

Carlos Jazquez Yau



# Universidad Nacional Autónoma de México

FACULTAD DE CIENCIAS

"ECOFISIOLOGIA DE LA GERMINACION DE SEMILLAS  
HETEROMORFICAS DE Bidens odorata Cav."



BIBLIOTECA  
CENTRO DE ECOLOGIA

## T E S I S

Que para obtener el grado de  
MAESTRA EN CIENCIAS  
(Biología)

p r e s e n t a

Lea Corkidi Abud

MEXICO, 1989

A pepe, a daniela y  
a los Corkidi  
en especial a mi madre. .

## CONTENIDO

AGRADECIMIENTOS

RESUMEN

ABSTRACT

INTRODUCCION

ANTECEDENTES

    LAS ARVENSES Y SU ORIGEN

    LAS ARVENSES Y SUS CARACTERISTICAS

        PRODUCCION DE SEMILLAS

        DISPERSION DE SEMILLAS

        VIABILIDAD Y LONGEVIDAD DE LAS SEMILLAS

        LATENCIA

            a) LATENCIA REGULADA POR LUZ

            b) LATENCIA REGULADA POR TEMPERATURA

            c) POLIMORFISMO Y GERMINACION

DESCRIPCION DE LA ESPECIE

GERMINACION DEL COMPLEJO *Bidens pilosa* L.

MATERIALES Y METODOS

RESULTADOS

DISCUSION

CONCLUSIONES

BIBLIOGRAFIA

## AGRADECIMIENTOS

En realidad, este trabajo bien podría ser una tesis - sobre "Agradecimientos", por el gran número de personas que colaboraron conmigo para su elaboración.

En principio, quiero agradecer a los directores de esta tesis: Al Dr. Carlos Vázquez-Yanes, la valiosa asesoría y orientación, tanto como las facilidades y el apoyo proporcionados por el laboratorio de Ecofisiología que él dirige. Al M. en C. Miguel Angel Martínez Alfaro, la oportunidad que me brindó para participar dentro del proyecto "Naturaleza, Sociedad y Cultura en la Sierra Norte de Puebla" y el haberme introducido al mundo de las "Malezas". Al Dr. Emmanuel Rincón Saucedo, su continuo interés en el tema y la forma en que me estimuló para concluir este estudio.

No puedo más que reconocer especialmente la colaboración de la Dra. Alma Orozco-Segovia durante todo el desarrollo de la investigación.

Después de haber concluido esta tesis, podría asegurar que es un trabajo que vale la pena realizar sólo por estar sujeto a la crítica de especialistas en el tema. Mi más sincero agradecimiento a los miembros del jurado dictaminador por la revisión de este trabajo, que sin duda alguna mejoró con sus comentarios: Dr. Carlos Vázquez-Yanes, Dr. Emmanuel Rincón Saucedo, Dra. Alma Orozco-Segovia, M. en C. Miguel Angel Martínez Alfaro, M. en C. Irene Pisapty Baruch, Dra. Patricia Moreno Casasola y Dr. Sergio Guevara Sada.

Extiendo mi agradecimiento al Dr. Alberto Búrquez por sus valiosos comentarios y la revisión detallada de este -- trabajo.

Esta tesis me dio la oportunidad de conocer y convi-- vir con gente maravillosa, los habitantes de Santiago Yan-- cuictlalpan, en especial, Don Herculano y Doña Lolita, la - Tía, Pacomea, Aurelio y por supuesto, Don Pascual y Doña Sa bina, les agradezco todas las atenciones que tuvieron conmi go durante el trabajo de campo.

A Luchita, Lalo, Moy, Agustina y Ray, les doy las gra cias por haberme facilitado el material necesario para la - revisión bibliográfica.

Muchos amigos participaron conmigo en este trabajo de diferentes maneras, algunos desde cerca, otros desde lejos. - Todos me apoyaron: Elia, mi compañera de largas caminatas e inolvidables experiencias en el campo. Ma. Esther Sánchez, Jorge Toledo, Pilar Huante y Rafael Arreola, compañeros y a migos del laboratorio. El Abuelo (Adolfo Espejo), identifi có los ejemplares. Jesús Serrano pasó muchas horas conmigo - "intentando" analizar los datos. Felipe hizo las gráficas. El "pollo" y su "Opción gráfica". Pablo, mi hermano y la -- flaca y su eterno discurso sobre "El equilibrio".

A mis Padres, a quienes quiero tanto, les agradezco la libertad y el apoyo que me han dado para hacer lo que he querido.

Por último a Pepe, mi compañero, le agradezco su manera de compartir conmigo todos mis proyectos.

Este trabajo fue posible gracias al apoyo otorgado por CONACYT a través de varios subsidios para el estudio del fotoblastismo de semillas y la compra de cámaras de crecimiento y germinadoras; al proyecto "Naturaleza, Sociedad y Cultura en la Sierra Norte de Puebla" (PCCSCNA-021702) y a la beca que me brindaron para su realización.



## RESUMEN

ECOFISIOLOGIA DE LA GERMINACION DE SEMILLAS HETEROMORFICAS DE *Bidens odorata* Cav.

(1) *Bidens odorata* Cav. (Compositae) es una especie arvense anual de distribución tropical y subtropical que produce aquenios de diferente forma, tamaño, peso y textura dentro del mismo capítulo.

(2) Para determinar si el heteromorfismo presente en los aquenios de *B. odorata* estaba relacionado con diferencias en su comportamiento de germinación, éstos se clasificaron según su tamaño en cortos (4mm.), intermedios (5-6mm.) y largos (7 mm.). Los experimentos se realizaron en diferentes condiciones de luz y temperatura con semillas frescas y de diferentes períodos de almacenamiento en seco (desde 3 semanas hasta 16 meses).

(3) En la mayoría de las condiciones que se experimentaron con semillas frescas, los morfos largos presentaron velocidades y porcentajes de germinación significativamente mayores (90%) que los cortos (<56%).

(4) Las condiciones de oscuridad y de luz roja lejana inhibieron la germinación de toda la población de semillas frescas.

(5) Los experimentos que se realizaron con diferentes períodos de exposición a la luz (1, 10 min. y 12 hrs.) demostraron que los morfos de 4mm. de longitud tienen requerimientos más específicos para romper la latencia. En éstos, se incrementa el porcentaje y la velocidad de germinación conforme aumenta el período de iluminación. En contraste, los de 7mm. alcanzaron 90 % de germinación con sólo 1 min. de exposición.

(6) El almacenamiento en seco incrementó la velocidad y el porcentaje de germinación de los aquenios cortos y alteró el requerimiento de luz diferencialmente en los distintos morfos.

(7) Los resultados se discuten con base en la posibilidad de colonización de diferentes microambientes.

## ABSTRACT

ECOPHYSIOLOGY OF GERMINATION IN HETEROMORPHIC SEEDS OF Bidens odorata Cav.

(1) Bidens odorata Cav. (Compositae) is a tropical and subtropical annual weed that produces heteromorphic achenes which differ in size, weight and shape within each capitulum.

(2) In order to determine if the variability in seed size is correlated with differences in germination response, achenes were classified into three categories based on size (4, 5-6 and 7 mm). Then laboratory experiments with different light and temperature conditions were performed with freshly harvested and dry-stored seeds.

(3) For all conditions, long fresh achenes (7mm.) germinated at a faster rate and achieved a higher cumulative germination percentage (90%) than short achenes (4mm), which germinated slowly and had low final germination percentage (<56%).

(4) Germination was inhibited by darkness and far-red light conditions.

(5) Experiments conducted with different white light exposure times (1, 10 min. and 12 h.) showed that shorter achenes had stricter requirements for breaking dormancy. 4mm. achenes required longer light exposures for maximizing germination percentage. However, 7mm. achenes reached similar total germination percentage under all the periods of illumination.

(6) Dry-storage increased germination percentage for all experimental conditions, particularly in short achenes. This treatment altered the light requirements differentially.



## INTRODUCCION

Diferentes características han contribuido al establecimiento y persistencia de las especies arvenses dentro de los ecosistemas agrícolas (Baker, 1974; Young & Evans, 1976; Holzner, 1982). Sin embargo, debido a que la germinación es una de las etapas más críticas del ciclo de vida de una planta (Angevine & Chabot, 1979; Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia, 1984b), muchos autores han enfatizado las características biológicas de sus semillas para explicar su habilidad para invadir los medios perturbados (Baker, 1972a; Espinosa, 1978; Holzner, Hayashi & Glauning, 1982).

En general, las semillas de las plantas arvenses, presentan una viabilidad prolongada y mecanismos de latencia que les permiten permanecer durante largos periodos enterradas en el suelo y detectar el momento ambientalmente propicio para la germinación y el establecimiento de sus plántulas (Harper, 1957; 1960; 1965; Thurston, 1960; Karssen, 1982). Al igual que en muchas especies pioneras (Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia, 1987), el periodo de latencia está regulado por señales ambientales que se manifiestan como resultado de la perturbación del habitat: el cambio en la composición espectral de la luz y las fluctuaciones drásticas de temperatura (e.g., Van Rooden, Akkermans & Van der Veen, 1970; Vázquez-Yanes, 1980; Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia, 1982a).

Por otra parte, se ha mencionado también, la importancia de la plasticidad tanto en el número de semillas que se producen, en diferentes condiciones ambientales, como en la latencia variable de las mismas (Harper, 1965; Baker, 1974; Espinosa, 1978).

La germinación intermitente que se presenta en muchas arvenses, particularmente anuales, se ha considerado como "uno de sus atributos más valiosos" (Bunting, 1960) para sobrevivir a las fluctuaciones ambientales tan frecuentes en los medios alterados recurrentemente. Se ha relacionado con una forma de ampliar el periodo de germinación de una especie, evitando su eliminación si ésta es seguida de condiciones adversas para el establecimiento (Cavers & Harper, 1966; Mayer & Poljakoff-Mayber, 1975; Venable & Levin, 1985a), y con la posibilidad de colonización de diferentes microambientes (Harper, 1965; Wulff, 1985).

Ocasionalmente, aún en semillas producidas dentro del mismo individuo, es evidente el contraste en los niveles de latencia de las mismas, sin haber diferencias morfológicas obvias. Algunas pueden germinar inmediatamente, mientras que otras requieren de ciertos periodos de post-maduración para llevar a cabo este proceso (Palmbad, 1969; Frankland, 1976; Silvertown, 1984; 1985). En la mayor parte de las especies, la divergencia en el comportamiento germinativo está relacionada con la producción de semillas heteromórficas.

En general, uno de los morfos tiene requerimientos de germinación más específicos para romper la latencia (Koller & Roth, 1964; Wulff, 1973; 1985; Baskin & Baskin, 1976; Weiss, 1980).

Bidens odorata Cav. (Compositae) es una especie arvense anual que produce aquenios de diferentes formas, tamaños y texturas distribuidos dentro del mismo capítulo. Es una de las plantas más abundantes entre diversos cultivos de zonas tropicales y subtropicales (Ballard, 1986) y se distingue también por sus usos como especie medicinal, comestible y forrajera (Villegas, 1979).

En este trabajo se intenta determinar si el heteromorfismo que se presenta en los aquenios de B. odorata está relacionado con diferencias en su comportamiento germinativo en diversas condiciones de luz y temperatura.

En general, en una gran parte de los estudios sobre polimorfismo de semillas se ha considerado su influencia en la dinámica de poblaciones de las especies que lo presentan y la contribución de cada morfo a la adecuación de las mismas (Venable, 1984; Venable & Levin, 1985a, b; Venable et al., 1987; Morales, 1986). Esta tesis se realiza desde una perspectiva ecofisiológica, en donde las características fisiológicas y los requerimientos específicos de un organismo, se tratan de interpretar con base en el medio ambiente en que se desarrolla (Medina, 1977).

