adaptada al disturbio, sino que el tiempo de evolución de éstas es menor (Rzedowsky y Rzedowsky, 1979). Esta diferencia probablemente tiene repercusión en las características adaptativas al disturbio de los grupos de malezas de cada una de las regiones.

Vibrans (1998) reconoce dos grupos de especies endémicas de Mesoamérica, el primero con una amplitud ecológica grande y adaptado a hábitats perturbados y que han evolucionado y se han distribuido por el continente, y un segundo grupo de especies adaptadas a las tierras altas de Mesoamérica y por tanto con menos amplitud de distribución que han encontrado acomodo en la agricultura tradicional. Los cambios en la agricultura seguramente han afectado más a este grupo

que al primero. Además, en su estudio de las malezas que se presentan en el cultivo del maíz entre Tlaxcala y Puebla; México, encontró que para ese cultivo la mayor incidencia de malezas está dada por especies edémicas de la región de México a Centro América, las cuales constituyen una tercera parte de la cobertura vegetal, aunque la composición es representada por tan sólo un 13.6% de un total de 317 especies que se pueden encontrar en una milpa. La cobertura vegetal de este tipo de arvenses puede alcanzar casi el 50% si se considera la presencia de la especie dominante en esta área Bidens odorata. La composición de especies más alta en dicho estudio la constituyeron especies endémicas de la región considerada desde el sur de los Estados Unidos a Sudamérica, con un 24% de dichas especies, aunque con coberturas muy bajas. Las especies consideradas Neófitas, es decir, especies inmigrantes de otros continentes, sólo representan una cobertura del 12.8%, con una composición de especies del 16.4%.

El estudio de las plantas arvenses adquiere relevancia desde el momento en que el control de éstas implica un gran porcentaje de los costos de producción; de no realizarse dicho control, la reducción en los rendimientos varía desde un 10 hasta un 60%, dependiendo del cultivo (Villegas, 1969). La afectación a los sistemas agropecuarios va más allá de una simple disminución de los rendimientos, también afecta los sistemas de riego, ya que entorpecen la conducción del agua e incrementan la evapotranspiración en los cuerpos de agua, reduciendo así el volumen disponible para el riego. La aparición de las malezas también puede disminuir la eficiencia humana en las labores culturales debido a que producen enfermedades en el hombre, como la fiebre del heno; podemos encontrar disminución en los rendimientos en la producción de leche y cárnicos de los animales alimentados con pastura mezclada con malezas (Klingan y Asthon, 1980).

Los requerimientos ecofisiológicos, tanto de las plantas cultivadas como de las malezas, son diferentes entre especies y están relacionados con las características específicas de los hábitats de los cuales surgieron y del grado de evolución al que han sido sometidas; por lo tanto, podemos encontrar diferencias entre las relaciones cultivo-maleza dependiendo de los factores antes mencionados (Grime, 1982).

La flora fanerogámica en México se calcula en más o menos 220 familias, 2410 géneros y 22000 especies. Aparejado al desarrollo de la agricultura y la civilización, ha evolucionado en el país un considerable contingente de malezas nativas arvenses y ruderales (Rzedowski, 1991), además de un grupo importante de plantas introducidas. Hay quienes señalan que existe una

relación directa entre el origen de la maleza y el origen del cultivo al que invade dada su complementariedad en cuanto a sus requerimientos (Radosevich y Holt, 1984).

Para las malezas es importante el tiempo de latencia y el tiempo de viabilidad de la semilla en el suelo, estos mecanismos permiten que la semilla permanezca en el suelo hasta el momento más adecuado para su germinación (Fenner, 1992). Las prácticas agrícolas determinadas para cada cultivo también afectan la presencia de las diferentes especies de malezas. Muchas malezas crecen en diversos cultivos con prácticas culturales similares, mientras que otras crecen sólo en algún cultivo en particular. El control mecánico no es selectivo en la remoción de plantas y no altera significativamente la composición de las especies de malezas (Radosevich y Holt, 1984). Existen dos momentos que son muy importantes en la interacción maleza-cultivo:

1.- El tiempo de germinación y el rápido desarrollo de la maleza interactúa limitando severamente el potencial de crecimiento del cultivo (y de otras especies de malezas).

2.- Después de las labores culturales el cultivo crece y controla las malezas por sí mismo.

El monocultivo, a largo plazo, favorece tanto la presencia de ciertas malezas como de insectos, ya que permite una mayor adaptabilidad a las condiciones de la zona debido a que las perturbaciones del hábitat son menos drásticas. De hecho uno de los controles biológicos contra malezas es la rotación de cultivos. En los lugares muy perturbados, como las parcelas de cultivo, puede disminuir el número de especies arvenses que conforman la comunidad, pero aumentará el número de individuos de las especies adaptadas a las condiciones particulares de la perturbación (Burnside, 1978).

En cultivos perennes la falta de arado periódico impide que las semillas de malezas sean enterradas a profundidades que afecten su germinabilidad, por lo que en general los bancos de semillas de cultivos perennes son menos alterados que los de cultivos anuales, es decir el movimiento vertical de sus semillas es menos dinámico. Una de las prácticas agrícolas que más altera a las malezas es la aplicación de herbicidas dada su alta selectividad; las plantas susceptibles a herbicidas son más competitivas que las resistentes ya que estas últimas han cambiado su estructura por selección y pierden otras características (Radosevich y Holt, 1984).

3.- Formación del banco de semillas de malezas.

En las parcelas de cultivo el banco de semillas está determinado en su mayoría por los depósitos *in situ* que aportan las plantas madre localizadas en las parcelas, el agua de riego que acarrea semillas de otros lugares, semillas contenidas en el estiércol que se aplica para fertilizar y por usar semillas de cultivos contaminadas con malezas (De Wet, 1975). Se ha documentado que de los 0 a los 20 cm de profundidad del suelo se localizan al rededor del 97% de las semillas de arvenses (Froud-Williams, 1983).

Existen dos tipos de bancos de semillas, el primero denominado "transitorio" está compuesto por semillas que germinan poco tiempo después de su liberación, y el "persistente" en donde gran parte de las semillas permanecen enterradas más de un año y no germinan hasta encontrar las condiciones propicias para su desarrollo, entre estos dos tipos básicos de bancos de semillas existe una gama de tipos intermedios (Grime, 1982).

4.- Factores que controlan la germinación de las semillas.

La semilla es una estructura en reposo; por lo regular con un bajo contenido de agua, compuesta principalmente de tejido de reserva y rodeada por una cubierta a veces "impermeable" al agua y/o a los gases. En las semillas los procesos metabólicos están suspendidos o tienen lugar muy lentamente, debido principalmente a su carencia de agua y de oxígeno. Para salir de este estado tiene que pasar por un proceso llamado germinación, el cual consiste en la absorción de agua, la reactivación del metabolismo y la iniciación del crecimiento comenzando por la radícula.

Los factores que condicionan la germinación son: agua, oxígeno, temperatura y luz, principalmente. Normalmente las semillas de las malezas contienen sólo del 5 al 20% de agua de su peso total y tiene que absorber una buena cantidad antes de iniciar la germinación (Bewley y Black, 1985); el primer estadio de la germinación llamado imbibición es de rápida toma de agua. El metabolismo durante los estadios iniciales de la germinación puede ser anaerobio combinado con aerobio, tan pronto como la cubierta seminal se rompe y el oxígeno difunde a su interior.

Las semillas que reinician sus procesos metabólicos después del suministro de humedad, oxígeno y temperatura apropiadas son semillas quiescentes. Este estado de reposo puede retenerse por varios años, hasta que la semilla se encuentre en las condiciones adecuadas para la germinación (Bewley y Black, 1985). Otro grupo de especies lo constituyen aquellas que tienen requerimientos

más particulares para la germinación, sobre todo en cuanto a condiciones ambientales, por lo que se dice que presentan latencia.

Generalmente las semillas no germinan por debajo de una cierta temperatura, la cual difiere según la especie, y responden germinativamente diferente a diferentes temperaturas. Por ejemplo Salvia reflexa, que tiene un mayor porcentaje de germinación a temperaturas entre 12 y 32°C, obtiene velocidades de germinación más grandes entre los 28 y 32°C (Weerakoon y Lovet, 1986). En Chromolaena odorata se ha encontrado una óptima germinación en temperaturas alternantes de 15/30°C (Erasmus y Staden, 1986); Amaranthus cotula tiene un mayor porcentaje de germinación a una temperatura constante de 20°C (Gealy, et al, 1985). Las bajas temperaturas son requeridas para la germinación de muchas semillas y las altas para otras; el período de bajas temperaturas parece ser necesario para cambiar el balance hormonal de la semilla, destruyendo el ácido absísico (ABA) presente en la semilla y activando la síntesis del ácido giberélico (AG) (Leung y Bewley, 1981).

La calidad de luz es otro factor importante para la germinación; las semillas muy pequeñas tienen tan sólo mínimas cantidades de recursos almacenados para los inicios del crecimiento del embrión, por lo que es importante volverse autótrofas lo antes posible. Si éstas germinan en suelo muy profundo pueden agotar sus reservas antes de alcanzar la superficie, la exigencia de luz impide que esto suceda y asegura que la germinación se efectúe sólo en la superficie o cerca de ella. La germinación de otras semillas es inhibida por la luz, este es otro mecanismo que impide que en las semillas con crecimiento lento la germinación suceda en la superficie durante un breve chubasco, pues se podría desecar antes de que sus raíces alcanzaran una capa del suelo con humedad constante y suficiente (Bewley y Black, 1985).

La cantidad y la calidad de la luz requerida para la germinación varía entre las especies. Hay variaciones en el tiempo de exposición al flujo fotónico necesario y la calidad espectral de la luz. Esto es muy importante porque limita las áreas de germinación y por lo tanto de establecimiento de las especies. El tiempo de exposición puede variar desde varias horas o días (Downs, 1964; Orozco-Segovia y Vázquez-Yanes, 1990) hasta sólo 1/100 de segundo (Sauer y Struick, 1964).

Entre las malezas de cultivos es muy frecuente el requerimiento de tiempos mínimos de exposición a la luz para que ocurra la germinación. De hecho en algunas áreas agrícolas se opta por llevar a cabo de noche el arado para impedir la germinación de malezas con semillas fotoblásticas (Scopel et al, 1994). La calidad espectral de la luz también es importante ya que muchas semillas no

germinan bajo el dosel vegetal porque no reciben la cantidad y la calidad de luz necesaria para germinar. El flujo fotónico en el suelo puede ser tan bajo como $0.026 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e inducir la germinación de especies como *Digitalis purpurea* hasta un 70% (Bliss y Smith, 1985).

La relación Rojo:Rojo Lejano (R:RL) de la luz es capaz de inducir la germinación cuando su valor es cercano a 1, o de inhibirla cuando el cociente es bajo, en el suelo puede llegar a ser tan bajo como 0.21 (Bliss y Smith, 1985). Estas condiciones en el suelo se vuelven más drásticas bajo un dosel vegetal donde los flujos fotónicos y las relaciones R:RL pueden ser tan bajas como 0.047 y 0.08 (Vázquez-Yanes et al.1990). Sin embargo, intensidades bajas durante períodos más largos pueden cubrir esta deficiencia en algunas especies. La luz se percibe a través del fitocromo siendo la luz roja promotora de la germinación y el rojo lejano (RL) inhibitorio de la misma, ciertas semillas muestran una clara exigencia de días cortos o largo; los cocientes entre fitocromo activo (Pfr) e inactivo (Pr) necesarios para la germinación también pueden ser alterados por la influencia de la temperatura (Kristie and Fielding, 1994).

Actualmente se sabe que el fitocromo está formado por una familia de pigmentos cada uno con sus dos formas isoméricas: Pr y Pfr (Braslavsky, et al, 1997). Los fitocromos están constituido por una familia de proteínas sensibles a las diferentes calidades de luz, en la obscuridad y bajo luz RL son sintetizadas en la forma que absorbe la luz roja o inactiva (Pr) y a través de la recepción de la luz roja se convierte en la forma que absorbe la luz RL o activa (Pfr), estos fotorreceptores son los responsables no sólo de la germinación de las semillas, sino también del desarrollo de cloroplastos, la expansión de las hojas, la regulación de la expresión de genes, la inhibición de la enlongación celular y del control de la floración (Reed, et al, 1994).

Existen cinco formas de fitocromo descritas hasta hoy (A,B,C,D y E), las más estudiadas son el fitocromo A (PhyA), que es de tipo I (lábil a la luz) y el fitocromo B (PhyB) que es de tipo II (estable a la luz). El PhyA es el responsable de la respuesta al Rojo Lejano para la germinación de las semillas y parcialmente responsable de la etiolación durante ese proceso, también se le considera parcialmente responsable de la detección de los fotoperíodos en planta de día largo. El PhyB es el involucrado en la respuesta a la obscuridad para la germinación de las semillas y en la respuesta a una adecuada relación R:RL (Smith, 1995), por lo tanto, a nivel ecológico podemos decir que el PhyA es el responsable de la detección de los impulsos de luz recibidos por semillas en suelos durante algún disturbio, los cuales promueben la germinación, y el PhyB es el responsable de

la detección de una adecuada relación R:RL en la luz transmitida por el dosel, en cualquier hábitat, que permita el disparo del proceso germinativo (Casal, et al, 1997).

Los estudios de estos tipos de fitocromo han arrojado resultados muy interesantes pero de cualquier modo parciales, ya que se han hecho en una sola especie Arabidopsis thaliana, hacen falta muchos estudios al respecto y sobre todo con diferentes especies, para poder concluir de manera clara que lo encontrado en Arabidopsis pueden ser hechos que se presentan de manera general en las plantas.

La luz roja y el ácido giberélico (AG) tienen un efecto sinérgico en la estimulación de la germinación. El fitocromo, además de su probable participación en la síntesis de giberelinas, también puede tener un efecto en la permeabilidad de las membranas (Leung and Bewley, 1981; Carpita and Nabors, 1981) facilitando la movilización de las giberelinas a los sitios de reacción. Esto puede explicar que haya una interacción entre luz y temperatura, ya que bajo condiciones de temperaturas alternantes algunas semillas que requieren luz germinan en la oscuridad. Ciertos tratamientos químicos (compuestos como nitrato de potasio, tiourea y ácido giberélico) promueven la permeabilidad de las membranas (Vincent and Roberts, 1979; Carpita and Nabors, 1981).

Otras semillas con cubiertas seminales impermeables al agua pueden requerir condiciones extremas para germinar, pero la mayoría de las semillas comienzan a germinar tan pronto como se humedecen, siempre y cuando las condiciones de temperatura, luz y pretratamiento frío (estratificación) sean las adecuadas (Bidwell, 1979).

5.- Longevidad de las semillas.

Las semillas en el suelo no permanecen viables indefinidamente, sino que tienen determinada longevidad, entendiéndose ésta como el tiempo que una semilla retiene su capacidad para germinar en estado latente o quiescente. Es posible distinguir dos tipos de longevidad: la potencial y la ecológica. El primer tipo es la duración máxima de la viabilidad que puede conseguirse en ciertas condiciones de almacenamiento en un medio artificial pretendiendo que sea el óptimo. El segundo se entiende como la longevidad de la semilla en la naturaleza, después de que se han diseminado y llegan al suelo, en el que además de los factores físicos del medio natural tiene también el efecto de los parásitos y depredadores de semillas (Vázquez-Yanes, 1987).

El período de vida de la semilla está relacionado también con su capacidad para mantener sus procesos metabólicos con baja utilización de oxígeno. Con base en la duración de la longevidad que las semillas puedan presentar en condiciones de almacenamiento, éstas se pueden clasificar en dos tipos: las ortodoxas, que tienen bajo contenido de humedad inicial y baja tasa metabólica, son resistentes al frío y pueden tener una longevidad potencial larga, y las recalcitrantes que tienen alto contenido de humedad, tasas metabólicas más elevadas y longevidad potencial corta (Vázquez-Yanes, 1987).

La longevidad de las semillas es una característica de la especie, y puede llegar a ser de 14 años para Corcherus eliterius, en plantas hortícolas varía de 4 a 5 años, para Cucurbitaceas es de cerca de 8 años, en gramíneas es de 8 a 12 años y en malezas en general varía de 25 a 40 años (Rodríguez, 1977).

La especie que más longevidad reporta es Lupinus articus, que germinó después de miles de años de almacenamiento natural (Gómez-Pompa et al., 1979). Por otro lado Odum en 1965 encontró semillas viables de Chenopodium album y de Spergula arvensis de más de 1700 años de antigüedad en suelos moderadamente húmedos y deficientes de oxígeno. Tras estos acontecimientos, varios investigadores han hecho pruebas para determinar la longevidad de muchas especies, por ejemplo Went y Munz en 1949 almacenaron semillas en condiciones totalmente artificiales de 113 especies, el experimento duró 20 años y se concluyó que la condición más adecuada para el almacenamiento es en seco al vacío.

Beal almacenó semillas de 23 especies durante 90 años en frascos destapados que contenían arena húmeda y enterrados en montículos arenosos al descubierto, encontrando que la especie Verbascum blattaria obtuvo un 20% de germinación tras finalizar el período y ser expuesta a la luz. Por su parte Duvel, en Virginia, almacenó semillas de 107 especies de plantas de cultivo en suelo estéril dentro de macetas cubiertas con tapa de barro y enterradas a diferentes profundidades, encontrando que después de 39 años de duración del experimento sólo 38 especies germinaban al someterse a condiciones adecuadas de luz y humedad. Juliano en 1940 hizo pruebas de este tipo en regiones tropicales, usando semillas de 23 especies de plantas ruderales herbáceas y arbustivas, el experimento duró seis años y en condiciones similares a las de Beal pero con los frascos enterrados destapados e invertidos en terreno descubierto, se encontró que 11 especies permanecían viables. Para especies tropicales se sabe que en general tienen viabilidad muy corta (Vázquez-Yanes, 1976).

6.- Tipos de latencia.

En muchas especies han evolucionado mecanismos que impiden que las semillas germinen inmediatamente después de caer al suelo, aunque las condiciones ambientales sean buenas, se considera que estas semillas presentan algún mecanismo de latencia que les impide germinar. El rompimiento de la latencia implica un período de cambios entre la caída de la semilla y su germinación, a este período se le denomina duración de la latencia, estos términos se emplean para describir la condición de cualquier semilla viable que no está en proceso de germinación (Murray, 1984) y permite que la semilla tenga una dispersión en el tiempo que promueva la perpetuidad de la especie (Radosevich y Holt, 1984). Los principales mecanismos que causan latencia en las semillas o la prolongan están íntimamente ligados con los factores que controlan la germinación de las semillas y son los siguientes:

1.- Factores ambientales: luz u oscuridad; altas o bajas temperaturas, y ausencia de agua y/o oxígeno.

2.- Factores internos: testa de la semilla que impide intercambio gaseoso y/o la entrada de agua, o que tenga un efecto mecánico (constricción del embrión); inmadurez morfoanatómica y/o fisiológica del embrión, baja concentración de etileno, presencia de inhibidores y/o ausencia de promotores de crecimiento. También existen mecanismos de "cronometraje" que terminan con la inmadurez fisiológica o morfoanatómica del embrión, tales como postmaduración, desaparición de los inhibidores y síntesis de promotores de crecimiento (Bewley y Black, 1985).

Las semillas pueden presentar latencia en diferentes etapas de su vida. La primera se da cuando todavía se encuentra en la planta madre se denomina latencia primaria. Debido a que al encontrarse en condiciones desfavorables para la germinación, ya sea por temperatura, calidad de luz o una atmósfera no favorable, las semillas caen en un estado de reposo profundo que se denomina latencia secundaria, la cual puede darse en más de una ocasión durante la vida de la semilla. Cuando la latencia es inducida por altas temperaturas y rota por un período de bajas temperaturas se trata de una planta anual de verano, si el comportamiento es inverso, entonces hablamos de una anual de invierno (Derkx et al, 1993). La expresión del ciclo latencia/no latencia es una característica fijada genéticamente, que tiene variaciones intraespecíficas ya que es influenciada por el ambiente durante la formación de la semilla (Paneta y Randall, 1993).

7.- El establecimiento de las malezas.

El primer paso para el establecimiento de las malezas inicia en el momento de la dispersión de sus semillas y su caída azarosa en un ambiente propicio para su desarrollo, el cual es característico, en mayor o menor medida, para un grupo de especies que entonces competirán entre sí tanto al nivel de raíz como de follaje aéreo (Grime, 1982).

La caída de las semillas debe darse en un sitio seguro para que pueda llevarse a cabo la germinación, dentro de la parcela de cultivo existen una variedad de microclimas que pueden representar alguno de estos sitios para algunas especies, el microclima al que son expuestas las semillas está determinado básicamente por la microtopografía del lugar de depósito de las semillas (Radosevich y Holt, 1982) y la cubierta vegetal del sitio. Los factores microclimáticos más importantes son la radiación solar, la temperatura, la humedad y el viento. Todos esos factores se interrelacionan, así encontramos que la temperatura del suelo es afectada por el dosel que condiciona la radiación solar recibida y la humedad del suelo es afectada por la temperatura (Hatfield, 1982).

El tamaño de los agregados del suelo influyen en su temperatura hasta una profundidad de 8 cm, cuando el tamaño de las partículas del suelo decrece, la temperatura del suelo también lo hace: El contenido de materia orgánica tiende a reducir la temperatura del suelo ya que permite conservar la humedad (Hatfield, 1982).

La emergencia de las plántulas en el campo es mucho menor que el porcentaje de viabilidad de sus semillas, ya que éste es obtenido mediante condiciones óptimas inexistentes en los ambientes naturales (Heydecker, 1973), los sitios seguros no pueden proporcionar los niveles óptimos de los factores que condicionan la germinación de las semillas.

Las deficiencias de algunos nutrientes durante el desarrollo de las semillas afecta directamente la capacidad de emergencia de algunas especies, se ha demostrado que las deficiencias de manganeso dificultan la germinación y la emergencia de Lupinus angustifolius L. (Crosbie et al, 1993) y las deficiencias de fósforo afectan a Trifolium subterraneum cv. Dalkeith (Thomson and Bolger, 1993). Aunque estas especies no son malezas los resultados obtenidos con ellas pueden ser un precedente para estudiar el papel de los nutrientes del suelo en el establecimiento de las especies vegetales.

BIBLIOGRAFIA CITADA.

- Anderson, W. P., 1983 "Weed Science Principles" Edit. West Publishin Company, USA pp. 655.
- Bewley, J.D. y Black, M., 1985 "Seeds-Physiology of Development and Germination", Ed. Penum Press, USA.
- Bidwel, R.G.S., 1979 "Fisiología Vegetal", Edit AGT, México, pp. 75-78, 454-57 y 576-81.
- Bliss, D. And Smith, H., 1985 "Penetrationof lighth into soil and its role in the control of seed germination" Plant, Cell and Environment 8: 475-483.
- Braslavsky, S.E., Gärtner, W. and Schaffner, K., 1997 "Phytochrome photoconversion", Plant, Cell and Environment 20: 700-706.
- Borrego, F. y Burgos, N., 1986 "El nopal", Edit. Universidad Autónoma Antonio Narro, México. Pp. 202.
- Burnside, O.C., 1978, "Mechanical and chemical control of weeds sorghum-soybeenn rotation", Weed Science 26: 362-369.
- Casal, J.J., Sánchez, R.A. and Yanovsky, M.J., 1997 "The function of phytochrome A", Plant, Cell and Environment 20: 813-819.
- Carpita, N.C. and Nabors, M.W., 1981 "Growth physics and water relations of red-light-induced germination in lettuce seeds" Planta 152: 131-136.
- Chambers, J.C. and MacMahon, J.A., 1994 "Aday in the life of a seed: Movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems", en Fautin, D.G. , Futuyma D.J. and James, F.C. "Annual Review of ecology and Sistematica" Vol. 25 Ed. Annual Reviews Inc, USA. Pág. 263-294
- Crosbie, J.; Longnecker, N; Davies, F. and Robson, A., 1993 "Effects of seed manganese concentration on lupin emergence" Plant and Soil 155/156: 449-452.
- De Wet, J.M. and Harlan, J.R., 1975 "Weed and domesticates evolution in the man-made habitat", Economic Botany 29: 99-107.
- Derks, M.P.M. and Karssen, C.M., 1993 "Effects of light and temperature on seed dormancy and gibberelin-stimulated germination in Arabidopsis thaliana: studies with gibberelin deficient and insensitive mutants", Physiologia Plantarum 89: 360-368.
- Derkx, M.P.M.; Smidt, W.J.; Van der Plas, L.H.W. and Karssem, C.M., 1993 "Changes in dormancy of Sisymbrium officinale seeds do not depend on changes in respiratory activity" Physiologia Plantarum 89: 707-718
- Erasmus, D.J. and Staden, J.V., 1986 "Germination of Chromolaena odorata (L) K & R achenes: effect of temperature, imbibition and light", Weed Research 26:75-81.
- Fenner, M., 1985 "Seed Ecology", Ed.Chapman and Hall, USA, pp.151
- Fenner, M., 1992 "Seeds, the Ecology of regeneration in plant communities", Ed. C.A.B. International, pp. 373
- Frous-Williams, R.J., Chancelos, J.J. and Drennan, D.S., 1983 "Influence of cultivation on regime of buried weed seeds in arable cropping system", Journal of Applied Ecology 20: 199-208.
- Gealy, D.R. and Young, F.L., 1985 "Germination of Mayweed (Anthemis cotula) Achenes Seed", Weed Science 33: 69-73.

- Grime, P.J., 1982 "Estrategias de adaptación de las plantas y procesos que controlan la vegetación" Ed. LIMUSA, México. pp 291.
- Harper, J.L. and Benton, R.A., 1965 "The behaviour of seed in soil: The germination of seed on the surface of a water supplying substrate" Department of Agricultural Botany, University College of North Wales, Bangor, p. 151-166.
- Hatfield, J.L., 1982 "Modification of the microclimate via management" pág. 147-160, en Hatfield J.L and Thomason, I.J. "Biometeorology in integrated pest management" Ed. Academic Press, USA. Pp.491
- Heydecker, W., 1973 "Seed ecology" Ed. Butterwords, London, pp.411-432.
- Hou, J.Q. and Simpson, G.M., 1993 "Germination response to phytochrome depend on specific dormancy states in wild oat (*Avena fatua*), Can, Journal Bot., 71: 1528-1532.
- Klingman, G.C. and Ashton, F.M., 1980 "Estudio de las Plantas nocivas: principios y prácticas", Ed. LIMUSA, México, pp. 449.
- Kristie, D.N. and Fielding, A., 1993 "Influence of temperature on the Pfr level required for germination in lettuce cv. Grand Rapids" Seed Science Research 4: 19-25.
- Leung, D.W.M. and Bewley, J.D., 1981 "Red.light- and gibberellic-acid-enhanced alfa-galactosidase activity in germinating lettuce seeds, cv. Grand Rapids" Planta 152: 436-441.
- Murray, D.R., 1984 "Seed Physiology", Vol 2 germination Reserve mobilitation, Ed. Academic Press, USA.
- Panetta, F.D. and Randall, R.P., 1993 "Variation between *Emex australis* population in seed dormancy/no dormancy cycles", Australian Journal of Ecology, 18: 275-280.
- Patterson, D.T., 1982 "Effects of light and temperature on weed/crop growth and competition" pág. 407-420, en Hatfield J.L and Thomason, I.J. "Biometeorology in integrated pest management" Ed. Academic Press, USA. Pp.491
- Reed, Jason W., 1994 "Phytochrome A and Phytochrome B have overlapping but distinct functions in *Arabidopsis* development", Plant Physiol. 104: 1139-1149.
- Rodosevich, S.T. y Holt, J.S., 1984 "Weed Ecology: Implications of Vegetation Management", Ed. Wiley-Interscience Publications Jhon Wiley and Son, USA.
- Rodríguez Bozax, J.L., 1977 "Longevidad de las semillas de malas hierbas", Centro Agrícola Mayo-Agosto: 71-77.
- Rzedowski, Jerzy, 1991 "Diversidad y orígenes de la Flora fanerogámica de México", Acta Botánica Mexicana 14: 3-21.
- Scopel, A.L., Ballaré, C.L. and Radosevich, S.R., 1994 "Photoestimulation of seed germination during soil tillage" New Phytol. 126: 145-152.
- mith, Harry, 1995 "Physiological and ecological function within the phytochrome family", Annu. Rev. Plant Physiol. Plan Mol. Biol. 46: 289-315.
- Thomson, C.J. and Bolger, T.P., 1993 " Effects of seed phosphorus concentration on the emergence and growth of subterranean clover (*Trifolium subterraneum*)" Plant and soil 155/156: 285-288.
- Vázquez-Yanes, 1976 "Estudio sobre ecofisiología de la germinación en una zona cálido-húmeda", en Gómez Pompa, A., Vázquez-Yanes, C., Del Amo, A y Butanda, A (editores) "Investigaciones sobre las regiones de las Selvas Altas en Veracruz, México", Compañía Editorial Continental, S.A., México, pag. 279-387

Vázquez-Yáñez, C., 1987 "Los bancos de almacenamiento de semillas en la conservación de especies vegetales", *Ciencias* 38: 239-246.

Vibran, H. 1998, "Native maize field weed communities in south-central México" *Weed Research*, Volume 38, 153-166.

Villegas de Gante, Marina, 1969 "Estudio florístico y ecológico de las plantas arvenses de la parte meridional de la Cuenca de México", Tesis de licenciatura en biología IPN, México.

Vincent, B.M. and Roberts, E.H., 1979 "The influence of chilling, light and nitrate on the germination of dormant seeds of common weed species" *Seed Sci. Technol* 7: 3-14

Weerakoon, W.L. y Lovett, J.V., 1986 "Studies of Salvia reflexa Hornem III. Factors controlling germination", *Weed Research* 26: 269-271

LA ZONA DE TRABAJO, LAS ESPECIES DE MALEZAS Y EL CULTIVO.

Localización de la zona de colecta y experimentación.

La colecta de las semillas de las cinco especies se llevó a cabo entre noviembre de 1993 y enero de 1994 en el Municipio de Milpa Alta de la Delegación Política del mismo nombre en el Distrito Federal, el cual cuenta con un clima templado subhúmedo con moderado a alto grado de humedad. Se incluyeron no menos de 10 individuos por especie. Las semillas colectadas fueron separadas de los restos de órganos florales y otras partes de la planta madre y se les aplicó un insecticida comercial (Baigón casa y jardín de BAYER), almacenándoseles en frascos de vidrio con tapa. La experimentación se realizó en una parcela comercial de nopal en plena producción ubicada en la zona de colecta.

Las especies utilizadas.

Reseda luteola L. Hierba anual de la familia Resedaceae, introducida a México durante la colonia para teñir de amarillo. En la actualidad es una maleza ruderal y arvense muy difundida en el Valle entre los 2250-3000 m. s. n. m. (Rzedowski y Rzedowski, 1979).

Amaranthus hybridus L. hierba anual de la familia Amaranthaceae. Es una maleza arvense y ruderal comestible y muy común en el Valle de México entre los 2250-2600 m. s. n. m. Quizá de origen americano y distribuida también en el Viejo Mundo (Rzedowski y Rzedowski, 1979).

- Vázquez-Yáñez, C., 1987 "Los bancos de almacenamiento de semillas en la conservación de especies vegetales", *Ciencias* 38: 239-246.
- Vibran, H. 1998, "Native maize field weed communities in south-central México" *Weed Research*, Volume 38, 153-166.
- Villegas de Gante, Marina, 1969 "Estudio florístico y ecológico de las plantas arvenses de la parte meridional de la Cuenca de México", Tesis de licenciatura en biología IPN, México.
- Vincent, B.M. and Roberts, E.H., 1979 "The influence of chilling, light and nitrate on the germination of dormant seeds of common weed species" *Seed Sci. Technol* 7: 3-14
- Weerakoon, W.L. y Lovett, J.V., 1986 "Studies of Salvia reflexa Hornem III. Factors controlling germination", *Weed Research* 26: 269-271

LA ZONA DE TRABAJO, LAS ESPECIES DE MALEZAS Y EL CULTIVO.

Localización de la zona de colecta y experimentación.

La colecta de las semillas de las cinco especies se llevó a cabo entre noviembre de 1993 y enero de 1994 en el Municipio de Milpa Alta de la Delegación Política del mismo nombre en el Distrito Federal, el cual cuenta con un clima templado subhúmedo con moderado a alto grado de humedad. Se incluyeron no menos de 10 individuos por especie. Las semillas colectadas fueron separadas de los restos de órganos florales y otras partes de la planta madre y se les aplicó un insecticida comercial (Baigón casa y jardín de BAYER), almacenándoseles en frascos de vidrio con tapa. La experimentación se realizó en una parcela comercial de nopal en plena producción ubicada en la zona de colecta.

Las especies utilizadas.

Reseda luteola L. Hierba anual de la familia Resedaceae, introducida a México durante la colonia para teñir de amarillo. En la actualidad es una maleza ruderal y arvense muy difundida en el Valle entre los 2250-3000 m. s. n. m. (Rzedowski y Rzedowski, 1979).

Amaranthus hybridus L. hierba anual de la familia Amaranthaceae. Es una maleza arvense y ruderal comestible y muy común en el Valle de México entre los 2250-2600 m. s. n. m. Quizá de origen americano y distribuida también en el Viejo Mundo (Rzedowski y Rzedowski, 1979).

Tagetes tenuifolia Cav. Hierba anual de la familia Asteraceae. Está ampliamente distribuida en las partes bajas y medianas del Valle de México a una altitud de 2250-3000 m. Se distribuye desde el norte de México hasta quizá el norte de Sudamérica. Pertenece al complejo que dio origen a las formas cultivadas conocidas como Cempasúchitl. Crece preferentemente bajo condiciones de disturbio. Presenta sinonimia con T. Lunulata Ort., T. pátula L., T. peduncularis Lag. & Rodr y T. elongata Willd (Rzedowski y Rzedowski, 1985).

Piqueria trinerva Cav. Planta herbácea o subarborescente anual de la familia Asteraceae. Crece en los lugares abiertos y soleados del Pedregal de San Angel, Desierto de los Leones, Cañada de Contreras y Laguna de Zempoala (Sánchez, 1968). Se utiliza como ornamental y febrífuga. Crece en alt. de 2300-3000 m en sitios con matorral y pastizal, aunque se extiende al bosque de pino y encino y ocasionalmente al de oyamel. Se encuentra ampliamente distribuida en México, Centroamérica y Las Antillas (Rzedowski y Rzedowski, 1985).

Salvia polystachya Ort. Hierba perenne de la familia Lamiaceae, florece de agosto a octubre en la Sierra de Guadalupe, Pedregal de San Angel y Cañada de Contreras (Sánchez, 1968). Está ampliamente distribuida en el Valle de México entre los 2250-2900 m. s. n. m. Se encuentra en Pastizales, bosques de encino y de pino, pero sobre todo en matorrales secundarios y áreas perturbadas en general (Rzedowski y Rzedowski, 1985).

El cultivo del nopal.

La plantación comercial de nopal para consumo humano como verdura fue de la especie Opuntia ficus-indica, en una parcela en plena producción con siete años de plantación, con una distancia entre plantas de 10 a 15 cm y 1 m entre hileras. Por su manejo, la altura de las plantas es de alrededor de 1.5 m, ya que se cosechan las pencas de entre un mes y un mes y medio de edad, dejando esa altura de plantas para facilitar la cosecha manual.

Dentro de las labores culturales más importantes destaca la fertilización con estiércol maduro a razón de 50 a 100 ton/ha y la escarda frecuente con azadón para mantener a la parcela libre de malezas. La textura del suelo fue de migajón limoso con alto contenido de materia orgánica.

Estas plantas de la familia de las cactáceas, del género Opuntia y del subgénero Platyopuntia son plantas xerófitas que se caracterizan por tener un sistema radicular secundario superficial, en su

mayoría dentro de los primeros 15 cm del suelo (Borrego y Burgos, 1986), por lo que la competencia contra las malezas por nutrientes suele ser muy importante. Los costos de producción son elevados debido a la cosecha manual y al combate de malezas. Su manejo y su porte le permiten no competir con las malezas por luz y su metabolismo CAM limita la competencia por bióxido de carbono.

La plantación comercial a gran escala de nopal en Milpa Alta, D.F., es relativamente reciente, ya que se ha incrementado en los últimos años debido a la demanda de esta especie por otros países. Actualmente se puede hablar de un monocultivo en la zona, ya que el nopal ha desplazado a otros cultivos, tales como: el maíz, el trigo, el haba, entre otros. Por esta razón es interesante saber cómo se da la relación entre este cultivo y las malezas de la zona.

I.- REQUERIMIENTOS DE LUZ Y TEMPERATURA PARA LA GERMINACION DE CINCO ESPECIES DE MALEZAS EN MILPA ALTA D.F. EN EL CULTIVO DEL NOPAL.

INTRODUCCION.

La semilla es una estructura para la propagación de las especies vegetales que se encuentra en estado de baja actividad metabólica; por lo general está muy deshidratada y se compone de un tejido de reserva, uno o varios embriones y está rodeada por una cubierta a veces "impermeable" al agua y/o a los gases; sus procesos metabólicos están suspendidos o tienen lugar muy lentamente, debido principalmente a su carencia de agua y de oxígeno. Para salir de este estado tiene que pasar por un proceso llamado germinación, el cual consiste en la absorción de agua, la reactivación del metabolismo y la iniciación del crecimiento (Bewley y Black, 1985).

Para que se lleve a cabo la germinación, las semillas deben ser provistas de un suministro de humedad, oxígeno y una calidad de luz y temperatura apropiadas, todos los cuales son diferentes según la especie (Bewley y Black, 1985).

Para la mayoría de las especies la presencia de luz es promotora de la germinación mientras que para otras lo es su ausencia, existen especies que requieren de períodos largos de tiempo de exposición a la luz para activar la germinación como es el caso de Oenothera biennis L. (Ensminger and Ikuma, 1987) y a otras les es suficiente unos instantes como a la lechuga (Carpita and Nabors, 1981); muchas muestran indiferencia a este respecto.

La luz rojo lejano es descrita como inhibitoria de la germinación para la mayoría de las especies vegetales, incluso semillas expuestas a luz roja (promotora de la germinación) cancelan la respuesta germinativa si inmediatamente después son irradiadas con rojo lejano (Hou y Simpson, 1993), algunos ejemplos de estas especies son: Plantago major L., Sinapsis arvensis L., Bromus sterilis L. y Lactuca sativa L. (Bartley and Frankland, 1984), esta última especie germina expuesta a luz roja en el rango de 400-500 nm (Small et al., 1979).

Existen especies cuya germinación se inhibe con rojo lejano y que en general detectan la relación R:RL como una señal de un espacio susceptible de ser ocupado y que permita el establecimiento y desarrollo de la nueva planta, es decir la naturaleza emite una señal a través del

cociente R:RL que es captada por una serie de pigmentos fotorreceptores que están presentes en la semilla llamados fitocromos (Smith, 1995). Estos fotorreceptores no sólo reciben la señal si no que la “interpretan” y la traducen en señales biológicas. Este mecanismo de detección de la calidad espectral de la luz indica la apertura del dosel, o el grado de perturbación que indica si la especie debe germinar o no (Deregibus, et al, 1994). Dentro de la familia de los fitocromos los más estudiados son el fitocromo A, relacionado con la respuesta al RL y el fitocromo B involucrado en la respuesta a la obscuridad y a la relación R:RL (Reed, et al, 1994). Actualmente los estudios con plantas transgénicas han permitido conocer el papel de cada fitocromo en la respuesta fisiológica sin embargo, aún falta mucho para reinterpretar el total de las respuestas a la luz encontradas en las especies estudiadas hasta ahora.

La capacidad genética de la semilla para responder a cierta calidad de la luz provoca que la semilla permanezca o no en reposo hasta el momento adecuado para germinar, lo que puede representar un riesgo si ese momento se alarga por mucho tiempo, por lo que la longevidad de la semilla es importante para el buen éxito de la perpetuidad de la especie. En estudios con malezas como Amaranthus retroflexus se ha determinado una longevidad de 40 años en el suelo (Rodríguez, 1977); el género Amaranthus ha sido reportada como una maleza anual de verano para la mayoría de sus especies (Baskin y Baskin, 1985).

La temperatura es otro factor de capital importancia para el disparo de la respuesta germinativa, una temperatura adecuada promueve la permeabilidad de las membranas celulares para los aminoácidos (Hendricks and Taylorson, 1976). En semillas que presentan amplios márgenes de temperatura para su germinación se ha encontrado que la presión osmótica suele ser un factor determinante en la actividad de la respuesta germinativa (Weerakoon y Lovett, 1986), si esos requerimientos también tienen un amplio rango, estaremos en presencia de una especie con gran potencialidad como maleza. Sin embargo, por otro lado se ha encontrado que una especie tan ampliamente distribuida como Reseda alba reduce la germinación hasta un 90% a 50 cm de tensión en cuanto a presión hídrica se refiere (Harper y Benton, 1965).

Los requerimientos de temperatura varían de acuerdo con la especie de que se trate, por ejemplo Jacquemontia tamnifolia germina mejor de 35-40°C (Shaw, et al, 1987), y Salvia reflexa que presenta germinación en un rango de 4-39°C con óptimas de 28-32°C (Weerakoon and Lovett, 1986).

Los factores luz y temperatura están relacionados con la actividad del fitocromo y con la actividad hormonal, en particular con la sensibilidad de las membranas al ácido giberélico (AG) y/o la producción de éste. Sin embargo, los cambios a la sensibilidad de la luz no siempre son acompañados por cambios a la sensibilidad al AG, por lo que la sensibilidad a esta hormona no es de principal importancia para el control de la latencia en algunas especies, como ocurre en Arabidopsis thaliana (Derks y Karssen, 1993).

Por otro lado se ha encontrado que la luz roja incrementa el AG endógeno y es fisiológicamente activo en el control de la germinación en lechuga (Toyomasu, et al, 1994). Esta especie presenta mucílago y está reportado que las especies que cuentan con esta característica (tales como Lepidium sativum y Camelina sativa) germinan bien en rangos amplios de tensión hídrica dada la capacidad de retener humedad (Harper y Benton, 1965), además de la presión que realiza el mucílago sobre la cubierta seminal facilitando su ruptura.

Una alta germinación en la oscuridad puede ser explicada por la acción de pequeñas cantidades de fitocromo rojo lejano preexistentes en la semilla (How y Simpson, 1993). El rango de temperatura para la germinación en la oscuridad es mucho más pequeño que en la luz; existe pues una estrecha relación entre ambos factores (luz y temperatura). Por lo que las características de luz, temperatura y humedad a lo largo del año determinan el establecimiento de las malezas con base en el control del proceso germinativo; las características de estos factores son diferentes para cada hábitat y para cada momento a lo largo del tiempo.

El propósito de este trabajo es conocer los requerimientos de luz y temperatura para la germinación de cinco especies de malezas y establecer la relación entre éstas y las condiciones ambientales que se encuentran dentro del cultivo del nopal.

Las características ambientales que se generan dentro de parcela del nopal son diferentes a las de otros cultivos, comenzando por la arquitectura de las plantas y la densidad de plantación que determinan tanto la calidad espectral de luz que llega al suelo como las características del viento dentro de la parcela y su relación con la humedad y la temperatura; y terminando con el hecho de que el manejo es muy diferente al de ortos cultivos sobre todo por tratarse de una planta perene, lo que sin duda determinará que las semillas de sólo algunas especies de malezas sean favorecidas para la germinación y por tanto para su establecimiento.

MATERIALES Y METODOS.

Material biológico utilizado.

Con el propósito de observar si había cambios en la respuesta germinativa de las semillas colectadas conforme aumentaba su tiempo de almacenamiento en el laboratorio, para poder compararlos con los cambios que presentan las semillas cuando pasan tiempo formando parte de un banco de semillas dentro de la parcela de nopal (lo cual se abordará en el capítulo siguiente), se les aplicaron las pruebas descritas a continuación en tres diferentes tiempos: Recién colectadas, seis meses después de la colecta y a un año de la misma.

Pruebas de germinación en diferentes condiciones de luz y temperatura.

Procedimientos Generales:

Para cada tratamiento se sembraron 3 réplicas de 20 semillas cada una en cajas con agar DIFCO al 1% en agua destilada. Todos los tratamientos se llevaron a cabo en cámaras de germinación Lab-line 455 instrument, Inc (Melrose Park, Illinois), provistas de 2 lámparas fluorescentes de 20 W cool white (Sylvania, USA) (R:FR=1.73, 7.116 W m⁻² or 33.21 μmol m⁻² s⁻¹) y/o un foco de luz amarilla incandescente de 60 watts.

El rojo lejano (RL) se logró con cajas de plexiglas Röhm and Haas 34 X 44 X 10 cm, México, hechas con una capa de rojo 2423 y otra capa de azul 2424 (R:FR 0.04, > 670nm, 1.633 Wm⁻² or 9.742 μmol m⁻² s⁻¹) y poniendo las cajas dentro de las incubadoras provistas con la luz amarilla.

La siembra en todos los casos se realizó bajo luz verde de seguridad. El fotoperiodo fue en todos los casos de 12h d⁻¹. Las condiciones de oscuridad (O) se lograron envolviendo las cajas de Petri en una doble capa de papel aluminio grueso. Todas las cajas de Petri se metieron en bolsas de plástico para evitar la desecación.

Pruebas de germinación.

Consistieron en pruebas para las cinco especies con tres diferentes condiciones de luz:

- 1) Luz blanca (LB),
- 2) roja lejana (RL) y
- 3) oscuridad (O)

y su interacción con tres condiciones de temperatura:

- 1) Constante (C) a 25°C,
- 2) fluctuante (F) a 15°-30°C con un termoperiodo de 6 horas a la temperatura más alta,
- 3) estratificación (E), que consistió en 5 días a 5°C en un incubador Cooled Incubator LMS, LEC Refrigeration LTD Suseex, Inglaterra, después de los cuales las cajas se transportaban a la cámara de germinación a temperatura constante de 25°C.

El diseño fue factorial 5x3x3x3 dando un total de 135 tratamientos. Se contaron las semillas germinadas diariamente durante un mes, tomando como criterio de germinación la emergencia radicular.

Con el propósito de detectar otros tipos de latencia, a los tres meses de iniciado el experimento se llevaron a cabo otras pruebas adicionando al agar bacteriológico, 1000 ppm de ácido giberélico en tratamientos iguales a los anteriormente descritos para temperatura constante. Estos tratamientos siempre se hicieron con semillas a las que no se les aplicó ningún método de separación.

Pruebas estadísticas.

Se utilizó el programa STATISTICA for Windows release 4.3 1993 para realizar el análisis de varianza y la prueba de Tukey para ver las diferencias entre los diferentes tratamientos de luz y temperatura experimentados, se consideró una P mínima del 0.05 para marcar diferencias significativas. Los datos utilizados para el análisis corresponden al arcoseno del porcentaje de semillas germinadas para cada réplica de los diferentes tratamientos con el fin de normalizarlos. La totalidad de los valores encontrados aparecen en el anexo I y las figuras fueron elaboradas con el porcentaje de germinación para cada tratamiento y su desviación estándar. Las figuras expuestas en todo el trabajo se realizaron considerando el porcentaje de germinación.

RESULTADOS

El análisis general de varianza señala diferencias significativas para todos los factores estudiados y sus interacciones, aunque las diferencias más altas se deben al factor tiempo después de la colecta (que en el análisis aparece como PRUEBA) por lo que la exposición de los resultados se hace para cada uno de estos tres factores.

ANOVA

Effect	Df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
Especie(1)	4	17284.54	270	51.24460	337.2948	0.000000
Prueba(2)	2	24846.56	270	51.24460	484.8620	0.000000
Temp(3)	2	609.21	270	51.24460	11.8883	0.000011
Luz(4)	2	16290.32	270	51.24460	317.8934	0.000000
12	8	2518.08	270	51.24460	49.1385	0.000000
13	8	442.50	270	51.24460	8.6351	0.000000
23	4	200.56	270	51.24460	3.9138	0.004165
14	8	3768.88	270	51.24460	73.5468	0.000000
24	4	304.76	270	51.24460	5.9473	0.000134
34	4	975.32	270	51.24460	19.0326	0.000000
123	16	359.16	270	51.24460	7.0088	0.000000
124	16	820.57	270	51.24460	16.0128	0.000000
134	16	269.30	270	51.24460	5.2552	0.000000
234	8	370.56	270	51.24460	7.2311	0.000000
1234	32	165.73	270	51.24460	3.2341	0.000000

El segundo factor importante es la especie, en donde las diferencias recaen sobre la alta germinabilidad de T. tenuifolia y la baja germinabilidad de R. luteola con respecto al resto de las especies, entre las cuales no hay diferencias. El tipo de luz es el tercer factor en importancia, no encontrándose diferencias entre la obscuridad y el Rl, pero sí entre ambas y la exposición a LB.

A continuación se presentan los resultados de las pruebas de Tukey para la variable ESPECIES:

ANOVA TUKEY HSD

ESPECIE	Tt	Sp	Ah	Pt	Rl
Tt		.000017	.000017	.000017	.000017
Sp	.000017		.965142	.956362	.000017
Ah	.000017	.965142		.653965	.000017
Pt	.000017	.956362	.653965		.000017
Rl	.000017	.000017	.000017	.000017	

A continuación se muestran los resultados de las pruebas de Tukey para la interacción de las variables Especie y Luz, ya que si bien cada variable por separado tiene un efecto importante, la interacción de ambas es también relevante.

ANOVA TUKEY HSD

Especie-Luz	(1) 42.72818	(2) 57.48521	(3) 37.99053	(4) 28.06961	(5) 42.93798	(6) 28.13273	(7) 39.76654	(8) 43.47957
Tt-O (1)		.000026	.490830	.000026	1.000000	.000026	.973563	1.000000
Tt-LB (2)	.000026		.000026	.000026	.000026	.000026	.000026	.000026
Tt-RL (3)	.490830	.000026		.000059	.411855	.000065	.999880	.237188
Sp-O (4)	.000026	.000026	.000059		.000026	1.000000	.000026	.000026
Sp-LB (5)	1.000000	.000026	.411855	.000026		.000026	.952899	1.000000
Sp-RL (6)	.000026	.000026	.000065	1.000000	.000026		.000026	.000026
Ah-O (7)	.973563	.000026	.999880	.000026	.952899	.000026		.850802
Ah-LB (8)	1.000000	.000026	.237188	.000026	1.000000	.000026	.850802	
Ah-RL (9)	.000026	.000026	.000026	.000026	.000026	.000026	.000026	.000026
Pt-O (10)	.000026	.000026	.000026	.000026	.000026	.000026	.000026	.000026
Pt-LB (11)	.000026	.864459	.000026	.000026	.000026	.000026	.000026	.000026
Pt-RL (12)	.000060	.000026	.334286	.485337	.000045	.509692	.028279	.000030
Rl-O (13)	.000026	.000026	.000026	.000026	.000026	.000026	.000026	.000026
Rl-LB (14)	.000026	.000026	.000026	.000026	.000026	.000026	.000026	.000026
Rl-RL (15)	.000026	.000026	.000026	.000026	.000026	.000026	.000026	.000026

Especie-Luz	(9) 42.72818	(10) 57.48521	(11) 37.99053	(12) 28.06961	(13) 42.93798	(14) 28.13273	(15) 39.76654
Tt-O (1)	.000026	.000026	.000026	.000060	.000026	.000026	.000026
Tt-LB (2)	.000026	.000026	.864459	.000026	.000026	.000026	.000026
Tt-RL (3)	.000026	.000026	.000026	.334286	.000026	.000026	.000026
Sp-O (4)	.000026	.000026	.000026	.485337	.000026	.000026	.000026
Sp-LB (5)	.000026	.000026	.000026	.000045	.000026	.000026	.000026
Sp-RL (6)	.000026	.000026	.000026	.509692	.000026	.000026	.000026
Ah-O (7)	.000026	.000026	.000026	.028279	.000026	.000026	.000026
Ah-LB (8)	.000026	.000026	.000026	.000030	.000026	.000026	.000026
Ah-RL (9)		.103187	.000026	.000026	.000026	.899922	.018430
Pt-O (10)	.103187		.000026	.000026	.201977	.991112	1.000000
Pt-LB (11)	.000026	.000026		.000026	.000026	.000026	.000026
Pt-RL (12)	.000026	.000026	.000026		.000026	.000026	.000026
Rl-O (13)	.000026	.201977	.000026	.000026		.002108	.553889
Rl-LB (14)	.899922	.991112	.000026	.000026	.002108		.858623
Rl-RL (15)	.018430	1.000000	.000026	.000026	.553889	.858623	

Debido a que en las variables Especie y Prueba encontramos diferencias altamente significativas provocadas por variaciones muy grandes, a continuación se muestran los resultados de la interacción de ambos factores.

ANOVA TUKEY HSD

Especie-Prueba	(1) 30.83235	(2) 51.95965	(3) 55.41193	(4) 13.61214	(5) 36.19532	(6) 49.33286	(7) 11.74769	(8) 43.09143
Tt-Recien (1)		.000026	.000026	.000026	.273086	.000026	.000026	.000026
Tt-6meses (2)	.000026		.909509	.000026	.000026	.991290	.000026	.000532
Tt-12mese (3)	.000026	.909509		.000026	.000026	.111445	.000026	.000026
Sp-Recien (4)	.000026	.000026	.000026		.000026	.000026	.999786	.000026
Sp-6meses (5)	.273086	.000026	.000026	.000026		.000026	.000026	.030790
Sp-12meses (6)	.000026	.991290	.111445	.000026	.000026		.000026	.088168
Ah-Recien (7)	.000026	.000026	.000026	.999786	.000026	.000026		.000026
Ah-6meses (8)	.000026	.000532	.000026	.000026	.030790	.088168	.000026	
Ah-12meses (9)	.000026	.000063	.000026	.000026	.145402	.016206	.000026	1.000000
Pt-Recien (10)	.000026	.000026	.000026	.974108	.000026	.000026	1.000000	.000026
Pt-6meses (11)	.057103	.000026	.000026	.000026	.999999	.000026	.000026	.176511
Pt-12meses (12)	.000026	.999980	.999697	.000026	.000026	.711872	.000026	.000035
Rl-Recien (13)	.000026	.000026	.000026	.093950	.000026	.000026	.647141	.000026
Rl-6meses (14)	.000026	.000026	.000026	.477157	.000026	.000026	.977447	.000026
Rl-12meses (15)	.000026	.000026	.000026	.000027	.000026	.000026	.000150	.000026

Especie-Prueba	(9) 42.07988	(10) 10.65754	(11) 37.35686	(12) 53.49096	(13) 7.413994	(14) 8.838869	(15) 2.322660
Tt-Recien (1)	.000027	.000026	.057103	.000026	.000026	.000026	.000026
Tt-6meses (2)	.000063	.000026	.000026	.999980	.000026	.000026	.000026
Tt-12mese (3)	.000026	.000026	.000026	.999697	.000026	.000026	.000026
Sp-Recien (4)	.000026	.974108	.000026	.000026	.093950	.477157	.000027
Sp-6meses (5)	.145402	.000026	.999999	.000026	.000026	.000026	.000026
Sp-12meses (6)	.016206	.000026	.000026	.711872	.000026	.000026	.000026
Ah-Recien (7)	.000026	1.000000	.000026	.000026	.647141	.977447	.000150
Ah-6meses (8)	1.000000	.000026	.176511	.000035	.000026	.000026	.000026
Ah-12meses(9)		.000026	.496471	.000027	.000026	.000026	.000026
Pt-Recien (10)	.000026		.000026	.000026	.943607	.999841	.001779
Pt-6meses (11)	.496471	.000026		.000026	.000026	.000026	.000026
Pt-12meses (12)	.000027	.000026	.000026		.000026	.000026	.000026
Rl-Recien (13)	.000026	.943607	.000026	.000026		.999992	.360630
Rl-6meses (14)	.000026	.999841	.000026	.000026	.999992		.057862
Rl-12meses (15)	.000026	.001779	.000026	.000026	.360630	.057862	

En cuanto a las temperaturas, el tratamiento por estratificación fue significativamente diferente a los otros dos, aunque debido a variaciones muy pequeñas.

1.- Recién colectadas las semillas.

Recién colectadas todas las especies estudiadas son fotoblásticas positivas. En general, tienen un requerimiento estricto de luz para germinar, ninguna de ellas germina en RL ni en oscuridad en ninguna de las condiciones de temperatura, con excepción de T. tenuifolia que presenta germinabilidades elevadas en la oscuridad bajo el tratamiento de estratificación, por encima del 50%.

Tagetes tenuifolia:

Para T. tenuifolia no hay diferencias entre los tratamientos con luz blanca a pesar de que hay una amplia diferencia en la germinación media de cada tratamiento. La germinación media a temperatura constante fue de 50% a Fluctuante 68.33 y con estratificación 80% (figura 1a). En esta especie (y coincidentemente con Salvia polystachya) la capacidad germinativa en luz blanca tiene la misma tendencia entre los diferentes tratamientos de temperatura, la mayor capacidad germinativa se expresa en el tratamiento de estratificación, seguido por los tratamientos de temperatura fluctuante y de temperatura constante. La capacidad germinativa de esta especie es mayor del 50% en todos los tratamientos.

En los tratamientos de oscuridad T. tenuifolia no presenta diferencias entre los tratamientos de temperatura constante (11.66%) y fluctuante (6.66%), pero sí entre la primera y estratificación (48.33%), también entre temperatura fluctuante y la estratificación (Fig. 1a).

En luz Rojo Lejano solamente no encontramos diferencias entre la temperatura constante y la temperatura fluctuante (con 0% y 5% de germinación respectivamente), en el resto de las combinaciones si hay diferencias en esta calidad de luz, ya que en estratificación la germinabilidad fue del 80%.

Salvia polystachya, Amaranthus hybridus y Piqueria trinervia:

Cuando están recién colectadas las semillas de S. polystachya si presentan diferencias en su respuesta a LB entre los tratamientos de temperatura constante (10%) y estratificación (48.33), pero no entre las temperaturas constante y fluctuante (35%), ni entre las temperaturas fluctuante y estratificación (Figura 1b).

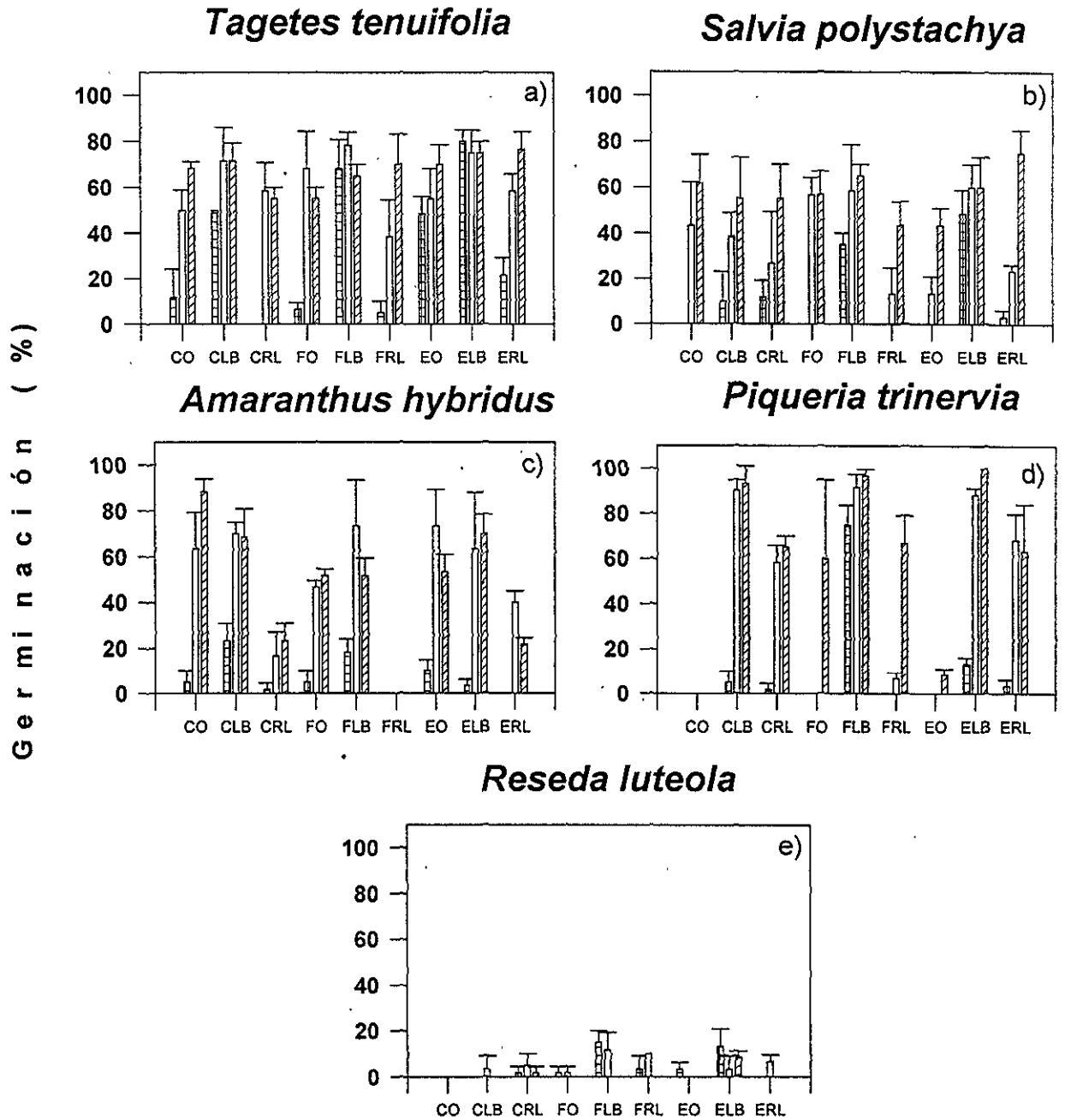


Fig. 1 Porcentaje de germinación de cinco especies de malezas de la zona de Milpa Alta en el D. F. La edad de las semillas fue de: recién colectadas (▨), seis meses después de la colecta (□) y doce meses después de la colecta (▩). La germinación se efectuó en las condiciones de luz y temperatura señaladas en el eje de las X: CO= tem. constante-obscuridad, CLB= tem. constante-luz blanca, CRL= tem. constante-luz Rojo Lejano, FO= tem. fluctuante-obscuridad, FLB= tem. fluctuante-luz bca., FRL=tem. fluctuante-luz Rojo Lejano, EO=estratificación-obscuridad, ELB= estratificación-luz blanca y ERL=estratificación-luz Rojo Lejano.

Por otra parte, S. polystachya no presenta diferencias bajo ningún tratamiento de temperatura en la oscuridad ni en Rojo Lejano, dado que las germinabilidades, cuando se presentaron, fueron muy bajas.

En Amaranthus hybridus dentro de cada tratamiento de luz la temperatura no modificó significativamente la respuesta germinativa (Fig. 1c). En cualquier tratamiento la germinación siempre fue inferior al 23,3%, no encontrándose diferencias significativas entre los tratamientos de temperatura pero sí entre los de luz, debido a que la germinación en RL fue prácticamente nula.

Mientras que para Piqueria trinervia sí hay diferencias significativas en la germinación en LB entre las temperaturas constante (5%) y fluctuante (75%), también entre esta última y la estratificación (13.3%), pero no entre temperatura constante y estratificación.

Esta especie en ningún tratamiento de temperatura germina en la oscuridad y muy poco en RL, por lo que no hay diferencias entre dichos tratamientos (Fig. 1d) Piqueria trinervia si muestra diferencias altamente significativas entre los tratamientos de temperatura, debido a que la temperatura fluctuante obtuvo germinabilidades elevadas en combinación con LB.

Reseda luteola:

La prueba realizada para R. luteola muestra diferencias significativas entre los tratamientos de LB únicamente entre la temperatura constante (0%) con respecto a las otras dos, pero entre la temperatura fluctuante (15%) y la estratificación (13.33%) no hay diferencias a la misma calidad de luz. En ausencia de luz y en RL no hay diferencias entre los tratamientos de temperatura ya que en todos los casos las germinabilidades fueron muy bajas (menores al 3.3% Fig. 1e).

En R. luteola no se encuentran diferencias entre las temperaturas fluctuante y estratificación, pero si entre ellas y la temperatura constante debido a que en ésta temperatura y LB presenta la germinación más alta.

2.- Después de 6 meses de colecta.

Después de seis meses de realizada la colecta, todas las especies mostraron un aumento en la capacidad germinativa, bajo los diferentes tratamientos. Sin embargo, estas diferencias en la respuesta germinativa no fueron significativas únicamente para R. luteola dada su baja germinabilidad.

Tagetes tenuifolia y Salvia polystachya:

Estas dos especies parecen perder diferencias en sus germinabilidades conforme pasa el tiempo de almacenamiento, así lo muestran las pruebas de Tukey (anexo I), por lo que de ahora en adelante las analizaremos juntas.

Seis meses de almacenamiento aumentan la capacidad germinativa de T. tenuifolia en todos los tratamientos de temperatura, la capacidad germinativa en luz blanca (la máxima expresada en todos los tratamientos de temperatura) no difiere significativamente entre los tratamientos térmicos (Fig. 1a). Lo mismo ocurre con S. polystachya, en todos los tratamientos de temperatura se eleva la capacidad germinativa, A pesar de que la germinación en temperatura constante y LB es más baja ésta diferencia no es significativa (Fig. 1b). La temperatura fluctuante con LB presenta una germinabilidad del 58.33%, en estratificación es del 60% y en constante es del 38.33%.

Al parecer, el almacenamiento en el laboratorio modificó el requerimiento de luz de Tagetes tenuifolia y Salvia polystachya. La germinación en las diferentes calidades de luz (O, LB y RL) bajo cualquier tipo de temperatura no muestran diferencias gracias al aumento de la respuesta germinativa de los tratamientos de O y RL, principalmente.

En la temperatura fluctuante y para ambas especies, únicamente el RL inhibe un poco la germinación, sin embargo T. tenuifolia alcanza el 38.3% de germinación (Fig. 1a), mientras que en S. polystachya su germinación en RL es menor al 15% de la capacidad germinativa de esta especie en la misma condición de temperatura (Fig. 1b). En el tratamiento de estratificación T. tenuifolia obtiene germinabilidades similares a las reportadas para temperatura constante, con un 55% en O, un 75% en LB y un 58.33% en luz RL (Fig. 1a); mientras que en Salvia polystachya la germinación en oscuridad y en RL únicamente alcanzan un 13.33% y un 23.33% respectivamente, mientras que su respuesta en LB que fue de 60% (Fig. 1b).

Piqueria trinervia y Amaranthus hybridus:

En las semillas de P. trinervia se encontró que no hay diferencias significativas entre los tratamientos de LB para todas las temperaturas con germinabilidades entre 88.3 y 91.6% (Fig. 1d), lo mismo ocurre con A. hybridus con germinabilidades entre 63.3% y 73.3% (Fig. 1c).

En oscuridad A. hybridus germinó por arriba del 50% bajo la influencia de temperatura constante y estratificación, siendo superior en esta última (73.3%) con respecto a la primera

(63.3%), únicamente a temperatura fluctuante esta especie se quedó ligeramente abajo del 50% de germinación, aún así no hay diferencias entre estos tratamientos (Fig. 1c).

Para los tratamientos de RL no hubo germinación a temperatura fluctuante, en cambio se obtuvo una capacidad germinativa del 16.6% a temperatura constante y una capacidad del 40% a estratificación, esto provoca que las diferencias si sean significativas entre las temperaturas constante y fluctuante, así como entre la temperatura fluctuante y estratificación, pero no entre la temperatura constante y estratificación para la ausencia de luz (Fig. 1c).

Por su lado *P. trinervia* mantuvo una germinación de alrededor del 90% para todos los tratamientos de temperatura en presencia de LB, mientras que en oscuridad no germinó bajo ningún tratamiento de temperatura (Fig. 1d). En luz RL reportó una germinabilidad del 58.3% para temperatura constante y una germinación del 68.3% en estratificación, mientras que en temperatura fluctuante sólo llegó a obtener una germinación del 6.6%, por lo que sí hay diferencias significativas entre las temperaturas constante y fluctuante y entre las temperaturas fluctuante y estratificación, pero no entre la temperatura constante y la estratificación (Fig. 1d).

Reseda luteola:

A diferencia de las otras especies en *R. luteola* no hubo un incremento notable en la germinación después de un periodo de almacenamiento, La germinación siempre fue tan baja que no hubieron diferencias significativas entre los tratamientos.

Después de seis meses hay algunas semillas que germinan en LB a temperatura constante (3.33%), los demás tratamientos para este tipo de luz señalan un descenso en la respuesta germinativa con respecto a la primera prueba, a temperatura fluctuante se obtiene un 11.66% y a estratificación un 3.3%. En la oscuridad la respuesta germinativa continua en 0% en temperatura constante, mientras que a temperatura fluctuante hay una reducción de la germinación con respecto al periodo anterior (1.6%) y en estratificación la germinación es nula. Todos los tratamientos con luz RL registran un aumento en la germinabilidad, para temperatura constante se logra un 5%, para temperatura fluctuante un 10% y para estratificación un 6.6%, sin embargo tampoco son suficientemente grandes las diferencias para ser significativas (Fig. 1e).

3.- Después de un año de almacenamiento.

Sólo S. polystachya y P. trinervia aumentan su capacidad germinativa en este tiempo con respecto a las pruebas realizadas a los seis meses y únicamente R. luteola presenta una baja en sus porcentajes de germinación.

Tagetes tenuifolia y Salvia polystachya:

Después de 1 año no se encuentran diferencias entre las diferentes calidades de luz ni entre las diferentes temperaturas para T. tenuifolia y para S. polystachya (Fig. 1a y 1b).

Amaranthus hybridus y Piqueria trinervia

Por su lado, A. hybridus no presentó diferencias significativas en la respuesta germinativa en luz blanca entre los diferentes tratamientos de temperatura con germinabilidades entre 51.66% y 70%; mientras que en oscuridad si existieron diferencias entre la temperatura constante (88.33%) y los otros dos tratamientos de temperatura, pero no entre la temperatura fluctuante (51.66%) y estratificación (53.33%, Fig. 1e).

Esta especie reportó su más alta tasa de germinación con respecto a todos los tratamientos realizados durante las tres pruebas a lo largo del año, en la combinación de obscuridad con temperatura constante.

Por su lado, la especie P. trinervia no presentó diferencias significativas en la respuesta germinativa para los tratamientos de LB llegando casi al 100% en todos los casos; en contraste, esta especie en la oscuridad casi no germina, únicamente lo hace con temperatura fluctuante, obteniéndose un 60% y con estratificación con un 8.3%, por lo que en oscuridad si existen diferencias significativas entre la temperatura fluctuante con respecto a las otras dos, pero no entre las últimas; por su parte en luz RL se mantuvo una tasa germinativa de alrededor del 65% para los tres tipos de temperatura por lo que no aparecen diferencias entre estos tratamientos, pero si es significativamente más baja que en luz blanca (Fig. 1d).

Reseda luteola:

En Reseda luteola la germinación es aún más baja que en los periodos anteriores, a excepción de la combinación entre luz blanca y estratificación, en donde la germinabilidad aumentó un 5% con respecto a la prueba anterior, pero es más baja con respecto a las semillas recién colectadas; además

de este tratamiento sólo otros dos reportan alguna germinación, se trata de la presencia de LB a temperatura constante con un 1.6%.

Cabe destacar el hecho de que en las dos pruebas anteriores los tratamientos de temperatura fluctuante fueron los que reportaron mayores porcentajes de germinación y que al cabo de un año de almacenamiento a esta temperatura ningún tratamiento presentó germinación, por lo que no hay diferencias significativas entre ninguna de las posibles combinaciones entre las calidades de luz y temperaturas (Fig. 1e).

4.- Respuesta al Acido Giberélico (AG).

En la concentración empleada el ácido giberélico no tuvo el mismo efecto en todas las especies. Modifica significativamente la respuesta germinativa de dos de las cinco especies: P. trinervia y R. luteola, no tuvo efecto significativo en S. polystachya y A. hybridus, y en T. tenuifolia el análisis de varianza señala diferencias entre las pruebas realizadas, sólo que éstas se deben a que en RL sin el uso de AG la germinación fue mucho más baja que en LB con AG, por lo tanto nosotros consideramos que estas diferencias se deben primordialmente al efecto de la calidad de luz más que al uso de la hormona (Fig. 2).

En P. trinervia el AG en la dosis empleada no reemplazó eficientemente el papel que juega la presencia de luz en la respuesta germinativa, ya que no hubo diferencias entre los tratamientos de luz blanca con (91.66%) o sin (93.3%) el uso de la hormona ni entre los tratamientos de luz RL (con 60% con AG y 65% sin AG), pero sí entre los tratamientos en oscuridad, en donde el uso de AG promovió un 40% de germinación, mientras que no germinaron sin el uso de la hormona.

A diferencia de la especie anterior en R. luteola si hay una relación entre respuesta a la luz y ácido giberélico. La germinación en luz blanca fue 10% con AG y 0% sin AG y con luz RL 15% con AG y 1.66% sin AG. Las diferencias fueron significativas. En la oscuridad el ácido giberélico incrementó la germinación pero la diferencia no es significativa.