## ANTECEDENTES

Aunque desde su origen el hombre siempre alteró de alguna manera el medio y, conforme aprendió a utilizar el fuego, fue modificando la vegetación cada vez más extensa e intensamente, no fue sino hasta que desarrolló la agricultura cuando transformó por completo los ecosistemas naturales. Así, toda la flora de un área determinada se destruía y se reemplazaba por vegetación nueva: las plantas cultivadas y las arvenses (plantas que crecen entre los cultivos (Harlan, 1975). Las primeras fueron introducidas intencionalmente, mientras que las segundas surgieron por la creación de ambientes favorables para el establecimiento de especies colonizadoras (Anderson, 1952; , Baker, 1972a), por lo que se han considerado como "especies pioneras de sucesión secundaria" (Bunting, 1960).

### LAS ARVENSES Y SU ORIGEN

Antes de la existencia del hombre, ya había sobre la Tierra zonas perturbadas naturalmente (e.g., las orillas de los ríos, mares y lagos; las áreas erosionadas por viento y agua; las zonas sobrepastoreadas, etc.) que constituían habitats secundarios favorables para el establecimiento de especies pioneras (Harlan, 1975).



Sin embargo, cuando éstos no se alteraban posteriormente, eran invadidos por diferentes especies, hasta que se alcanzaba, por medio de un proceso sucesional, una comunidad esencialmente estable (De Wet & Harlan, 1975; Whitmore, 1983).

La mayor parte de las especies arvenses evolucionaron directamente a partir de especies silvestres colonizadoras que se adaptaron a habitats que eran continuamente perturbados por el hombre (De Wet & Harlan, 1975). Al eliminar la cobertura vegetal, las condiciones de la superficie del suelo se modificaron, alterandose los regimenes de luz, temperatura, humedad y nutrientes, creando un habitat diferente (Bunting, 1960, Whitmore, 1983). Posteriormente, las prácticas agrícolas también favorecieron la evolución de las especies arvenses. Por ejemplo, por medio del arado de la tierra, se propicia el enterramiento de las semillas que presentan diversos estados de latencia, permitiendo la creación de un banco del cual se reclutan individuos cuando las condiciones son favorables para la germinación. La fertilización y el riego, el control manual y mecánico, la aplicación de herbicidas y el levantamiento de cosechas también han influido en el origen de nuevas razas (Espinosa, 1978). Por otra parte, las arvenses también pueden derivarse de híbridos entre las especies silvestres y cultivadas, así como de plantas domesticadas que el hombre ha abandonado (De Wet & Harlan, 1975).

## LAS ARVENSES Y SUS CARACTERISTICAS

Actualmente, al reconocer el manejo de las especies arvenses dentro de la agricultura tradicional (e. g., Illsley, 1984), se ha considerado su importancia. Entre ellas se encuentran plantas medicinales, comestibles y son protectoras del suelo al evitar su erosión (Villegas, 1979; Harlan, 1975) y al mantener su fertilidad y humedad (Barton, 1962; Holzner, 1982; Illsley, 1984;). También se ha enfatizado su función en la evolución de las plantas cultivadas (Harlan, 1985; Villegas, 1979; Baker, 1972a). Sin embargo, es cierto que estas especies pueden ser nocivas a los cultivos al competir con ellos por recursos, alterando su rendimiento y calidad (Harper, 1960; Holzner, 1982). Esto ha causado que se busquen constantemente métodos para eliminarlas, principalmente en los países con agricultura tecnificada.

Diversos autores han listado ya muchas de las características esenciales que han contribuido al éxito de las arvenses para sobrevivir en los sistemas agrícolas (Baker, 1974; Young & Evans, 1976; Holzner, 1982) (Ver Tabla 1). Sin embargo, debido a que la mayor parte de estas especies son anuales y su medio de reproducción es



principalmente por semillas, se han utilizado los aspectos de la biología de las mismas para explicar su capacidad para invadir y ser altamente persistentes en medios perturbados (Barton, 1962; Harper, 1957; 1960; 1965; Espinosa, 1978; Holzner, Hayashi & Glauninger, 1982; Karssen, 1982). Algunas de estas características se mencionan a continuación.

Tabla 1. CARACTERISTICAS DE UNA ARVENSE IDEAL (Según Baker, 1974)

1. Requerimientos de germinación satisfechos en varios ambientes.
2. Germinación discontinua (controlada internamente) y gran longevidad de las semillas
3. Crecimiento rápido desde la fase vegetativa hasta la floración.
4. Producción continua de semillas hasta que las condiciones de crecimiento lo permitan.
5. Autocompatible pero no completamente autógama o apomictica.
6. Cuando es alógama, utiliza al viento o visitantes no especializados para la polinización.
7. Muy alta producción de semillas en condiciones ambientales favorables.
8. Producción de algunas semillas en un amplio rango de condiciones ambientales; tolerantes y plásticas.
9. Tiene adaptaciones para la dispersión a corta y larga distancia.
10. Cuando es perenne, su reproducción vegetativa es vigorosa o se regenera por fragmentos.
11. Cuando es perenne, no es fácilmente transportada del suelo.
12. Habilidad para competir interespecíficamente por medios especiales (rosetas, aleloquímicos)

## 1) PRODUCCION DE SEMILLAS

La producción de semillas en las arvenses es una característica muy plástica, ya que puede variar desde ninguna (en condiciones adversas extremas) hasta ser muy alta en condiciones favorables (Holzner, Hayashi & Glauninger, 1982). Se ha reportado que en el Valle de México se pueden encontrar individuos de Bidens odorata de 11 cm. de alto que presentan varias cabezuelas con aquenios maduros, hasta de 1 m. con un gran número de ellas.

El número de semillas producidas en cada planta individual es una característica específica. Harper (1960) reporta que Veronica heredifolia produce menos de 50, mientras que Chamaenerion angustifolium puede formar hasta 80,000.

## 2) DISPERSION DE SEMILLAS

El principal agente dispersor de las arvenses ha sido el hombre, quien las ha transportado hasta distancias muy largas. Un claro ejemplo podrían constituirlo muchas de las arvenses típicas de los cereales que han sido dispersadas desde el Medio Oriente hasta Europa y de ahí a todo el mundo (Holzner, Hayashi & Glauninger, 1982).

### 3) VIABILIDAD Y LONGEVIDAD DE LAS SEMILLAS

Las semillas de las especies arvenses se caracterizan por presentar una viabilidad prolongada y mecanismos de latencia que garantizan su presencia en el banco de semillas mucho tiempo después de su producción (Karssen, 1982).

Se han llegado a encontrar, enterradas en el suelo, semillas de Rumex crispus y de Chenopodium album de hasta 10 años de edad (Roberts & Feats, 1982). Por otra parte, se ha reportado también que las semillas de estas especies pueden conservarse viables en el suelo por periodos mayores de 50 años (Karssen 1982) y Odum (1965) parece haber encontrado semillas viables de malezas de cientos de años de edad.

La longevidad de las semillas en los cultivos no es tan larga como los valores que se reportan anteriormente, debido a la depredación de las mismas y a las prácticas agrícolas, que favorecen la exposición de las semillas a condiciones aptas para la germinación. Por otra parte, se ha demostrado que la viabilidad de las semillas decrece exponencialmente con el tiempo del cultivo, dependiendo de la profundidad a la que se encuentren (Roberts & Feats, 1972).

### 4) LATENCIA

"La germinación de las semillas y las primeras etapas del crecimiento de las plántulas representan períodos de máxima vulnerabilidad a los cambios del medio, por lo que

son fases esenciales en el ciclo de vida de una planta" (Angevine & Chabot, 1979).

Los diversos estados de latencia que se presentan en las semillas, son de particular importancia para las especies pioneras, ya que proporcionan un mecanismo por el cual se pueden detectar y predecir las condiciones ambientales (Angevine & Chabot, 1979; Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia, 1984b; 1987). Entre los factores que imponen la latencia en las especies arvenses, se encuentran principalmente la luz y la temperatura (Karssen, 1982). Como se mencionó anteriormente, la perturbación del suelo altera estas características en las capas superficiales del mismo. Como resultado de la eliminación de la cobertura vegetal se producen mayores fluctuaciones diarias de temperatura, aumenta la intensidad de la luz y cambia su calidad espectral, al modificarse la proporción rojo/rojo lejano (R/RL) que en él incide (Bunting, 1960; Vázquez Yanes & Orozco Segovia, 1984b). De esta manera, debido a la filtración de la región roja del espectro por la clorofila, la irradiación bajo el dosel es más rica en luz roja lejana que la que se presenta en zonas abiertas, en donde en la luz directa del sol, predomina la roja (Frankland, 1981; Corré, 1983).

a) LATENCIA REGULADA POR LUZ

El fotoblastismo (germinación controlada por luz) es una característica muy común entre las arvenses (Frankland, 1976). Se ha asociado con la permanencia de las semillas en el suelo (Orozco-Segovia, 1986), ya sea por las condiciones de oscuridad que se producen por el enterramiento de las mismas (Wesson & Wareing, 1969) o por el efecto de las bajas proporciones de R/RL que se dan bajo el dosel vegetal (Frankland, 1981; Corré, 1983).

En experimentos realizados con especies heliófilas tropicales, se ha determinado que esta composición rojo/rojo lejano de la luz (R/RL), es más importante que su intensidad en el control de la germinación, ya que la alta proporción de luz roja lejana inhibe este proceso tanto en condiciones experimentales de laboratorio (Vázquez-Yanes, 1976; 1980; Vázquez-Yanes & Smith, 1982) como en la naturaleza (Stoutjesdijk, 1972; King, 1975; Fenner, 1980a).

Las semillas detectan la calidad espectral de la luz por medio de un pigmento fotosensible, el fitocromo, que puede activarse al ser irradiado con luz roja (660 nm) o inactivarse cuando se irradia con luz roja lejana (730nm.) (Borthwick et al. 1954).



La cantidad relativa de fitocromo activo, en relación a la cantidad total de fitocromo necesaria para la germinación, varía en cada especie y depende de la proporción de luz roja respecto a la de roja lejana que incide sobre la semilla (Smith, 1972; Orozco-Segovia, 1986)

#### b) LATENCIA REGULADA POR TEMPERATURA

La temperatura en la superficie del suelo es una característica extremadamente variable debido a la fluctuación diurna y estacional del medio externo (Grime, 1979).

La respuesta de germinación de las especies anuales a las temperaturas del suelo, está muchas veces relacionada con las condiciones climáticas estacionales, lo que contribuye a explicar la diferencia entre la flora de los cultivos en los diferentes periodos del año (Holzner, Hayashi & Glauning, 1982). Por ejemplo, la parte activa del ciclo de vida de las anuales de invierno, siempre concuerda con la parte más fría del año. La latencia se induce al inicio de la estación cálida y la germinación se promueve en otoño (Baskin & Baskin, 1975). En las anuales de verano, las semillas están latentes en otoño, pierden la latencia en invierno y la recuperan en verano. El inicio del proceso de germinación en la primavera o en el otoño depende de que las semillas experimenten cierta temperatura umbral, máxima o mínima (Karssen, 1982).



Por otra parte, a diferencia de las condiciones que experimentan las semillas bajo el dosel vegetal o cuando están enterradas en el suelo, en donde la temperatura es relativamente constante, en las zonas abiertas se enfrentan a fluctuaciones drásticas (Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia, 1984b; Whitmore, 1983). En Ochroma lagopus (Vázquez-Yanes, 1974) y en Heliocarpus donell-smithii (Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia, 1982), dos especies pioneras de los trópicos, se ha demostrado la importancia de las temperaturas alternantes para estimular la germinación. En Urera caracasana se ha demostrado que los regímenes de temperatura fluctuante también pueden alterar los requerimientos de luz, disminuyendo el fotoperíodo necesario para desencadenar la germinación (Orozco-Segovia et al, 1987).



BIBLIOTECA  
CENTRO DE ECOLOGIA

## c) POLIMORFISMO Y GERMINACION

En contraste con las especies domesticadas, en donde la latencia ha sido seleccionada en contra para obtener una germinación sincrónica (Harper, 1965; Palmblad, 1969; Harlan & De Wet, 1975), "para las especies arvenses puede ser peligroso adscribir un requerimiento de germinación debido al polimorfismo de semillas tan común entre ellas" (Harper, 1977), esto es, la producción de semillas de diferente forma o comportamiento (definido como heteromorfismo por Venable, 1985).

La variación entre las semillas de una especie puede ocurrir entre poblaciones (Baker, 1972b; Schimpf, 1977; Thompson, 1981), dentro de ellas (Wulff, 1973; Winn, 1985) y también dentro de una misma planta (e.g., Rumex crispus y Rumex obtusifolius (Cavers & Harper, 1966); Mucuna andreana (Janzen, 1977); Lupinus texensis (Schaal, 1980); Hypochoeris glabra (Baker & O'Dowd, 1982); Raphanus raphanistrum (Stanton, 1984). Las diferencias que se presentan en las semillas dentro de una planta pueden estar relacionadas con su posición dentro de ésta, en la inflorescencia o dentro del fruto (Cavers & Harper, 1966; Forsyth & Brown, 1982; Schaal, 1980; Wulff, 1986).

Según Harper, Lovell & Moore (1970), el heteromorfismo de semillas se presenta principalmente en especies donde hay una variación pre-existente, en las que el arreglo de la inflorescencia lleva por sí mismo a una "división de trabajo". Tales son las que pertenecen a la familia de las Compositae, Chenopodiaceae, Gramineae y Cruciferae [e.g., Gymnarrhena micrantha (Koller & Roth, 1964); Chenopodium album (Williams & Harper, 1965); Triticum vulgare (Wellington, 1956) Aethionema (Zohary, 1962)], aunque también se reportan ejemplos entre las Leguminosas [(Lupinus texensis (Schaal, 1980); Sesbania spp. (Marshall, 1986) y Desmodium paniculatum (Wulff, 1973)]; las Labiadas [(e.g., Hyptis suaveolens (Wulff, 1986)], las Balsaminaceas [(e.g., Impatiens capensis (Waller, 1982)] y las Polygonaceas [e.g., Rumex crispus y Rumex obtusifolius (Cavers & Harper, 1966)], entre otras (Ver también Silvertown, 1984)

La distribución de los morfos de una población puede variar, entre otras causas, por las condiciones a las que está expuesta la planta madre. Los experimentos realizados por Black (1956; 1958) con Trifolium subterraneum sugieren que la presión de densidad contribuye a la variación en el tamaño de las semillas. Maun & Cavers (1971) determinaron que la defoliación y la disponibilidad de recursos de Rumex crispus pueden afectar también el peso de las mismas y se ha demostrado que los cambios de temperatura y disponibilidad

de agua (Wulff, 1988) y el fotoperíodo (Cook, 1975) pueden alterar la distribución de los tamaños de las semillas que se producen.

La producción de semillas polimórficas se ha reportado principalmente en especies fugitivas anuales y de zonas áridas y semiáridas; en medios de grano-grueso (Harper 1977).

La divergencia en el tamaño de los propágulos es una expresión de la variación del fenotipo (Capinera, 1979) que se ha relacionado con diferencias en el comportamiento de germinación (e.g., Cavers & Harper, 1966; Maurya & Ambasht, 1973; Baskin & Baskin, 1976; Venable & Levin, 1985a; Wulff, 1985); en la dispersión (Wulff, 1973; Baker & O'Dowd, 1982; Venable & Levin, 1985a; Venable *et al.*, 1987) y en el tamaño, rendimiento y habilidad competitiva de las plántulas resultantes (Cideciyan & Malloch, 1982; Forsyth & Brown, 1982; Pitelka *et al.*, 1983; Gross, 1984; Marshall, 1986).

## DESCRIPCION DE LA ESPECIE

Bidens odorata Cav. es una de las tres especies que junto con B. pilosa y B. alba conforma lo que Ballard (1986) ha definido como el Complejo Bidens pilosa. Son especies arvenses, que se distribuyen tropical y subtropicalmente y cuyo centro de diversificación es México. Se reconocen por su hábito anual, tallo cuadrado y aquenios atenuados, lineales, oblanceolados-cuadrangulares.

Específicamente, Bidens odorata (Fig. 1) se distingue de B. pilosa y de B. alba por presentar 5 flores liguladas, aquenios con o sin aristas y hojas que son 3-5 partidas o bipinatisectas, por ser auto-incompatible y por su número cromosómico ( $n=12$ ) (Tabla 2).

B. odorata se desarrolla en jardines, medios ruderales y plantaciones como cultivos de café, plátano, caña de azúcar, maíz, etc., en donde florece durante todo el año (Hadac & Hadacová, 1969; Valio, Kirszenzaft & Rocha, 1972) y es polinizada principalmente por abejas (Ordetx Ros, 1952).

En la Sierra Norte de Puebla esta especie es utilizada como forraje y como planta medicinal y comestible.

También es conocida con los nombres de rosetilla, rosilla, rosa blanca, acahual blanco, té de milpa, chichiquelite, saetilla (Villegas, 1979), mozote, cruceta, cadillo y rocío.

La determinación de esta especie queda respaldada por los ejemplares de herbario 19443 a 19445 depositados en UAMIZ.

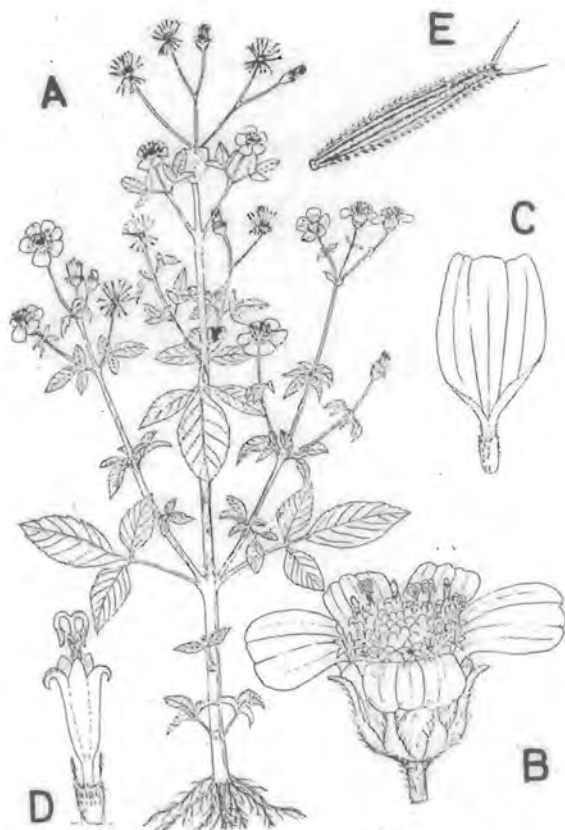


Fig. 1. *Bidens odorata* Cav. A) Planta completa; B) Cabezuela; C) Flor ligulada; D) Flor del disco; E) Fruto (Tomado de Villegas, 1979).



**Tabla 2. Características de *Bidens odorata*, *B. alba* y *B. pilosa***

	<i>Bidens odorata</i>	<i>Bidens alba</i>	<i>Bidens pilosa</i>
<b>Habito</b>	anual	anual	anual
<b>Tallo</b>	Erecto, ramificado cuadrado 0.3-1.5m. largo.	Erecto o decumbente, cuadrado 0.5-3m. largo.	Erecto, ramificado, cuadrado 0.3-1.8m. largo.
<b>Hojas</b>	Pecioladas, opuestas 3-10cm. largo 5-8cm. ancho	Pecioladas, opuestas, <b>simples</b> o una vez pinnadas compuestas. 2.5-17cm. largo 2-13cm. ancho.	Pecioladas, opuestas 2.5-13.5 largo 2-11cm. ancho
<b>Cabezuelas</b>	Hasta 4cm. ancho con los rayos extendidos.	Hasta 4.2cm. ancho con los rayos extendidos.	0.7-1cm. ancho en antesis.
<b>Flores de rayo</b>	Estériles, 5(8), ligulas obovadas, apicalmente subtruncadas, blancas, rosáceas, 4-14 estriadas 3-18mm. largo, 2-12mm. ancho.	Estériles, 5-8, ligulas elípticamente obovadas, apicalmente subtruncadas, blancas, 7-10 estriadas, 5-16mm. largo, 3-8cm. ancho.	Usualmente ausentes, cuando se presentan son de 2-3mm. largo, blancas tubulares, perfectas.
<b>Flores de disco</b>	Perfectas, de 12-61, amarillas.	Perfectas, 26-80, amarillas.	Perfectas, de 35-75, amarillas.
<b>Aquenios</b>	Café oscuro a negros cuerpo del aquenio de 2.5-15mm. largo de 0-2 aristas aquenios interiores más grandes que los marginales	Café oscuro a negros cuerpo del aquenio de 4-12mm. largo con 2 aristas aquenios interiores más grandes que los marginales	Café oscuro a negros cuerpo del aquenio de 8-16mm. largo 3(4,5) aristas aquenios interiores más grandes que los marginales
<b>n</b>	12	24	36
	Auto-incompatible	Auto-incompatible	Auto-compatible

#### GERMINACION DEL COMPLEJO Bidens pilosa

Debido a que los trabajos que se mencionan a continuación se publicaron antes del de Ballard (1986), en ellos no está aclarado qué especie del complejo utilizaron para sus experimentos, por lo que nos referiremos a ellos considerando la germinación del complejo Bidens pilosa.

De los trabajos que se han realizado sobre la germinación del complejo Bidens pilosa, se han obtenido resultados contradictorios. En el instituto de Botánica de Sao Paulo, Brasil, Valio, Kirszenzaft & Rocha, (1972) estudiaron el efecto de la luz de diferentes longitudes de onda sobre la germinación. Determinaron que la luz azul, roja, verde y roja lejana siempre incrementaron el porcentaje que se obtuvo en oscuridad. En sus experimentos, la luz roja y roja lejana, siempre tuvieron el mismo efecto, independientemente del tiempo de exposición a ésta (desde 2 hasta 180 min.). No detectaron efecto de reversión de R/RL.

En el departamento de Botánica de la Universidad de Kenya, Fenner (1980a) expuso semillas de B. pilosa a la luz filtrada por 4 tipos de coberturas vegetales naturales:

- a) malezas esparcidas (estadio temprano de colonización);
- b) malezas densas (estadio tardío); c) pasto corto y

d) pasto alto (40 cm.), utilizando 4 controles: sombra neutra (con papel blanco), suelo descubierto, sombra de hojas de plátano y oscuridad. Por medio de este experimento demuestra que la cobertura vegetal es un inhibidor de la germinación muy efectivo en esta especie. En la oscuridad, el porcentaje de germinación sólo se redujo ligeramente.

En otros experimentos Fenner (1980b) demostró que el requerimiento de luz se induce solamente en las semillas que han estado expuestas, por lo menos durante una hora, a la sombra de la cobertura vegetal (alta proporción de RL/R).

Ni Valio, Kirszenzaft & Rocha (1972) ni Fenner (1980 a, b) diferenciaron en sus experimentos los aquenios heteromórficos de la especie. Aunque parece ser que no todas las poblaciones del complejo *B. pilosa* producen diferentes aquenios, en un trabajo realizado en la Universidad de Natal, Pietermaritzburg, Sudáfrica, Forsyth & Brown (1982) utilizan aquenios negros alargados y café triangulares cortos. Después de sólo 14 días de almacenamiento, llegaron a obtener porcentajes de germinación en la oscuridad de 100% en las semillas largas y de casi 40% en las cortas. En los experimentos en donde estudiaron el efecto de la luz blanca, roja, roja lejana y oscuridad, determinaron que las semillas largas germinan sin considerar el tratamiento de luz, mientras que las cortas presentan una respuesta marcada a la misma.