La calidad de luz no mostró efecto significativo adicional al ácido giberélico en S. polystachya y R. luteola. En el caso de T. tenuifolia sólo hubo efecto de la luz, no del ácido giberélico y en las otras dos especies la luz si tuvo un efecto significativo adicional al del AG en las pruebas de germinación.

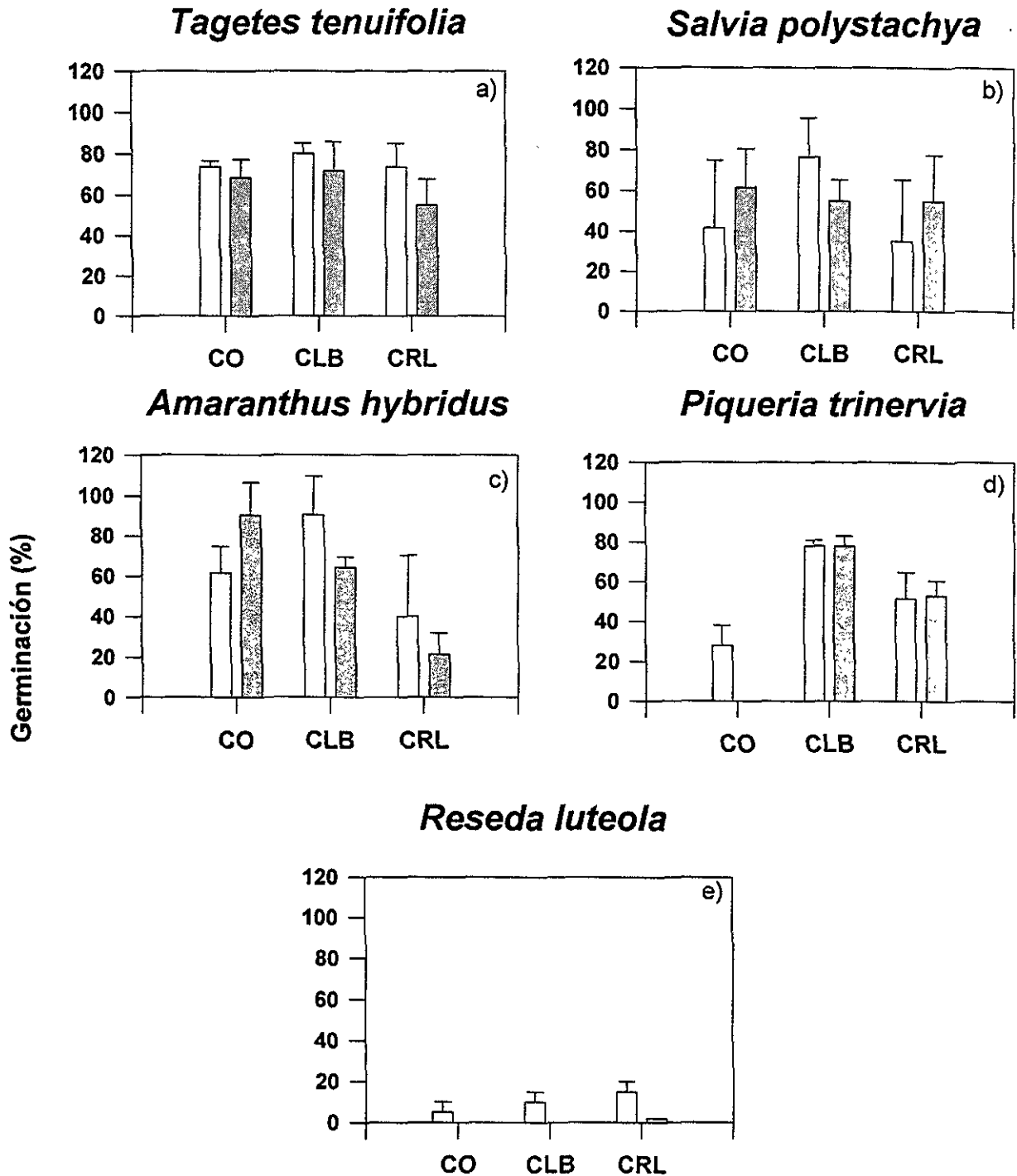




Fig. 1. Porcentaje de germinación de cinco especies de malezas de la zona de Milpa Alta en el D.F., con la aplicación exógena de ácido giberélico 1000 ppm () y sin ácido giberélico (). La edad de las semillas es de tres meses después de la colecta. La germinación de las semillas se efectuó en las condiciones de luz y temperatura señaladas en el eje de las X: CO= tem. constante-obscuridad, CLB= tem. constante-luz blanca y CRL= tem. constante-luz Rojo Lejano.

DISCUSION.

Temperatura

La temperatura modifica la respuesta germinativa para todas las especies en al menos una de las tres pruebas realizadas durante el año. Aunque se ha reportado que la temperatura puede ser el principal factor que controla la germinación cuando la humedad no es una limitante (Probert, 1992), en nuestro estudio encontramos que más que la temperatura es la luz la que tiene un peso importante en la germinabilidad de las especies que estudiamos.

Pese a que en general las diferencias por los tratamientos de temperatura se debieron a variaciones pequeñas, en las especies estudiadas se encontró que tanto el tratamiento de estratificación, como el de fluctuación de temperatura jugó un papel diferente para cada una de ellas. Aunque en algunos casos las especies se pueden agrupar por su tipo de respuesta frente a alguno de los tratamientos térmicos.

Tagetes tenuifolia y S. polystachya obtienen tasas germinativas más elevadas después de una estratificación, la tasa es un poco más baja a temperaturas fluctuantes y más baja aún en temperatura constante, este comportamiento ha sido reportados para muchas otras especies y es característica de las plantas anuales de verano que requieren de un período de frío (invernal) para romper su latencia endógena y poder germinar en la época cálida y asegurar su supervivencia (Baskin and Baskin, 1969, Baskin and Baskin, 1983, Panetta and Randal, 1993), este control está dado por mecanismos hormonales como se verá más adelante.

Para R. luteola son más adecuadas las temperaturas fluctuantes que la estratificación en la promoción de la germinación y ambos tipos de temperatura son mejores promotores de la germinación que la temperatura constante para los primeros seis meses de almacenamiento.

El efecto de la temperatura fluctuante se debe probablemente a la temperatura de 15°C, la cual es relativamente baja. Después de un año de almacenamiento los tratamientos bajo temperatura fluctuante ya no presentan ningún tipo de germinación, sin embargo si existe germinación después del periodo de estratificación; este comportamiento tiene que ver con las características climáticas del lugar de origen Europa, en donde se presenta como una especie anual de verano, por lo que requiere de un pretratamiento frío suministrado por el invierno, para posteriormente disparar su proceso germinativo en la época cálida, por lo que ocho días a cinco grados centígrados son mucho

menos efectivos que un mes con exposiciones diarias a quince grados centígrados; en nuestro país R. luteola se presenta durante todo el año debido a que las variaciones entre la temperatura diurna y la temperatura nocturna son suficientes para disparar el proceso germinativo.

Muchas especies más son favorecidas con la temperatura fluctuante, ya que son muy sensibles a los cambios de temperatura entre el día y la noche, en general se espera que la mayoría de las especies de malezas respondan de esta manera (ya que en condiciones naturales prácticamente no existen ambientes con temperaturas constantes como), en los casos de Crupina vulgaris (Patterson and Mortensen, 1985), Chromolaena odorata (con temperaturas óptimas de 15/30°C) (Erasmus and Van Staden, 1986), por citar algunos ejemplos.

También Mimosa pigra germina mejor bajo temperatura fluctuante, pero en este caso parece estar relacionada con las características de la cubierta seminal, ya que la escarificación en esta especie también favorece el aumento de la germinabilidad (Dillon and Forcella, 1985); una temperatura adecuada reduce la presión que ejerce la cubierta seminal sobre el embrión permitiendo así la germinación.

También se ha reportado que para algunas especies la estratificación es requerida para romper cubiertas seminales muy duras (Fenner, 1992), pero no consideramos que alguno de los dos casos sea explicativo de ninguna de nuestras especies, en donde se observó que no hay un impedimento mecánico por parte de la cubierta seminal para que la germinación se pudiera llevar a cabo.

Amaranthus hybridus germina prácticamente igual en los diferentes tratamientos de temperatura; mientras que para P. trinervia el único tratamiento de temperatura que realmente promueve la germinación es el de fluctuante aún con semillas recién colectadas; el requerimiento de una temperatura fluctuante es, desde el punto de vista adaptativo, necesario para que la semilla perciba que se encuentra cerca de la superficie del suelo, lugar en donde las variaciones de la temperatura son más claras y así asegurar su emergencia (Fenner, 1992), este requerimiento ha sido reportado para especies como la zanahoria (Daucus cariota L.), la cual germina en un muy amplio margen de temperatura (5-35°C), aunque a las temperaturas constantes de ambos extremos la germinación se ve reducida (Corbineau, et al, 1995), es un ejemplo de una especie que aunque no es una maleza, puede mostrarnos un camino que pueda explicar bases fisiológicas generales.

Como podemos apreciar, pese a que estas cinco especies se presentan en nuestra zona de estudio, solo algunas de ellas comparten ciertas características en su respuesta germinativa bajo diferentes condiciones de temperatura. En trabajos con cincuenta especies diferentes de una misma zona también se ha encontrado que existen variaciones muy grandes en sus requerimientos de temperatura (Cristi y Durán, 1984), es decir, aunque se trata de especies adaptadas a las mismas condiciones dentro de un área determinada, sus requerimientos específicos pueden ser diferentes, lo que muy probablemente está relacionado con el microhabitat espacial y temporal que ocupan y de aspectos genéticos que están muy relacionados con el origen de cada especie.

Luz.

Todas las semillas recién colectadas de las especies estudiadas presentaron fotoblastismo positivo, el cual se va perdiendo durante el tiempo de almacenamiento, o postcosecha, lo que puede indicar que en semillas recién cosechadas hay una dependencia de la activación de fitocromo para el desencadenamiento de la germinación, requerimiento que después puede ser compensado con un adecuado balance hormonal o por cambios en el fitocromo total o en la relación Pr1/Pt a través del tiempo. La única especie que siempre se mantiene como fotoblástica positiva es P. trinervia, excepto cuando ha pasado un año de almacenamiento y es sometida a temperatura fluctuante.

Amaranthus hybridus así como otras especies del mismo género han sido reportadas como fotoblásticas positivas en otros trabajos (Klein and Felipe, 1991), pero cuando esta especie es escarificada se vuelve indiferente a la luz (Klein and Felipe, 1992), nosotros encontramos que después de seis meses de almacenamiento esta especie se vuelve indiferente, probablemente se debe a que el papel del fitocromo está vinculado al mecanismo de rompimiento de la cubierta ya que la temperatura (como se citó líneas arriba) así lo hace y se ha probado que la temperatura y el fitocromo actúan al mismo nivel sobre las membranas celulares en el proceso de germinación (Erasmus y Van Standen, 1986).

La forma en que opera el fitocromo no está del todo clara, se piensa que puede actuar mediante tres vías: facilitando la permeabilidad de las membranas celulares, como una enzima activa o que participa activando algunos genes específicos (Colbert, 1988), también cabe la posibilidad de actuar a través de acciones combinadas.

La temperatura puede alterar los requerimientos lumínicos de las especies. Después de un tratamiento por estratificación, algunas especies que recién cosechadas no germinan en la oscuridad o en relaciones R:RL desfavorables, pueden hacerlo después de un período de estratificación (Vanlerberghe y Van Assche, 1986), como se puede apreciar en el caso de T. tenuifolia.

En el caso de las especies estudiadas no se encontró el desarrollo de termolancia, en ninguno de los tratamientos de temperatura, aunque se sabe que en otras especies se pueden presentar. Es decir, la respuesta germinativa en condiciones de oscuridad (o en cierta calidad de luz) se ve inhibida, en algunos rangos de temperatura sobre cierto límite, aunque a temperaturas inferiores si germinan, o bien la germinación se dispara hasta que, a temperaturas inhibitorias de la germinación, son sometidas a calidades de luz diferentes (Saini, et al, 1989), al incrementar los niveles de P_{rl} se causa un progresivo aumento en la temperatura límite para la germinación (Kristie and Fielding, 1994).

Nuestras especies germinan bajo tratamientos de temperaturas fluctuantes aún en la oscuridad sólo después de un año de almacenamiento, este comportamiento se ha reportado para otras especies pero no se ha relacionado con el tiempo de almacenamiento (Thompson and Whatley, 1984). Sin embargo, todas las especies estudiadas mostraron porcentajes de germinación más altos en los tratamientos con luz, a su vez esta respuesta fue modulada por la temperatura aunque de manera racionada.

Por ejemplo, después del primer mes, A. hybridus germina muy bien en la obscuridad independientemente del tratamiento de temperatura que se le aplique, en otros estudios también se ha reportado que esta especie y otras del mismo género se vuelven indiferentes a la luz después de un tiempo de almacenamiento (Pita y Durán, 1984).

Sin embargo, en temperatura fluctuante esta especie siempre conservó su requerimiento de calidad espectral de la luz, no germinó en RL (pero sí en oscuridad). Este tipo de respuesta difiere de lo reportado en la literatura, las temperaturas fluctuantes por lo general estimulan la germinación en la oscuridad o en condiciones espectrales adversas (en RL o con bajo R:RL) (Hand y col. 1982; Erasmus y van Staden, 1986).

Los estudios sobre los diferentes tipos de fitocromos involucrados en la respuesta a la luz indican que el fitocromo involucrado en la respuesta germinativa en la oscuridad es el fitocromo B, el cual se almacena en la semilla durante su desarrollo, sin embargo de las especies estudiadas

ninguna germinó al momento de la colecta, lo que indica una concentración muy baja (insuficiente para alcanzar el umbral de respuesta al momento de la colecta).

Debemos preguntarnos si las respuestas a la oscuridad después de un periodo de almacenamiento se deben a un cambio en el umbral de respuesta, al balance hormonal o más bien en la sensibilidad a AG, y en general a alguna de las causas planteadas con anterioridad o bien a la síntesis de otro fitocromo. El otro fitocromo más estudiado hasta el momento es el fitocromo A, al cual se le vincula con las respuestas al RL, sin embargo la síntesis de este pigmento ocurre durante la imbibición de la semilla, como se ha demostrado en diversos experimentos (Vertucci and Farrant, 1995; Kermode, 1995 y Karssen, 1995), sin embargo, tanto las semillas recién colectadas como las semillas de diferentes edades no tuvieron un período de imbibición previo a la exposición a la luz RL. Suponiendo que los periodos de oscuridad diarios permitieran su síntesis la pregunta que surge sería ¿porque no ocurre de igual manera en todas las especies o en las semillas de todas las edades?. Por lo que cabe suponer que la germinación en RL independientemente del fitocromo involucrado en ella se debe también a factores ligados con la maduración de la semilla, como los mencionados en los casos de la germinación a la oscuridad (en el párrafo anterior) u otros citados a lo largo de la discusión.

Tiempo de almacenamiento.

El tiempo de almacenamiento modificó el comportamiento germinativo de todas las especies en todos los tratamientos de temperatura y fue el factor que marcó con más peso las diferencias significativas, únicamente en *P. trinervia* y bajo el tratamiento de temperatura fluctuante siempre tuvo la misma respuesta durante las tres pruebas.

El efecto de la postmaduración en la respuesta germinativa ha sido ampliamente documentado (Villers, 1974; Villers and Edcumbe, 1975; Ensminger and Ikuma, 1987, entre otras), durante este tiempo puede ocurrir tanto un cambio en el balance hormonal, como cambios en requerimientos de luz u otros factores, generalmente vinculados con este balance hormonal, aunque también es frecuente que se modifiquen sustancias inhibidores de la germinación que actúan en forma independiente al balance hormonal como se ha visto en estudios realizados con plantas aromáticas como *Coridothymus capitatus*, *Satureja thymbra* y *Origanum vulgare* subsp. *hirtum*; en estas especies se ha visto que las semillas más viejas germinan mucho mejor que las semillas más

frescas, la explicación que se da al comportamiento de estas especies es que poseen una cantidad considerable de ciertos aceites esenciales contenidos en la cubierta seminal los cuales impiden la germinación. Estos aceites se volatilizan con el paso del tiempo, en condiciones naturales dichos aceites son lavados con el agua de las primeras lluvias lo que garantiza la germinación de las semillas una vez iniciado este importante período (Thanos, et al, 1995), en trabajos con Acer saccharum se encontró que la sustancia inhibitoria de la germinación era un fenol, el cual baja su concentración tras un tratamiento de estratificación, es decir, se encontró una relación directa entre temperatura y concentración fenólica en estas semillas (Enu-Kwesi and Dumbroff, 1980).

En el caso de las especies estudiadas lo más probable es que durante el período de postcosecha se modifique el balance hormonal o bien la sensibilidad a las hormonas, incluso en R. luteola que es la única especie que decrece en su porcentaje de germinación conforme pasa el tiempo de almacenamiento, pero todo parece indicar que se debe a un proceso de latencia secundaria, ya que en pruebas hechas con semillas enterradas sí aumenta su germinabilidad tras un período de enterramiento (capítulo II).

El ácido giberélico en la respuesta germinativa.

Únicamente dos de las cinco especies estudiadas registraron un aumento en la germinabilidad al ser expuestas a una dosis de 1000 ppm de ácido giberélico. Para R. luteola y P. trinervia la aplicación exógena de la hormona substituyó la producción interna en las semillas que se da en la naturaleza mediante la exposición a la luz a cierta calidad de ella.

La aplicación exógena del AG substituye el efecto de la luz roja promotora de la germinación, se ha encontrado que la irradiación con este tipo de luz actúa en la semilla incrementando los niveles endógeno de dicha hormona y que el efecto de este tipo de luz es cancelado con una subsecuente irradiación de luz rojo-lejano (Toyomasu, et al., 1994) que puede estar relacionada con la producción interna de la semilla del ácido abscísico (ABA). También puede sustituir algunos rangos de otras condiciones ambientales, las dosis adecuadas para romper latencia en semillas de clima templado pueden variar entre 1000 y 2000 ppm de la hormona (Gómez-Campo, 1985).

El AG y el ABA tienen efectos antagónicos de manera general en las plantas y el control de los procesos germinativos no está exento de ello (Pérez-García y Durán, 1990). La aplicación de

AG mejora la tasa germinativa de semillas latentes aún bajo temperaturas adecuadas para la germinación (Girard, 1990); tanto el AG como la luz roja promueve la síntesis de algunas enzimas que participan el proceso germinativo, estas enzimas son: alfa-galactosidasa, ácido e.g. invertasa, la endo-beta-manasa, la isocitrato liasa y proteasas (Leung and Bewley, 1981). Las cubiertas seminales o el fruto en el caso de aquenios en plantas compuestas y el endospermo pueden impedir la penetración del AG hacia el embrión cuando se hacen aplicaciones exógenas de esta hormona (Carpita and Nabors, 1981). En términos generales, las hormonas juegan un papel muy importante en la traducción de las señales ambientales (Derks and Karssen, 1993).

Aunque en las pruebas de AG que efectuamos no se probaron diferentes tratamientos de temperatura, se sabe bien que los requerimientos de temperatura en muchos casos tienen relación directa con la producción de AG, por lo que la aplicación exógena de AG, sustituye su efecto en Arabidopsis thaliana. En esta especie la sensibilidad al AG esta inversamente relacionada con la temperatura (Derks and Karssen, 1993). Las bajas temperaturas promueven la producción de esta hormona de manera natural en especies anuales de verano.

La presencia de una luz favorable puede substituir los requerimientos de temperatura, de la misma manera que una temperatura adecuada puede substituir alguna deficiencia de la calidad de luz recibida por parte de las semillas por lo que algunas especies de las zonas templadas germinan bajo luz RL, debido a que las bajas temperaturas provocan una reacción de escape del fitocromo (Pons, 1984; Vanderberghe and Van Assche, 1986).

Recientemente se ha planteado que realmente hay pocas pruebas sobre la existencia de un cambio real en el balance hormonal y que hay mayores probabilidades de que lo que ocurra en la semilla sea un cambio en la sensibilidad a las diferentes hormonas. La cual sea la causa real de los cambios en las respuestas de las semillas a diferentes factores y no la síntesis o destrucción de hormonas durante las post-maduración de la semilla.

El medio ambiente en el cultivo del nopal y nuestras especies.

Dentro de una parcela de cultivo lo más común es encontrar temperaturas fluctuantes dadas las variaciones entre el día y la noche, por lo que no es raro observar que las especies estudiadas tuvieran una buena respuesta germinativa en este tipo de temperatura, sin embargo sólo tres especies, T. tenuifolia, S. polystachya y P. trinervia, respondieron bien a esta temperatura con

semillas recién colectadas, por lo que las semillas de estas especies tendrían mayor oportunidad de germinar recién liberadas de la planta madre, pero siempre y cuando no descendan a capas del suelo en donde no penetre la luz, ya que no se presentó germinabilidad en oscuridad combinada con temperatura fluctuante.

Si en la parcela se encontraran otras malezas ya establecidas, las semillas de A. hybridus serían las únicas sin posibilidad de germinar, ya que en ninguna de las tres pruebas se registró germinabilidad bajo la luz RL con temperatura fluctuante.

La discusión de lo que sucedería en campo para las semillas de las cinco especies después de seis meses y de un año de almacenamiento en el laboratorio no sería correcta, ya que en campo se presentarían condiciones muy diferentes a las del almacenamiento en laboratorio si las semillas permanecieran ese tiempo en la parcela del nopal. Estos resultados serán de utilidad para la discusión del siguiente capítulo.

CONCLUSIONES.

Estas especies y el cultivo del nopal.

T. tenuifolia y S. polystachya, son las dos especies (de las cinco estudiadas) que más encontramos en el cultivo del nopal en la zona de colecta y presentan un patrón similar en los procesos germinativos bajo las condiciones a que fueron sometidas, es decir, responden de manera similar a los tratamientos al menos después de seis meses de colecta. Al parecer, las semillas de estas especies, además de las de P. trinervia, tienen buenas probabilidades de germinar en la parcela del nopal poco tiempo después de ser liberadas por la planta madre.

R. luteola es una de las especies que no se encuentran en la zona de estudio en el cultivo en cuestión y presenta un patrón inverso en su respuesta germinativa con respecto a las dos especies anteriormente descritas.

En términos generales A. hybridus y P. trinervia presentan patrones similares entre sí, solo se diferencian en su respuesta a las temperaturas fluctuantes y por la falta de germinabilidad de la segunda especie en la oscuridad, que al parecer se mantiene como fotoblástica positiva. Estas especies son diferentes a las dos primeras también en su comportamiento posterior a un año de almacenamiento. A. hybridus se encuentra más en el cultivo del nopal en Milpa Alta, aunque en

semillas recién colectadas, por lo que las semillas de estas especies tendrían mayor oportunidad de germinar recién liberadas de la planta madre, pero siempre y cuando no descendan a capas del suelo en donde no penetre la luz, ya que no se presentó germinabilidad en oscuridad combinada con temperatura fluctuante.

Si en la parcela se encontraran otras malezas ya establecidas, las semillas de A. hybridus serían las únicas sin posibilidad de germinar, ya que en ninguna de las tres pruebas se registró germinabilidad bajo la luz RL con temperatura fluctuante.

La discusión de lo que sucedería en campo para las semillas de las cinco especies después de seis meses y de un año de almacenamiento en el laboratorio no sería correcta, ya que en campo se presentarían condiciones muy diferentes a las del almacenamiento en laboratorio si las semillas permanecieran ese tiempo en la parcela del nopal. Estos resultados serán de utilidad para la discusión del siguiente capítulo.

CONCLUSIONES.

Estas especies y el cultivo del nopal.

T. tenuifolia y S. polystachya, son las dos especies (de las cinco estudiadas) que más encontramos en el cultivo del nopal en la zona de colecta y presentan un patrón similar en los procesos germinativos bajo las condiciones a que fueron sometidas, es decir, responden de manera similar a los tratamientos al menos después de seis meses de colecta. Al parecer, las semillas de estas especies, además de las de P. trinervia, tienen buenas probabilidades de germinar en la parcela del nopal poco tiempo después de ser liberadas por la planta madre.

R. luteola es una de las especies que no se encuentran en la zona de estudio en el cultivo en cuestión y presenta un patrón inverso en su respuesta germinativa con respecto a las dos especies anteriormente descritas.

En términos generales A. hybridus y P. trinervia presentan patrones similares entre sí, solo se diferencian en su respuesta a las temperaturas fluctuantes y por la falta de germinabilidad de la segunda especie en la oscuridad, que al parecer se mantiene como fotoblástica positiva. Estas especies son diferentes a las dos primeras también en su comportamiento posterior a un año de almacenamiento. A. hybridus se encuentra más en el cultivo del nopal en Milpa Alta, aunque en

mucho menor medida que T. tenuifolia y S. polystachya; P. trinervia aparece menos en nuestro cultivo. Sin embargo, se puede decir que en general, las especies estudiadas inicialmente tienen más requerimientos de luz y temperatura que al final del experimento.

Las características fotoblásticas de las malezas permiten implementar prácticas culturales tendientes a disminuir su incidencia, cuando menos durante el período crítico de los cultivos, el paso de arado en la tierra las semillas a profundidades en la que no hay penetración de luz; en la actualidad la práctica de acolchados es cada vez más popular, consiste en el uso de tiras plásticas con las cuales se arropa el terreno, el color del plástico y su calibre alteran el tipo de luz que llega al suelo y pueden servir para el control de ciertas malezas, aunque puede promover el establecimiento de otras especies. El uso actual de los acolchados únicamente contempla el mejor aprovechamiento de la humedad y la temperatura por parte del cultivo, aunque como hemos visto hasta ahora los cambios en la temperatura también modifican la respuesta germinativa de las diferentes especies de malezas, así como la calidad espectral de luz, hechos que no se han considerado al recomendar el uso de esta tecnología a los productores.

A pesar de que las especies estudiadas difieren entre sí existen cambios en la latencia de las semillas que aseguraría que solo en etapas iniciales estos controles de malezas pudieran ser efectivos, ya que después de un año estas especies germinan en un rango mayor de condiciones, lo cual no se encuentra en el cultivo del nopal.

BIBLIOGRAFIA CITADA.

Baskin, C.C. and Baskin, J.M., 1969 "Germination and dormancy in cedar glade plants. IV: Isanthus brachiatus, Panicum capillare, Cyperus enflexus, Eragrostis spectabilis and Ruellia humilis". Journal of the Tennessee Academy of Science 44: 69-70

Baskin, J.M. and Baskin, C.C., 1983 "Seasonal changes in the germination response of buried seeds of Arabidopsis thaliana and ecological interpretation", Bot.Gaz. 144(4): 540-543.

Baskin, J.M. and Baskin, C.C., 1985 "The annual dormancy cycle in buried weed seeds: a continuum", BioScience 35(8): 492-498.

Bartley, M.R. and Frankland, B., 1984 "Phytochrome intermediates and action spectra for light perception by dry seeds" Plant Physiol. 74: 601-604.

Bewley, J.D. y Black, M., 1985 "Seeds-Physiology of Development and Germination", Ed. Penum Press, USA.

mucho menor medida que T. tenuifolia y S. polystachya; P. trinervia aparece menos en nuestro cultivo. Sin embargo, se puede decir que en general, las especies estudiadas inicialmente tienen más requerimientos de luz y temperatura que al final del experimento.

Las características fotoblásticas de las malezas permiten implementar prácticas culturales tendientes a disminuir su incidencia, cuando menos durante el período crítico de los cultivos, el paso de arado en la tierra las semillas a profundidades en la que no hay penetración de luz; en la actualidad la práctica de acolchados es cada vez más popular, consiste en el uso de tiras plásticas con las cuales se arropa el terreno, el color del plástico y su calibre alteran el tipo de luz que llega al suelo y pueden servir para el control de ciertas malezas, aunque puede promover el establecimiento de otras especies. El uso actual de los acolchados únicamente contempla el mejor aprovechamiento de la humedad y la temperatura por parte del cultivo, aunque como hemos visto hasta ahora los cambios en la temperatura también modifican la respuesta germinativa de las diferentes especies de malezas, así como la calidad espectral de luz, hechos que no se han considerado al recomendar el uso de esta tecnología a los productores.

A pesar de que las especies estudiadas difieren entre sí existen cambios en la latencia de las semillas que aseguraría que solo en etapas iniciales estos controles de malezas pudieran ser efectivos, ya que después de un año estas especies germinan en un rango mayor de condiciones, lo cual no se encuentra en el cultivo del nopal.

BIBLIOGRAFIA CITADA.

- Baskin, C.C. and Baskin, J.M., 1969 "Germination and dormancy in cedar glade plants. IV: Isanthus brachiatus, Panicum capillare, Cyperus enflexus, Eragrostis spectabilis and Ruellia humilis". Journal of the Tennessee Academy of Science 44: 69-70
- Baskin, J.M. and Baskin, C.C., 1983 "Seasonal changes in the germination response of buried seeds of Arabidopsis thaliana and ecological interpretation", Bot.Gaz. 144(4): 540-543.
- Baskin, J.M. and Baskin, C.C., 1985 "The annual dormancy cycle in buried weed seeds: a continuum", BioScience 35(8): 492-498.
- Bartley, M.R. and Frankland, B., 1984 "Phytochrome intermediates and action spectra for light perception by dry seeds" Plant Physiol. 74: 601-604.
- Bewley, J.D. y Black, M., 1985 "Seeds-Physiology of Development and Germination", Ed. Penum Press, USA.

- Carpita, N.C. and Nabors, M.W., 1981 "Growth physics and water relations of red-light-induced germination in lettuce seeds" *Planta* 152: 131-136.
- Colbert, J.T., 1988 *Plant "Molecular biology of phytochrome"*, *Cell and Environ* 11: 305-318.
- Corbineau, F., Picard, M.A., Bonnet, A. and Côme, D., 1995 "Effects of production factors on germination response of carrot seeds to temperature and oxygen", *Seed Science Research* 5: 129-135.
- Cristi, L.A. y Durán, J.M., 1984 "Las semillas de la fitocenosis "Hayedo de Montejo de la Sierra (Madrid)" y su germinación en condiciones controladas" *OYTON* 44(1): 17-24.
- Deregibus, V.A.; Casal, J.J.; Jacobo, E.J.; Gibson, D.; Kauffman, M. and Rodríguez, A.M., 1994 "Evidence that heavy grazing may promote the germination of *Lolium multiflorum* seeds via phytochrome-mediated perception of high red/far-red ratios", *Functional Ecology* 8: 536-542.
- Derks, M.P.M. and Karssen, C.M., 1993 "Effects of light and temperature on seed dormancy and gibberellin-stimulated germination in *Arabidopsis thaliana*: studies with gibberellin-deficient and insensitive mutants", *Physiologia Plantarum* 89: 360-368.
- Dillon, S.P. and Forcella, F., 1985 "Fluctuating temperatures break seed dormancy of Catclaw Mimosa (*mimosa pigra*)", *Weed Science* 33: 196-198.
- Ensminger, P.A. and Ikuma, H., 1987 "Photoinduced seed germination of *Oenothera biennis* L." *Plant Physiol.* 85: 879-884.
- Erasmus, D.J. and Van Staden, J., 1986 "Germination of *Chromolaena odorata* (L.) K. & R. achenes: effect of temperature, imbibition and light", *Weed Research* 26: 75-81.
- Enu-Kwesi, L. and Dumbroff, E.B., 1980 "Changes in phenolic inhibitors in seeds of *Acer saccharum* during stratification" *Journal of Experimental Botany* Vol. 31 121: 425-436.
- Fenner, M., 1985 "Seed Ecology", Ed. Chapman and Hall, USA, pp.151
- Fenner, M., 1992 "Seeds, the Ecology of regeneration in plant communities", Ed. C.A.B. International, pp. 373
- Girard, J., 1990 "Study of the inheritance of seed primary dormancy and the ability to enter secondary dormancy in *Petunia*: influence of temperature, light and gibberellic acid on dormancy" *Plant, Cell and Environment* 13: 827-832.
- Gómez-Campo, C., 1985 "Plant conservation in the Mediterranean area" Chapter 14, Dr.W. JmK Publishers pp.237-247.
- Harper, J.L. and Benton, R.A., 1965 "The behaviour of seed in soil: The germination of seed on the surface of a water supplying substrate" *Departamento de Agricultural Botany, University College of North Wales, Bangor*, p. 151-166.
- Hendricks, S.B. and Taylorson, R.B., 1976 "Variation in germination and amino acid leakage of seeds with temperature related to membrane phase change", *Plant Physiol.* 58: 7-11.
- Hou, J.Q. and Simpson, G.M., 1993 "Germination response to phytochrome depend on specific dormancy states in wild oat (*Avena fatua*), *Can. J. Bot.*, 71: 1528-1532.
- Karssen, Cees M., 1995 "Hormonal regulation of seed development, dormancy and germination studied by genetic control" en "SEED DEVELOPMENT AND GERMINATION", Edit. Jaime Kigel and Gad Galili. Merce! Dekker, Inc. USA. Pp. 333-350.

- Kermode; allison R., 1995 "Regulatory mechanisms in the transition from seed development to germination: Interactions between the embryo and the seed enviroment", en "SEED DEVELOPMENT AND GERMINATION", Edit. Jaime Kigel and Gad Galili. Merceel Dekker, Inc. USA. Pp.273-332.
- Klein, A. and Felipe, G.M., 1991 "Efeito da luz na germinaÇão de sementes de ervas invasoras" Pesq. agropec. bras., Brasflia 26(7): 955-966.
- Klein, A. and Felipe, G.M., 1992 "GerminaÇão de ervas invasoras: escarificaÇão e luz" Anais 8o. Congr. SBSP. 47-56.
- Kristie, D.N. and Fielding, A., 1994 "Influence of temperature on the Pfr level required for germination in lettuce cv. Grand Rapids", Seed Science Research 4: 19-25.
- Leung, D.W.M. and Bewley, J.D., 1981 "Red.light- and gibberellic-acid-enhanced alfa-galactosidase activity in germinating lettuce seeds, cv. Grand Rapids" Planta 152: 436-441.
- Martinez, M.L., Valverde, T. and Moreno-Casasola, 1992 "Germinación response to temperature, salinity, light and depth of sowing of ten tropical dune species" Oecologia 92: 343-353.
- Panetta, F.D. and Randall, R.P., 1993 "Variation between Emex australis population in seed dormancy/non-dormancy cycles" Australian Journal of Ecology 18: 275-280.
- Patterson, D.T. and Mortensen, D.A., 1985 "Effects of temperature and photoperiod on Common Crupina (Crupina vulgaris)", Weed Science 33: 333-339.
- Pérez-García, F. y Durán, J.M., 1990 "The effect of gibberellic acid on germination of Onopordum nervosum Boiss. seeds", Seed Sci. & Technol. 18: 83-88.
- Pita, J.M. y Durán, J.M., 1984 "Germination in the genus Amaranthus L.: In light and temperature" ISEA 15(56): 17-18
- Pons, T. L., 1984 "Possible significance of changes in the ligh requeriment of Cirsium palustre sedds after dispersal in ash coppice" Plant Cell and Environ 7: 263-268
- Probert, R.J., 1992 "The role of temperature in germination ecophysiology" en Fenner, M., 1992 "Seeds, the Ecology of regeneration in plant communities", Ed. C.A.B. International, pp. 373
- Reed, Jason W.; Nagatani, Akira; Elich, Tedd D.; Fagan; Matthew, and Chory, Joanne, "Phytochrome A and Phytochrome B have overlapping but distinct functions in Arabidopsis development" Plant Physiol. 104: 1139-1149.
- Rzedowski y Rzedowski, 1979 "Flora fanerogámica del Valle de México" Ed. CECSA, México. pp. 403
- Rzedowski y Rzedowski, 1985 "Flora fanerogámica del Valle de México" Vol. 2 Ed. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto de Ecología, IPN, México, pp. 674
- Rodríguez Bozax, J.L., 1977 "Longevidad de las semillas de malas hierbas", Centro Agrícola Mayo-Agosto: 71-77.
- Saini, H.S., Consolacion, E.D., Bassi, P.K. and Spencer, M.S., 1989 "Control processes in the induction and relief of thermoinhibition of lettuce seed germination" Plant Physiol. 90:311-315.
- Sánchez Sánchez, O., 1968 "La flora del Valle de México", Ed. Herrero, S.A. pp 519.
- Shaw, D.R., Smith, H.R., Wayne Cole, A. and Snipes, Ch. E., 1987 "Influence of enviromental factors on Smallflower Morningglory (Jacquemontia tamnifolia) germination and growth", Weed Science 35: 519-523.