En comparación con la oscuridad, en las semillas pequeñas, la germinación es promovida por la luz roja e inhibida por la luz rojo-lejano.

En el trabajo que realizan Marks & Nwachuku (1986) sobre 15 arvenses tropicales de Nigeria, se obtiene que *B. pilosa* es una de las dos únicas especies que germinan en la oscuridad después de haber sido colectadas.

Por último, los resultados que se han obtenido sobre la respuesta de germinación a la temperatura, también son variables. Valio, Kirszenzaft & Rocha (1972) señalan que es independiente de ésta en el rango de 24 a 32 °C, mientras que Fenner (1980a) obtiene el porcentaje máximo a 25 °C con noches a 11 °C y Forsyth & Brown (1982) a 25 °C constante.

## MATERIALES Y METODOS

Bidens odorata Cav.

Bidens odorata Cav. (Compositae) presenta aquenios con diferentes formas, tamaños y texturas dentro de un mismo capítulo (Fig. 2). En el centro se encuentran los más numerosos que son negros y alargados y en la periferia se localizan los más pequeños, que son ligeramente triangulares y de color café (Ballard, 1986). Por conveniencia, en este trabajo nos referiremos a ellos indistintamente como aquenios o como semillas.

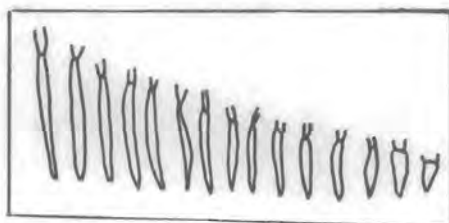


Fig. 2. Aquenios heteromórficos de Bidens odorata Cav.

#### SITIO DE ESTUDIO

Las semillas utilizadas para las pruebas de germinación se colectaron directamente de individuos de *B. odorata* en cultivos de maíz situados a 450 msnm. en Santiago Yancuictlalpan, Cuetzalan, Puebla (20°05' 07" de Latitud Norte, 97°30' 44" Longitud Oeste)(Fig. 3) y se almacenaron en bolsas de papel a temperatura ambiente en condiciones de laboratorio.

Esta localidad presenta una precipitación media anual de 3000 a 4000 mm., con régimen de lluvias de verano y de 5 a 10.2% de lluvias de invierno. Su temperatura media anual es de 25 a 26 °C. (Basurto, 1982).



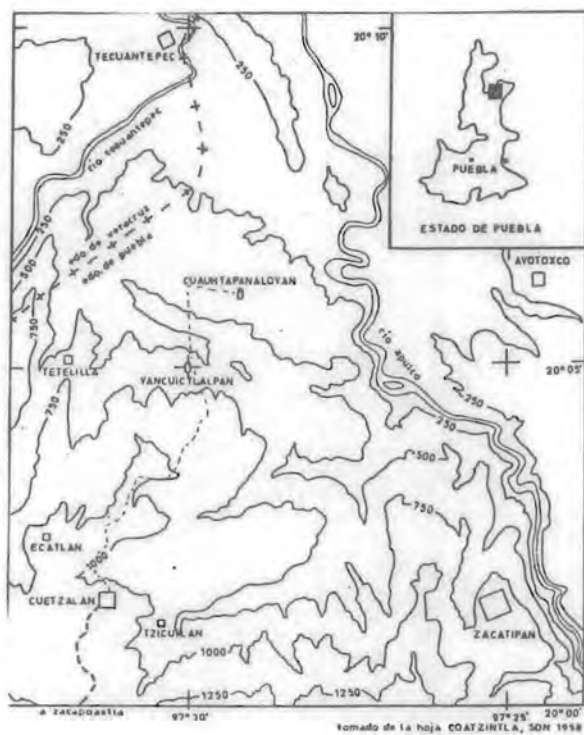


Fig. 3. Localización de Santiago Yancuictlalpan, Cuetzalan, Puebla.

## PROCEDIMIENTO

Con una muestra de 800 aquenios obtenidos al azar, se determinó la distribución de los tamaños de los mismos dentro de la población. Posteriormente se tomaron 10 grupos de 10 semillas c/u de 4, 5, 6 y 7 mm. de longitud para determinar su peso promedio.

Para la mayoría de los experimentos, los aquenios se clasificaron según su tamaño en cortos (4mm.), intermedios (5-6 mm.) y largos (7mm.) y se emplearon 3 réplicas de 50 semillas de cada uno, que se sembraron en un cuarto oscuro, bajo luz verde de seguridad, en cajas de petri de 10 cm. de diámetro sobre agar puro al 1 % en agua destilada (Fig. 4). Las cajas se envolvieron con plástico para evitar la desecación del agar y con dos capas de papel aluminio grueso para simular oscuridad. Se distribuyeron aleatoriamente en cámaras de germinación Conviron modelo E 15 (Controlled environments, Winnipeg, Canada) que se mantuvieron a 25 °C y con un fotoperíodo de 12 hrs.

La emergencia de la radícula se utilizó como criterio de germinación.

Los resultados que se presentan muestran el promedio de germinación acumulativo durante 10 días y el error estándar que se obtuvieron a partir de las tres réplicas mencionadas.

En las semillas sometidas a condiciones de oscuridad, se registró el porcentaje de germinación hasta el último día del experimento.



BIBLIOTECA  
CENTRO DE ECOLOGIA

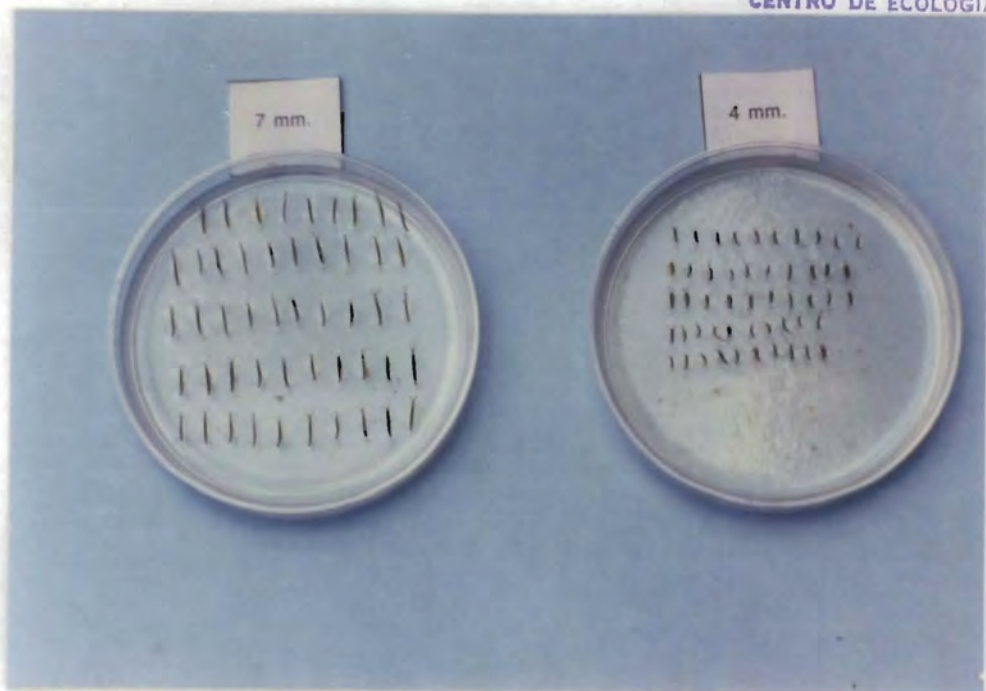


Fig. 4. Aquenios de *Bidens odorata* Cav. de 4 y 7 mm. de longitud sembrados en cajas de petri de 10 cm. de diametro sobre agar puro al 1% en agua destilada.

El análisis estadístico incluyó Análisis de Varianza y pruebas de igualdad de porcentajes o pruebas de t, según el caso (Sokal y Rohlf, 1969). Para comparar la velocidad de germinación de los aquenios de diferentes tamaños se tomó en cuenta el porcentaje que se obtuvo hasta el tercer, quinto y octavo día y el total de germinación.

Para las pruebas de igualdad de porcentajes se utilizó la transformación del Arcoseno de la raíz cuadrada del porcentaje.

## EXPERIMENTOS REALIZADOS

## 1. EFECTO DEL TAMAÑO DE LOS AQUENIOS SOBRE EL PORCENTAJE Y LA VELOCIDAD DE GERMINACION EN LUZ Y OSCURIDAD.

Se sembraron 3 réplicas de 50 aquenios de 4, 5, 6 y 7 mm. de longitud de 1 mes de almacenamiento en seco, en luz blanca y oscuridad. La luz blanca se obtuvo con tubos de luz fluorescente "daylight" de 20 watts (R/RL=4.5).

## 2. EFECTO DEL TAMAÑO Y EL TIEMPO DE ALMACENAMIENTO EN SECO DE LOS AQUENIOS EN LA VELOCIDAD Y EL PORCENTAJE TOTAL DE GERMINACION EN LUZ Y OSCURIDAD.

Se sembraron 3 réplicas de 50 aquenios de 4, 5-6 y 7 mm. de longitud de 2, 4, 7 y 16 meses de almacenamiento en seco en luz blanca y oscuridad.

## 3. EFECTO DE LA CALIDAD DE LUZ EN LA VELOCIDAD Y EL PORCENTAJE TOTAL DE GERMINACION DE AQUENIOS HETEROMORFICOS DE DIFERENTES TIEMPOS DE ALMACENAMIENTO EN SECO.

Los tres grupos de aquenios de diferentes tamaños de 10 días, 6 y 11 meses de almacenamiento en seco se expusieron a fotoperiodos de 12 hrs. de luz roja (R) roja lejana (RL) y oscuridad.

Para la incidencia de luz roja (680 nm.) las cajas de petri se introdujeron en cajas con 2 capas de plexiglass (Rohm and Hass, México, D.F.) rojo 2423 de 34 x 44 x 10 cm. a las que se administró luz blanca fluorescente de 20 watts. Para obtener luz roja lejana (730 nm) se utilizaron cajas de plexiglass con 1 capa de rojo 2423 y 1 capa de azul 2424 a las que se administró luz amarilla incandescente de 60 watts (según la metodología utilizada por Orozco-Segovia, 1986).

#### 4. EFECTO DEL FOTOPERIODO EN EL PORCENTAJE Y LA VELOCIDAD DE GERMINACION DE AQUENIOS HETEROMORFICOS.

Se utilizaron 3 réplicas de 50 aquenios de 4, 5-6 y 7 mm. de longitud de 3 semanas de almacenamiento en seco que se expusieron a fotoperiodos de 1, 10 min. y 12 hrs. de luz blanca. Se colocaron 3 réplicas de cada tamaño en la oscuridad.

#### 5. EFECTO DE LA FOTORREVERSION EN AQUENIOS HETEROMORFICOS DE DIFERENTES TIEMPOS DE ALMACENAMIENTO EN SECO.

Se utilizaron 3 réplicas de 50 aquenios de los grupos mencionados anteriormente de 1 mes y 1 año de almacenamiento en seco y se sometieron a los siguientes tratamientos:

- a) 10 min. de luz roja - oscuridad
- b) 10 min. de luz roja - 10 min. de luz roja - lejana - oscuridad

c) 10 min. de luz roja - 10 min. de oscuridad - 10 min. de luz roja lejana - oscuridad (R - O - RL - O).

## 6. EFECTO DE LA TEMPERATURA EN EL PORCENTAJE Y VELOCIDAD DE GERMINACION DE AQUENIOS DE 4 Y 7 MM. DE LONGITUD.

### a) GRADIENTE DE TEMPERATURA

Se sembraron 3 réplicas de 30 semillas c/u, de 4 y 7 mm. de longitud, de una semana de almacenamiento en seco, en una barra de termogradiante (descrita por Vázquez-Yanes, 1975) en las siguientes temperaturas constantes:  $19 \pm 1$ ;  $21 \pm 1$ ;  $23 \pm 1$ ;  $25 \pm 1$ ;  $27 \pm 1$ ;  $29 \pm 1$ ;  $31 \pm 1$ ;  $33 \pm 1$ ;  $35 \pm 1$ °C.