- Skordilis, A and Thanos, A., 1995 "Seed stratification and germination strategy in the Mediterranean pines Pinus brutia and P. halepensis", Seed Science Research 5: 151-160.
- Small, J.G.C.; Spruit, C.J.P.; Blaauw-Jansen, G. and Blaauw, O.H., 1979 "Action spectra for Light-induced germination in dormant lettuce seeds" *Planta* 144: 133-136.
- Smith, Harry, 1995 "Physiological and ecological function within the phytochrome family", *Annu. Rev. Plant Physiol. Plan Mol. Biol.* 46: 289-315.
- Taylorson, R.B. and Hendricks, S.B., 1979 "Overcoming dormancy in seeds with ethanol and other anesthetics" *Planta* 145: 507-510.
- Taylorson, R.B., 1984 "Prevention of action of Far-Red-Absorbing phytochrome in Rumex crispus L. seed by ethanol" *Plant Physiol.* 74: 223-226.
- Thanos, C.A., Kadis, C.C. and Skarou, F., 1995 "Ecophysiology of germination in the aromatic plants thyme, savory and oregano (Labiatae)", *Seed Science Research* 5: 161-170.
- Thompson, K. and Whatley, J.C., 1984 "A thermogradient bar apparatus for the study of the germination requirements of buried seed in situ". *New Phytologist* 96: 459-471
- Toyomasu, T.; Yamane, H.; Murofushi, N. and Inoue, Y., 1994 "Effects of exogenously applied gibberellin and red light on the endogenous levels of abscisic acid in photoblastic lettuce seed", *Plant Cell Physiology*, 35(1): 127-129.
- Vanlerberghe, K.A. and Van Assche, J., 1986 "Dormancy phases in seeds of Verbascum thapsus L." *Oecologia* 68:479-480
- Vázquez-Yanes, et al, 1979 "Investigación sobre la regeneración de las Selvas Altas en Veracruz, México", Ed. Compañía Editorial Continental, S.A., México.
- Verticci; Cristina W. and Farrant, Jill M., 1995 "Acquisition and loss of desiccation tolerance" en "SEED DEVELOPMENT AND GERMINATION", Edit. Jaime Kigel and Gad Galili. Merce Dekker, Inc. USA. Pp. 237-272.
- Villers, T.A., 1974 "Seed aging: chromosomal stability and extended viability of seeds stored fully imbibed", *Plant Physiol.* 53: 875-878.
- Villers, T.A. and Edcumbe, D.J., 1975 "On the cause of seed deterioration in dry storage" *Seed Sci. and Technol.* 3: 761-774
- Weerakoon, W.L. and Lovett, J.V., 1986 "Studies of Salvia reflexa Hornem III, Factors controlling germination", *Weed Research* 26: 269-271.

II.-EFECTO DEL ENTERRAMIENTO EN LA LATENCIA DE LAS SEMILLAS DE CINCO ESPECIES DE MALEZAS EN LA ZONA DE MILPA ALTA, D.F.

INTRODUCCION.

El banco de semillas está formado por las semillas viables localizadas por encima o por debajo de la superficie del suelo (Thompson and Grime, 1979), los bancos pueden ser de dos tipos básicamente: 1) transitorios, en donde las semillas germinan poco tiempo después de su liberación, y 2) persistentes en donde las semillas permanecen en el suelo por largo tiempo antes de germinar; además existen una gama de tipos intermedios (Grime, 1982). La salida de los integrantes de un banco de semillas esta dada en su mayoría por la germinación (Grime, 1982), otras razones son: destrucción por ataque de bacterias u hongos, ingesta por herbívoros (principalmente roedores) y por la muerte de las semillas.

Al caer las semillas al suelo y formar parte de un banco, están expuestas a todas las variaciones climáticas y microclimáticas que puedan presentarse en el sitio de depósito (Karssen, 1980). En muchos trabajos se ha estudiado el efecto de los factores climáticos sobre la germinabilidad de las semillas, donde se entierran semillas (simulando un banco de semillas), se recuperan posteriormente y se prueba su capacidad germinativa bajo condiciones óptimas. De esta manera se ha demostrado que existen ciclos de latencia/no latencia durante el año ocasionados por las variaciones de temperatura (principalmente) y de todos los elementos del microclima que modulan la capacidad germinativa de las semillas en el suelo (Baskin y Baskin, 1983 y 1987, Karsen, 1980, Boumeester y Karssen, 1993, Derks, et al, 1993, entre otros). Estos ciclos varían de acuerdo con la especie de que se trate. Las plantas catalogadas como anuales de verano germinan y emergen en primavera-verano después de haber cumplido un requerimiento térmico de bajas temperaturas; las denominadas plantas anuales de invierno realizan su establecimiento en otoño-invierno tras haber sido expuestas a temperaturas altas en el verano; existe otro grupo catalogado como facultativas de verano, las cuales germinan y se establecen en otoño y en la primavera temprana (Bouwmeester and Karssen, 1992).

Es común que la latencia primaria debida a diferentes causas tales como: desbalance hormonal en la semilla, requerimientos de luz, presencia de un inhibidor, etc., sean la causa inicial

por la que las semillas entran al banco de semillas del suelo. Algunas de las causas de la latencia primaria, como el requerimiento de luz para la germinación, han sido consideradas por algunos autores como un tipo de latencia diferente, al que se le ha denominado latencia impuesta (Harper, 1957). Esta separación resulta de gran valor cuando se trata de entender el significado ecológico de la latencia y sus repercusiones en la dinámica de las comunidades vegetales.

La clasificación en latencia primaria y secundaria está basada en la fase del ciclo de vida de la semilla en que la inducción ocurre. La latencia primaria o innata previene la germinación durante el desarrollo y maduración en la planta madre y también por un tiempo después de la caída al suelo. La latencia secundaria se desarrolla después de la dispersión y es ocasionada por factores ambientales, pudiéndose presentar en más de una ocasión durante el tiempo que la semilla permanezca en el suelo, también se le denomina latencia inducida (Karssen, 1980).

Las variaciones ambientales son quienes establecen la secuencia de los períodos de latencia en las diferentes especies dadas sus características (Olf, et al, 1994). En condiciones naturales, la pérdida de algunos tipos de latencia primaria ocurre a temperaturas bajas, que se encuentran en un rango muy estrecho, y se denominan temperaturas críticas, mientras que la desaparición de la latencia secundaria puede ocurrir a cualquier temperatura (Bouwmeester y Karssen, 1992).

Durante el enterramiento de las semillas, la temperatura puede ser el principal factor que promueve los cambios en la latencia (Bouwmeester y Karssen, 1992). La latencia primaria puede perderse después de un tiempo de enterramiento y, si las condiciones ambientales no son buenas, puede reinducirse la latencia, esta vez denominada latencia secundaria (Derks, et al, 1993). Ésta puede tener relación o no con la latencia primaria. Las fluctuaciones en la humedad del suelo y el contenido de nitrato no son requeridas para los cambios en la latencia para algunas especies, como Sisymbrium officinale (L.) Scop. (Bouwmeester y Karssen, 1992), mientras que para otras sí.

En las parcelas de cultivo, los bancos de semillas están compuestos en su mayoría por semillas de malas hierbas de una gran variedad de especies, la mayor parte son semillas producidas *in situ* por plantas adaptadas a la zona, aunque también existen semillas que poco tienen que ver con el área en que aparecen, ya que son arrastradas por el agua de riego, entre el estiércol que se usa para fertilizar y entre las semillas que se utilizan para la siembra (De Wet and Harlan, 1975). De entre las últimas sólo prosperarán las que encuentren las características que requieren para su germinación, establecimiento, crecimiento y reproducción.

En estudios realizados en bancos de semillas, se determinó que una parcela de cultivo en donde el banco estaba formado por alrededor de 27 especies, sólo 7 de éstas ocurrían persistentemente en los muestreos. La estructura del gremio arvense resultó alterada por el método de control de las malezas implementado en la parcela, pues hubo mayor diversidad de especies bajo el control mecánico y menor en la parcela testigo sin control mecánico (Urzúa, 1990).

Se podría pensar que dentro de una parcela de cultivo las semillas de las malezas son expuestas a condiciones ambientales bastante homogéneas, ya que el tamaño de las plantas de cultivo, la distancia entre ellas, la distancia entre hileras de plantas, la pendiente de la parcela, entre otras condiciones, son muy regulares; sin embargo existen variaciones microclimáticas que pueden influir en las semillas provocadas por el microrrelieve del suelo, la presencia de una roca o un terrón, de las características de las otras malezas vecinas, por citar algunas, que pueden influir en la germinación y el establecimiento de algunas plantas (Lowry, 1991).

Los cambios en la latencia producidos cuando las semillas pasan a formar parte del banco de semillas han sido estudiados en pocas especies, por lo que aún falta mucho por decir sobre los cambios que se inducen en el suelo sobre la respuesta germinativa de las semillas frente a los factores ambientales.

El propósito de este trabajo es conocer los cambios en la latencia que se producen en semillas de cinco especies de arvenses del cultivo perenne del nopal durante su permanencia en el suelo. Para lo cual se enterraron semillas de las cinco especies y se exhumaron paulatinamente para ser sometidas a diferentes tratamientos de luz y temperatura.

MATERIALES Y METODOS

Inhumación y exhumación de las semillas.

Con las semillas de cada una de las especies previamente colectadas se llenaron 36 bolsas de organza de 25 cm² de superficie, con aproximadamente 1000 semillas mezcladas con 5 gramos de vermiculita. Una bolsa de cada especie fue puesta en el interior de una bolsa de malla plástica para mosquitero de 40 cm² de superficie. Estas bolsas se dividieron en tres lotes, cada uno de 12 bolsas y cada lote se enterró en tres sitios distintos dentro de la parcela de nopal en producción a siete cm de profundidad aproximadamente: el primero corresponde a la parte más sombreada del surco (dada la

En estudios realizados en bancos de semillas, se determinó que una parcela de cultivo en donde el banco estaba formado por alrededor de 27 especies, sólo 7 de éstas ocurrían persistentemente en los muestreos. La estructura del gremio arvense resultó alterada por el método de control de las malezas implementado en la parcela, pues hubo mayor diversidad de especies bajo el control mecánico y menor en la parcela testigo sin control mecánico (Urzúa, 1990).

Se podría pensar que dentro de una parcela de cultivo las semillas de las malezas son expuestas a condiciones ambientales bastante homogéneas, ya que el tamaño de las plantas de cultivo, la distancia entre ellas, la distancia entre hileras de plantas, la pendiente de la parcela, entre otras condiciones, son muy regulares; sin embargo existen variaciones microclimáticas que pueden influir en las semillas provocadas por el microrrelieve del suelo, la presencia de una roca o un terrón, de las características de las otras malezas vecinas, por citar algunas, que pueden influir en la germinación y el establecimiento de algunas plantas (Lowry, 1991).

Los cambios en la latencia producidos cuando las semillas pasan a formar parte del banco de semillas han sido estudiados en pocas especies, por lo que aún falta mucho por decir sobre los cambios que se inducen en el suelo sobre la respuesta germinativa de las semillas frente a los factores ambientales.

El propósito de este trabajo es conocer los cambios en la latencia que se producen en semillas de cinco especies de arvenses del cultivo perenne del nopal durante su permanencia en el suelo. Para lo cual se enterraron semillas de las cinco especies y se exhumaron paulatinamente para ser sometidas a diferentes tratamientos de luz y temperatura.

MATERIALES Y METODOS

Inhumación y exhumación de las semillas.

Con las semillas de cada una de las especies previamente colectadas se llenaron 36 bolsas de organza de 25 cm² de superficie, con aproximadamente 1000 semillas mezcladas con 5 gramos de vermiculita. Una bolsa de cada especie fue puesta en el interior de una bolsa de malla plástica para mosquitero de 40 cm² de superficie. Estas bolsas se dividieron en tres lotes, cada uno de 12 bolsas y cada lote se enterró en tres sitios distintos dentro de la parcela de nopal en producción a siete cm de profundidad aproximadamente: el primero corresponde a la parte más sombreada del surco (dada la

orientación de la parcela) al pie de la nopalera, el segundo a la parte intermedia del surco (con media sombra, y ligeramente cargada hacia la parte más sombreada) y el tercero a la parte más iluminada del surco al pie de la siguiente hilera de nopales.

Cada mes, a lo largo de un año se desenterró una bolsa de cada sitio y se llevó inmediatamente al laboratorio. Durante el desenterramiento el suelo se cubrió con papel aluminio y se envolvieron las bolsas con él para evitar su exposición a la luz.

En el laboratorio el contenido de cada bolsa de organza se expuso al ambiente durante 12 horas con el fin de reducir el exceso de humedad y poder separar a las semillas de la vermiculita, el que las semillas pasen por períodos de hidratación-desección no afecta su germinabilidad, debemos recordar que esto es lo más común a lo que se exponen las semillas en ambientes naturales, ya que el contenido de agua es particularmente variable en la superficie del suelo, lugar en donde la germinación de las semillas es más frecuente (Bradford, 1995). Posteriormente la muestra fue tamizada para separar las semillas y proceder inmediatamente a su siembra. Todo este proceso se llevó a cabo en un cuarto oscuro bajo luz verde de seguridad obtenida mediante el uso de cajas de plexiglas verde L-107 con un foco fluorescente.

Las semillas recuperadas fueron sometidas a las siguientes pruebas:

Experimentos de Germinación

-Procedimientos Generales.

Para cada tratamiento se sembraron 3 réplicas de 20 semillas cada una en cajas con agar DIFCO al 1% en agua destilada. Todos los tratamientos se llevaron a cabo en cámaras de germinación Lab-line 455 instrument, Ine (Melrose Park, Illinois), provistas de 2 lámparas fluorescentes de 20 W cool white (Sylvania, USA) ($R:FR=1.73$, 7.116 W m^{-2} or $33.21 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) y/o un foco de luz amarilla incandescente de 60 watts.

El rojo lejano (RL) se logró con cajas de plexiglas Röhm and Haas 34 X 44 X 10 cm, México, hechas con una capa de rojo 2423 y otra capa de azul 2424 ($R:FR 0.04$, $> 670\text{nm}$, 1.633 Wm^{-2} or $9.742 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) y poniendo las cajas dentro de las incubadoras provistas con la luz amarilla.

La siembra en todos los casos se realizó bajo luz verde de seguridad. El fotoperiodo fue en todos los casos de 12h d^{-1} . Las condiciones de oscuridad (O) se lograron envolviendo las cajas de

Petri en una doble capa de papel aluminio grueso. Todas las cajas de Petri se metieron en bolsas de plástico para evitar la desecación.

*Dado que en el capítulo anterior se hicieron las pruebas de germinación a diferentes tiempos de almacenamiento y a la gran cantidad de muestras que se manejaron en este experimento, los datos obtenidos en el experimento anterior fueron usados como referencia a manera de testigo.

-Pruebas de germinación.

Consistieron en pruebas para las cinco especies con tres diferentes calidades de luz:

- 1) Luz blanca (LB),
- 2) roja lejana (RL) y
- 3) oscuridad (O)

y su interacción con tres condiciones de temperatura:

- 1) Constante (C) a 25°C,
- 2) fluctuante (F) a 15°-30°C con un termoperiodo de 6 horas a la temperatura más alta,
- 3) estratificación (E), que consistió en 5 días a 5°C en un incubador Cooled Incubator LMS, LEC Refrigeration LTD Suseex, Inglaterra, después de los cuales las cajas se transportaban a la cámara de germinación a temperatura constante de 25°C.

Esto dio como resultado nueve tratamientos que representan las diferentes características de luz y temperatura en que las semillas se pudieran encontrar al acceder a capas más superficiales del suelo con respecto a donde fueron enterradas:

1.- Temperatura constante y oscuridad: se puede encontrar cuando las semillas quedan enterradas, después de los primeros milímetros de suelo la luz no llega (Bliss y Smith, 1985)

2.- Temperatura constante y luz blanca: sombras neutras como las de las plantas de nopal o de pedrúzcicos pueden reducir las variaciones de temperatura a un mínimo, además nos sirve de referencia para los tratamientos de temperatura fluctuante, así podemos saber si las semillas germinan aún en variaciones de temperatura mucho más pequeñas que las probadas en el presente experimento.

3.- Temperatura constante y luz Rojo Lejano: la luz transmitida por las hojas de las especies vegetales es rica en RL y atenúa los cambios de temperatura, nos sirve también como control.

4.- Temperatura fluctuante y obscuridad: es quizá la condición más común en semillas que formen parte del banco de semillas en las capas superficiales del suelo.

5.- Temperatura fluctuante y luz blanca: es la condición más común en semillas que permanezcan en la superficie del suelo en lugares abiertos.

6.- Temperatura fluctuante y luz Rojo Lejano: se presenta cuando las semillas quedan cubiertas por una capa delgada de suelo y la luz es filtrada por éste, aunque no haya sombra sobre el suelo éste por si mismo transmite la luz de longitudes de onda largas e impide el paso de las cortas.

7.- Estratificación y obscuridad: puede encontrarse en situaciones similares a las del tratamiento No. 1, durante la época fría del año.

8.- Estratificación y luz blanca: servirá para lo mismo que el tratamiento No. 2, pero considerando que se presentara un período frío en el suelo.

9.- Estratificación y luz Rojo Lejano: servirá para observar lo mismo que en el tratamiento No. 3, pero considerando la presencia de un período frío previo al tratamiento.

El diseño fue factorial $12 \times 3 \times 5 \times 9$ dando un total de 1620 tratamientos, cada uno con tres repeticiones. Se contaron las semillas germinadas diariamente durante un mes, tomando como criterio de germinación la emergencia radicular.

-Pruebas estadísticas.

Se utilizo el programa STATISTICA for Windows, release 4.3 1993, para realizar el análisis de varianza y la prueba de Tukey para ver las diferencias entre los diferentes tratamientos de luz y temperatura experimentados, se consideró una P mínima del 0.05 para marcar diferencias significativas. Los datos utilizados para el análisis corresponden al arcoseno del porcentaje de semillas germinadas para cada réplica de los diferentes tratamientos con el fin de normalizarlos. La totalidad de los valores encontrados aparecen en el anexo II y las figuras fueron elaboradas con el porcentaje de germinación para cada tratamiento y su desviación estándar.

RESULTADOS

El análisis de varianza señala diferencias altamente significativas entre todos los factores analizados, aunque las diferencias más grandes se deben a las especies, en las pruebas de Tukey

(que aparecen en la siguiente tabla) se muestra que todas las especies son estadísticamente diferentes unas con respecto a las otras; por lo anterior se decidió analizar por separado a cada una de las cinco especies.

ANOVA

Effect	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
Especie(1)	4	295004.4	3238	57.37271	5141.894	0.000000
Mes(2)	11	10511.3	3238	57.37271	183.211	0.000000
Sitio(3)	2	20563.8	3238	57.37271	358.426	0.000000
Tratam(4)	8	24323.1	3238	57.37271	423.948	0.000000
12	44	9844.8	3238	57.37271	171.594	0.000000
13	8	11452.9	3238	57.37271	199.623	0.000000
23	22	10951.4	3238	57.37271	190.881	0.000000
14	32	4816.8	3238	57.37271	83.957	0.000000
24	88	629.1	3238	57.37271	10.965	0.000000
34	16	390.1	3238	57.37271	6.799	0.000000
123	88	4236.2	3238	57.37271	73.836	0.000000
124	352	385.6	3238	57.37271	6.720	0.000000
134	64	349.3	3238	57.37271	6.089	0.000000
234	176	200.5	3238	57.37271	3.494	0.000000
1234	1620	--	--	--	--	--

ANOVA Tukey HSD

Especie	Ah 49.98	Pt 43.77	Rl 31.9	Tt 16.43	Sp 9.83
Ah		.000017	.000017	.000017	.000017
Pt	.000017		.000017	.000017	.000017
Rl	.000017	.000017		.000017	.000017
Tt	.000017	.000017	.000017		.000017
Sp	.000017	.000017	.000017	.000017	

El análisis general de varianza, en las pruebas de Tukey, muestra que hay diferencias entre los tres sitios de enterramiento y en cuanto a los tratamientos todos los de luz blanca son estadísticamente iguales y representan germinaciones más elevadas que el resto de los tratamientos para otra condición de luz, aunque con algunas excepciones dependiendo del mes de exhumación de las semillas y del sitio en donde fueron enterradas.

Sin embargo, debemos señalar que también se obtuvieron altas germinabilidades en los tratamientos de luz RL y obscuridad y que en todos los casos la respuesta germinativa a la obscuridad en semillas que habían sido enterradas fue mucho mayor con respecto a la obtenida en

semillas recién colectadas (las cuales son fotoblásticas positivas en todas las especies, ver capítulo I). La única especie con un comportamiento diferente fue Piqueria trinervia, que en la obscuridad combinada con temperatura constante y/o estratificación obtuvo germinabilidades tan bajas como la obtenida en semillas recién colectadas.

Como era de esperarse, el análisis estadístico para cada una de las especies por separado señala que hay diferencias altamente significativas entre las germinabilidades de cada mes de exhumación de las semillas (Anexo II). Únicamente para dos especies, T. tenuifolia y A. hybridus, las diferencias más grandes se deben al tiempo de enterramiento con respecto a los otros dos factores: sitios de enterramiento y tratamientos de luz y temperaturas, mientras que para P. trinervia, S. polystachya y R. luteola, las diferencias más grandes se deben al factor sitio de enterramiento (AnexoII).

Sólo en el caso de P. trinervia las diferencias entre tratamientos de luz y temperatura tienen gran peso en el análisis estadístico y es la única especie en la que los tratamientos térmicos marcan alguna diferencia cuando se considera la respuesta germinativa en ausencia de luz, de cualquier manera para todas las especies existen diferencias significativas entre los tratamientos.

Tagetes tenuifolia:

ANOVA

Effect	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
Mes (1)	11	13686.41	648	45.19232	302.8481	0.000000
Sitio (2)	2	588.59	648	45.19232	13.0240	0.000003
Trat (3)	8	1507.39	648	45.19232	33.3551	0.000000
12	22	2355.83	648	45.19232	52.1290	0.000000
13	88	183.45	648	45.19232	4.0592	0.000000
23	16	153.83	648	45.19232	3.4039	0.000008
123	176	103.4	648	45.19232	2.2910	0.000000

El enterramiento no produjo en términos generales diferencias significativas entre los tratamientos de temperatura, pero sí entre los tratamientos de luz, en donde la luz blanca promueve más altas germinabilidades. Este efecto es marcado en las semillas que provienen de los sitios de enterramiento parcialmente cubierto por la vegetación y expuesto a la luz. En el sitio cubierto por la

vegetación sólo hay diferencias entre los tratamientos de temperatura fluctuante y RL contra el de estratificación con LB (Fig. 3), ya que en general germinan por igual en cualquier condición de luz.

Existen diferencias altamente significativas debidas al tiempo de enterramiento. Para el primer mes de enterramiento la tasa germinativa de semillas exhumadas fue de alrededor del 60%, después de dos meses de enterramiento disminuye la capacidad germinativa a un 23%; esto muy probablemente se debe a que esta especie germinó enterrada como lo indica el número de cubiertas seminales y restos de plántulas presentes en la muestra en el momento de desenterrar la bolsa, por lo que las semillas que persisten enterradas son únicamente aquellas con algún problema de latencia que les impide germinar. Posteriormente las semillas desenterradas mantuvieron una capacidad germinativa baja de alrededor de un 10%. Después de 11 meses de enterramiento la germinación se incrementa a un 35%. Esta tendencia en decrementos e incrementos o ciclos de latencia secundaria en la germinación se observa a lo largo del año en forma simultánea, en los nueve tratamientos de luz y temperatura empleados (Fig. 3).

En esta especie los ciclos de latencia dados por los incrementos y decrementos de germinación son poco perceptibles debido a su baja capacidad germinativa (Fig. 8).

A pesar de esta baja germinabilidad las semillas desenterradas no presentaban pudrición, por lo que pudieran ser viables, ya que en pruebas estándar de laboratorio se consideran no viables a las semillas cuando no son firmes al presionarlas entre los dedos (Bowmeester y Karszen, 1993).

Salvia polystachya:

ANOVA

Effect	Df Effect	MS Effect	Df Error	MS Error	F	p-level
Mes(1)	11	1252.443	648	41.38338	30.2644	0.000000
Sitio(2)	2	4997.143	648	41.38338	120.7524	0.000000
Tratam(3)	8	2388.248	648	41.38338	57.7103	0.000000
12	22	2422.817	648	41.38338	58.5457	0.000000
13	88	163.454	648	41.38338	3.9498	0.000000
23	16	70.811	648	41.38338	1.7111	0.040352
123	176	108.280	648	41.38338	2.6165	0.000000

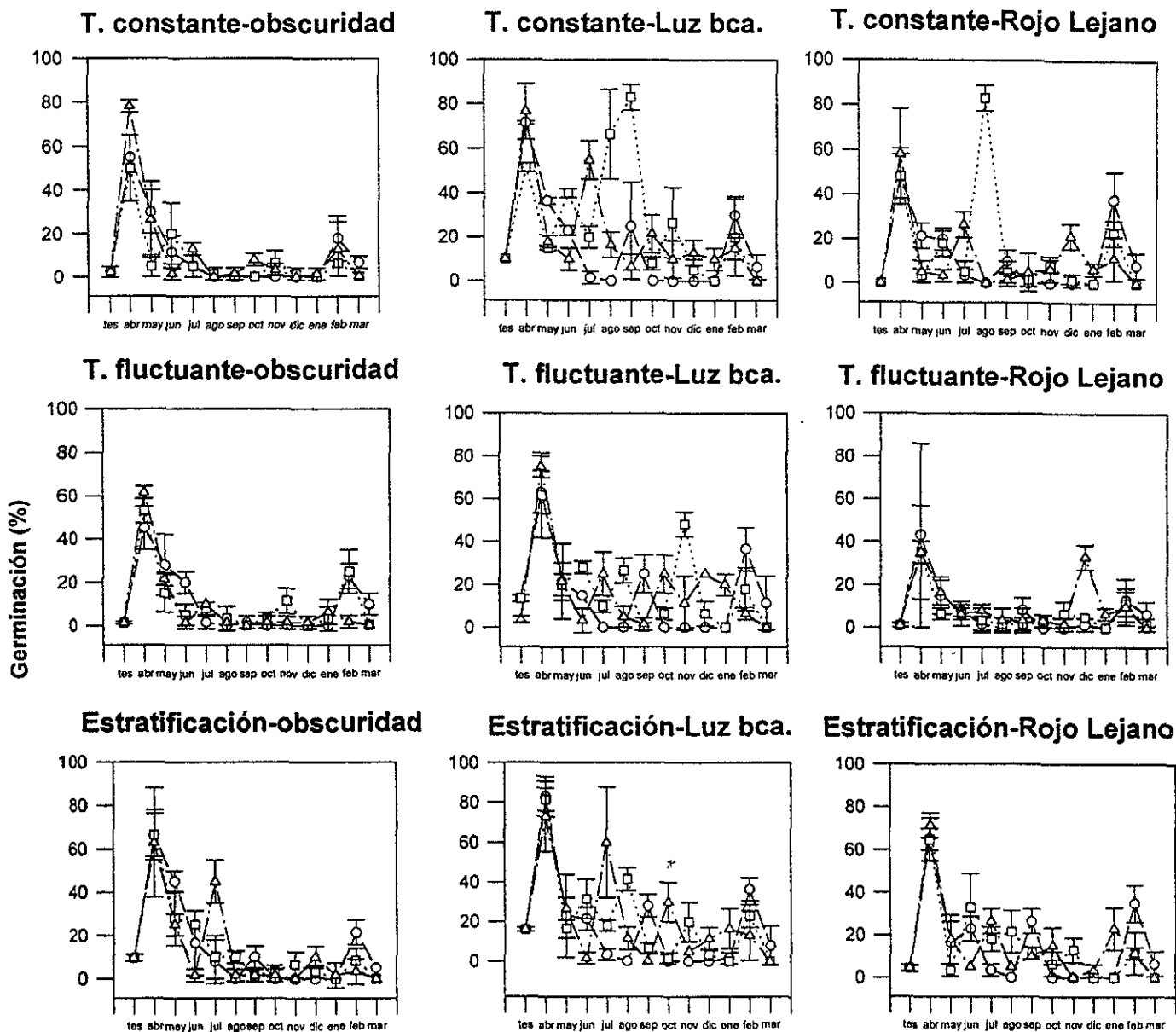


Fig. 3 Porcentaje de germinación de las semillas exhumadas de *Tagetes tenuifolia* en diferentes tratamientos de luz y temperatura. El eje de las X señala el mes de exhumación de las semillas que fueron enterradas en tres diferentes sitios dentro de la parcela de nopal en Milpa Alta, D.F.: sitio 1 totalmente cubierto por la vegetación (\circ), sitio 2 parcialmente cubierto por la vegetación (\square) y sitio 3 expuesto a la iluminación (\triangle).

Para esta especie también encontramos que a lo largo del año no hay diferencias entre los tratamientos de temperatura, pero sí entre las diferentes condiciones de luz, en donde la germinabilidad bajo LB continúa siendo significativamente mayor. A diferencia de la especie anterior esto ocurre para todos los sitios de enterramiento.

La germinabilidad de las semillas de esta especie en RL suele ser igual que en la obscuridad en términos generales, sólo que en el sitio expuesto en combinación con estratificación es mayor que en la obscuridad e incluso igual a los tratamientos de luz blanca (Fig. 4).

En contraste con la especie anterior, las diferencias entre las respuestas germinativas para los sitios de enterramiento son entre el expuesto a la iluminación con respecto a los otros dos.

Para esta especie no se encontró evidencia de germinación de las semillas enterradas en los tres sitios dentro de la parcela de nopal.

Salvia polystachya presenta tasas de germinación más bajas que Tagetes tenuifolia durante todo el año, inferiores al 15%; pese a la baja germinabilidad sí se observa la presencia de latencia secundaria, la cual se establece tras dos meses de ser enterradas las semillas, rompiéndose tras 10 meses de enterramiento una vez pasado el invierno tal como se puede observar en la Fig. 4 de manera clara en los tratamientos de LB y en menor medida en los tratamientos de RL, cabe destacar que ésta es la única planta perenne de entre las cinco especies estudiadas (Fig. 8).

Reseda luteola:

ANOVA

Effect	Df Effect	MS Effect	Df Error	MS Error	F	p-level
Mes(1)	11	4434.358	648	68.60119	64.63966	0.000000
Sitio(2)	2	4867.260	648	68.60119	70.95008	0.000000
Trat(3)	8	1384.669	648	68.60119	20.18433	0.000000
12	22	3215.948	648	68.60119	46.87889	0.000000
13	88	306.309	648	68.60119	4.46507	0.000000
23	16	192.801	648	68.60119	2.81046	0.000201
123	176	200.028	648	68.60119	2.91581	0.000000

En esta especie en algunos casos no existen diferencias entre los tratamientos de temperatura *per se*, ya que en la mayoría de los casos la diferencia se debe a las calidades de luz.

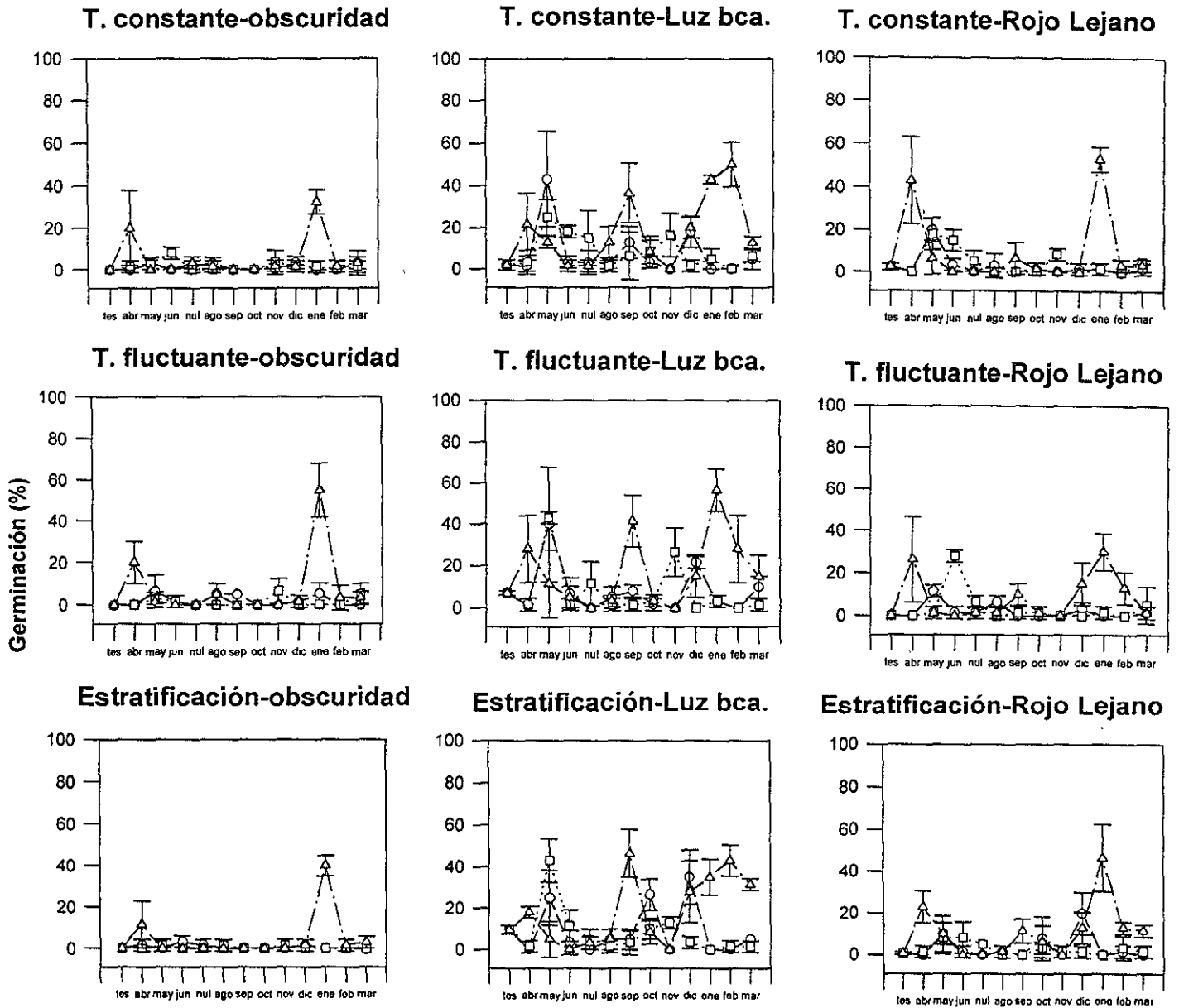


Fig. 4 Porcentaje de germinación de las semillas exhumadas de *Salvia polystachya* en diferentes tratamientos de luz y temperatura. El eje de las X señala el mes de exhumación de las semillas que fueron enterradas en tres diferentes sitios dentro de la parcela de nopal en Milpa Alta, D.F.: sitio 1 totalmente cubierta por la vegetación (\circ), sitio 2 parcialmente cubierta por la vegetación (\square) y sitio 3 expuesto a la iluminación (\triangle).

Es la LB la que promueve mayores germinabilidades. En el sitio expuesto a la luz no hay diferencias entre tratamientos, a excepción de los tratamientos de temperatura constante con RL y estratificación con luz blanca.

En el sitio parcialmente cubierto las diferencias son notables entre algunos tratamientos de temperatura constante con respecto a algunos otros tratamientos de temperatura: la respuesta germinativa a esta temperatura en combinación con luz blanca es diferente únicamente con los tratamientos de estratificación con obscuridad y temperatura constante con luz RL.

En el sitio cubierto por la vegetación el tratamiento de temperatura constante con obscuridad es significativamente diferente a los tratamientos de obscuridad a otras temperaturas, pero no difiere de los tratamientos de luz RL, mientras que todos los tratamientos de luz blanca solo observan diferencias con los tratamientos de temperatura constante con obscuridad y/o RL y estratificación con RL (Fig. 5).

Las germinabilidades de las semillas enterradas siempre fueron mayores que las obtenidas en los testigos del capítulo anterior para todos los tratamientos de luz y temperatura. Para esta especie tampoco se encontró que hubiera ocurrido germinación en las semillas durante el tiempo que pasaron enterradas.

Para esta especie también hay diferencias entre los sitios de enterramiento cubierto y parcialmente cubierto por la vegetación.

A lo largo del año se observan también fluctuaciones en la respuesta germinativa, dependiendo del mes en que se realizaron las pruebas pero a diferencia de las otras especies descritas hasta el momento el patrón de ciclos de latencia difiere entre los tratamientos de calidad de luz (Figuras 5 y 8).

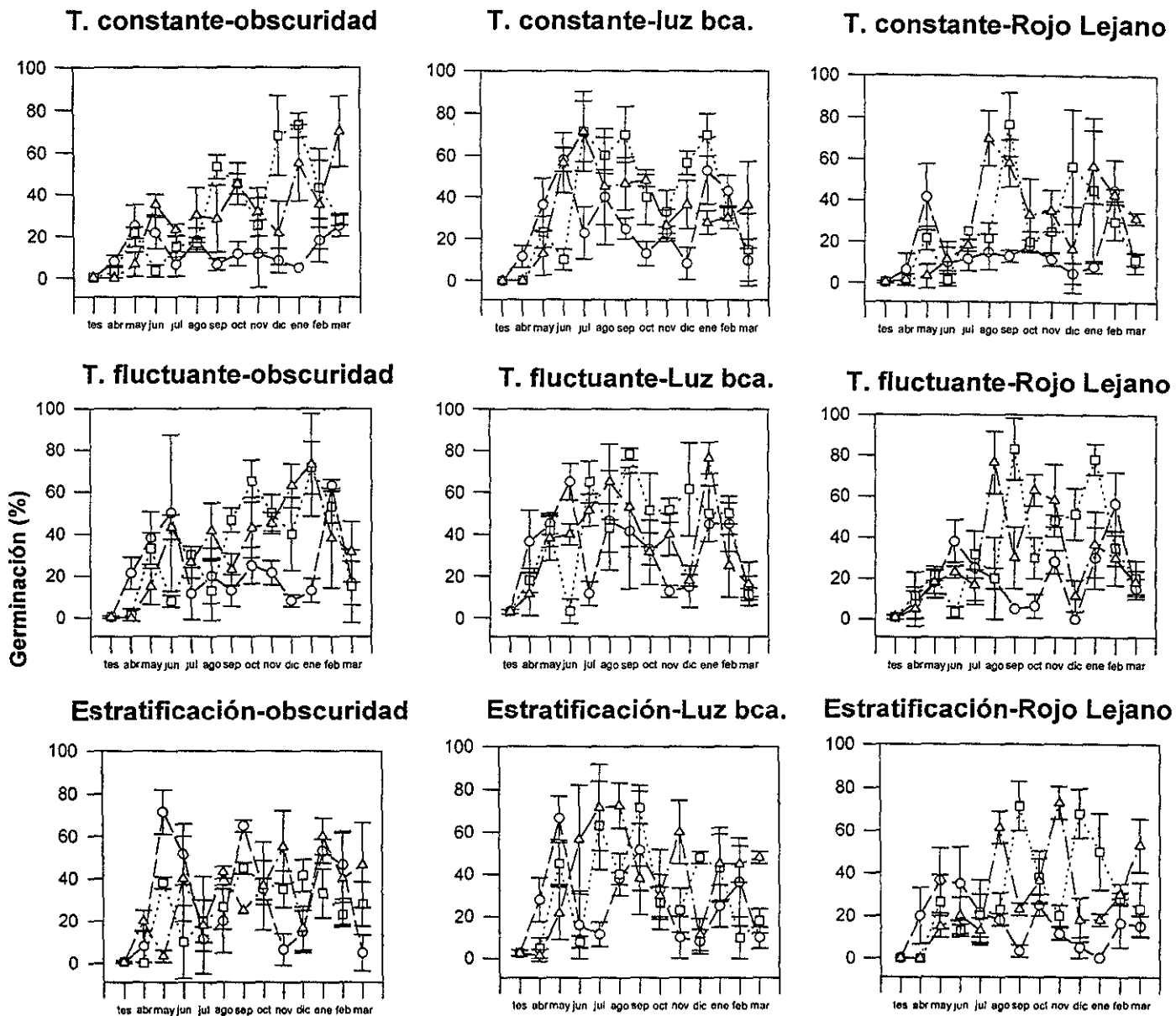


Fig. 5 Porcentaje de germinación de las semillas exhumadas de *Reseda luteola* en diferentes tratamientos de luz y temperatura. El eje de las X senala el mes de exhumación de las semillas que fueron enterradas en tres diferentes sitios dentro de la parcela del nopal en Milpa Alta, D.F.: sitio 1 totalmente cubierto por la vegetación (\circ), sitio 2 parcialmente cubierto por la vegetación (\square) y sitio 3 expuesto a la iluminación (\triangle).

Amaranthus hybridus:

ANOVA

Effect	Df Effect	MS Effect	Df Error	MS Error	F	p-level
Mes(1)	11	25500.75	647	62.75826	406.3329	0.000000
Sitio(2)	2	18203.44	647	62.75826	290.0565	0.000000
Trat(3)	8	10895.78	647	62.75826	173.6151	0.000000
12	22	16032.34	647	62.75826	255.4618	0.000000
13	88	913.71	647	62.75826	14.5592	0.000000
23	16	187.10	647	62.75826	2.9812	0.000081
123	176	248.06	647	62.75826	3.9526	0.000000

Para esta especie el sitio de enterramiento presenta diferencias más grandes que en los diferentes tratamientos de luz y temperatura, aquí existen diferencias significativas entre los tres sitios.

En el sitio cubierto por la vegetación se observan diferencias significativas entre los tratamientos de temperatura constante y luz blanca con respecto a los de la misma temperatura pero con otra condición de luz. Cabe destacar que aquí no hay diferencias entre los tratamientos de temperatura fluctuante con luz blanca y todos los de estratificación. Para este sitio de enterramiento y al igual que en los siguientes es importante observar que la germinabilidad bajo temperatura fluctuante con luz RL es significativamente más baja que el resto de los tratamientos, sólo es igual a la obtenida en estratificación con obscuridad.

En los sitios parcialmente cubierto por la vegetación y expuesto a la luz, las diferencias entre tratamientos son menos observables, aunque sigue sobresaliendo la germinación en los tratamientos de luz blanca. Todos los tratamientos en luz RL son germinativamente iguales a todos los tratamientos de obscuridad, con excepción del señalado líneas arriba, que siempre tuvo germinaciones muy bajas. Lo que hace diferentes a estos dos sitios son los porcentajes de germinación alcanzados para cada uno (Fig. 6).

En este caso tampoco hubo evidencias de germinación durante el tiempo de enterramiento.

El comportamiento germinativo de esta especie a lo largo del año muestra fluctuaciones dependientes del mes en que se exhumaron las semillas, al igual que la especie anterior, cuando se grafica únicamente la variable tiempo de enterramiento (o mes en que se exhumaron las semillas), se nota claramente los ciclos de latencia secundaria casi paralelos en la respuesta germinativa de los tres diferentes sitios de enterramiento dentro de la parcela del nopal, sólo que, como ya se mencionó líneas arriba, con germinabilidades más bajas para algunos sitios (Fig. 8).

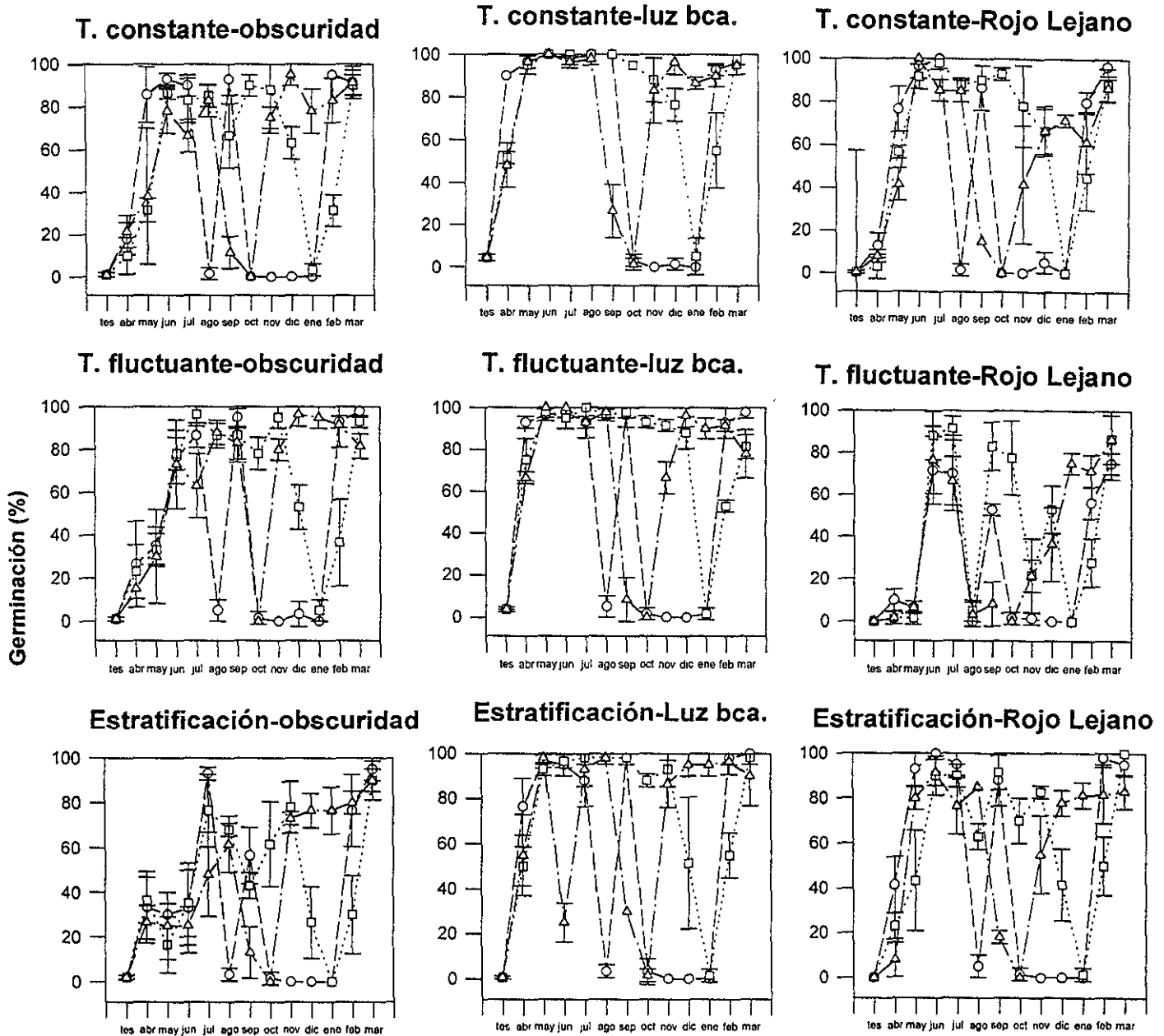


Fig. 6 Porcentaje de germinación de las semillas exhumadas de *Amaranthus hybridus* en diferentes tratamientos de luz y temperatura. El eje de las X señala el mes de exhumación de las semillas que fueron enterradas en tres diferentes sitios dentro de la parcela de nopal en Milpa Alta, D.F.: sitio 1 totalmente cubierto por la vegetación (\circ), sitio 2 parcialmente cubierto por la vegetación (\square) y sitio 3 expuesto a la iluminación (\triangle).

Piqueria trinervia:

ANOVA

Effect	Df Effect	MS Effect	Df Error	MS Error	F	p-level
Mes(1)	11	4997.93	647	68.95459	72.4814	0.000000
Sitio(2)	2	37706.36	647	68.95459	546.8287	0.000000
Trat(3)	8	27417.32	647	68.95459	397.6141	0.000000
12	22	3867.61	647	68.95459	56.0892	0.000000
13	88	603.95	647	68.95459	8.7587	0.000000
23	16	1183.27	647	68.95459	17.1601	0.000000
123	176	182.59	647	68.95459	2.6480	0.000000

Esta es la especie en donde la variable mes de exhumación de las semillas representa las diferencias (aunque significativas) más bajas, es decir, este factor no es tan determinante, como en las otras especies, en el comportamiento germinativo de las semillas.

En esta especie podemos observar diferencias significativas entre varios tratamientos para cada sitio de enterramiento de las semillas, lo que da como resultado que las diferencias entre estos tres sitios sean significativas.

En el sitio cubierto por la vegetación destaca el hecho de que las germinabilidades en la obscuridad son más bajas que en las otras condiciones de luz.

En el sitio parcialmente cubierto existen diferencias significativas entre el tratamiento de temperatura constante con obscuridad con respecto a todos los demás. Los tratamientos de luz blanca obtienen más altas germinabilidades que el resto de los tratamientos, con excepción del tratamiento de estratificación con luz RL.

En el sitio expuesto a la luz sobresale que los tratamientos de luz blanca son mejores que el resto sin excepción y que todos los tratamientos de luz RL son estadísticamente iguales a cualquier temperatura. La germinabilidad en la obscuridad es baja, menos en combinación con temperatura fluctuante (Fig. 7).

Esta es la única especie en donde se encontró que la germinabilidad de las semillas enterradas en comparación con la obtenida en semillas sin enterrar es similar, salvo en el caso de que la ausencia de luz estuviera en combinación con el tratamiento de temperatura fluctuante, es decir, esta especie conserva el fotoblastismo positivo aún tras formar parte del banco de semillas durante meses, debemos recordar que fue la única especie que mantiene, en términos generales, su fotoblastismo positivo en semillas almacenadas en el laboratorio durante seis meses e incluso un año (ver capítulo I).

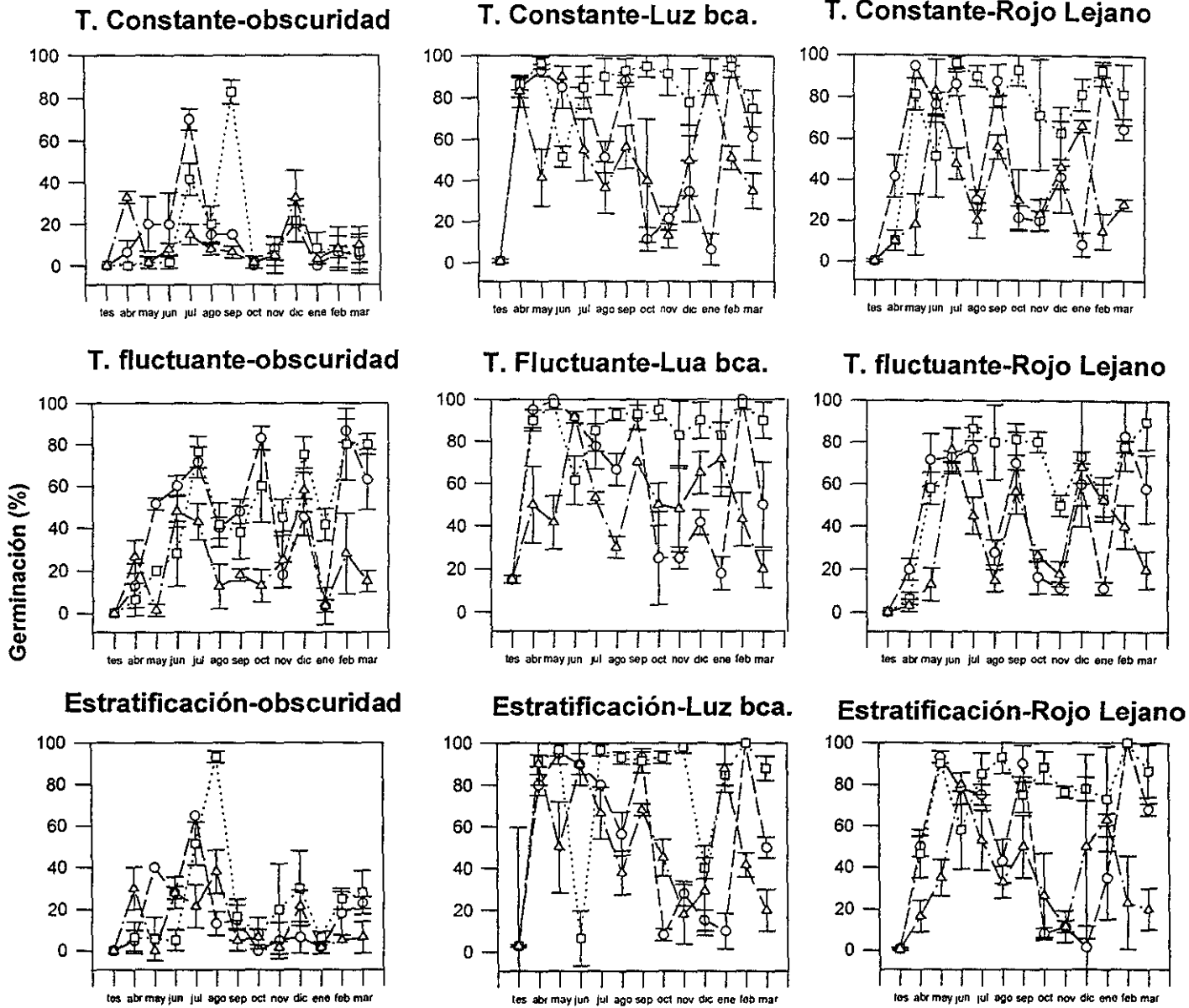


Fig. 7 Porcentaje de germinación de las semillas exhumadas de *Piqueria trinervia* en diferentes tratamientos de luz y temperatura. El eje de las X señala el mes de exhumación de las semillas que fueron enterradas en tres diferentes sitios dentro de la parcela de nopal en Milpa Alta, D.F.: sitio 1 totalmente cubierto por la vegetación (\circ), sitio 2 parcialmente cubierto por la vegetación (\square) y sitio 3 expuesto a la iluminación (\triangle).

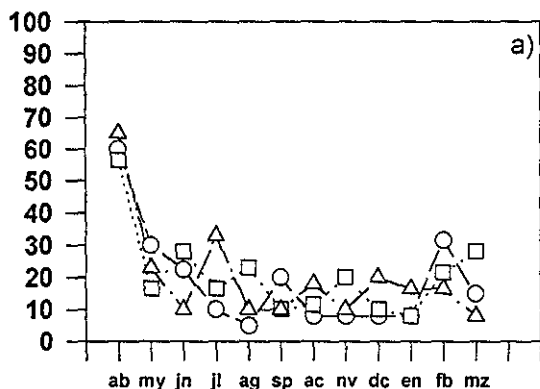
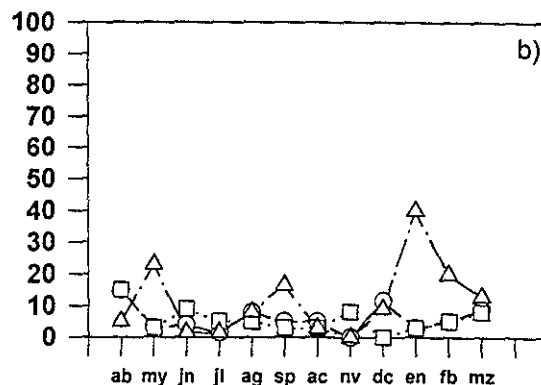
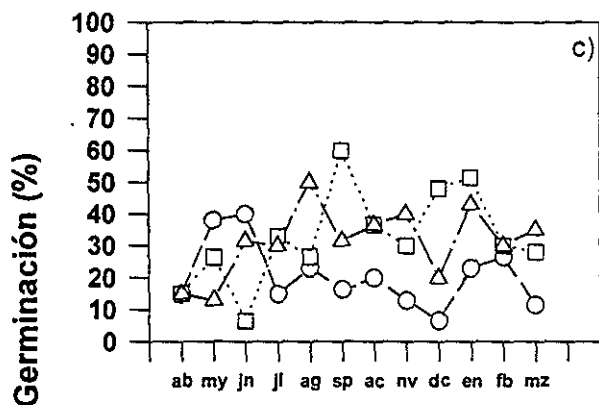
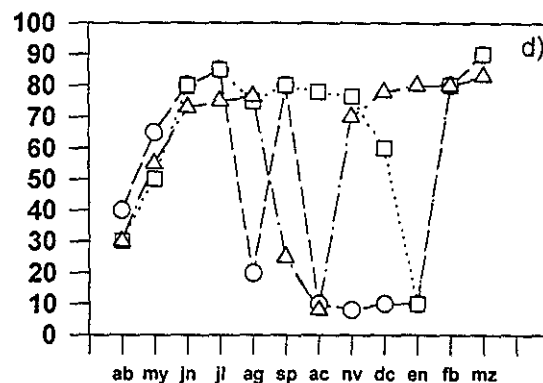
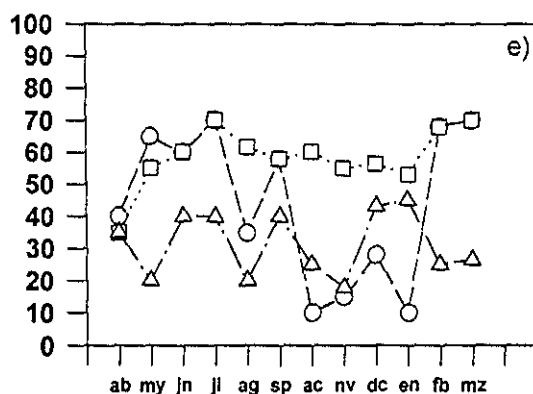
Tagetes tenuifolia***Salvia polystachya******Reseda luteola******Amaranthus hybridus******Piqueria trinervia***

Fig. 8 Porcentaje medio de diferentes tratamientos de luz y temperatura de cinco especies de malezas que fueron enterradas en tres diferentes sitios dentro de la parcela de nopal en Milpa Alta, D.F.: sitio 1 totalmente cubierto por la vegetación (○), sitio 2 parcialmente cubierto por la vegetación (□) y sitio 3 expuesto a la iluminación (△). El eje de las X señala el mes de exhumación de las semillas.

Como consecuencia de las consideraciones hechas en las líneas precedentes, era de esperarse que las semillas de esta especie no presentaran evidencia de germinación durante la fase de enterramiento que experimentaron las semillas.

Aunque el comportamiento de esta especie durante el año muestra cambios en la respuesta germinativa dependientes del mes de exhumación de las semillas debido a variaciones muy pequeñas, podemos observar ciclos de latencia secundaria similares a los que muestran las dos especies anteriores (Fig. 8).

DISCUSION.

Luz, temperatura y respuesta germinativa.

Las especies estudiadas al momento de la colecta son fotoblásticas positivas (ver capítulo anterior), es decir ninguna germina en la oscuridad, pero después del período de enterramiento todas las especies germinan parcialmente en la oscuridad, en otras palabras muestran cierta indiferencia al tipo de luz al que son expuestas (Bewley y Black, 1985).

La germinación de las semillas exhumadas a la luz blanca en general fue más alta que en RL y en la oscuridad, algo similar a lo reportado por Wesson y Wareing (1969), quienes establecieron que en 23 especies de malezas después de un período de enterramiento se conservó el requerimiento de luz para la germinación o se indujo en las que no lo tenían, sin embargo los datos experimentales que reportan se observa que, a pesar de que la germinación a la luz es más alta, sí hay germinación a la oscuridad, pero estos autores no establecen si las diferencias son significativas. En otros trabajos se señala que la única limitante para la germinación en semillas enterradas de malezas está dada por la luz (Scopel et al, 1991 y 1994), con lo encontrado en el presente trabajo podemos decir que la ausencia de luz blanca no impide la germinación de las semillas enterradas (como es muy claro en el caso de *T. tenuifolia*), sino que esta inhibición sólo es parcial y su magnitud depende de las características del sitio en donde estuvo enterrada la semilla.

El hecho de que semillas sin requerimientos de luz germinen en la obscuridad después de haber sido extraídas del suelo (y no hayan germinado cuando estaban enterradas) indica la presencia de otros factores en él que inducen la latencia en una parte de las semillas enterradas.

Como consecuencia de las consideraciones hechas en las líneas precedentes, era de esperarse que las semillas de esta especie no presentaran evidencia de germinación durante la fase de enterramiento que experimentaron las semillas.

Aunque el comportamiento de esta especie durante el año muestra cambios en la respuesta germinativa dependientes del mes de exhumación de las semillas debido a variaciones muy pequeñas, podemos observar ciclos de latencia secundaria similares a los que muestran las dos especies anteriores (Fig. 8).

DISCUSION.

Luz, temperatura y respuesta germinativa.

Las especies estudiadas al momento de la colecta son fotoblásticas positivas (ver capítulo anterior), es decir ninguna germina en la oscuridad, pero después del período de enterramiento todas las especies germinan parcialmente en la oscuridad, en otras palabras muestran cierta indiferencia al tipo de luz al que son expuestas (Bewley y Black, 1985).

La germinación de las semillas exhumadas a la luz blanca en general fue más alta que en RL y en la oscuridad, algo similar a lo reportado por Wesson y Wareing (1969), quienes establecieron que en 23 especies de malezas después de un período de enterramiento se conservó el requerimiento de luz para la germinación o se indujo en las que no lo tenían, sin embargo los datos experimentales que reportan se observa que, a pesar de que la germinación a la luz es más alta, si hay germinación a la oscuridad, pero estos autores no establecen si las diferencias son significativas. En otros trabajos se señala que la única limitante para la germinación en semillas enterradas de malezas está dada por la luz (Scopel et al, 1991 y 1994), con lo encontrado en el presente trabajo podemos decir que la ausencia de luz blanca no impide la germinación de las semillas enterradas (como es muy claro en el caso de *T. tenuifolia*), sino que esta inhibición sólo es parcial y su magnitud depende de las características del sitio en donde estuvo enterrada la semilla.

El hecho de que semillas sin requerimientos de luz germinen en la oscuridad después de haber sido extraídas del suelo (y no hayan germinado cuando estaban enterradas) indica la presencia de otros factores en él que inducen la latencia en una parte de las semillas enterradas.

La pérdida del requerimiento de luz en sólo una parte de la población de semillas exhumadas indica un heteromorfismo fisiológico, el cual puede ser una ventaja para la persistencia de un gran número de semillas en el suelo por tiempo más prolongado (Popay and Roberts, 1970).

Los cambios ocurridos en la semilla durante el período de enterramiento, debidos a su exposición a los múltiples factores del clima y a las variaciones estacionales, pueden encontrar una explicación en diferentes causas:

1.- Cambios en el balance hormonal, ya que el disparo de la germinación está regido por la concentración interna de la semilla de diferentes hormonas en donde el ácido giberélico es promotor y el ácido abscísico es inhibidor de la germinación (Murray, 1984, Bewley and Black, 1985), es por eso que la aplicación exógena de AG promueve, en muchos casos, la germinación de semillas que antes no lo hacían; la producción interna del AG tiene relación directa con la temperatura a que han sido expuestas las semillas (Derks and Karssen, 1993). Las semillas en el suelo estuvieron expuestas a las temperaturas ambientales y al obtener un balance hormonal adecuado el proceso germinativo se disparó aún bajo condiciones de luz en un principio inapropiadas, ya que el AG y la luz roja suelen tener efectos equivalentes, aunque al parecer mediante diferentes vías; las relaciones R/RL bajas, que son captadas por el PhyA en particular (Smith, 1995), inhiben la germinación de las semillas de algunas especies, esta inhibición desaparece o se ve reducida tras un tratamiento de estratificación (Pons, 1983). En otros casos las temperaturas altas del suelo hacen que el PrI desaparezca rápidamente, lo que facilita la incorporación de las semillas al banco durante el verano, la desaparición del PrI es inhibida por la inducción en la síntesis de AG por bajas temperaturas (Pons, 1984). Los cambios en el balance hormonal también pueden tener relación con los siguientes dos puntos.

2.- Cambios en el acervo de fitocromo, ya que es sabido que una relación adecuada de la relación PrI/Pr es indispensable para que se lleve a cabo la germinación, dicha relación es diferente dependiendo de la especie y puede haber reversiones del Pr a PrI por la exposición a algún tipo de luz o por efecto de la temperatura (Orozco-Segovia y Vázquez-Yanes, 1992) o bien puede ocurrir una reversión en la oscuridad tras pasar por una estratificación, quedando el PrI por debajo de un umbral adecuado para disparar la respuesta (Senden et al, 1986), la conversión del fitocromo únicamente se da cuando la humedad es la adecuada, el nivel adecuado de PrI pudo haber sido alcanzado por nuestras semillas bajo las condiciones del suelo, es poco probable que se debiera a

una síntesis de fitocromo A, ya que si bien éste se sintetiza únicamente cuando la semilla está embebida (como pudo ocurrir en la semilla enterrada), también es cierto que es muy lábil y existió un período de tiempo relativamente largo entre el desenterramiento de las semillas y la aplicación de los tratamientos durante las pruebas de germinación (Casal, et al, 1997). También puede ser inducido el inicio del proceso germinativo por un cambio en la sensibilidad de la semillas hacia el acervo del fitocromo existente sin que éste tenga alguna variación.

3.-Cambios en la permeabilidad de las cubiertas que favorecen tanto el intercambio de gases como el fluido de líquidos con el transporte de sustancias que esto implica, es bien sabido que los cambios en la permeabilidad de las membranas y por tanto de las cubiertas seminales están relacionados con los dos puntos anteriores, ya que tanto la temperatura como el fitocromo, además de su probable participación en la síntesis de giberelinas, también tienen un efecto en la permeabilidad de las membranas facilitando la movilización de las giberelinas a los sitios de reacción (Leung and Bewley, 1981; Carpita and Nabors, 1981), esto puede explicar que haya una interacción entre luz y temperatura, ya que bajo condiciones de temperaturas alternantes algunas semillas que requieren luz germinan en la oscuridad. Ciertos tratamientos químicos (compuestos como nitrato de potasio, tiourea y ácido giberélico) eliminan la exigencia de las membranas (Vincent and Roberts, 1979; Carpita and Nabors, 1981). Los cambios en la permeabilidad pueden también ser inducidos vía daño mecánico de las cubiertas al estar expuestas a todos los factores físico-químicos y biológicos que conforman los suelos.

4.- Recientemente se ha propuesto que cuando las semillas se exhuman aunque se tomen precauciones éstas pueden ser expuestas a cantidades mínimas de luz, la cual puede ser captada por el fitocromo A, el cual se acumula en semillas imbibidas (como podrían estarlo enterradas en el suelo). Este fitocromo se satura con milisegundos de exposición a la luz, sin embargo las semillas que se exhumaron durante este experimento fueron deshidratadas antes de ser puestas en los diferentes tratamientos, lo que pudiera representar un factor de destrucción del fitocromo A, el cual es inestable (Casal et al 1997).

Sin embargo, la pérdida del requerimiento de luz no ocurre en toda la población de semillas, lo que hace que a pesar de que también se presenta germinación en la oscuridad la luz es el principal factor que condiciona la respuesta germinativa en las semillas exhumadas; mientras que la temperatura durante la germinación fue un factor de menor importancia.

En todos los casos los porcentajes de germinación más elevados se dieron en presencia de luz blanca. Lo que indica la presencia de un polimorfismo fisiológico o estructural que se refleja después del enterramiento en la respuesta germinativa. Se sabe que el polimorfismo se presenta como consecuencia de las variaciones ambientales sobre la planta madre, las cuales inducen la producción de más de un tipo de semillas, cada uno con diferentes características morfológicas y/o fisiológicas, que se expresan como descargas intermitentes de germinación bajo determinadas características (Popay y Roberts, 1970); las características bajo las cuales la planta madre ha dado origen a las semillas, y la ubicación de los frutos sobre ésta, o en la misma infrutescencia o espiga influye en la germinación (Gutterman, 1980/81, Silvertown, 1980). En términos generales entre las cinco especies este polimorfismo no sólo se refleja en la respuesta germinativa a la oscuridad sino también en la respuesta al RL.

Este polimorfismo garantiza que las especies exploten su máximo potencial germinativo (bajo condiciones naturales) germinando ya sea en luz filtrada (bajo R:RL), en la oscuridad o cuando las semillas se encuentran en la superficie del suelo y no existe un dosel que signifique la reducción en el flujo fotosintético o en R:RL, lo cual repercutiría en el establecimiento de las plántulas. El hecho de que las especies estudiadas en algunos casos respondieron con germinabilidades considerables bajo luz RL y aún en oscuridad les confiere un gran potencial como malezas.

Únicamente dos especies se vieron condicionadas en su respuesta germinativa a la luz por el tipo de tratamiento térmico a que fueron sometidas. Estas especies fueron A. hybridus que disminuye notablemente su respuesta germinativa con luz RL a temperatura fluctuante, y P. trinervia que bajo ese mismo tipo de temperatura aumenta enormemente su germinabilidad cuando se encuentra en condiciones de oscuridad (esto en general, ya que debemos recordar que casi todas las especies tuvieron algún tipo de respuesta similar dependiendo del sitio en donde fueron enterradas y que ha sido expuesto en el apartado de resultados).

En la literatura se reporta con frecuencia la inducción de germinación en RL en altas temperaturas ya que la temperatura y el fitocromo actúan al mismo nivel sobre las membranas celulares en el proceso de germinación, además de que las formas intermedias de Pr y Prl dependen de la temperatura, la temperatura puede regular la producción de los elementos necesarios para la

activación de la germinación (Hand et al, 1982; Erasmus and Standen, 1986). Sin embargo la reducción de la respuesta a RL como ocurrió con A. hybridus no ha sido previamente reportada.

El sitio de enterramiento y la respuesta germinativa (una respuesta al microclima).

En todas las especies se presentaron diferencias significativas entre los sitios de enterramiento:

Salvia polystachya:

Esta especie es la única que presenta mejor germinabilidad en el sitio más iluminado, es decir más expuestos al sol ya que los sitios cubierto y parcialmente cubierto por la vegetación poseen variaciones de temperatura menos drásticas debido a que conservan más la humedad y por tanto se da un amortiguamiento de temperatura (por las características físico-químicas del agua), también poseen menos insolación (o radiación), la cual se define como la tasa de arribo de la energía solar por unidad de área sobre la superficie de la tierra (Lowry, 1991), ésta y el viento son los dos factores que más contribuyen a la evaporación del agua en el suelo en conjunto con la transpiración de la plantas, es muy difícil separar ambos procesos por lo que se ha acuñado el término evapotranspiración (Hiller, 1971).

Otras características del suelo que alteran su contenido de humedad son la textura, la estructura, el contenido de materia orgánica, cuya descomposición depende de la actividad microbiana y ésta a su vez depende de la temperatura (Rosenberg et al, 1983) y el tipo de vegetación que sustentan, entre otras; las cuales, en el caso de nuestros tres sitios de enterramiento de las semillas, pueden ser considerados homogéneas, más aún a siete centímetros de profundidad, sin embargo los análisis estadísticos muestran que si hay diferencias entre los sitios de enterramiento.

Las variaciones de la temperatura en el suelo en función de su contenido de humedad pueden afectar los siguientes aspectos:

1) Efecto sobre el mucílago, esta especie presenta una capa de mucílago que se pierde a través del tiempo de enterramiento, probablemente se debe a que al estar en contacto con períodos de humedad y desecación, el papel del mucílago en la germinación es favorecer la hidratación de la semilla y/o ejercer cierta presión sobre la cubierta seminal (Harper y Benton, 1965 y 1966), su

papel sólo puede ser sustituido por características microclimáticas muy específicas que favorezcan la ruptura de la cubierta seminal, como lo son las variaciones grandes de temperatura.

2) Efecto sobre el acervo de fitocromo, es sabido que un balance del fitocromo favorable para la germinación sólo se da bajo imbibición de la semilla, en semillas deshidratadas no es posible una conversión del fitocromo Pr a Pr1 (Kendrick et al, 1969).

3) Relación humedad-temperatura, se sabe bien que el agua amortigua las variaciones de temperatura, es decir los lugares húmedos mantienen mejor un rango estrecho de temperaturas que los lugares secos, en donde las temperaturas son más extremas.

4) Efecto sobre la cubierta seminal, tanto la humedad como la temperatura promueven el reblandecimiento o la fractura de las cubiertas seminales (o del fruto en el caso de semillas de las asteráceas), impidiendo así su resistencia mecánica durante la germinación, además de favorecer la imbibición y el intercambio gaseoso.

5) Efecto sobre el balance hormonal, del cual ya se habló en el momento de citar su relación con la temperatura y el fitocromo.

Decimos que el factor determinante de este comportamiento es la temperatura ya que la luz no influye directamente debido a que la profundidad de enterramiento de las semillas, que fue de 5-7 cm, en donde no existe ninguna posibilidad de penetración de luz, ya que tan sólo el uno por ciento de la luz penetra a los primeros milímetros de profundidad del suelo, esta cantidad de luz se ve afectada por la humedad del suelo (Woolley y Stoller, 1978, Bliss y Smith, 1985) y por la textura del mismo, a profundidades mayores prácticamente no hay penetración lumínica.

P. trinervia:

Esta especie presentó diferencias entre los tres sitios de enterramiento, germinó más en el sitio parcialmente cubierto por la vegetación, seguido del sitio cubierto por la misma y menos en el sitio expuesto a la luz.