### b) TEMPERATURAS FLUCTUANTES

Se utilizaron 3 réplicas de 50 aquenios de 4 y 7mm de longitud, que se expusieron a fluctuaciones de temperatura de 15/25°C y 25/35°C, en luz y oscuridad. Se colocaron 3 réplicas a 25°C como testigo en las mismas condiciones.

## 7. EFECTO DE LOS AQUENIOS HETEROMORFICOS EN EL TAMANO DE LOS COTILEDONES QUE SE PRODUCEN.

Se sembraron 25 aquenios de 4, 5-6 y 7 mm. de longitud y se midió el tamaño de los cotiledones producido por cada uno.



## RESULTADOS

DISTRIBUCION DE LOS AQUENIOS DE DIFERENTE TAMAÑO DE *Bidens odorata* Cav.

En la población estudiada, los aquenios de diferente longitud presentaron una distribución leptokúrtica, predominando los de tamaño intermedio ( $\bar{x} = 97.006$ ;  $g.l.=5$ ) (Fig. 5).

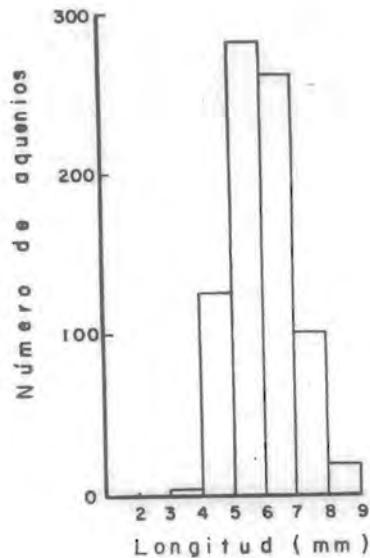


Fig. 5. Distribución de frecuencias del tamaño de los aquenios de *Bidens odorata* Cav. en una población de Santiago Yancuictlalpan, Cuetzalan, Puebla. (n=800).

PESO DE LOS AQUENIOS HETEROMORFICOS DE *Bidens odorata* Cav.

La relación entre el tamaño y el peso de los aquenios es lineal ( $r=0.89$ ) (Fig. 6); existiendo diferencia significativa entre los pesos de cada una de las clases de tamaño ( $p<0.05$ ) (Tabla 3).

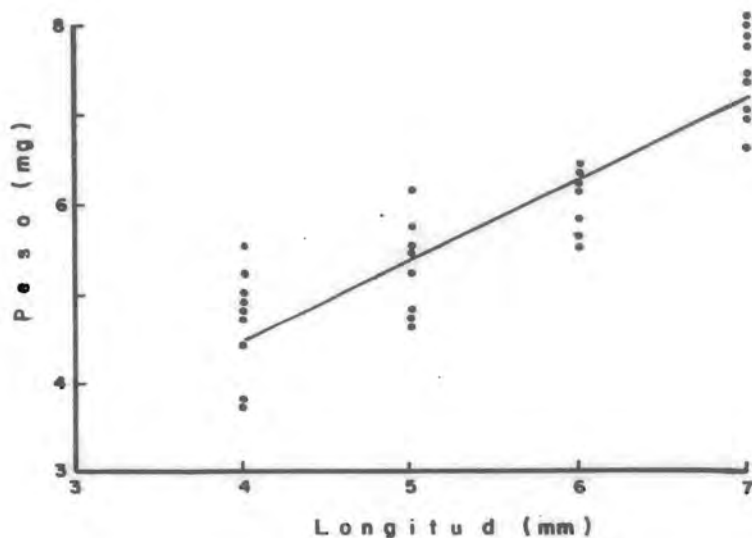


Fig. 6. Relación entre peso y tamaño de los aquenios de *Bidens odorata* Cav. ( $y=0.86x + 0.89$ ;  $r=0.89$ )

Tabla 3. Peso (mg.) de los aqueniosde Bidens odorata Cav. de 4, 5, 6 y 7 mm. de longitud \*

Peso del aquenio	Tamaño del aquenio			
	4 mm	5 mm	6mm	7mm
x	4.6	5.1	6.0	7.3
e.s.	0.15	0.15	0.09	0.14

\* Se presenta el promedio error estandar de 10 réplicas de 10 aquenios cada una.

EFFECTO DEL TAMAÑO DE LOS AQUENIOS SOBRE EL PORCENTAJE Y LA VELOCIDAD DE GERMINACION EN LUZ Y OSCURIDAD.

En este experimento se demostró como se incrementa el porcentaje de germinación conforme aumenta el tamaño de la semilla. Esta diferencia es estadísticamente significativa entre los aquenios más cortos (4mm.) y los más largos (7 mm.) desde el tercer día de la germinación (Fig. 7 ). En el quinto día se observa desde un  $6.5\% \pm 3$  de germinación en las de 4mm. hasta un  $51\% \pm 10$  para las de 7 mm. ( $p < 0.05$ ).

En la tabla 4 se muestran los porcentajes obtenidos hasta el octavo día, en donde también es clara esta diferencia. En las semillas largas se duplica el porcentaje de germinación respecto a las cortas ( $p < 0.005$ ).

Con base en este experimento se agruparon las aquenios de 5 y 6 mm. en la categoría de intermedios. Entre ellas no hubo diferencia significativa en los porcentajes de germinación.

Tabla 4. Porcentaje de germinación (hasta el octavo día) de semillas provenientes de aquenios de 4, 5, 6 y 7 mm. de longitud en luz y oscuridad.\*

Tamaño del aquenio	Luz	Oscuridad
4 mm	$19.3 \pm 10$	1.3
5 mm	$30.0 \pm 4$	0
6 mm	$42.6 \pm 2$	0.6
7 mm	$70.6 \pm 4$	1.3

\* Se presenta el promedio obtenido de 3 réplicas de 50 semillas cada una  $\pm$  el error estandar.

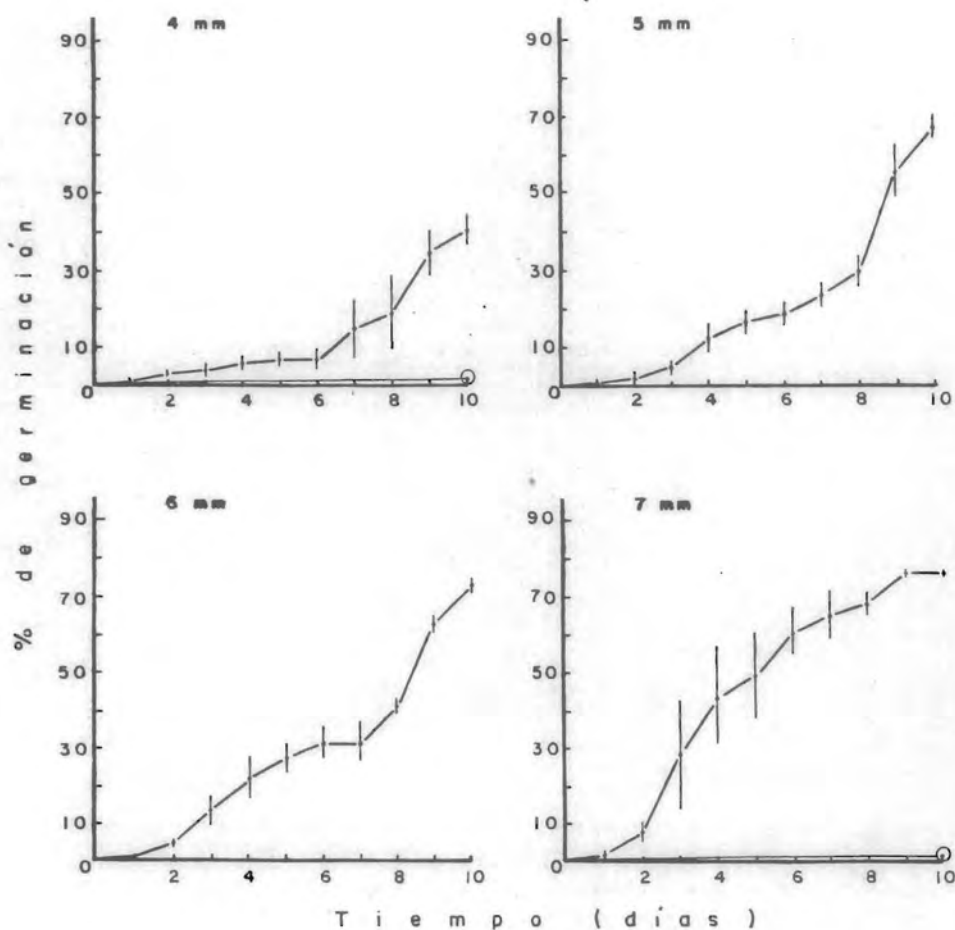


Fig. 7. Porcentaje de germinación de semillas provenientes de aquenios de *Bidens odorata* Cav. de 4, 5, 6 y 7 mm. de longitud a 25 °C con fotoperiodo de 12 hrs (•) y oscuridad (⊙). Cada punto representa el promedio acumulado de 3 réplicas de 50 semillas c/u. Las barras indican el error estandar de la media.

EFEECTO DEL TAMAÑO Y EL TIEMPO DE ALMACENAMIENTO EN SECO DE LOS AQUENIOS EN LA VELOCIDAD Y EL PORCENTAJE TOTAL DE GERMINACION EN LUZ BLANCA Y EN OSCURIDAD.

El cambio en la respuesta de germinación de las semillas provenientes de aquenios de diferentes tamaños respecto al tiempo de almacenamiento en seco se muestra en la Fig. 8. Se presentan solamente los resultados que se obtuvieron en los tamaños extremos. En todos los casos la respuesta de los morfos de 5 y 6 mm. es intermedia (Tabla 5).

En los aquenios almacenados durante dos meses se observa un porcentaje de germinación en luz mayor en los de 7 mm. ( $p < 0.05$ ) desde el primer día del experimento. Puede observarse una diferencia de  $2\% \pm 2$  en los aquenios cortos y un  $19.3 \pm 7$  en los largos. Los morfos de 7 mm. alcanzan el 50 % de germinación al tercer día, mientras que los de 4 mm. lo hacen hasta el octavo.

En los aquenios almacenados por 4 meses, la diferencias de germinación en luz siguen siendo estadísticamente significativas tanto en la velocidad ( $p < 0.05$ ), como en el porcentaje total de germinación ( $p < 0.01$ ).

En los aquenios almacenados durante 7 meses el porcentaje de germinación de los de 7 mm. es mayor del tercer al quinto día ( $53 \pm 2$  contra  $82 \% \pm 3$  y  $72$  contra  $91 \% \pm 3$ , respectivamente ) ( $p < 0.01$ ). En el porcentaje total la diferencia ya no es tan evidente.

En los aquenios que se almacenaron durante 16 meses se pierde la diferencia en la velocidad y el porcentaje total de germinación de los aquenios de tamaños extremos.

Los resultados de la germinación en la oscuridad se presentan también en la Fig. 8. En todos los casos el porcentaje es mayor en las semillas expuestas a la luz ( $p < 0.05$ ) (Ver tabla 5). Sin embargo, se observa que conforme aumenta el tiempo de almacenamiento de la semilla, también se incrementa el porcentaje de germinación en la oscuridad ( $p < 0.0005$ ) (Tabla 6). En las semillas almacenadas durante 4 y 7 meses la germinación de los aquenios largos es significativamente mayor ( $p < 0.01$  y  $p < 0.0005$ , respectivamente) que la de los cortos. A los 16 meses se pierde la diferencia.



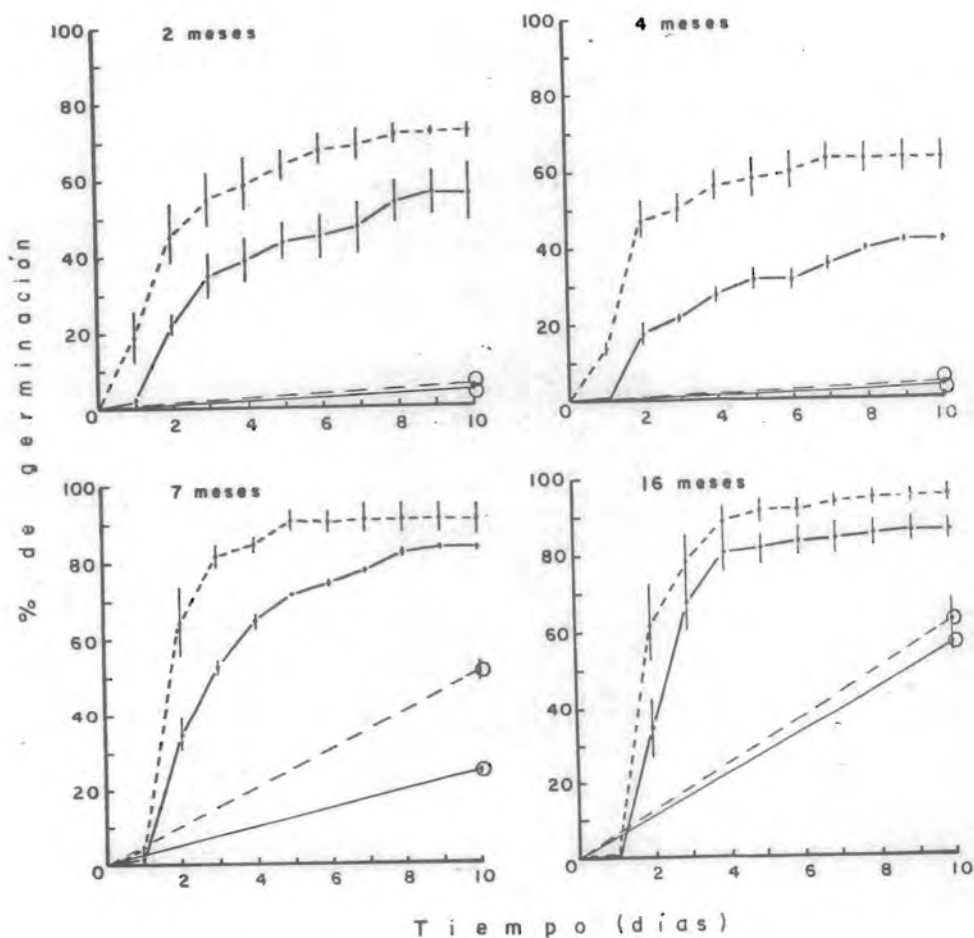


Fig. 8. Porcentaje de germinación de semillas provenientes de achenios cortos (4mm.) (—) y largos (7mm.) (---) de *Bidens odorata* Cav de diferentes periodos de almacenamiento en seco a 25 ° C con fotoperiodo de 12 hrs. (•) y oscuridad (⊙). Cada punto representa el promedio acumulativo de 3 réplicas de 50 semillas c/u. Las barras indican el error estandar de la media.

Tabla 5. Porcentaje total de germinación de semillas provenientes de aquenios cortos (4mm.), intermedios (5-6mm.) y largos (7mm.) de *Bidens odorata* Cav. en luz blanca y oscuridad en diferentes periodos de almacenamiento en seco a 25°; con un fotoperíodo de 12 hrs.\*

Tiempo de Almacenamiento	Tamaño	Luz	Oscuridad
2 meses	4 mm	56.6 ± 7	2 ± 1
	5-6 mm	48.6 ± 6	6.6 ± 3
	7 mm	71.3 ± 1	5.3 ± 2
4 meses	4 mm	42 ± 0	2.6 ± 1
	5-6 mm	56 ± 2	9.3 ± 3
	7 mm	64 ± 3	18 ± 3
7 meses	4 mm	78.8 ± 5	25 ± 1
	5-6 mm	85.3 ± 2	38 ± 3
	7 mm	91.0 ± 4	52 ± 3
16 meses	4 mm	86.0 ± 3	56 ± 2
	5-6 mm	92.6 ± 1	68.6 ± 8
	7 mm	95.3 ± 2	62 ± 7

\* Se presenta el promedio obtenido de 3 réplicas de 50 semillas cada una ± el error estandar.

Tabla 6. Porcentaje total de germinación de semillas provenientes de aquenios cortos (4mm.), intermedios (5-6mm.) y largos (7mm.) de *Bidens odorata* Cav. en oscuridad en diferentes periodos de almacenamiento en seco a 25°.\*

Tamaño del aquenio	2 meses	4 meses	7 meses	16 meses
4 mm	2.0 ± 1	2.6 ± 1	24.6 ± 1	56.0 ± 2
5-6 mm	6.6 ± 3	9.2 ± 3	38.0 ± 3	68.6 ± 8
7 mm	5.3 ± 2	18.0 ± 2	52.0 ± 3	62.0 ± 7

\* Se presenta el promedio obtenido de 3 réplicas de 50 semillas cada una ± el error estandar.

EFECTO DE LA CALIDAD DE LA LUZ EN LA VELOCIDAD Y EL PORCENTAJE TOTAL DE GERMINACION DE AQUENIOS HETEROMORFICOS DE DIFERENTES TIEMPOS DE ALMACENAMIENTO EN SECO.

La comparación de los porcentajes de germinación de semillas de aquenios cortos (4mm.) y largos (7mm.) de 10 días, 6.5 y 11 meses de almacenamiento en seco en luz roja y oscuridad se presentan en la Fig. 9.

La diferencia que se observa en los aquenios que se almacenaron durante 10 días sólo es significativa durante los primeros días. El primer día se obtiene un  $6\% \pm 2$  en los morfos de 4 mm. y un  $22.6\% \pm 4$  en los de 7mm., y en el segundo, un  $12\% \pm 1$  comparado con  $33.2\% \pm 4$  ( $p < 0.05$ ).

En las semillas que se almacenaron 6.5 meses la diferencia no fue significativa ni en la velocidad ni en el porcentaje total de germinación. A los 11 meses hay diferencia sólo después del quinto día ( $p < 0.05$ ).

Al comparar la germinación en luz roja y oscuridad se obtiene un porcentaje significativamente mayor en el primer tratamiento en todos los casos.

Al igual que en experimento anterior el porcentaje de germinación en oscuridad en las semillas almacenadas por menos tiempo, es muy bajo (ver tabla 7). Sin embargo, al aumentar el tiempo de almacenamiento se incrementa el porcentaje de germinación, lo que sucede primero en las semillas provenientes de aquenios largos.

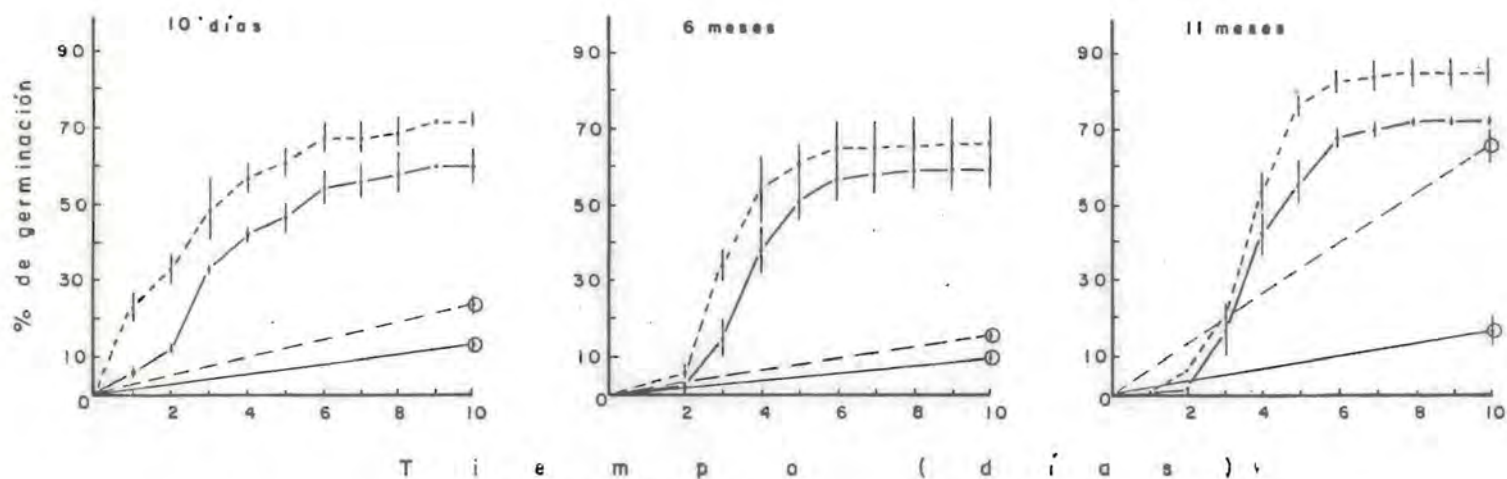


Fig. 9. Porcentaje de germinación de semillas provenientes de aquenios cortos (4mm.) (—) y largos (7mm.) (---) de *Bidens odorata* Cav de diferentes periodos de almacenamiento en seco a 25 ° C con fotoperiodo de 12 hrs. de luz roja (•) y oscuridad (⊙). Cada punto representa el promedio acumulativo de 3 réplicas de 50 semillas c/u. Las barras indican el error estandar de la media.

Tabla 7. Porcentaje total de germinación de semillas provenientes de aquenios cortos (4mm.), intermedios (5-6mm.) y largos (7mm.) de *Bidens odorata* Cav. en diferentes periodos de almacenamiento en seco a 25°; con un fotoperíodo de 12 hrs.de luz roja, roja lejana y oscuridad.\*

Tiempo de almacenamiento	Tamaño del aquenio	Luz roja	Oscuridad	Luz roja lejana
10 días	4 mm	60.0 ± 5	6.3 ± 0.6	0
	5-6 mm	70.6 ± 2	8.3 ± 0.2	0.6
	7 mm	72.0 ± 2	11.6 ± 1.0	0
6 meses	4 mm	58.6 ± 6	8.6 ± 2.0	0
	5-6 mm	68.6 ± 4	11.0 ± 4.0	0
	7 mm	66.9 ± 9	14.6 ± 2.0	0
11 meses	4 mm	71.3 ± 2	15.3 ± 5.0	0
	5-6 mm	88.6 ± 4	36.0 ± 2.0	0
	7 mm	84.0 ± 5	64.6 ± 6.0	12.6

\* Se presenta el promedio obtenido de 3 réplicas de 50 semillas cada una ± el error estandar.

EFFECTO DEL FOTOPERIODO EN EL PORCENTAJE Y LA VELOCIDAD DE GERMINACION DE AQUENIOS HETEROMORFICOS

La respuesta de germinación de las semillas de aquenios cortos, intermedios y largos, que se expusieron a diferentes fotoperiodos se presenta en la Fig. 10. Con 1 min. diario de exposición a la luz blanca, se observa claramente como aumenta el porcentaje de germinación conforme aumenta el tamaño de la semilla, desde primer hasta el último día del experimento ( $p < 0.05$ ;  $p < 0.001$  respectivamente). Con 10 min. diarios de iluminación, se observan resultados similares y con un fotoperiodo de 12 hrs., la diferencia se presenta solamente en la velocidad pero no en el total de germinación que se obtiene.