Al parecer a esta especie la favorecen los lugares en donde las variaciones de temperatura no son tan drásticas, requiere de variaciones más pequeñas que la especie anterior, de hecho aquí las variaciones grandes de temperatura reducen significativamente la germinación con respecto a temperatura constantes. Parece que esta es la especie más susceptible a la temperatura, no debe ser expuesta a temperaturas constantes, pero tampoco a temperaturas muy fluctuantes.

A. hybridus:

Esta especie al igual que la anterior germina mejor tras haber pasado un tiempo de enterramiento en lugares con variaciones pequeñas de temperatura, la diferencia de esta especie es que, de no encontrarse en esa situación ideal, es mejor que sea expuesta a variaciones grandes que a temperaturas constantes. También es una especie muy susceptible a la temperatura.

T. tenuifolia y Reseda luteola:

En estas dos especies se favoreció una alta germinabilidad estadísticamente igual entre los sitios expuesto y parcialmente cubierto, que resultaron mucho más alta que las alcanzadas para el sitio cubierto por la vegetación, es decir, aquí las variaciones de temperatura del suelo no necesitan ser grandes para promover la germinación de las semillas una vez que alcanzan capas más superficiales del suelo.

Debemos recordar que comportamiento que presentó T. tenuifolia puede ser engañoso, ya que las semillas de esta especie germinaron enterradas, por lo que las semillas exhumadas correspondían a aquellos ejemplares con algún problema para germinar, esto se debe muy probablemente a que este tipo de semillas posee un acervo elevado de fitocromo B sintetizado durante la formación de las semillas y activado en la obscuridad a la que se encontraban dada la profundidad de enterramiento (Reed, et al, 1994 y Braslavsky, et al, 1997).

El enterramiento y la respuesta germinativa.

Únicamente dos especies disminuyen su capacidad germinativa una vez que han sido enterradas, en ambas los testigos de semillas sin enterrar (capítulo anterior) obtuvieron porcentajes de germinación superiores al de las semillas enterradas, estas fueron Tagetes tenuifolia y Salvia polystachya, ambas especies son las que más encontramos en el cultivo del nopal en Milpa Alta y muestran un comportamiento similar aunque por circunstancias diferentes (las cuales ya fueron explicadas líneas arriba).

Al parecer, las semillas de estas especies suelen germinar inmediatamente después de que caen al suelo, después de una dispersión primaria. En particular Tagetes tenuifolia pueden tener niveles elevados de fitocromo B activo, por lo que es capaz de germinar en la obscuridad.

Tanto Tagetes tenuifolia como Salvia polystachya, al pasar a formar parte del banco de semillas y estar expuesta a los factores del clima, bajan su potencial germinativo, esto es importante para las especies que se establecen en cultivos perennes en donde no se llevan a cabo labores culturales como el arado frecuente, ya que no hay una incorporación de las semillas a capas más profundas del suelo. El arado remueve la tierra a una profundidad aproximada de 15 cm, a la cual podrían quedar enterradas las semillas en lugares en donde sí se realiza esta práctica, el siguiente período de arado ocasionaría que las semillas enterradas sean expuestas a la luz y la modificación de la atmósfera del suelo. De esta manera, parte de las semillas enterradas, nuevamente se encuentran en capas más superficiales, y se entierran a su vez las semillas producidas en el nuevo ciclo y así sucesivamente; una manera de evitar que las semillas de malezas germinen en los lugares en donde sí se realiza el arado es efectuándolo durante la noche, de esta manera las semillas no son fotoestimuladas y pasan a formar parte del suelo aún en capas muy cercanas a la superficie (Scopel, et al, 1994).

Estas especies aparentemente forman parte de los bancos de semillas denominados como transitorios (Grime, 1982). Aunque las semillas que no requieren de luz para germinar y que permanecen en el suelo únicamente por la presencia de un factor inadecuado para su germinación, después del arado nocturno podrían germinar al suprimirse factores inhibitorios presentes en la atmósfera del suelo (Wesson and Wareing, 1969). A pesar de todo el arado nocturno sí reduce la abundancia de malezas.

En cambio R. luteola, que no se presenta en la zona en las parcelas de nopal y que manifiesta características opuestas a T. tenuifolia y a S. polystachya, corre la suerte contraria, en otras palabras, R. luteola sí expresa una tasa germinativa más elevada cuando ha pasado por un período dentro de un banco de semillas, aunque nunca alcanzó el 50% de germinación, esta especie en laboratorio respondió mejor a los tratamientos térmicos de temperatura fluctuante y estratificación, por lo que se considera que requiere de temperaturas bajas para romper su latencia, estas temperatura son obtenidas en la parcela del nopal dadas las fluctuaciones de temperaturas diurnas y nocturnas, por esta misma razón esta especie mostró diferencias entre los sitios de enterramiento, obteniendo porcentajes de germinación más elevados en los lugares correspondientes a los sitios más soleados de la parcela y en donde las temperaturas son más fluctuantes entre el día y la noche. En un estudio con 112 especies, 46 de ellas fueron estimuladas

para su germinación bajo temperaturas fluctuantes bajo diferentes rangos (Thompson and Grime, 1983).

En cuanto a las especies A. hybridus y P. trinervia sólo podemos decir que no se observan tendencias tan claras como en el resto de las especies, ya que si bien presentaron comportamientos germinativos diferentes en las semillas enterradas con respecto a los testigos, en unas ocasiones fueron superiores y en otras fueron inferiores dependiendo del mes de exhumación de las semillas y del sitio de enterramiento de las mismas.

La germinación bajo capas profundas del suelo.

Encontramos que Tagetes tenuifolia germina muy bien en la oscuridad y es la única especie de la que se tuvo evidencia de germinación en las semillas enterradas antes de ser exhumadas. Se supone que si la mayoría de las semillas de una población tienen la capacidad de germinar a la oscuridad las que no germinan deben tener variaciones intraespecíficas producidas durante su formación (Panetta y Randall, 1993) es decir al polimorfismo de las semillas. Las plantas producen más de un tipo de semillas, cada uno con diferente respuesta fisiológica, lo que se expresa como descargas intermitentes de germinación (Popay y Roberts, 1970). Una alta germinación en la oscuridad puede ser explicada, también, por la acción de pequeñas cantidades de P_{ri} preexistentes en la semilla (How y Simpson, 1993). La mayoría de las semillas de esta especie germinan aún a profundidades no adecuadas, por lo que las semillas recuperadas, tras el enterramiento, correspondían en su mayoría a las semillas con algún tipo de retraso en su respuesta germinativa o con algún otro problema. Entre las semillas recuperadas hubo bajos porcentajes de germinación, pero no pudrición, lo que podría implicar la existencia de una latencia profunda o daño parcial en estructuras del embrión necesarias para la germinación (Bewley and Black, 1985). Debido a lo antes descrito, encontramos que esta especie no reportó diferencias entre tratamientos ni entre sitios de enterramiento.

El resto de las especies no germinó en el suelo aunque su potencial de germinación era elevado en la obscuridad, esto se debió a que alguna o algunas de las características del suelo tales como los gases de la atmósfera del suelo, los compuestos nitrogenados, la temperatura, etc. no eran las adecuadas para disparar el proceso germinativo y sólo al ser expuestas a condiciones ideales en el laboratorio se desarrolló dicho potencial, como se explica en el inciso anterior.

Cambios estacionales y la respuesta germinativa del banco de semillas.

Todas las especies muestran cambios en la capacidad germinativa de sus semillas dependientes del tiempo que han pasado enterradas en la parcela del nopal, estos cambios corresponden a la respuesta que la semilla presenta ante las variaciones estacionales (Baskin and Baskin, 1983 y 1985, Baskin, et al, 1987; Karssen, 1980), dichos cambio son determinados por las variaciones en la temperatura que marcan las estaciones.

En T. tenuifolia no se aprecian las variaciones estacionales o ciclos de latencia, pero debido a las bajas germinabilidades explicadas líneas arriba, de cualquier manera parece haber un aumento en la capacidad germinativa después del invierno para todos los tratamientos en los tres sitios de enterramiento de las semillas.

Salvia polystachya mostró la presencia de ciclos de latencia secundaria con un patrón similar al de plantas anuales de verano apreciados básicamente en las semillas exhumadas del sitio más espuesto a la luz, esta especie corresponde a una planta perenne con períodos de germinación postinvernales. Muestra una ligera baja en la capacidad germinativa (en los dos últimos meses) después del aumento drástico de germinación tras el período frío, estas especies muestran similares patrones a los encontrados para la especie Emex australis (Panetta and Randal, 1993). Para esta especie los ciclos de latencia se expresan de manera diferente en los tratamientos de luz blanca, en donde el patrón no coincide con el típico de las plantas anuales de verano.

Otra especie que no mostró la presencia de ciclos de latencia secundaria claros fue R. luteola, esta especie fue la única planta introducida de Europa que se estudió durante el experimento; en su lugar de origen, esta especie se comporta como una clásica anual de verano y en nuestro estudio todavía se observa ligeramente este comportamiento aunque no significativamente, los ciclos de anual de verano son más claros en los tratamientos de luz blanca aunque en todos los casos varían de acuerdo con el sitio en donde se enterraron las semillas. En nuestra zona de estudio las fluctuaciones entre las temperaturas del día y la noche son suficientemente grandes para que las temperaturas mínimas registradas sean las adecuadas para disparar el proceso germinativo. R. luteola es la única de nuestras especies en que el factor enterramiento rompe la latencia primaria, de forma que aumenta de manera considerable su capacidad germinativa para todos los tratamientos aplicados, con respecto a la germinación inicial (ver capítulo anterior).

Las restantes dos especies, A. hybridus y P. trinervia tienen un comportamiento prácticamente igual a lo largo del año, ambas reportan la presencia de ciclos de latencia secundaria aunque dependientes del sitio de exhumación de las semillas y del tratamiento de luz y temperatura que se aplicó. De manera general podemos decir que a partir de los meses de julio-agosto, las semillas caen en latencia secundaria, la cual se rompe después del invierno en los meses de febrero-marzo, se ha encontrado que las semillas de Amaranthus hybridus germinan mucho mejor después de pasar por un período de bajas temperaturas tras ser enterradas (Baskin and Baskin, 1987), ambas especies son clásicas anuales de verano.

En un principio se pensaba que los ciclos de latencia se debían a cambios en la disponibilidad del oxígeno regulados por las variaciones en la temperatura (citado en Derkx et al, 1993), pero en la actualidad se sabe que la temperatura está íntimamente relacionada con el balance hormonal de la semilla dentro del cual el ácido giberélico juega un papel importantísimo en la activación de la permeabilidad de las membranas, esto no solo afecta la entrada de oxígeno, sino también la de agua y por tanto se da la activación del transporte de nutrimentos (Leung and Bewley, 1981), se sabe bien que las hormonas juegan un papel muy importante en la traducción de las señales ambientales (Derks and Karssen, 1993), por eso todas las especies estudiadas muestran variaciones a lo largo del año, influenciadas por las variaciones en la temperatura característica de cada mes.

En la naturaleza cada año encontramos variaciones en la composición de las arvenses debidas en parte a la respuesta germinativa que cada especie expresa dependiendo de múltiples factores: 1) de si las características ambientales a lo largo del año han sido apropiadas para favorecer o no la respuesta germinativa en hábitats muy perturbados (Bonis, et al, 1995) como lo son las parcelas de cultivo, 2) de las características edafológicas existentes en el sitio en donde fueron depositadas azarosamente las semillas, 3) de la presencia o no de otras especies vegetales que representen algún tipo de competencia o que resulten alelopáticas, 4) de la presencia de depredadores o de agentes infecciosos que dañen a las semillas, entre otros. La composición de las arvenses también depende de que las características ambientales sean las adecuadas para el establecimiento de las plántulas generadas a partir de la germinación de las semillas, es decir, debe coincidir que un período favorable para la germinación de las semillas de una especie sea seguido

de otro período favorable para el establecimiento de las plántulas de dicha especie. Ambos períodos pueden ser completamente diferentes en cuanto a condiciones de luz y de temperatura se refiere.

CONCLUSIONES.

Las especies muestran cambios en la respuesta germinativa de sus semillas dependientes del tiempo que han pasado enterradas en la parcela del nopal, estos cambios corresponden a la respuesta que la semilla presenta ante las variaciones estacionales (Baskin and Baskin, 1983 y 1985, Baskin, et al, 1987; Karssen, 1980), dichos cambios son determinados por las variaciones en la temperatura que marcan las estaciones y aún por las variaciones microambientales que de manera muy particular se presenten en el sitio exacto de depósito de la semilla.

Tres de nuestras especies muestran un patrón de anuales de verano, estas son A. hybridus, P. trinervia y S. polystachya, aunque esta última es una planta perenne, el caso de T. tenuifolia no se pudo determinar y únicamente R. luteola no muestra dicho patrón de manera clara, siendo ésta la única especie introducida que participó en el estudio. Debemos destacar el hecho de que estos ciclos de latencia varían en ocasiones de manera muy drástica dependiendo de las características del sitio en donde la semilla pasó el tiempo previo a su acceso a capas más superficiales del suelo. Aunque las semillas puedan germinar en un alto porcentaje en algún sitio de la superficie del suelo o cercano a él no implica que las plántulas procedentes de esas semillas puedan tener éxito en su establecimiento si las características ambientales no son las requeridas para éllo.

Para las cinco especies estudiadas encontramos que el tipo de luz condiciona su respuesta germinativa, en mucho mayor medida que los tipos de temperatura empleados en los tratamientos del laboratorio, una vez que las semillas han pasado por un período de enterramiento. En todos los casos los porcentajes de germinación más elevados se dieron en presencia de luz blanca, aunque la germinabilidad también fue elevada en RL y en oscuridad. En todos los casos se observó un claro polimorfismo de las semillas.

Únicamente las dos especies de plantas anuales que presentaron un patrón claro de anuales de verano se vieron condicionadas en su respuesta germinativa por el tipo de tratamiento térmico a que fueron sometidas pero sólo en combinación con algún tipo de luz específico: A. hybridus que disminuye notablemente su respuesta germinativa con luz RL a temperatura fluctuante y P. trinervia

**ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA**

que bajo ese mismo tipo de temperatura aumenta enormemente su germinabilidad cuando se encuentra en condiciones de oscuridad.

Únicamente dos especies disminuyen su capacidad germinativa una vez que han pasado a formar parte del banco de semillas, en ambas los testigos de semillas sin enterrar con temperatura constante en oscuridad obtuvieron porcentajes de germinación superiores al de las semillas enterradas, éstas fueron Tagetes tenuifolia y Salvia polystachya, ambas especies son las que más encontramos en el cultivo del nopal en Milpa Alta y muestran un comportamiento similar aunque por circunstancias diferentes, es decir, al parecer suelen germinar después de que caen al suelo tras romper latencia primaria en un período breve de estancia en el suelo, tiempos más prolongados pueden llevarlas a capas más profundas del suelo y estar expuesta a los factores del clima que bajan su potencial germinativo, estas especies aparentemente forman parte de los bancos de semillas denominados como transitorios (Grime, 1982). En cambio R. luteola, que no se presenta en la zona en las parcelas de nopal y que manifiesta características opuestas a T. tenuifolia y a S. polystachya corre la suerte contraria, en otras palabras, R. luteola sí expresa una tasa germinativa más elevada cuando ha pasado por un período de conformación de un banco de semillas, que por su características debe ser una banco permanente de semillas. Esta especie nunca alcanzó el 50% de germinación tal vez debido a que fue necesario que pasara por un período de tiempo más largo que el experimentado en este trabajo.

Tanto A. hybridus como P. trinervia, al parecer no les afecta el hecho de pasar a formar parte de un banco de semillas o no, estas especies pueden romper latencia primaria con el tiempo o al ser expuestas a una temperatura y/o calidad de luz adecuadas, en ambas la latencia secundaria es superada sólo tras haber pasado por un período de frío invernal, ambas especies se presentan en el cultivo del nopal sólo que en menor medida que Tagetes tenuifolia y Salvia polystachya.

Encontramos que Tagetes tenuifolia germina muy bien en la oscuridad y es la única especie de la que se tuvo evidencia de germinación en las semillas enterradas antes de ser exhumadas, el resto de las especies no germinó en el suelo aunque su potencial de germinación era elevado en la oscuridad, esto se debió a que alguna o algunas de las características del suelo no eran las adecuadas para disparar el proceso germinativo y sólo al ser expuestas a condiciones ideales en el laboratorio se desarrolló dicho potencial.

Todas las especies germinan mejor bajo la influencia de la luz blanca en cualquiera de los tres tratamientos de temperatura estudiados, lo que indica que lo mejor para expresar su máximo potencial germinativo es que después de formar parte del banco de semillas deben acceder a la capa superficial del suelo en donde sean expuesta a la luz directa no importando si hay o no variaciones de temperatura (cuando menos en los rangos aquí estudiados).

Destaca el hecho de que, al parecer, las semillas de A. hybridus difícilmente germinan al acceder a los primeros milímetros de la superficie del suelo (recordemos que casi no germina en temperatura fluctuante con RL), requiere de lugares abiertos o en su defecto que las semillas queden enterradas en capas superficiales (en los primeros centímetros) para obtener una regular germinación.

Podemos decir, que en general las semillas de P. trinervia no germinan si después de formar parte del banco de semillas no acceden a capas superficiales del suelo aún a aquellas en donde exista obscuridad total y de alguna manera se presenten temperaturas fluctuantes, situación que en circunstancias muy particulares pueden encontrarse en una parcela del nopal.

De cualquier manera el polimorfismo de las semillas de todas las especies estudiadas les permite que algunos de sus ejemplares germinen en capas del suelo más profundas o en la superficie cuando existen otras plantas ya establecidas, y en general en condiciones aparentemente adversas para la germinación. Además de que la germinabilidad de las semillas varía con respecto al mes durante el año en que puedan reincorporarse a capas más superficiales del suelo.

BIBLIOGRAFIA CITADA.

Baskin, J.M. and Baskin, C.C., 1983 "Seasonal changes in the germination response of buried seeds of Arabidopsis thaliana and ecological interpretation", Bot.Gaz. 144(4): 540-543.

Baskin, J.M. and Baskin, C.C., 1985 "Seasonal changes in the germination responses of buried Witchgrass (Panicum capillare) seeds" Weed Science 34: 22-24.

Baskin, J.M. and Baskin, C.C., 1985 "The annual dormancy cycle in buried weed seeds: a continuum", BioScience 35(8): 492-498.

Baskin, J.M., Baskin, C.C. and McCormick, J.F., 1987 "Seasonal changes in germination responses of buried seeds of Portulaca smallii" Bulletin of the Torrey Botanical Club 114(2): 169-172.

Baskin, J.M. and Baskin, C.C., 1987 "Temperature requirements for after-ripening in buried seeds of four summer annual weeds" Weed Research 27: 385-389.

Todas las especies germinan mejor bajo la influencia de la luz blanca en cualquiera de los tres tratamientos de temperatura estudiados, lo que indica que lo mejor para expresar su máximo potencial germinativo es que después de formar parte del banco de semillas deben acceder a la capa superficial del suelo en donde sean expuesta a la luz directa no importando si hay o no variaciones de temperatura (cuando menos en los rangos aquí estudiados).

Destaca el hecho de que, al parecer, las semillas de A. hybridus difícilmente germinan al acceder a los primeros milímetros de la superficie del suelo (recordemos que casi no germina en temperatura fluctuante con RL), requiere de lugares abiertos o en su defecto que las semillas queden enterradas en capas superficiales (en los primeros centímetros) para obtener una regular germinación.

Podemos decir, que en general las semillas de P. trinervia no germinan si después de formar parte del banco de semillas no acceden a capas superficiales del suelo aún a aquellas en donde exista obscuridad total y de alguna manera se presenten temperaturas fluctuantes, situación que en circunstancias muy particulares pueden encontrarse en una parcela del nopal.

De cualquier manera el polimorfismo de las semillas de todas las especies estudiadas les permite que algunos de sus ejemplares germinen en capas del suelo más profundas o en la superficie cuando existen otras plantas ya establecidas, y en general en condiciones aparentemente adversas para la germinación. Además de que la germinabilidad de las semillas varía con respecto al mes durante el año en que puedan reincorporarse a capas más superficiales del suelo.

BIBLIOGRAFIA CITADA.

- Baskin, J.M. and Baskin, C.C., 1983 "Seasonal changes in the germination response of buried seeds of Arabidopsis thaliana and ecological interpretation", Bot.Gaz. 144(4): 540-543.
- Baskin, J.M. and Baskin, C.C., 1985 "Seasonal changes in the germination responses of buried Witchgrass (Panicum capillare) seeds" Weed Science 34: 22-24.
- Baskin, J.M. and Baskin, C.C., 1985 "The annual dormancy cycle in buried weed seeds: a continuum", BioScience 35(8): 492-498.
- Baskin, J.M., Baskin, C.C. and McCormick, J.F., 1987 "Seasonal changes in germination responses of buried seeds of Portulaca smallii" Bulletin of the Torrey Botanical Club 114(2): 169-172.
- Baskin, J.M. and Baskin, C.C., 1987 "Temperature requirements for after-ripening in buried seeds of four summer annual weeds" Weed Research 27: 385-389.

- Bewley, J.D and Black, M., 1985 "Seed-Physiology of development and germination". Ed Plenum Press, USA pp 367
- Bliss, D. and Smith, H., 1985 "Penetration of light into soil and its role in the control of seed germination" *Plant, Cell and Environment* 8: 475-483
- Bonis, A.; Lepart, J. and Grillas, P., 1995 "Seed bank dynamics and coexistence of annual macrophytes in a temporary and variable habitat" *Oikos* 74: 81-92.
- Bouwmeester, H.J. and Karssen, C.M., 1992 "The dual role of temperature in the regulation of the seasonal changes in dormancy and germination of seeds of Polygonum persicaria L.", *Oecologia* 90:88-94.
- Bouwmeester, H.J. and Karssen, C.M., 1993 "Annual changes in dormancy and germination in seeds of Sisymbrium officinale (L) Scop.", *New Phytology* 124: 179-191.
- Bradford, K. J., 1995 "Water relations in seed germination" en Kigel, J. And Galili, G. "Seed development and germination", Edit. M.E.S.C., USA pag. 351-396
- Braslavsky, S.E.; Gartner, W., and Schaffner, K., 1997 "Phytochrome photoconversion", *Plant, Cell and Environment* 20: 700-706.
- Carpita, N.C. and Nabors, M.W., 1981 "Growth physics and water relations of red-light-induced germination in lettuce seeds" *Planta* 152: 131-136.
- Casal, J.J.; Sánchez, R.A., and Yanovsky, M.J., 1997 "The function of phytochrome A", *Plant, Cell and Environment* 20: 813-819.
- De Wet, J.M. and Harlan, J.R., 1975 "Weed and domesticates evolution in the man-made habitat". *Economic Botany* 29: 99-107
- Derks, M.P.M. and Karssen, C.M., 1993 "Effects of light and temperature on seed dormancy and gibberellin-stimulated germination in Arabidopsis thaliana: studies with gibberellin-deficient and insensitive mutants", *Physiologia Plantarum* 89: 360-368.
- Derks, M.P.M.; Smidt, W.J.; Van der Plas, L.H.W. and Karssen C.M., 1993 "Changes in dormancy of Sisymbrium officinale seeds do not depend on changes in respiratory activity", *Physiologia Plantarum* 89: 707-718.
- Erasmus, D.J. and Van Staden, J., 1986 "Germination of Chromolaena odorata (L.) K. & R. achenes: effect of temperature, imbibition and light", *Weed Research* 26: 75-81
- Girard, J., 1990 "Study of the inheritance of seed primary dormancy and the ability to enter secondary dormancy in *Petunia*: influence of temperature, light and gibberellic acid on dormancy" *Plant, Cell and Environment* 13: 827-832.
- Grime, J.P., 1982 "Estrategias de adaptación de las plantas y procesos que controlan la vegetación" Ed. LIMUSA, México pp. 291
- Gutterman, Y., 1980/81 "Influences on seed germinability phenotypic maternal effects during seed germination" *Isr. Journal of Bot.* 29: 105-117
- Hand, D.J.; Craig, G.; Takaki, M. and Kendrik, E., 1982 "Interaction of light and temperature on seed germination of Rumex obtusifolius" *Planta* 156: 457-460.
- Harper, J.L. and Benton, R.A., 1965 "The behaviour of seed in soil: The germination of seed on the surface of a water supplying substrate" *Departamente of Agricultural Botany, University College of North Wales, Bangor*, p. 151-166.

- Harper, J.L. and Benton, R.A., 1966 "The behaviour of seeds in the soil II. The germination of seeds on the surface of a water supplying substrate" *Journal of Ecology* 54: 151-166
- Hiller, D., 1971 "Soil and water: physical principles and processes" Ed. Academic Press, INC., USA pp. 288.
- Hou, J.Q. and Simpson, G.M., 1993 "Germination response to phytochrome depend on specific dormancy states in wild oat (*Avena fatua*), *Can. J. Bot.*, 71: 1528-1532.
- Karssen, C.M., 1980 "Environmental conditions and endogenous mechanisms involved secondary dormancy of seeds", *Israel Journal of Botany* 29: 45-64.
- Karssen, C.M., 1980 "Patterns of changes in dormancy during burial of seeds in soil"; *Israel Journal of Botany* 29: 65-73.
- Kendrick, R.E., Spruit, C.J.P. and Frankland, B., 1969 "Phytochrome in seeds of *Amaranthus caudatus*". *Planta* 88: 293-302.
- Leung, D.W.M. and Bewley, J.D., 1981 "Red light- and gibberellic acid-enhanced alpha-galactosidase activity in germinating lettuce seeds, cv. Grand Rapids" *Planta* 152: 436-441.
- Lowry, W.P., 1991 "Atmospheric ecology for designers and planners" Ed. Van Nostrand Reinhold, USA, pp.435.
- Murray, D.R., 1984 "Seed Physiology: Germination and reserve mobilization" Vol. 2 Ed. Academic Press, USA pp.295
- Olf, H.; Pegtel, D.M.; Van Groenendael, J.M. and Bakker, J.P., 1994 "Germination strategies during grassland succession", *Journal of Ecology* 18: 275-280.
- Orozco-Segovia, A. y Vázquez-Yanes, C., 1992 "Los sentidos de las plantas: la sensibilidad de las semillas a la luz" *Ciencia* 43: 399-411.
- Panetta, F.D. and Randall, R.P., 1993 "Variation between *Emex australis* population in seed dormancy/non-dormancy cycles", *Australian Journal of Ecology* 18: 275-280.
- Pérez-García, F. y Durán, J.M., 1990 "The effect of gibberellic acid on germination of *Onopordum nervosum* Boiss seeds" *Seed Sci. & Technol.* 18: 83-88
- Pons, T.L., 1983 "Significance of inhibition of seed germination under the leaf canopy in ash coppice" *Plant, Cell and Environment* 6: 385-392
- Pons, T. L., 1984 "Possible significance of changes in the light requirement of *Cirsium palustre* seeds after dispersal in ash coppice" *Plant Cell and Environ* 7: 263-268
- Popay, A.I. and Roberts, E.H., 1970 "Ecology of *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik. and *Senecio vulgaris* L. in relation to germination behaviour, Botany Department, University of Manchester, pp. 123-138.
- Reed, Jason W.; Nagatani, Akira; Elich, Ted D.; Fagan, Matthew, and Chory, Joanne, 1994 "Phytochrome A and phytochrome B have overlapping but distinct functions in *Arabidopsis* development", *Plant Physiol.* 104: 1139-1149.
- Rodosevich, S.T. y Holt, J.S., 1984 "Weed Ecology: Implications of Vegetation Management", Ed. Wiley-Interscience Publications John Wiley and Son, USA.
- Rosenberg, N.J.; Blad, B.L. and Verma, S.B., 1983 "Microclimate: the biological environment" Ed. Wiley-Interscience Publications, John Wiley & Sons, USA, pp.495

- Senden, J.W., Schenkeveld, A.J. and Vekaar, H.J., 1986 "The combined effect of temperature and red:far-red ratio on the germination of some short-lived chalk grassland species" *Acta Oecol. Plant.* 7: 251-259
- Scopel A.L., Ballaré C.L. and Sánchez R.A., 1991 "Introduction of extreme light sensitivity in buried weed seeds and its role in the perception of soil cultivations", *Plant, Cell and Environment* 14: 501-508.
- Scopel, A.L., Ballaré, C.L. and Radosevich, S.R., 1994 "Photoestimulation of seed germination during soil tillage" *New Phytol.* 126: 145-152.
- Silvertown, J., 1980 "Leaf-canopy-induced seed dormancy in a grassland flora" *New Phytol* 85: 109-118
- Smith, Harry, 1995 "Physiological and ecological function within the phytochrome family", *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 46: 289-315.
- Thompson, K. and Grime, J.P., 1979 "Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats", *Journal of Ecology* 67: 893-921.
- Thompson, K. and Grime, J.P., 1983 "A comparative study of germination response to diurnally-fluctuating temperatures" *Journal of Applied Ecology* 20: 141-156
- Toyomasu, T.; Yamane, H.; Murofushi, N. and Inoue, Y., 1994 "Effects of exogenously applied gibberellin and red light on the endogenous levels of abscisic acid in photoblastic lettuce seed", *Plant Cell Physiology*, 35(1): 127-129.
- Urzúa Soria, Fernando, 1990 "Efecto de tratamientos de control sobre las poblaciones y gremios de arvenses en cultivos de frijol, *Phaseolus vulgaris* L. y maíz *Zea mays* L. (quinto año de estudio y análisis global)", Tesis de Maestría Colegio de Posgraduados Inst. de Enseñanza e Inv. de Ciencias Agrícolas, Centro de Botánica, Chapingo, México.
- Vincent, B.M. and Roberts, E.H., 1979 "The influence of chilling, light and nitrate on the germination of dormant seeds of common weed species" *Seed Sci. Technol* 7: 3-14
- Widel, K.O.; Sundqvist, C. and Virgin, H.I., 1985 "Characterization of SAN 9789-stimulated lettuce (*Lactuca sativa*) seed germination", *Weed Science* 33: 160-164.
- Wesson G. and Wareing, P.F., 1969 "The induction of light sensitivity in weed seeds by burial" *Journal of Experimental Botany* 20(63): 414-425.
- Woolley, J.T. and Stoller, E. W., 1978 "Light penetration and light-induced seed germination in soil" *Plant Physiol.* 61: 597-600

III.- GERMINACION EN CAMPO DE CINCO ESPECIES DE MALEZAS DE LA ZONA DE MILPA ALTA, D.F. Y SU INVASIBILIDAD DEL CULTIVO DEL NOPAL.

INTRODUCCION.

El proceso que favorece la colonización o invasión de las plantas hacia nuevos hábitats consta de tres etapas: 1) Dispersión de las especies hacia nuevos hábitats, 2) Tolerancia de las condiciones prevalecientes en el nuevo hábitat y finalmente 3) Crecimiento y reproducción en el nuevo lugar (Kruger, et al, 1987).

El hombre ha sido el agente causal más sobresaliente en la invasión de las plantas hacia nuevos hábitats, especialmente bajo dos procesos: 1) el desmonte para cultivos (Heywood, 1989) y 2) los procesos de urbanización (Ogawa and Mototani, 1985).

De entre las plantas invasoras, las malezas anuales tienen una gran importancia económica para el hombre. Estas plantas viven en comunidad con los cultivos y con una gran variedad de otros organismos a lo que en total se le denomina agroecosistema y que se define como un conjunto de organismos que viven juntos y vinculados por los efectos de unos con otros, y su respuesta a un ambiente compartido el cual es en gran medida creado y frecuentemente modificado por el hombre para obtener un beneficio productivo (Radosevich and Holt, 1984).

Las relaciones cultivo-maleza difieren de las relaciones planta silvestre-maleza dada la intervención del hombre durante el manejo de los agroecosistemas. Debemos recordar que es una sola especie (el cultivo) el que compete con una gran variedad de malezas dado el interés y el punto de vista del hombre; se calcula que una planta de maíz debería competir con alrededor de 100 malezas si no se realiza un control de éstas (Rojas, 1990). Las aéreas de cultivo se originaron no sólo bajo el desmonte de la vegetación nativa, sino a través de una serie de perturbaciones sucesivas bastante drásticas debido al proceso productivo. Sin embargo, la realidad es que cada especie de maleza compete con un gran número de otras especies de malezas, además de competir con el cultivo.

La fase mencionada como de dispersión durante el proceso colonizador de las plantas, ocurre comunmente mediante las semillas, las cuales son liberadas por la planta madre para que en

algún momento se depositen en el suelo dependiendo del método de dispersión que cada especie posee.

Independientemente del sitio de depósito de las semillas en el campo, éstas y las plantas a que dan origen deben competir por varios recursos, la competencia por la luz puede ser considerada la más relevante (Grime, 1982).

Los cultivos anuales promueven cambios en los hábitats en períodos de tiempo muy cortos debido a las labores culturales requeridas para cada especie, sobre todo si se realiza una rotación frecuente de cultivos, en cada ciclo existe una competencia muy importante entre malezas y cultivo por el desmonte, algunas malezas tienen que especializarse para seguir creciendo en hábitats de determinados cultivos (Radosevich and Holt, 1984).

En las primeras etapas de colonización de un campo de cultivo, los brotes de las semillas de malezas recién germinadas apenas se encuentran unos con otros, la principal competencia se da por debajo del suelo al nivel radicular, pero conforme continúa el desarrollo de la vegetación y el dosel se cierra, la competencia se establece tanto en la parte aérea como subterránea del medio (Grime, 1982).

En cultivos perennes las perturbaciones son menos drásticas; una vez pasado el período crítico (al rededor del primer mes después de la siembra), cuando el cultivo ya está bien establecido, casi no compete por recursos con las malezas. A partir de ese momento la competencia se da principalmente entre las diferentes especies de malezas cada ciclo, si no hay control de éstas, o bien entre las malezas que se presentan después de que se realiza cada labor de deshierbe (Rojas, 1990).

En cultivos perennes ya establecidos existe una gran influencia del cultivo sobre la germinabilidad de las semillas de malezas, ya que ejercen sobre el suelo un efecto de sombreado que modifica las características de la luz y la temperatura.

Dentro de las características competitivas más importantes para que las plantas se establezcan, encontramos: el contar con órganos de almacenamiento, la altura que pueda alcanzar en poco tiempo, su capacidad de expansión lateral, la fenología, una adecuada tasa de crecimiento, capacidad de respuesta a restricciones y adecuada respuesta al daño, además de una buena capacidad en su respuesta germinativa; todos estos factores promueven un rápido desarrollo de la planta, que influye limitando severamente el potencial de desarrollo de otras malezas (Radosevich y Holt, 1984).

En los cultivos las malezas están representadas principalmente por especies anuales cuya supervivencia depende en gran medida de su reproducción por semillas. Una reproducción efectiva puede verse limitada por un medio ambiente desfavorable no solamente durante las etapas de producción de flores, polinización, desarrollo de la semilla y dispersión, sino también durante el proceso de germinación.

La germinación y el establecimiento de las plántulas son las etapas más críticas durante el desarrollo de la planta y por tanto del proceso colonizador; la germinación involucra el inicio de una rápida actividad metabólica, en donde el embrión crece, emerge la radícula y finalmente emerge la porción aérea de la plántula, su supervivencia, en estas primeras etapas del desarrollo, está dada en gran medida por un rápido y adecuado desarrollo radicular (Grime, 1982).

Para que una planta germine y se establezca debe tener la fortuna de que sus semillas sean depositadas en un "sitio seguro", el cual por definición se enuncia como la ubicación de las semillas en relación con la microtopografía de la superficie del suelo y la disponibilidad de agua y otras condiciones necesarias para la germinación (Radosevich y Holt, 1984). El establecimiento en un lugar diferente aumenta el riesgo de muerte. Para que se considere seguro, el sitio debe contar con las siguientes características:

- 1.- Proporcionar estímulos para romper latencia.
- 2.- Contar con condiciones para que ocurra la germinación.
- 3.- Debe contar con disponibilidad de recursos para el crecimiento.
- 4.- Debe estar expuesto en lo más mínimo a eventualidades.

En las parcelas de cultivo, las prácticas culturales modifican con frecuencia éstos sitios.

Cuando se realizan experimentos en laboratorio, lo que en realidad se hace es simular diferentes condiciones ambientales con el fin de conocer de manera indirecta las características de los "sitios seguros" de germinación ideales, que reúnan las condiciones óptimas para que las semillas puedan expresar su máximo potencial germinativo, es decir que les proporcionan las condiciones apropiadas de luz, temperatura y humedad, principalmente, para que se promueva la germinación.

En condiciones experimentales las eventualidades no existen ya que se tiene control de las condiciones que se desean, mientras que en el campo estas eventualidades son muy frecuentes debido a que las condiciones atmosféricas son dinámicas e impredecibles, por lo tanto las semillas

dentro de un ambiente natural dependen básicamente del azar, dentro del cual intervienen las fluctuaciones climáticas, las actividades de herbívoros, organismos desintegradores y microbios patógenos, y si hablamos de campos de cultivos la labranza, siega, pisoteado y el quemado (Grime, 1982).

Debemos tener presente que el porcentaje de semillas que germinan en el suelo es muy inferior al porcentaje de semillas viables que presenta la especie, el suelo no representa un ambiente ideal para la germinación en muchas formas, la germinación en el laboratorio sí se realizan bajo condiciones ideales (Hegarty, 1973).

El propósito de este trabajo es conocer si los microhábitats que genera un cultivo perenne de nopal en el área de Milpa Alta, en el D.F., son sitios seguros para la germinación de cinco especies de arvenses, y si su germinación en el campo ayuda a explicar su establecimiento en dicho cultivo.

MATERIALES Y METODOS.

Experimentos de germinación.

Con el propósito de conocer la germinación de las semillas de las especies estudiadas en el campo, se desarrolló un experimento en el cual se sembraron 50 semillas por especie sobre la superficie de una hoja de papel filtro en forma de cazuela, con las orillas reforzadas con cinta adhesiva. El papel filtro se colocó en el interior de un cilindro de malla de algodón de 10 X 10 cm, sobre 7 cm de tierra previamente esterilizada en un horno 80°C durante 24 h (Williams-Linera and Ewel, 1984). Las semillas sembradas fueron cubiertas por una pequeña capa de suelo estéril y protegidas con un círculo de tela de organza para evitar que semillas de otras plantas cayeran en los contenedores. Se hicieron cinco repeticiones para cada especie, las cuales se colocaron aleatoriamente a lo largo de tres surcos de la parcela de nopal, los cuales también fueron elegidos aleatoriamente, dando como resultado un diseño factorial de 3(surcos)x5(especies), con 5 repeticiones.

La siembra se realizó durante el período de lluvias (el 14 de julio) y se contó el número de semillas germinadas cada 15 días durante tres meses y medio, tiempo durante el cual se completo la germinación.

Controles.

El testigo consistió en la siembra de 3 réplicas de 20 semillas cada una y para cada especie, en cajas con agar DIFCO al 1% en agua destilada. El tratamiento se llevó a cabo en una cámara de germinación Lab-line 455 instrument, Ine (Melrose Park, Illinois), provistas de 2 lámparas fluorescentes de 20 W cool white (Sylvania, USA) R:FR=1.73, 7.116 W m^{-2} or $33.21 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ programada a una temperatura constante de 25°C y con un fotoperiodo de 12h d^{-1} . Todas las cajas de Petri se metieron en bolsas de plástico para evitar la desecación. La siembra se realizó con semillas de 6 meses de almacenamiento.

Se contaron las semillas germinadas diariamente durante el tiempo que duró el experimento en campo, tomando como criterio de germinación la emergencia radicular.

Al número de semillas germinadas en las pruebas en el campo se les aplicó un análisis de varianza usando en programa STATISTCA for Windows para el arco seno del porcentaje de germinación, a los quince días de montado el experimento y a los 105 días, sólo para observar si había diferencias en las tendencias de germinabilidad, al no haberlas sólo se reportan los resultados una vez finalizado el experimento. Las figuras representan los porcentajes de germinación. El testigo únicamente se comparó con los resultados de campo en términos de porcentajes de germinación.

RESULTADOS.

En el análisis general de varianza las diferencias entre especies y entre sitios siempre fueron altamente significativas, aunque las variaciones mayores fueron representadas por las diferentes especies.

ANOVA a los 15 días

Effect	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
Especie	4	3398.735	60	108.8603	31.22108	.000000
Surco	2	1080.472	60	108.8603	9.92531	.000189
Interacción	8	263.066	60	108.8603	2.41655	.024731

ANOVA al finalizar

Effect	df	MS	df	MS	F	p-level
	Effect	Effect	Error	Error		
Especie	4	4190.502	60	120.1518	34.87673	.000000
Surco	2	955.819	60	120.1518	7.95510	.000862
Interacción	8	96.345	60	120.1518	0.80186	.603329

Las diferencias mayores son entre especies, ya que a los quince días P. trinervia y T. tenuifolia tienen una germinabilidad significativamente más alta que las otras tres especies, pero iguales entre ellas (38.4%, 54.8%, 14% y 21.6%, 36.8%, 22% para los sitios uno, dos y tres y en el orden de las especies); S. polystachya presentaron germinabilidades estadísticamente diferentes al resto de las especies (3.2%, 29.6%, 12% para los sitio uno, dos y tres), mientras que A. hybridus y R. luteola prácticamente no germinan (Fig. 9^a).

ANOVA Tukey HSD a los 15 días

EPECIE	Tt	Ah	Pt	Sp	RI
	29.72352	2.168027	34.52410	17.51941	2.256392
Tt		.000133	.716351	.017936	.000133
Ah	.000133		.000133	.001557	1.000000
Pt	.716351	.000133		.000448	.000133
Sp	.017936	.001557	.000448		.001670
RI	.000133	1.000000	.000133	.001670	

Al final del experimento se mantuvieron casi iguales las tendencias germinativas, sólo que para entonces la especie que sobresalía era P. trinervia con las germinabilidades más elevadas (65.6%, 76.4% y 41.6%). Para entonces T. tenuifolia y S. polystachya presentaban germinabilidades estadísticamente iguales (24.8%, 41.6%, 27.6% y 28%, 44.8%, 18%, respectivamente para los sitios uno, dos, y tres y en ese orden), el resto de las especies muestran diferencias entre sus germinabilidades las tres especies descritas hasta ahora. Las bajas capacidades germinativas entre A. hybridus y R. luteola las hacen estadísticamente iguales.

ANOVA Tukey HSD al finalizar

EPECIE	Tt 29.72352	Ah 2.168027	Pt 34.52410	Sp 17.51941	Rl 2.256392
Tt		.000135	.000209	.990001	.000386
Ah	.000135		.000133	.000150	.771366
Pt	.000209	.000133		.000144	.000133
Sp	.990001	.000150	.000144		.001432
Rl	.000386	.771366	.000133	.001432	

ANOVA Tukey HSD a los 15 días

Surco	(1)	(2)	(3)
1		.014217	.309456
2	.014217		.000248
3	.309456	.000248	

ANOVA Tukey HSD al finalizar

Surco	(1)	(2)	(3)
1		.103112	.144891
2	.103113		.000640
3	.144891	.000640	

En las pruebas testigo se obtuvieron los siguientes porcentajes de germinación para cada una de las especies: T. tenuifolia 78.3%, S. polystachya 58.3%, P. trinervia 91.6%, R. luteola 6.6%, y A. hybridus 73.3%. De las especies estudiadas T. tenuifolia es la que presenta semillas de mayor tamaño, seguida por las semillas de S. polystachya, P. trinervia, A. hybridus y R. luteola, en ese orden (7mm, 1.2mm, 1.15mm, 1 mm y 0.75mm aprox.). Prácticamente las mismas tendencias germinativas, aunque con porcentajes más bajos, que al finalizar el experimento, con excepción de A. hybridus que inesperadamente casi no germinó en el campo.

Las diferencias entre los tres diferentes surcos sobre los cuales se montó el experimento se deben únicamente al comportamiento germinativo que mostraron dos especies: Piqueria trinervia y T. tenuifolia, las cuales marcaron diferencias solamente en dos de los tres sitios, la primera especie germinó significativamente menos en el sitio tres y la segunda especie germinó significativamente menos en el sitio uno.

El análisis de varianza que considera únicamente la variable sitios de experimentación señala diferencias significativas únicamente entre el sitio tres con respecto a los otros dos (al finalizar el experimento), es decir determinadas por la especie Piqueria trinervia.

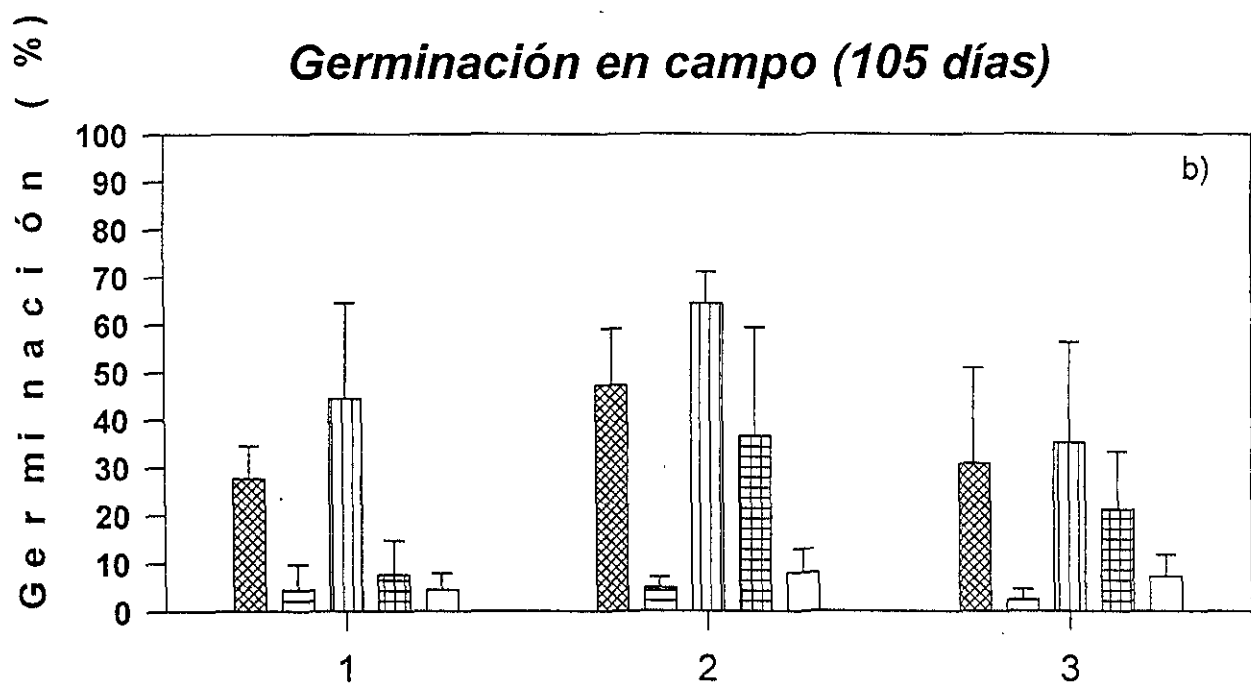
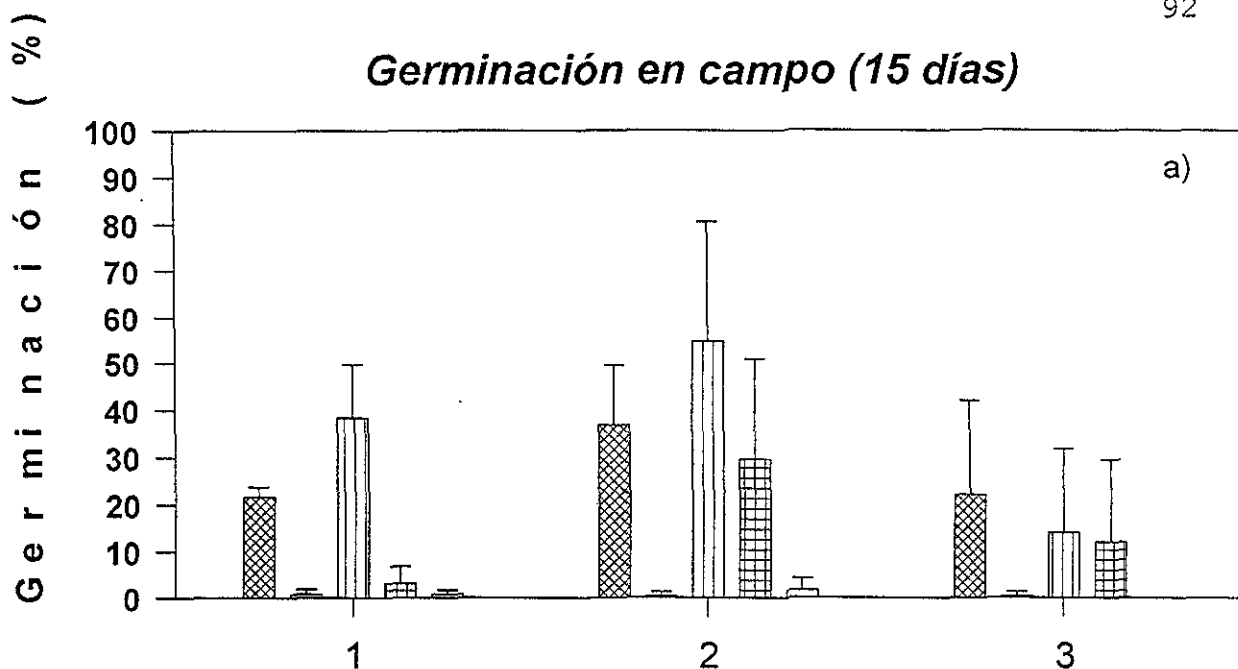


Fig. 9 Porcentaje de germinación de cinco especies de malezas: *P. trinervia*. (▨), *A. hybridus* (▤), *S. polystachya* (▧), *T. tenuifolia* (▩) y *R. luteola* (□) en la zona de Milpa Alta en el D.F. en una parcela de nopal. El eje de las X señala cada uno de los tres surcos en que se montó el experimento.

DISCUSION.

El análisis general de varianza señala diferencias altamente significativas entre especies debido a que tanto A. hybridus como R. luteola prácticamente no reportaron germinación mientras que T. tenuifolia, S. polystachya y P. trinervia sí germinan aunque menos del 80%.

El análisis de varianza también señala diferencias significativas en la germinación entre los surcos en que se montó el experimento, sin embargo, al aplicar las pruebas de Tukey, se puede ver que en términos generales estas diferencias son mínimas y están dadas principalmente por el comportamiento de P. trinervia, que germinó significativamente menos en el sitio tres. Esto probablemente se deba a la alta variabilidad entre las réplicas de cada especie en cada sitio. Lo que pondría en duda si en el campo realmente podemos replicar experimentos ya que las variaciones microambientales juegan un papel muy importante en el comportamiento de las semillas. La variación espacial y temporal del microclima puede darse en espacios y tiempos muy breves, el microambiente y el microclima están dados aún por la microtopografía del suelo (Harper, at al, 1965), lo que se está reflejando en los resultados.

Todo esto a pesar de que la plantación de nopal sigue un patrón muy regular (espacio entre plantas y surcos, la misma orientación, la misma edad de las plantas y por lo tanto el mismo porte, etc.), lo cual indica condiciones de exposición a la luz y a la temperatura muy similares entre ellos, e incluso al medir relación r/r_l se encontraron por encima de 1.45nm aún en los sitios en donde se da un sombreado por la planta del nopal (contra 1.58 nm en los lugares más soleados).

La gran variabilidad ambiental dentro de superficies muy pequeñas en la parcela del nopal, es decir, la existencia de microhábitats, en una escala que quizá los climatólogos llamarían picoescala, más que microescala, a lo largo de un mismo surco seguramente no están dados por la arquitectura del nopal sino por la presencia de otras malezas ya que éstas crean variaciones en la incidencia de radiación solar (Lowry, 1991), lo cual altera tanto la temperatura como la calidad de luz que reciben las semillas, por lo que sólo en ciertas partes a lo largo de un mismo surco cada especie encontró su sitio seguro de acuerdo con sus requerimientos para expresar su germinabilidad, es decir en cada surco por lo menos una réplica alcanzó la máxima germinación expresada en condiciones de campo en todas las especies, con excepción de Amaranthus hybridus, que prácticamente no germinaron en el campo.

El que las semillas no se encuentren en el sitio adecuado no quiere decir que no puedan llevar a cabo la germinación algunas de ellas, ya que las semillas que conforman cada réplica pueden presentar un polimorfismo fisiológico (Silvertown, 1980) que les permite germinar en determinada condición a algunas de ellas, lo que ha sido llamado por algunos autores (Ng, 1980) latencia diferencial, sin embargo sí se ve reducida la expresión de la capacidad germinativa del lote.

El sitio seguro definido por Grime (1982) en un momento dado debería ser considerado no sólo para el lote de semillas incluido en cada réplica, sino para las semillas individuales.

Los resultados obtenidos por los controles en el laboratorio, y en donde todas las especies, a excepción de R. luteola, no mostraron la presencia de algún tipo de latencia, señalan porcentajes de germinación más elevados que los encontrados en las pruebas de germinación en campo, debido a que en las pruebas de laboratorio contamos con los cuatro requisitos señalados en la introducción para considerar un sitio seguro, mientras que en las pruebas de campo no se cumplieron dos de ellos: tener un mínimo de eventualidades y contar con las condiciones adecuadas para la germinación (Radosevich y Holt, 1984).

La existencia de requisitos no cumplidos fue obvia en el caso A. hybridus que germinó en un 73.3% en el laboratorio, con un porcentaje sólo menor al de T. tenuifolia y P. trinervia y aún por encima de S. polystachya, mientras que en las pruebas de campo tuvo una germinación muy baja, de alrededor del 3.8% en promedio, es decir la germinación más baja en dicha prueba. Para esta especie los sitios seguros no se presentaron en el cultivo de nopal cuando menos en la época en que se montó el experimento.

Esto podría deberse a que Amaranthus hybridus es una especie que aún sin la presencia de latencia endógena no germina bajo temperatura fluctuante en combinación con luz Rojo Lejano (véase capítulo I). Durante el período que duró el experimento de campo las condiciones ambientales presentaban temperaturas fluctuantes, dado que en la zona de experimentación las temperaturas máximas y mínimas fueron de entre 22.5-25°C y 5-6°C, respectivamente, con temperaturas medias de 14.2-14.7°C (de acuerdo con el Sistema Meteorológico Nacional) y el dosel generado por el nopal y otras malezas establecidas previamente en el cultivo, bajo el cual se encontraban las semillas debió emitir una relación R/RL inhibitoria de la germinación para la especie en cuestión, tal como es descrito para otras especies (Hand y col., 1982; Erasmus y Van Staden, 1986).

El caso de R. luteola es muy diferente al de A. hybridus, ya que esta especie no se presenta en el cultivo del nopal y en las pruebas de campo reportó tasas de germinación prácticamente nulas, coincidiendo con el hecho de ser la especie que en las pruebas de laboratorio reportó la germinabilidad más baja como resultado de la presencia de una latencia. Se sabe que esta especie requiere pasar por períodos largos de almacenamiento (por lo menos un año, ver capítulo I) o bien de temperatura bajas para romper su latencia o de que las fluctuaciones de temperatura tengan un valor muy bajo en la temperatura mínima (Orozco-Segovia, comunicación personal) como en muchas otras especies en donde las fluctuaciones de temperatura son indispensables bajo ciertos rangos (Gulliver and Heydecker, 1973); esta especie es de origen europeo, donde de manera natural se dan estas condiciones. Dado que esas características climáticas no son frecuentes en nuestra zona de estudio durante la época en que se montó el experimento y tampoco fueron provistas a las semillas en el estudio de laboratorio, las semillas germinaron en pocas cantidades, es decir la germinación no se expresó porque en ambas pruebas no se contaba con un sitio seguro de acuerdo con los requerimientos de esta especie. Cabe destacar que R. luteola sí se presenta en otros cultivos de Milpa Alta de manera frecuente, tal como es el caso del maíz, que a diferencia del nopal, es un cultivo anual con un manejo muy diferente.

Tagetes tuenifolia es la especie predominante en nuestro cultivo y fue la segunda en germinar de manera más eficiente en campo, aunque siempre obtuvo germinabilidades menores en la parcela con respecto a las obtenidas en el laboratorio (78.3%), esta especie encontró en mayor proporción que las especies descritas líneas arriba los requisitos de su sitio seguro, bajo las condiciones existentes en la parcela del nopal. Por otra parte, aunque no se evaluó el establecimiento se observó que las plantas de T. tuenifolia rápidamente alcanzaron portes muy altos, hecho que le confiere ventajas competitivas sobre el resto de las malezas. Esta característica de su desarrollo al parecer va de acuerdo con lo expresado por Grime (1982) sobre la relación entre tamaño de la semilla y porte de la planta en las fases tempranas del establecimiento, semillas de mayor tamaño producen plántulas de mayor talla, debido a que contienen mayor cantidad de reservas, ya que de las especies utilizadas es la que tiene la semilla de mayor tamaño, sin embargo habría que valorar esto con la metodología adecuada. Independientemente de las causas, una mayor talla repercute en una mayor ventaja competitiva.

La otra especie que se presenta de manera frecuente en el cultivo del nopal es S. polystachya, las semillas de esta especie germinaron bien tanto en la prueba de campo como en la de laboratorio, sólo que las germinabilidades dentro de la parcela siempre fueron inferiores a las obtenidas en laboratorio (nunca llegaron al 25%), parece ser una especie bien adaptada a las condiciones específicas que conforman las parcelas de nopal en Milpa Alta, dentro de las cuales encuentra un sitio seguro para expresar una buena germinabilidad, ésta es la única planta perenne que consideramos en el presente trabajo y al finalizar el experimento coincidió en su potencial germinativo con T. tenuifolia, justo las dos especies que más se presentan en el cultivo del nopal no tuvieron diferencias significativas entre sus capacidades germinativas.

CONCLUSIONES.

Tanto T. tenuifolia como S. polystachya y P. trinervia son especies bien adaptadas a las condiciones que presentan las parcelas de nopal en Milpa Alta, dentro de las cuales encuentran sitios seguros para la germinación de sus demillas, lo que puede contribuir a que sean las especies que más se presentan en estos hábitats, mientras que P. trinervia se presenta un poco menos tal vez por la competencia por otros factores no estudiados en este capítulo y que quizás no tengan que ver con la capacidad germinativa de sus semillas, las tres especies presentan buenas germinabilidades bajo las temperaturas fluctuantes que se presentan en condiciones naturales. Estas especie también presentaron altas germinabilidades en las pruebas de laboratorio, es decir una vez que rompen su latencia primaria pueden germinar bien en las parcelas del nopal.

Amranthus hybridus también se presenta en las parcelas de nopal, aún más que P. trinervia; germina muy bien bajo temperaturas fluctuantes, por lo que el factor que podría estar limitando su germinación es la calidad de luz que se presenta en la parcela del nopal, cuando menos hasta el momento del experimento en el laboratorio las pruebas a la oscuridad y en RL reflejan que las semillas aún no tenían el nivel adecuado de P_{rl} para germinar en estas condiciones (ver también capítulo I). Para esta especie un sitio seguro dentro de la parcela de nopal debe cumplir con un requisito que le permita aumentar sus niveles de P_{rl}.

Por su parte, R. luteola es una especie no adaptada para establecerse dentro de las parcelas del nopal en la zona de Milpa Alta a menos que lograra cumplir con sus requerimientos de

temperatura, siempre y cuando algún otro factor no sea inhibitorio, siendo muy probable que así lo sea, ya que esta especie no se presenta de manera frecuente en el cultivo del nopal explotado en la zona mencionada. El sitio seguro para esta especie debe cumplir con el requisito de bajas temperaturas que le permitan romper su latencia, este hecho está dado únicamente en semillas que pasan períodos largos de enterramiento en las parcelas que les permitan completar el tiempo necesario de exposición a las bajas temperaturas invernales, por lo que las prácticas agrícolas de los cultivos anuales (no el del nopal), dentro de Milpa Alta, favorecen la exhumación de semillas liberadas de la latencia endógena y por tanto su germinación y establecimiento.

BIBLIOGRAFIA CITADA.

- Erasmus, D.J. and Van Staden, J., 1986 "Germination of Chromolaena odorata (L.) K. & R. achenes: effect of temperature, imbibition and light", Weed Research 26: 75-81
- Grime, P.H., 1982 "Estrategias de adaptación de las plantas y procesos que controlan la vegetación", Ed. LIMUSA, México, pp. 291.
- Gulliver, R.L. and Heydecker, W., 1973. "Establishment of seedlings in a changeable environment" en Heydecker, W. "Seed Ecology". Ed. Butterword, London. pp. 433-462.
- Hand, D.J.; Craig, G.; Takaki, M. and Kendrick, E., 1982 "Interaction of light and temperature on seed germination of Rumex obtusifolius" Planta 156: 457-460.
- Harper, J. L.; Williams, J. T. and Sagar, G.R., 1965 "The behaviour of seed in soil: The heterogeneity of soilsurfaces and its roles in determining the establishment of plants from seed." The Journal of Ecology 53: 273-286, Primera parte.
- Hegarty, T.W. 1973. "Temperature relations of germination in the field" en Heydecker, W. "Seed Ecology". Ed. Butterword, London. pp. 411-432.
- Heywood, Vernon H., 1989 "Patterns, extents and modes of invasion by terrestrial plants", Biological Invasions: a Global Perspective, Ed. J.A. Drake et al. pp. 31-60.
- Kruger, F.J.; Richardson, D.M. and Van Wilgen, B.W., 1987 "Processes of invasion by alien plants", South African Forestry Research Institute, 145-155
- Lowry, W.P., 1991 "Atmospheric ecology for designers and planners" Ed. Van Nostrand Reinhold, USA, pp.435.
- Ng, F.S.P., 1980 "Germination ecology of Malaysian woody plants". Malaysian Forester 43: 406-437
- Ogawa, K. and Mototani, I., 1985 "Invasion of the introduced dandelion and survival of the native ones in the Tokio Metropolitan area of Japan", Japan Journal Ecol. 35: 443-452.
- Radosevich, S.T. and Holt, J.S., 1984 "Weed Ecology: Implication of Vegetation Management", Ed. Wiley-Interscience Publications John Wiley and Son, USA.
- Rojas Garcidueñas, M., 1990 "Manual teórico-práctico de herbicidas y fitorreguladores", Ed. LIMUSA, México pp 144.

Silvertown, J., 1980 "Leaf-canopy-induced seed dormancy in a grassland flora" *New Phytol* 85: 109-118

Thompson, K. and Grime, J.P., 1983 "A comparative study of germination response to diurnally-fluctuating temperatures" *Journal of Applied Ecology* 20: 141-156

DISCUSION GENERAL.

Las pruebas de germinación en 5 malezas del cultivo de Nopal en la zona de Milpa Alta, D. F., en el laboratorio, en el campo y la combinación de ambas circunstancias en semillas enterradas permitieron ver desde un punto de vista amplio el comportamiento germinativo de estas especies.

Durante las pruebas realizadas en el laboratorio pudimos conocer los requerimientos fisiológicos para la germinación y por lo tanto los óptimos fisiológicos y sus cambios a través del tiempo. El comportamiento germinativo de las especies estudiadas cambia a través de un año de almacenamiento en el laboratorio y éstos cambios ocurren en forma diferente cuando las semillas se encuentran almacenadas en el suelo. Estos cambios tienen en común la pérdida parcial del fotoblastismo con el tiempo de enterramiento y/o almacenamiento en el laboratorio (Klein and Felipe, 1991 y 1992; Pita y Durán, 1984), salvo el caso de *Piqueria trinervia*, y que las mayores germinabilidades se dan en presencia de luz aún después de un año de almacenamiento y/o enterramiento.

La respuesta a la temperatura sí difiere entre las semillas almacenadas en el laboratorio y las enterradas, la germinabilidad de las primeras es dependiente de la temperatura, mientras que en las segundas la germinación no es afectada por los tratamientos térmicos considerados, prácticamente germinan igual bajo cualquiera de ellos, ya que como resultado de la exposición a las variaciones ambientales de la temperatura a que han sido expuestas las semillas durante el enterramiento (Baskin and Baskin, 1983 y 1985; Baskin et al, 1987; Karssen, 1980), se pierde el requerimiento de tratamientos de estratificación (Vanlerberghe y Van Assche, 1986) y/o una fluctuación de temperatura (Thompson and Whatley, 1984) que incluya temperaturas relativamente bajas. Debemos recordar que la mayor germinabilidad en todas las especies, en el laboratorio correspondió al tratamiento de estratificación y en segundo término al de temperatura fluctuante.

Aunque hubo variaciones en la respuesta germinativa dependientes del sitio de enterramiento de las semillas, dado que cada sitio muy probablemente presentó condiciones microclimáticas que variaron en humedad y temperatura principalmente, como se apreciaba al exhumar las bolsas con semillas, algunas estaban saturadas de agua (las semillas enterradas en las zonas más sombreadas de los surcos), mientras que otras simplemente estaban húmedas.

La respuesta germinativa de las semillas enterradas a lo largo del año permitió observar un patrón de anuales de verano para casi todas las especies, sólo *T. tenuifolia* no lo presentó de manera clara. Este patrón no se puede encontrar con las pruebas realizadas a lo largo del año en el laboratorio, ya que el lapso de tiempo para perder la latencia es más largo y no se aprecia el establecimiento de ciclos de latencia secundaria.

Las germinabilidades alcanzadas en las pruebas con semillas almacenadas en el laboratorio y con semillas enterradas en la parcela del nopal muestran comportamientos diferentes dependiente de la especie, pero podemos caracterizarlas en dos grupos: las que encontraron sus más altas germinabilidades en alguno de los tratamientos aplicados en semillas almacenadas en el laboratorio, tales como *T. tenuifolia*, *S. polystachya* y *P. trinervia*, y las que obtuvieron altas germinabilidades en semillas con algún tiempo de enterramiento, como son los casos de *A. hybridus* y *R. luteola*; estos resultados coinciden con los obtenidos en las pruebas de germinación realizadas en campo con semillas almacenadas en laboratorio, en donde las especies del primer grupo corresponden a las que en términos generales germinaron más y las del segundo grupo a las que germinaron menos. Lo que nos indica que para estas últimas especies no se pudieron replicar en el laboratorio las condiciones óptimas para que puedan expresar su máximo potencial germinativo, tal como sí ocurre en el suelo.

Por otra parte, las pruebas de germinación en campo ponen de manifiesto las diferencias entre pruebas de laboratorio con la germinación en el campo, a pesar de que las semillas en ambos casos habían estado almacenadas en iguales condiciones en el laboratorio. En condiciones de campo la capacidad germinativa de las cinco especies al momento de la prueba no se alcanza debido a los aspectos que caracterizan a los ambientes naturales: eventualidades, variabilidad y que no necesariamente cubren los óptimos fisiológicos de luz y temperatura de las especies. Durante el tiempo de experimentación en el campo la humedad no fue un factor limitante debido a que la época de lluvias estaba plenamente establecida.

El óptimo ecológico para la germinación en el campo varió entre las especies y entre las réplicas de cada especie, es decir algunas especies alcanzan germinabilidad relativamente alta en la parcela del nopal, aunque existen variaciones amplias entre las réplicas de cada especie. La germinación alta se debe indudablemente a que encuentran condiciones favorables para la

germinación en forma aleatoria, a pesar de ello se puede apreciar cuales son las especies más favorecidas para su germinación dentro del cultivo del nopal.

El comportamiento de las semillas enterradas en el suelo permitió definir que especies potencialmente son capaces de formar bancos permanentes y prever su potencial germinativo después de un disturbio del suelo. De acuerdo con la clasificación de Grime, 1982, consiste en un banco formado por semillas que se acumulan en el suelo después de su diseminación, gracias a las características de su latencia, o bien a mecanismos de latencia secundaria, adquiridos por las condiciones prevalecientes en el suelo. La única especie que forma un banco de semillas transitorio es Tagetes tenuifolia, la cual germina en gran proporción después de la diseminación, debido a que pierde rápidamente las características de su latencia cuando están enterradas en el suelo, a diferencia de las condiciones de laboratorio dónde se conservan por más tiempo (en el caso de Salvia polystachya podemos decir que forma bancos semipermanentes). Esta característica en ésta especie marcó las diferencias básicas entre semillas enterradas después de la diseminación y las pruebas de laboratorio y campo realizadas.

De acuerdo con los resultados de las pruebas de campo las especies que más se presentan en el cultivo del nopal en la zona de Milpa Alta en el D.F. corresponden a las especies que germinaron en mayor proporción en el cultivo de nopal, es decir a las mejor adaptadas a las características que presenta este hábitat, tanto por las condiciones ambientales influenciadas por el clima y la vegetación, como por las características de manejo que el hombre implementa en el cultivo, que crean diferencias microclimáticas en toda la parcela (Rosenberg, et al, 1983); estas especies son Tagetes tenuifolia y Salvia polystachya y, Piqueria trinervia; mientras que las menos adaptadas son: la especie introducida Reseda luteola, originaria de mayores latitudes y por tanto de climas más extremos en las diferentes estaciones, y Amaranthus hybridus a pesar de que la última también es abundante en el cultivo de nopal.

Sin embargo, estas conclusiones pudieron haber sido diferentes si se hubieran utilizado para las pruebas de germinación en el campo semillas previamente enterradas, desde su diseminación hasta el momento de las pruebas de germinación. La especie que más hubiese germinado hubiera sido Reseda luteola, la cual en ese momento ya había perdido su latencia primaria y no presentaba latencia secundaria. Amaranthus hybridus hubiera alcanzado alta germinabilidad por lo menos en alguna de las replicas, dependiendo del sitio de enterramiento, debido a que algunas de las muestras

enterradas presentaban latencia secundaria y otras no, estas últimas ya no presentaban requerimientos específicos de luz y temperatura, mientras que las que habían estado en el laboratorio dependía en parte de la temperatura para su germinación, al igual que en el caso de la siguiente especie. En Piqueria trinervia la mayoría de las semillas enterradas presentaban latencia secundaria por lo que a pesar de que las semillas no latentes ya habían perdido sus requerimientos de luz y temperatura, su germinación hubiera sido baja, lo mismo hubiera ocurrido con Salvia polystachya. Además de R. luteola también hubiera sido contrastante el caso de Tagetes tenuifolia, cuyas semillas germinaron enterradas en el suelo desde el primer mes de enterramiento y sólo permanecieron en las bolsas, en su gran mayoría, semillas probablemente no viables o con una latencia muy profunda, ya que muy pocas de ellas germinaron posteriormente en el laboratorio.

En todas las pruebas realizadas en semillas enterradas, la germinación en el campo y en el laboratorio se expresó en las 5 especies un polimorfismo entre las semillas (Popay y Roberts, 1970; Gutterman, 1980/81), lo que nos permite concluir que el polimorfismo, las características iniciales de la latencia y el establecimiento de ciclos de latencia secundaria juegan un papel importante tanto en la formación de un banco de semillas como en la salidad de él a través de la germinación y que la interpretación de la germinación de las especies en condiciones naturales debe ser analizada desde múltiples puntos de vista.

Los resultados obtenidos en las diferentes pruebas realizadas en el presente trabajo comprueban que existe un gran número de especies adaptadas a condiciones similares dentro de una misma zona geográfica manifiesta por su presencia dentro del área, pero que poseen requerimientos, sobre todo de temperatura y luz, muy particulares (Cristi y Durán, 1984), lo que ocasiona que algunas de esas especies aparezcan más que otras en hábitats tan específicos como lo es una parcela del nopal. Los requerimientos, tanto de temperatura como lumínicos, de las diferentes especies son el resultado de una evolución a partir de las características de los hábitats de los cuales surgieron dichas especies, que en el caso de las especies estudiadas es más obvio en la única especie introducida considerada en esta investigación, y de los hábitats en los cuales se desarrollan actualmente, en nuestro caso la parcela de nopal; en estudios con especies de dunas costeras se encontró que los requerimientos de temperatura y de fotoperíodo variaban en relación con el clima y por tanto con la situación geográfica de las localidades en las cuales se presentan las especies vegetales de manera natural (Martínez, et al, 1992), en nuestro trabajo encontramos que los

requerimientos de luz y temperatura de las semillas de especies que se distribuyen en áreas geográficas relativamente amplias, también son alterados por variaciones ambientales con rangos menores que las que determinan el clima, es decir, que son alterados por factores microclimáticos y por lo tanto con la distribución aleatoria de sus semillas en superficies realmente pequeñas.

CONCLUSIONES FINALES.

Tagetes tuenifolia:

Esta especie presenta una latencia primaria la cual desaparece tras pasar por un período frío y/o con el paso del tiempo, dada la adquisición de un mejor balance hormonal, ya que debemos recordar que esta especie aumentó su potencial germinativo tras ser expuesta a una dosis de 1000 ppm de AG, una vez rota esta latencia las semillas germinan en altos porcentajes bajo luz blanca, oscuridad y en RL, incluso en las pruebas para semillas enterradas fue la única especie que germinó en capas profundas del suelo, esto indica que es una especie que forma bancos de semillas transitorios, característica que le confiere ventajas en las parcelas donde se producen cultivos perennes como el nopal, ya que en ellas no se realizan prácticas como el arado que favorece a semillas que forman bancos permanentes pero que desfavorecen a los bancos transitorios debido a que provoca que sus semillas germinen en capas profundas sin que sus plántulas alcancen la superficie antes de consumir totalmente el material de reserva.