En los aquenios cortos el porcentaje de germinación aumenta conforme se prolonga el tiempo de exposición a la luz ( $p < 0.01$ ) (Tabla 8). Para los morfos largos, la diferencia sólo es significativa entre 1 min. y 12 hrs. de exposición hasta el segundo día del experimento ( $p < 0.05$ ).

Tabla 8. Porcentaje total de germinación de semillas provenientes de aquenios cortos (4mm.), intermedios (5-6mm.) y largos (7mm.) de *Bidens odorata* Cav. en diferentes períodos de exposición a la luz a 25°.\*

Tamaño	1 min.	10 min.	12 hrs	Oscuridad
4 mm	37.2 ± 2	42.7 ± 2	71.9 ± 5.0	2 ± 1
5-6 mm	57.9 ± 1	70.7 ± 8	81.3 ± 0.5	6.6 ± 2
7 mm	85.2 ± 2	76.0 ± 3	84.4 ± 2.0	14 ± 1

\* Se presenta el promedio obtenido de 3 réplicas de 50 semillas cada una ± el error estandar.



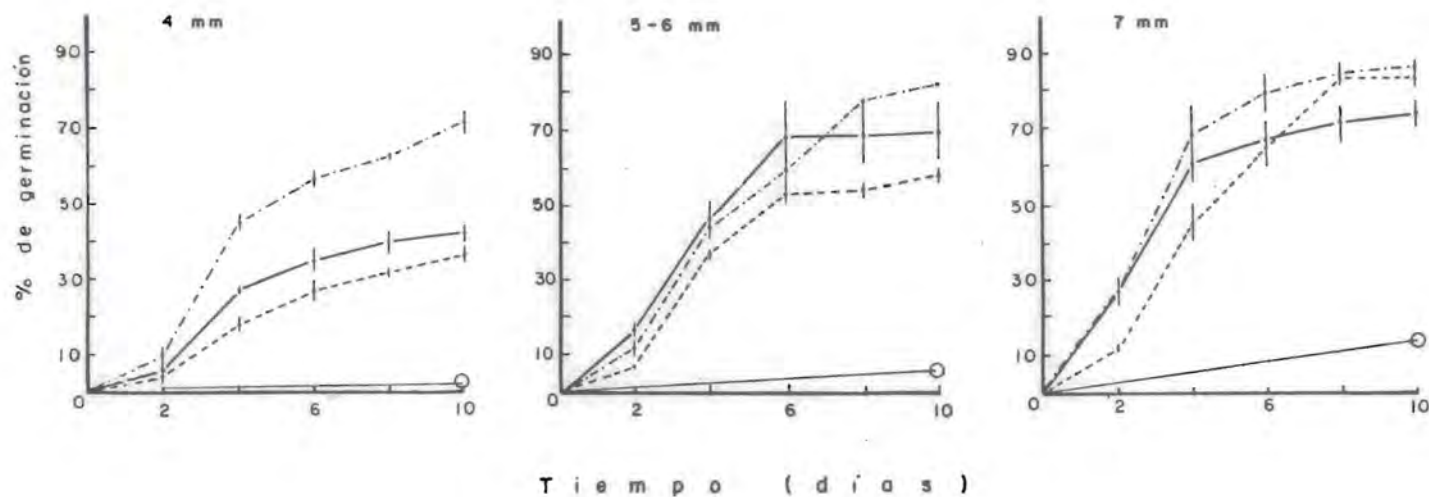


Fig. 10. Porcentaje de germinación de semillas provenientes de aquenios cortos (4mm.) intermedios (5-6mm.) y largos (7mm.) de *Bidens odorata* Cav con 1 (---), 10 min. (—) y 12 hrs. (····) de fotoperiodo. Cada punto representa el promedio acumulativo de 3 réplicas de 50 semillas c/u. Las barras indican el error estándar de la media.

EFFECTO DE LA FOTORREVERSION EN AQUENIOS HETEROMORFICOS DE DIFERENTES TIEMPOS DE ALMACENAMIENTO EN SECO.

En el primer tratamiento (ROJO - OSCURIDAD), en los aquenios que se almacenaron un mes, existe diferencia significativa en la velocidad y el porcentaje de germinación de los tamaños extremos. Al quinto día, se obtiene un porcentaje de 49.1% en los de 4 mm. y uno de 79.2% en los de 7 mm. En las que se almacenaron durante un año, no existe diferencia significativa (Fig. 11).

En el segundo tratamiento (ROJO - ROJO LEJANO - OSCURIDAD) el porcentaje de germinación de las semillas que se almacenaron por un mes fue muy bajo. Este aumentó considerablemente en las que se almacenaron por un año, en donde la diferencia es significativa tanto en la velocidad como en el porcentaje de germinación en los diferentes tamaños ( $p < 0.005$ ) (Fig. 12).

En el tercer tratamiento (ROJO - OSCURIDAD - ROJO LEJANO - OSCURIDAD) también se obtiene un porcentaje de germinación muy bajo en los aquenios almacenados por un mes, el cual se incrementa al aumentar el tiempo de almacenamiento. Se presenta diferencia en la velocidad de germinación hasta el cuarto día ( $p < 0.05$ ), pero se pierde en el porcentaje total de germinación (Fig. 13).

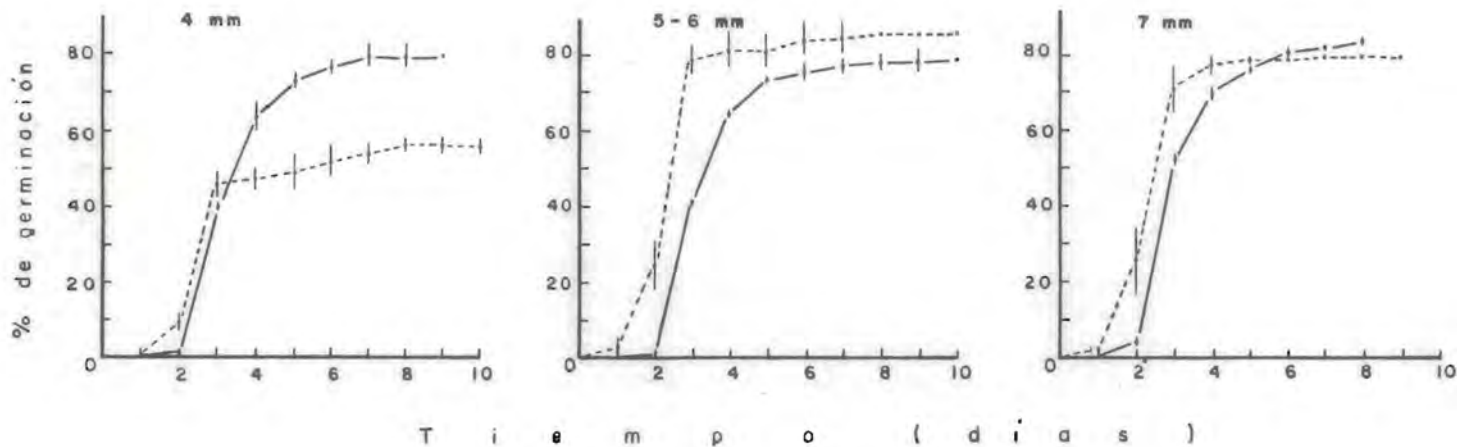


Fig. 11. Porcentaje de germinación de semillas provenientes de aquenios cortos (4mm.) intermedios (5-6mm.) y largos (7mm.) de *Bidens odorata* Cav de un mes (---) y un año (—) de almacenamiento en seco a 25 °C en el tratamiento Rojo-Oscuridad. Cada punto representa el promedio acumulativo de 3 réplicas de 50 semillas c/u. Las barras indican el error estandar de la media.

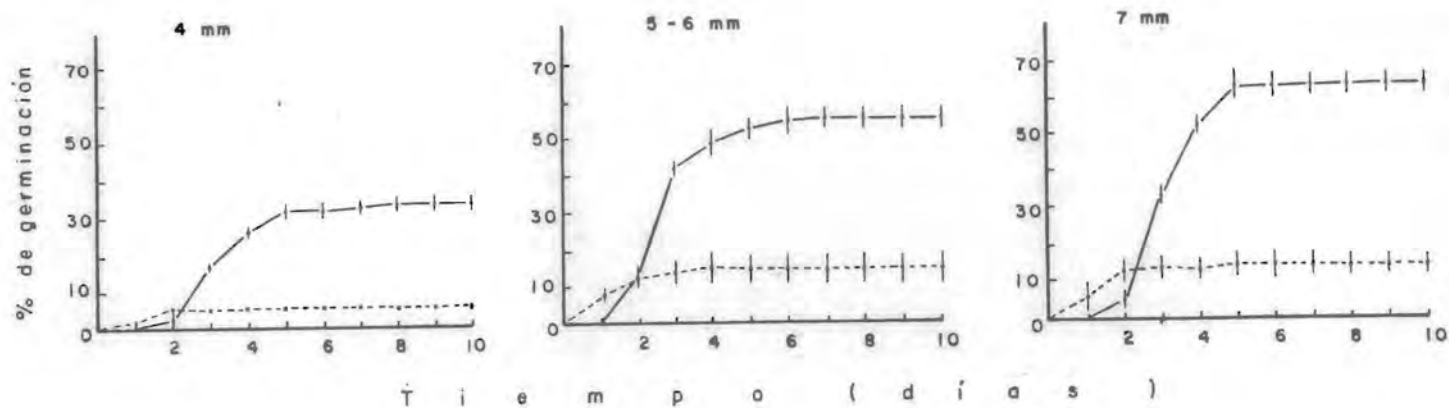


Fig. 12. Porcentaje de germinación de semillas provenientes de achenios cortos (4mm.) intermedios (5-6mm.) y largos (7mm.) de *Bidens odorata* Cav de un mes (---) y un año (—) de almacenamiento en seco a 25 °C en el tratamiento Rojo-Rojo-lejano-Oscuridad.

Cada punto representa el promedio acumulativo de 3 réplicas de 50 semillas c/u. Las barras indican el error estándar de la media.

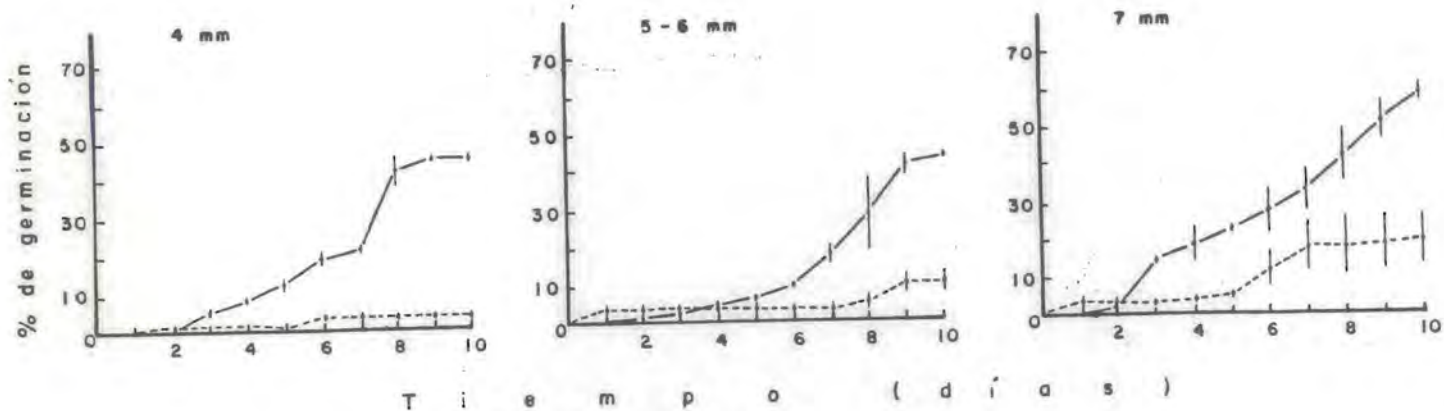


Fig. 13. Porcentaje de germinación de semillas provenientes de aquenios cortos (4mm.) intermedios (5-6mm.) y largos (7mm.) de *Bidens odorata* Cav de un mes (---) y un año (—) de almacenamiento en seco a 25 °C en el tratamiento Rojo-Oscuridad-Rojo lejano-Oscuridad, Cada punto representa el promedio acumulativo de 3 réplicas de 50 semillas c/u. Las barras indican el error estandar de la media.