Las características que se presentan dentro de una parcela de nopal son las adecuadas para que T. tuenifolia desarrolle su potencial germinativo, lo que contribuye a que se establezca, es por eso que es muy frecuente el encontrar a esta especie de manera abundante en el cultivo en la zona de Milpa Alta en el D.F., así quedó demostrado en las pruebas de germinación realizadas directamente en campo en donde esta especie no sólo obtuvo la segunda más alta germinabilidad, sino también las más rápidas tasas de germinación.

Salvia polystachya:

Presenta latencia primaria que se rompe con bajas temperaturas y con el paso del tiempo, a diferencia de T. tuenifolia esta latencia no parece estar dada por una deficiencia en el balance hormonal, ya que no se observó un aumento en la respuesta germinativa de las semillas tratadas con

requerimientos de luz y temperatura de las semillas de especies que se distribuyen en áreas geográficas relativamente amplias, también son alterados por variaciones ambientales con rangos menores que las que determinan el clima, es decir, que son alterados por factores microclimáticos y por lo tanto con la distribución aleatoria de sus semillas en superficies realmente pequeñas.

CONCLUSIONES FINALES.

Tagetes tuenifolia:

Esta especie presenta una latencia primaria la cual desaparece tras pasar por un período frío y/o con el paso del tiempo, dada la adquisición de un *mejor balance hormonal*, ya que debemos recordar que esta especie aumentó su potencial germinativo tras ser expuesta a una dosis de 1000 ppm de AG, una vez rota esta latencia las semillas germinan en altos porcentajes bajo luz blanca, oscuridad y en RL, incluso en las pruebas para semillas enterradas fue la única especie que germinó en capas profundas del suelo, esto indica que es una especie que forma bancos de semillas transitorios, característica que le confiere ventajas en las parcelas donde se producen cultivos perennes como el nopal, ya que en ellas no se realizan prácticas como el arado que favorece a semillas que forman bancos permanentes pero que desfavorecen a los bancos transitorios debido a que provoca que sus semillas germinen en capas profundas sin que sus plántulas alcancen la superficie antes de consumir totalmente el *material de reserva*.

Las características que se presentan dentro de una parcela de nopal son las adecuadas para que T. tuenifolia desarrolle su potencial germinativo, lo que contribuye a que se establezca, es por eso que es muy frecuente el encontrar a esta especie de manera abundante en el cultivo en la zona de Milpa Alta en el D.F., así quedó demostrado en las pruebas de germinación realizadas directamente en campo en donde esta especie no sólo obtuvo la segunda más alta germinabilidad, sino también las más rápidas tasas de germinación.

Salvia polystachya:

Presenta latencia primaria que se rompe con bajas temperaturas y con el paso del tiempo, a diferencia de T. tuenifolia esta latencia no parece estar dada por una deficiencia en el *balance hormonal*, ya que no se observó un aumento en la respuesta germinativa de las semillas tratadas con

1000 ppm de AG, aunque cabe la posibilidad de que requiera dosis mayores de esta hormona. Sus semillas recién colectadas presentan fotoblastismo que se va perdiendo con el tiempo de almacenamiento.

Al igual que la especie anterior, S. polystachya presenta una disminución de su capacidad germinativa conforme pasa el tiempo de enterramiento en la parcela de nopal, al parecer la mayoría de sus semillas forman parte de un banco transitorio y/o semitransitorio dado que al estar enterradas y sometidas a variaciones de humedad en el suelo van perdiendo el mucílago que les ayuda para que se lleve a cabo el proceso germinativo en el momento adecuado, pero algunas de sus semillas llegan a formar parte de un banco permanente que pasa por ciclos de latencia secundaria característicos de las plantas anuales de verano, aunque en este caso se trata de una planta perenne con preferencia a los lugares más soleados y por tanto con variaciones amplias de temperatura durante el día y la noche. El formar parte de un banco transitorio de semillas le otorga ventajas similares a las explicadas para T. tuenifolia que le permiten prosperar dentro de las parcelas de nopal, por esta razón son la especie que encontramos en segundo lugar de abundancia dentro de este cultivo en la zona de Milpa Alta de entre las especies estudiadas, hecho que concuerda perfectamente con los resultados obtenidos en las pruebas de germinación en campo, en donde esta especie reportó el tercer lugar en cuanto a germinabilidad se refiere sólo detrás de T. tuenifolia y P. trinervia.

Reseda luteola:

Al igual que T. tuenifolia y S. polystachya, esta especie presenta latencia primaria que es aliviada tras un período de temperaturas bajas y las semillas son fotoblásticas positivas al momento de la colecta, pero con la diferencia de que para Reseda luteola el tiempo de almacenamiento en laboratorio disminuye su capacidad germinativa.

Esta especie forma parte de un banco permanente de semillas, el hecho de pasar un tiempo enterradas hace que se vuelvan indiferentes a la luz, presenta ciclos de latencia secundaria no muy bien definidos pero que pueden ser considerados como los de una planta anual de verano. Muestra una preferencia por los lugares mas soleados y con variaciones de temperatura amplias entre el día y la noche.

Esta planta se presenta muy poco durante el año en el cultivo del nopal, es la que menos podemos encontrar en ese cultivo en la zona de estudio de entre las especies estudiadas, así mismo es la única planta introducida que se consideró en el presente trabajo. Reseda luteola requiere de un período de frío invernal muy fuerte para romper latencia secundaria en su lugar de origen, en nuestro país difícilmente satisface ese requerimiento en un solo año, por lo que forma parte del banco permanente de semillas y requiere establecerse en cultivos en los cuales se lleve a cabo el arado de manera frecuente de manera que las semillas sean expuestas a las capas más superficiales del suelo tras obtener un adecuado balance hormonal. En las pruebas de campo esta especie prácticamente no presentó germinación dado que las semillas no habían sido expuestas a bajas temperaturas antes ni durante el experimento.

Amaranthus hybridus:

Presenta latencia primaria que desaparece con el tiempo de almacenamiento a través del cual alcanza un balance hormonal adecuado. Las semillas presentan fotoblastismo positivo al momento de la colecta, pero se vuelven indiferentes a la luz cuando pasan por un período de enterramiento sólo bajo determinadas características de temperatura.

Una vez en el suelo las semillas de esta especie presentan ciclos de latencia secundaria característicos de las plantas anuales de verano, obteniendo germinabilidades más elevadas cuando han sido enterradas en lugares más soleados y con fluctuaciones de temperatura amplias; por sus características forma parte de los bancos permanentes de semillas, aunque buena parte de sus semillas germinan poco tiempo después de caer al suelo.

Esta especie se presenta de manera menos abundante que T. tuenifolia y S. polystachya en el cultivo del nopal en la zona de Milpa Alta, aunque en las pruebas de germinación en campo esta especie obtuvo germinabilidades muy bajas, tal vez porque el período en que se montó el experimento no proveía a las semillas de la temperatura adecuada para que se disparara el proceso germinativo, debemos recordar que A. hybridus casi no germina bajo temperaturas fluctuantes en combinación con luz RL, esta condición de luz no puede darse bajo el dosel de las plantas del nopal, pero sí bajo el dosel de otras malezas establecidas en la parcela.

Piqueria trinervia:

Presenta latencia primaria que se ve aliviada por temperaturas fluctuantes y por el tiempo de almacenamiento. Presenta fotoblastismo positivo y únicamente se vuelve indiferente a la luz una vez que ha pasado por un período largo de almacenamiento en laboratorio y/o tras el enterramiento de sus semillas pero sólo bajo la influencia de temperaturas fluctuantes.

Las semillas de esta especie, tras ser enterradas, muestran ciclos de latencia secundaria típicos de plantas anuales de verano y forman parte del banco permanente de semillas, aunque gran parte de ellas germinan poco tiempo después de caer al suelo si las condiciones de temperatura y luz son las adecuadas. Responde germinativamente a las variaciones microclimáticas por mínimas que parezcan.

Piqueria trinervia se presenta en menor medida que A. hybridus en el cultivo del nopal en la zona de milpa alta, aunque en las pruebas de germinación en campo obtuvo germinabilidades mucho más elevadas que esa especie, aún en mayor proporción que T. tuenifolia y S. polystachya. Las diferencias con A. hybridus en las pruebas de germinación en campo se deben a que P. trinervia germina muy bien bajo temperaturas fluctuantes aún en semillas recién colectadas y no requiere de un período frío previo a la germinación, además no es inhibida en su respuesta germinativa por la luz RL bajo fluctuación de temperatura, dichas características eran las prevalecientes en la parcela de nopal durante el tiempo en que se realizó el experimento, lo que permitió que P. trinervia germinara mucho mejor que A. hybridus.

BIBLIOGRAFIA CITADA.

Baskin, J.M. and Baskin, C.C., 1985 "Seasonal changes in the germination responses of buried Witchgrass (Panicum capillare) seeds" Weed Science 34: 22-24.

Baskin, J.M. and Baskin, C.C., 1985 "The annual dormancy cycle in buried weed seeds: a continuum", BioScience 35(8): 492-498.

Baskin, J.M. and Baskin, C.C., 1983 "Seasonal changes in the germination response of buried seeds of Arabidopsis thaliana and ecological interpretation", Bot.Gaz. 144(4): 540-543.

Baskin, J.M., Baskin, C.C. and McCormick, J.F., 1987 "Seasonal changes in germination responses of buried seeds of Portulaca smallii" Bulletin of the Torrey Botanical Club 114(2): 169-172.

Piqueria trinervia:

Presenta latencia primaria que se ve aliviada por temperaturas fluctuantes y por el tiempo de almacenamiento. Presenta fotoblastismo positivo y únicamente se vuelve indiferente a la luz una vez que ha pasado por un período largo de almacenamiento en laboratorio y/o tras el enterramiento de sus semillas pero sólo bajo la influencia de temperaturas fluctuantes.

Las semillas de esta especie, tras ser enterradas, muestran ciclos de latencia secundaria típicos de plantas anuales de verano y forman parte del banco permanente de semillas, aunque gran parte de ellas germinan poco tiempo después de caer al suelo si las condiciones de temperatura y luz son las adecuadas. Responde germinativamente a las variaciones microclimáticas por mínimas que parezcan.

Piqueria trinervia se presenta en menor medida que A. hybridus en el cultivo del nopal en la zona de milpa alta, aunque en las pruebas de germinación en campo obtuvo germinabilidades mucho más elevadas que esa especie, aún en mayor proporción que T. tuenifolia y S. polystachya. Las diferencias con A. hybridus en las pruebas de germinación en campo se deben a que P. trinervia germina muy bien bajo temperaturas fluctuantes aún en semillas recién colectadas y no requiere de un período frío previo a la germinación, además no es inhibida en su respuesta germinativa por la luz RL bajo fluctuación de temperatura, dichas características eran las prevalecientes en la parcela de nopal durante el tiempo en que se realizó el experimento, lo que permitió que P. trinervia germinara mucho mejor que A. hybridus.

BIBLIOGRAFIA CITADA.

Baskin, J.M. and Baskin, C.C., 1985 "Seasonal changes in the germination responses of buried Witchgrass (Panicum capillare) seeds" Weed Science 34: 22-24.

Baskin, J.M. and Baskin, C.C., 1985 "The annual dormancy cycle in buried weed seeds: a continuum", BioScience 35(8): 492-498.

Baskin, J.M. and Baskin, C.C., 1983 "Seasonal changes in the germination response of buried seeds of Arabidopsis thaliana and ecological interpretation", Bot.Gaz. 144(4): 540-543.

Baskin, J.M., Baskin, C.C. and McCormick, J.F., 1987 "Seasonal changes in germination responses of buried seeds of Portulaca smallii" Bulletin of the Torrey Botanical Club 114(2): 169-172.

- Cristi, L.A. y Durán, J.M., 1984 "Las semillas de la fitocenosis "Hayedo de Montejo de la Sierra (Madrid)" y su germinación en condiciones controladas" OYTON 44(1): 17-24.
- Grime, P.H., 1982 "Estrategias de adaptación de las plantas y procesos que controlan la vegetación", Ed. LIMUSA, México, pp. 291.
- Gutterman, Y., 1980/81 "Influences on seed germinability phenotypic maternal effects during seed germination" *Isr. Journal of Bot.* 29: 105-117
- Heydecker, W., 1973 "Seed ecology" Ed. Butterwords, London, pp.411-432.
- Karssen, C.M., 1980 "Patterns of changes in dormancy during burial of seeds in soil"; *Israel Journal of Botany* 29: 65-73.
- Klein, A. and Felipe, G.M., 1991 "Efeito da luz na germinação de sementes de ervas invasoras" *Pesq. agropec. bras., Brasilia* 26(7): 955-966.
- Klein, A. and Felipe, G.M., 1992 "Germinação de ervas invasoras: escarificação e luz" *Anais 8o. Congr. SBSP.* 47-56.
- Martínez, M.L., Valverde, T. and Moreno-Casasola, 1992 "Germinación response to temperature, salinity, light and depth of sowing of ten tropical dune species" *Oecologia* 92: 343-353.
- Pita, J.M. y Durán, J.M., 1984 "Germination in the genus *Amaranthus* L.: In light and temperature" *ISEA* 15(56): 17-18
- Popay, A.I. and Roberts, E.H., 1970 "Ecology of *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik. and *Senecio vulgaris* L. in relation to germination behaviour, Botany Department, University of Manchester, pp. 123-138.
- Rosenberg, N.J.; Blad, B.L. and Verma, S.B., 1983 "Microclimate: the biological environment" Ed. Wiley-Interscience Publications, John Wiley & Sons, USA, pp.495
- Thompson, K. and Whatley, J.C., 1984 "A thermogradient bar apparatus for the estudy of the germination requirements of buried seed in situ". *New Phytologist* 96: 459-471
- Vanlerberghe, K.A. and Van Assche, J., 1986 "Dormancy phases in seeds of *Verbascum thapsus* L." *Oecologia* 68:479-480

ANEXO I

ANÁLISIS ESTADÍSTICOS DEL ARCOSENO DEL PORCENTAJE

DE GERMINACIÓN DE LAS SEMILLAS UTILIZADAS EN LA

PARTE I

“REQUERIMIENTOS DE LUZ Y TEMPERATURA PARA LA GERMINACIÓN DE CINCO ESPECIES DE MALEZAS EN LA ZONA DE MILPA ALTA D.F. EN EL CULTIVO DEL NOPAL”.

Tagetes tenuifolia

ANOVA

Effect	df Ffect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
Prueba (1)	2	4780.965	54	41.99183	113.8546	.000000
Temp (2)	2	843.935	54	41.99183	20.0976	.000000
Luz (3)	2	2791.159	54	41.99183	66.4691	.000000
12	4	368.339	54	41.99183	8.7717	.000016
13	4	991.852	54	41.99183	23.6201	.000000
23	4	39.795	54	41.99183	.9477	.443718
123	8	125.133	54	41.99183	2.9799	.007717

Tukey HSD

Temp	C	F	E
	41.76781	44.04812	52.38798
C		.405355	.000121
F	.405355		.000163
E	.000121	.000163	

Tukey HSD

Luz	O	LB	RL
	42.72818	57.48521	37.39053
O		.000121	.025649
LB	.0001221		.00021
RL	.025649	.000121	

Tukey HSD

Prueba	Recién	6meses	1año
	30.83235	51.95965	55.41193
Recién		.000121	.000121
6meses	.00021		.132837
1año	.000121	.132837	

Salvia polystachya

Effect	Df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
Prueba (1)	2	8813.541	54	64.50443	136.6347	.000000
Temp (2)	2	20.250	54	64.50443	.3139	.731888
Luz (3)	2	1981.204	54	64.50443	30.7142	.000000
12	4	85.654	54	64.50443	1.3279	.271419
13	4	708.290	54	64.50443	10.9805	.000001
23	4	731.277	54	64.50443	11.3368	.000001
123	8	163.949	54	64.50443	2.5417	.019943

Tukey HSD

Temp	C	F	E
	32.22012	32.97276	33.94744
C		.936907	.710678
F	.936907		.896483
E	.710678	.896483	

Tukey HSD

Luz	O	LB	RL
	28.06961	42.93798	28.13273
O		.000121	.999606
LB	.000121		.000121
RL	.999606	.000121	

Tukey HSD

Prueba	Recién	6meses	1año
	13.61214	36.19532	49.33286
Recién		.000121	.000121
6meses	.000121		.000121
1año	.000121	.000121	

Amaranthus hybridus

Effect	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
Prueba (1)	2	8565.729	54	45.97338	186.3193	.000000
Temp (2)	2	946.997	54	45.97338	20.5988	.000000
Luz (3)	2	7123.974	54	45.97338	154.9587	.000000
12	4	378.887	54	45.97338	8.2414	.000029
13	4	402.886	54	45.97338	8.7635	.000016
23	4	394.886	54	45.97338	8.5893	.000019
123	8	203.994	54	45.97338	4.4372	.000356

Tukey HSD

Temp	C	F	E
	36.84425	25.60686	34.46788
C		.000121	.408245
F	.000121		.000153
E	.408245	.000121	

Tukey HSD

Luz	O	LB	RL
	39.76654	43.47957	13.67288
O		.119126	.000121
LB	.119126		.000121
RL	.000121	.000121	

Tukey HSD

Prueba	Recién	6meses	1año
	11.74769	43.09143	42.07988
Recién		.000121	.000121
6meses	.000121		.847926
1año	.000121	.847926	

Piqueria trinervia

Effect	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
Prueba (1)	2	12293.89	54	72.59805	169.3419	.000000
Temp (2)	2	333.64	54	72.59805	4.5957	.014351
Luz (3)	2	18621.75	54	72.59805	256.5049	.000000
12	4	677.98	54	72.59805	9.3388	.000008
13	4	1322.59	54	72.59805	18.2179	.000000
23	4	763.02	54	72.59805	10.5102	.000002
123	8	467.42	54	72.59805	6.4384	.000007

Tukey HSD

Temp	C	F	E
	29.82262	36.27486	35.40788
C		.016633	.059304
F	.016633		.926905
E	.059304	.926905	

Tukey HSD

Luz	O	LB	RL
	7.539608	61.14420	32.82115
O		.000121	.000121
LB	.000121		.000121
RL	.000121	.000121	

Tukey HSD

Prueba	Recién	6meses	1año
	10.65754	37.35686	53.49096
Recién		.000121	.000121
6meses	.000121		.000121
1año	.000121	.000121	

Reseda luteola

Effect	df Effect	MS Effect	Df Error	MS Error	F	p-level
Prueba (1)	2	316.8582	54	31.15530	10.17028	.000178
Temp (2)	2	238.4372	54	31.15530	7.65318	.001185
Luz (3)	2	46200689	54	31.15530	14.83115	.000007
12	4	132.9708	54	31.15530	4.26800	.004498
13	4	177.0658	54	31.15530	5.68333	.000683
23	4	128.3074	54	31.15530	4.11832	.005520
123	8	82.6498	54	31.15530	2.65283	.015673

Tukey HSD

Temp	C	F	E
	2.801215	8.344044	7.430264
C		.001794	.009937
F	.001794		.819964
E	.009937	.819964	

Tukey HSD

Luz	O	LB	RL
	1.914217	10.17188	6.489427
O		.000121	.010944
LB	.000121		.048471
RL	.010944	.048471	

Tukey HSD

Prueba	Recién	6meses	1año
	7.413994	8.838869	2.322660
Recién		.618965	.004246
6meses	.618965		.000324
1año	.004246	.000324	

ANEXO II

**ANALISIS ESTADISTICOS DEL ARCOSENO DEL PORCENTAJE
DE GERMINACION DE LAS SEMILLAS UTILIZADAS EN LA
PARTE II**

**“EFECTO DEL ENTERRAMIENTO EN LA LATENCIA DE LAS SEMILLAS
DE CINCO ESPECIES DE MALEZAS EN LA ZONA DE MILPA ALTA D.F.”.**

Tagetes tenuifolia

Tukey HSD

Tratam.	T.Cte.Ob 12.42017	T.Cte.LB 21.79047	T.Cte.RL 14.65784	T.Fte. Ob 12.70943	T.Fte.LB 19.48390	T.Fte.RL 12.49445	Estra.Ob 15.61210	Estra.LB 21.12678	Estra.RL 17.95802
T.Cte.Ob		.000010	.258982	.999997	.000010	1.00000	.014319	.000010	.000010
T.Cte.LB	.000010		.000010	.000010	.221489	.000010	.000010	.998450	.000953
T.Cte.RL	.258982	.000010		.452678	.000014	.303510	.981650	.000010	.009402
T.Fte. Ob	.999997	.000010	.452678		.000010	1.000000	.040317	.000010	.000010
T.Fte.LB	.000010	.221489	.000014	.000010		.000010	.000796	.685101	.766272
T.Fte.RL	1.000000	.000010	.303510	1.000000	.000010		.018905	.000010	.000010
Estra.Ob	.014309	.000010	.981650	.040317	.000796	.018905		.000010	.201774
Estra.LB	.000010	.998450	.000010	.000010	.685101	.000010	.000010		.015628
Estra.RL	.000010	.000953	.009402	.000010	.766272	.000010	.201774	.015628	

Tukey HSD

Sitio	Cubierto 14.95303	Par.cub. 16.94102	Expuesto 17.52366
Cubierto		.000505	.000025
Par.cub.	.000505		.512121
Expuesto	.000025	.512121	

Tukey HSD

Mes	Abril 51.12449	Mayo 27.06027	Junio 23.45478	Julio 22.52071	Agosto 13.86918	Septiem 15.44541	Octubre 13.61271
Abril		.000017	.000017	.000017	.000017	.000017	.000017
Mayo	.000017		.954849	.808586	.000025	.000218	.000021
Junio	.000017	.954849		1.000000	.006922	.060146	.004643
Julio	.000017	.808586	1.000000		.026581	.166014	.018711
Agosto	.000017	.000025	.006922	.026581		.999973	1.000000
Septiem	.000017	.000218	.060146	.166014	.999973		.999879
Octubre	.000017	.000021	.004643	.018711	1.000000	.999879	
Noviem	.000017	.000085	.030181	.094024	1.000000	1.000000	.999997
Diciem	.000017	.000024	.006443	.024963	1.000000	.999964	1.000000
Enero	.000017	.000017	.000055	.000269	.992872	.833786	.996851
Febrero	.000017	1.000000	.976247	.869791	.000031	.000374	.000025
Marzo	.000017	.000017	.000019	.000032	.866751	.452270	.908889

Mes	Noviem 14.89862	Diciembre 13.82255	Enero 11.02176	Febrero 26.76030	Marzo 9.601043
Abril	.000017	.000017	.000017	.000017	.000017
Mayo	.000085	.000024	.000017	1.000000	.000017
Junio	.030181	.006443	.000055	.976247	.000019
Julio	.094024	.024963	.000269	.869791	.000032
Agosto	1.000000	1.000000	.992872	.000031	.866751
Septiem	1.000000	.999964	.833786	.000374	.452270
Octubre	.999997	1.000000	.996851	.000025	.908889
Noviem		1.000000	.925685	.000141	.611647
Diciembre	1.000000		.993804	.000030	.875158
Enero	.925685	.993804		.000017	.999991
Febrero	.000141	.000030	.000017		.000017
Marzo	.611647	.875158	.999991	.000017	

Salvia polystachya**Tukey HSD**

Tratam.	T.Cte.Ob 4.854500	T.Cte.LB 15.38873	T.Cte.RL 7.876648	T.Fte. Ob 5.274714	T.Fte.LB 14.29996	T.Fte.RL 6.993379	Estra.Ob 3.041914	Estra.LB 14.99902	Estra.RL 8.582542
T.Cte.Ob		.000010	.016262	.999928	.000010	.260429	.493701	.000010	.000713
T.Cte.LB	.000010		.000010	.000010	.946774	.000010	.000010	.999960	.000010
T.Cte.RL	.016262	.000010		.072673	.000010	.985171	.000011	.000010	.996723
T.Fte. Ob	.999928	.000010	.072673		.000010	.569275	.207965	.000010	.004975
T.Fte.LB	.000010	.946774	.000010	.000010		.000010	.000010	.996939	.000010
T.Fte.RL	.260429	.000010	.985171	.569275	.000010		.000247	.000010	.672039
Estra.Ob	.493701	.000010	.000011	.207965	.000010	.000247		.000010	.000010
Estra.LB	.000010	.999960	.000010	.000010	.996939	.000010	.000010		.000010
Estra.RL	.000713	.000010	.996723	.004975	.000010	.672039	.000010	.000010	

Tukey HSD

Sitio	Cubierto 6.580699	Par.cub. 6.958967	Expuesto 13.56413
Cubierto		.734587	.000022
Par.cub.	.734587		.000022
Expuesto	.000022	.000022	

Tukey HSD

Mes	Abril 51.12449	Mayo 27.06027	Junio 23.45478	Julio 22.52071	Agosto 13.86918	Septiem 15.44541	Octubre 13.61271
Abril		.000017	.000017	.000017	.000017	.000017	.000017
Mayo	.000017		.954849	.808586	.000025	.000218	.000021
Junio	.000017	.954849		1.000000	.006922	.060146	.004643
Julio	.000017	.808586	1.000000		.026581	.166014	.018711
Agosto	.000017	.000025	.006922	.026581		.999973	1.000000
Septiem	.000017	.000218	.060146	.166014	.999973		.999879
Octubre	.000017	.000021	.004643	.018711	1.000000	.999879	
Noviem	.000017	.000085	.030181	.094024	1.000000	1.000000	.999997
Diciem	.000017	.000024	.006443	.024963	1.000000	.999964	1.000000
Enero	.000017	.000017	.000055	.000269	.992872	.833786	.996851
Febrero	.000017	1.000000	.976247	.869791	.000031	.000374	.000025
Marzo	.000017	.000017	.000019	.000032	.866751	.452270	.908889

Mes	Noviem 14.89862	Diciembre 13.82255	Enero 11.02176	Febrero 26.76030	Marzo 9.601043
Abril	.000017	.000017	.000017	.000017	.000017
Mayo	.000085	.000024	.000017	1.000000	.000017
Junio	.0230181	.006443	.000055	.976247	.000019
Julio	.094024	.024963	.000269	.869791	.000032
Agosto	1.000000	1.000000	.992872	.000031	.866751
Septiem	1.000000	.999964	.833786	.000374	.452270
Octubre	.999997	1.000000	.996851	.000025	.908889
Noviem		1.000000	.925685	.000141	.611647
Diciembre	1.000000		.993804	.000030	.875158
Enero	.925685	.993804		.000017	.999991
Febrero	.000141	.000030	.000017		.000017
Marzo	.61147	.875158	.999991	.000017	

Amaranthus hybridus

Tukey HSD

Tratam.	T.Cte.Ob 47.67088	T.Cte.LB 64.07227	T.Cte.RL 47.94385	T.Fte. Ob 48.21662	T.Fte.LB 60.63552	T.Fte.RL 33.11512	Estra.Ob 39.18642	Estra.LB 59.00731	Estra.RL 49.98846
T.Cte.Ob		.000010	1.000000	.999894	.000010	.000010	.000010	.000010	.439086
T.Cte.LB	.000010		.000010	.000010	.038497	.000010	.000010	.000124	.000010
T.Cte.RL	1.000000	.000010		1.000000	.000010	.000010	.000010	.000010	.616147
T.Fte. Ob	.999894	.000010	1.000000		.000010	.000010	.000010	.000010	.782850
T.Fte.LB	.000010	.038497	.000010	.000010		.000010	.000010	.851152	.000010
T.Fte.RL	.000010	.000010	.000010	.000010	.000010		.000011	.000010	.000010
Estra.Ob	.000010	.000010	.000010	.000010	.000010	.000011		.000010	.000010
Estra.LB	.000010	.000124	.000010	.000010	.851152	.000010	.000010		.000010
Estra.RL	.439086	.000010	.616147	.782850	.000010	.000010	.000010	.000010	

Tukey HSD

Sitio	Cubierto 41.46432	Par.cub. 55.63340	Expuesto 52.84776
Cubierto		.000022	.000022
Par.cub.	.000022		.000043
Expuesto	.000022	.000043	

Tukey HSD

Mes	Abril 33.29840	Mayo 52.72882	Junio 67.11775	Julio 69.53084	Agosto 49.08742	Septiem 56.26327	Octubre 27.18784
Abril		.000033	.000017	.000017	.001751	.000017	.902879
Mayo	.000033		.007703	.000539	.998370	.998760	.000017
Junio	.000017	.007703		.999970	.000126	.150027	.000017
Julio	.000017	.000539	.999970		.000021	.022518	.000017
Agosto	.001751	.998370	.000126	.000021		.759438	.000017
Septiem	.000017	.998760	.150027	.022518	.759438		.000017
Octubre	.902879	.000017	.000017	.000017	.000018	.000017	
Noviem	.493826	.151933	.000017	.000017	.756431	.007853	.005580
Diciem	.438104	.183335	.000017	.000017	.803147	.010501	.004110
Enero	.939957	.000017	.000017	.000017	.000018	.000017	1.000000
Febrero	.000017	.697393	.809717	.368950	.120893	.996240	.000017
Marzo	.000017	.000019	.851976	.994897	.000017	.000262	.000017

Mes	Noviem 41.89352	Diciembre 42.18668	Enero 27.61903	Febrero 60.26084	Marzo 73.67125
Abril	.493826	.438104	.939957	.000017	.000017
Mayo	.151933	.183335	.000017	.697393	.000019
Junio	.000017	.000017	.000017	.809717	.851976
Julio	.000017	.000017	.000017	.368950	.994897
Agosto	.756431	.803147	.000018	.120893	.000017
Septiem	.007853	.010501	.000017	.996240	.000262
Octubre	.005580	.004110	1.000000	.000017	.000017
Noviem		1.000000	.008638	.000087	.000017
Diciembre	1.000000		.006428	.000120	.000017
Enero	.008638	.006428		.000017	.000017
Febrero	.000087	.000120	.000017		.019770
Marzo	.000017	.000017	.000017	.019770	

Piqueria trinervia**Tukey HSD**

Tratam.	T.Cte.Ob 16.61784	T.Cte.LB 57.09889	T.Cte.RL 49.40636	T.Fte. Ob 37.59819	T.Fte.LB 59.63923	T.Fte.RL 45.40684	Estra.Ob 20.15384	Estra.LB 57.49825	Estra.RL 50.54418
T.Cte.Ob		.000010	.000010	.000010	.000010	.000010	.046060	.000010	.000010
T.Cte.LB	.000010		.000010	.000010	.374350	.000010	.000010	.999993	.000010
T.Cte.RL	.000010	.000010		.000010	.000010	.012365	.000010	.000010	.985584
T.Fte. Ob	.000010	.000010	.000010		.000010	.000010	.000010	.000010	.000010
T.Fte.LB	.000010	.374350	.000010	.000010		.000010	.000010	.617499	.000010
T.Fte.RL	.000010	.000010	.012365	.000010	.000010		.000010	.000010	.000217
Estra.Ob	.046060	.000010	.000010	.000010	.000010	.000010		.000010	.000010
Estra.LB	.000010	.999993	.000010	.000010	.617499	.000010	.000010		.000010
Estra.RL	.000010	.000010	.985584	.000010	.000010	.000217	.000010	.000010	

Tukey HSD

Sitio	Cubierto 42.72743	Par.cub. 55.04673	Expuesto 33.54705
Cubierto		.000022	.000022
Par.cub.	.000022		.000022
Expuesto	.000022	.000022	

Tukey HSD

Mes	Abril 34.71913	Mayo 42.82346	Junio 45.66538	Julio 50.88451	Agosto 37.40528	Septiem 45.42387	Octubre 30.53179
Abril		.604291	.151362	.001371	.999920	.176592	.994825
Mayo	.604291		.999860	.612564	.959710	.999942	.057243
Junio	.151362	.999860		.969390	.574353	1.000000	.004157
Julio	.001371	.612564	.969390		.020899	.957382	.000023
Agosto	.999920	.959710	.574353	.020899		.620655	.817001
Septiem	.176592	.999942	1.000000	.957382	.620655		.005336
Octubre	.994825	.057243	.004157	.000023	.817001	.005336	
Noviem	.984329	.035042	.002202	.000019	.721078	.002854	1.000000
Diciem	.996099	.996118	.814179	.065890	1.000000	.847527	.578107
Enero	.999999	.278476	.039026	.0000163	.990457	.047638	.999977
Febrero	.011763	.919552	.999618	.999994	.110646	.999230	.000116
Marzo	.192459	.999963	1.000000	.951868	.645595	1.00000	.006224

Mes	Noviem 29.93380	Diciembre 38.77242	Enero 32.90342	Febrero 48.81467	Marzo 45.31406
Abril	.984329	.996099	.999999	.011763	.192459
Mayo	.035042	.996118	.278476	.919552	.999963
Junio	.002202	.814179	.039026	.999618	1.000000
Julio	.000019	.065890	.000163	.999994	.951868
Agosto	.721078	1.000000	.990457	.110646	.645595
Septiem	.002854	.847527	.047638	.999230	1.000000
Octubre	1.000000	.578107	.999977	.000116	.006224
Noviem		.463477	.999784	.000061	.003357
Diciembre	.463477		.929779	.260611	.863728
Enero	.999784	.929779		.001811	.053531
Febrero	.000061	.260611	.001811		.998989
Marzo	.003357	.863728	.053531	.998989	

Reseda luteola

Tukey HSD

Tratam.	T.Cte.Ob 27.94629	T.Cte.LB 34.54190	T.Cte.RL 27.36852	T.Fte. Ob 33.29720	T.Fte.LB 37.81841	T.Fte.RL 30.74304	Estra.Ob 31.01770	Estra.LB 35.38983	Estra.RL 29.04568
T.Cte.Ob		.000010	.999881	.000405	.000010	.240940	.138933	.000010	.988098
T.Cte.LB	.000010		.000010	.973776	.086961	.021436	.046397	.997991	.000046
T.Cte.RL	.999881	.000010		.000015	.000010	.068366	.032964	.000010	.861539
T.Fte. Ob	.000105	.973776	.000015		.001987	.362930	.527494	.643862	.005100
T.Fte.LB	.000010	.086961	.000010	.001987		.000010	.000010	.435779	.000010
T.Fte.RL	.240940	.021436	.068366	.362930	.000010		1.000000	.001258	.853230
Estra.Ob	.138933	.046397	.032964	.527494	.000010	1.000000		.003370	.715460
Estra.LB	.000010	.997991	.000010	.643862	.435779	.001258	.003370		.000011
Estra.RL	.988098	.000046	.861539	.005100	.000010	.853230	.715460	.000011	

Tukey HSD

Sitio	Cubierto 27.43292	Par.cub. 34.21714	Expuesto 34.07280
Cubierto		.000022	.000022
Par.cub.	.000022		.973254
Expuesto	.000022	.973254	

Tukey HSD

Mes	Abril 10.93704	Mayo 28.08728	Junio 26.90979	Julio 28.49585	Agosto 32.84185	Septiem 34.63910	Octubre 31.69769
Abril		.000017	.000017	.000017	.000017	.000017	.000017
Mayo	.000017		.999999	1.000000	.764638	.275423	.956414
Junio	.000017	.999999		.999973	.433354	.088081	.756334
Julio	.000017	1.000000	.999973		.854942	.375774	.982345
Agosto	.000017	.764638	.433354	.854942		.999907	.999999
Septiem	.000017	.275423	.088081	.375774	.999907		.991123
Octubre	.000017	.956414	.756334	.982345	.999999	.991123	
Noviem	.000017	.999955	.993232	.999997	.986907	.732402	.999802
Diciem	.000017	.999998	1.000000	.999961	.416360	.082243	.740781
Enero	.000017	.019109	.003262	.033057	.882373	.998523	.605093
Febrero	.000017	.762977	.431479	.853648	1.000000	.999910	.999999
Marzo	.000019	.984318	.999762	.960379	.071838	.006316	.230115

Mes	Noviem 29.75773	Diciembre 26.84864	Enero 37.03647	Febrero 32.84855	Marzo 24.93299
Abril	.000017	.000017	.000017	.000017	.000019
Mayo	.999955	.999998	.019109	.762977	.984318
Junio	.993232	1.000000	.003262	.431479	.999762
Julio	.999997	.999961	.033057	.853648	.960379
Agosto	.986909	.416360	.882373	1.000000	.071838
Septiem	.732402	.082243	.998523	.999910	.006316
Octubre	.999802	.740781	.605093	.999999	.230115
Noviem		.991906	.141997	.986676	.747010
Diciembre	.991906		.002955	.414511	.999825
Enero	.141997	.002955		.883509	.000106
Febrero	.986676	.414511	.88509		.071283
Marzo	.747010	.999825	.000106	.071283	