EFFECTO DE LA TEMPERATURA EN EL PORCENTAJE Y LA VELOCIDAD DE GERMINACION DE AQUENIOS DE 4 Y 7 MM. DE LONGITUD.

Se observan diferencias significativas tanto en el porcentaje como en la velocidad de germinación de los aquenios cortos y largos en todos los regimenes de temperatura que se experimentaron.

En los dos morfos, se registraron los mayores porcentajes de germinación entre los 19 y los 25 °C. Sin embargo, en las semillas de 4 mm. solamente se alcanzaron porcentajes máximos de 53; mientras que en las de 7mm se llega hasta un 90 % (Fig. 14).

Las temperaturas fluctuantes no mejoraron los porcentajes que se obtuvieron a 25 °C. constante, ni en luz ni en oscuridad (Fig. 15). La fluctuación de 25/35 °C resultó ser menos inhibidora de la germinación de las semillas 7 mm. (en donde se alcanza un 43 % de germinación contra un 14 % en las de 4mm.).



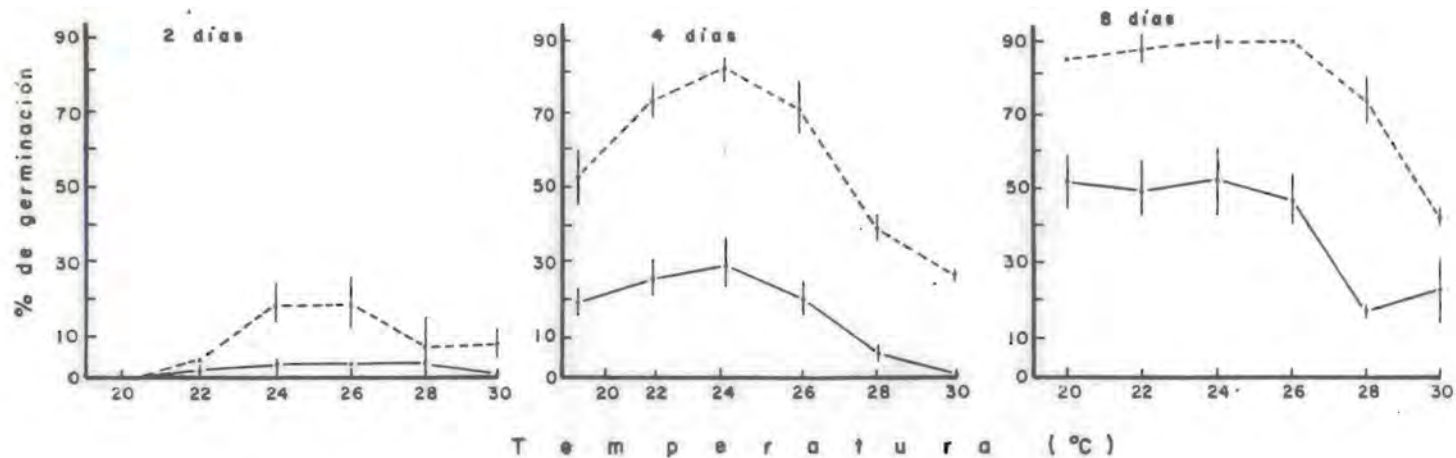


Fig. 14. Porcentaje de germinación de semillas provenientes de aquenios cortos (4mm.) (—) y largos (7mm.) (---) de *Bidens odorata* Cav en un gradiente de temperatura a los 2, 4 y 8 días. Cada punto representa el promedio acumulativo de 3 réplicas de 50 semillas c/u. Las barras indican el error estandar de la media.

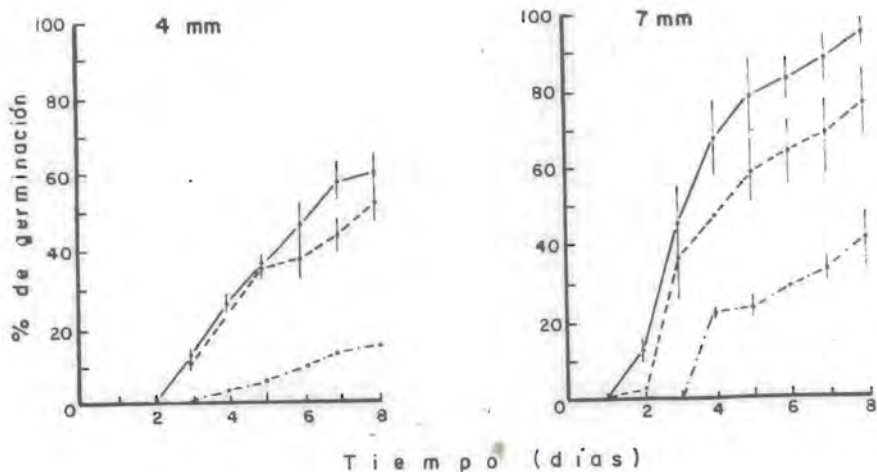


Fig. 15. Porcentaje de germinación de semillas provenientes de aquenios cortos (4mm.) y largos (7mm.) de *Bidens odorata* Cav. a 25 °C (—) y con fluctuaciones de temperatura de 15/25°C (---) y 25/35°C (-.-.) con fotoperiodo de 12 hrs.

Cada punto representa el promedio acumulativo de 3 réplicas de 50 semillas c/u. Las barras indican el error estandar de la media.

EFFECTO DE LOS AQUENIOS HETEROMORFICOS EN EL TAMANO DE LOS  
COTILEDONES

Los resultados demuestran el incremento en el tamaño de los cotiledones conforme aumenta el tamaño de la semilla ( $p < 0.005$ ) (Tabla 9).

**Tabla 9.** Longitud de los cotiledones (mm.) producidos por aquenios de *Bidens odorata* Cav. de 4, 5- 6 y 7 mm. de longitud \*

Tamaño del cotiledón	Tamaño del aquenio		
	4 mm	5-6 mm	7mm
x	5.4	7.9	9.4
e.s.	0.26	0.15	0.17

\*Se presenta el promedio  $\pm$  error estándar de 25 aquenios.

## DISCUSION

## 1) COMPARACION DE RESULTADOS

Los resultados obtenidos en este trabajo indican que Bidens odorata Cav. produce semillas fotoblásticas positivas, como la mayor parte de las especies arvenses (Frankland, 1976). Su germinación es inhibida en condiciones de oscuridad y luz roja lejana. Se comprueba también, el efecto de fotorreversión característico de las respuestas reguladas por el fitocromo. Sin embargo, parece haber cierta confusión al compararlos con los que obtuvieron los diversos autores que se citaron anteriormente en la sección de antecedentes.

\* Los experimentos de Valio, Kirszenzaft & Rocha (1972) demostraron que las calidades de luz azul, verde, roja y roja lejana, siempre incrementan los porcentajes de germinación que se obtienen en oscuridad.

\* Fenner (1980b) concluyó que la germinación de Bidens pilosa es completamente inhibida bajo la cobertura vegetal (baja proporción de R/RL), mientras que en condiciones de oscuridad sólo se reduce ligeramente.



BIBLIOTECA  
CENTRO DE ECOLOGIA

\* Forsyth & Brown (1982), los únicos que diferenciaron dos morfos del complejo, reportaron que solamente una parte de la población de semillas es fotoblástica (las más pequeñas). Las semillas grandes germinan casi sin considerar el tratamiento de luz.

\* Marks & Nwachuku (1986) indicaron que *B. pilosa* fue una de las únicas, entre 16 especies arvenses, que germinó en la oscuridad después de ser colectada.

Estas contradicciones pueden tener varias causas:

\* En principio, podría afirmarse que las metodologías empleadas por los investigadores que trabajan con semillas es tan variada, que resulta imposible hacer comparaciones con resultados obtenidos en poblaciones del mismo taxa. Por ejemplo, ninguno de los autores mencionados reporta el valor de la proporción de rojo/rojo lejano que utilizó para sus experimentos.

Se ha demostrado que la germinación regulada por luz es desencadenada de acuerdo a la proporción de fitocromo activo respecto al total de fitocromo que contiene la semilla (Pfr/Pt). Esta característica es específica y depende de la proporción de luz roja respecto a la de roja lejana que incide sobre ella (Smith, 1972; Orozco-Segovia, 1986). Toledo (1988) reporta que *Cecropia obtusifolia* alcanza el 50% de germinación desde el cociente  $R/RL = 0.6$ ; mientras que *Piper auritum* a partir de la relación  $R/RL=1.0$ .

\* Las diferencias en los resultados pueden ser una evidencia de la variabilidad en el comportamiento de germinación de una especie en diferentes poblaciones.

\* El comportamiento de germinación de las semillas de una especie puede estar determinado con base en el medio que experimenta la planta madre durante la maduración de las mismas (Smith, 1972). Con semillas de *Arabidopsis thaliana*, Shropshire (1973) demostró que los primordios florales irradiados con luz de proporción R/RL=0.6, se mantenían latentes en la oscuridad; mientras que los que se exponían a luz roja (R/RL=7.0), germinaban hasta en un 90%. También se ha demostrado la influencia del fotoperíodo (Karssen, 1970; Gutterman, 1982) y la temperatura (Kigel, Ofir & Koller, 1977) durante el desarrollo y crecimiento de las plantas en las características de la latencia de las semillas que se producen. Particularmente para el complejo *Bidens pilosa*, los trabajos de Fenner (1980a) sugieren que el requerimiento de luz para germinar es inducido en las semillas expuestas a la luz que se filtra bajo la cobertura vegetal (baja proporción R:RL).

Ni en el presente trabajo ni en los que se mencionaron anteriormente, se caracterizó el clima lumínico bajo el que se desarrollaron y colectaron los aquenios utilizados en los experimentos, lo que podría contribuir a las aparentes



contradicciones en los requerimientos de germinación de las mismas.

## 2) RESULTADOS OBTENIDOS

En este trabajo se demostró que el heteromorfismo que se presenta en los aquenios producidos por *B. odorata* está asociado con diferencias en su comportamiento de germinación.

En todas las condiciones de luz y temperatura que se experimentaron, se observó un incremento en la velocidad y el porcentaje total de germinación conforme aumentó el tamaño de la semilla.

Los bajos porcentajes de germinación que se presentaron en las semillas provenientes de aquenios cortos (<56%), en comparación con las de los largos (<95%), sugieren cierto retraso para que se lleve a cabo este proceso en los de 4mm. Este comportamiento sugiere cierta diferencia en los estados de latencia de los distintos morfos.

Al igual que los aquenios provenientes de las flores del rayo de *Heterotheca subaxillaris* var. *subaxillaris* (Baskin & Baskin, 1976) y *Heterotheca latifolia* (Venable & Levin, 1985) (ambas pertenecientes también a la familia de las Compositae), las semillas pequeñas de *B. odorata* requieren cierto periodo de post-maduración para maximizar el porcentaje de germinación. Esto puede demostrarse con base en el incremento del mismo conforme aumenta el periodo

de almacenamiento en seco de los aquenios de esta especie. La diferencia que se obtiene entre los porcentajes iniciales de los tamaños extremos se va haciendo menor hasta no ser estadísticamente significativa.

Ya que nuestros experimentos se realizaron en un periodo relativamente corto, debido a la germinación tan acelerada de los morfos de mayor tamaño, se podría cuestionar si en *B. odorata* se presenta el patrón de germinación temprana y tardía que se encuentra en especies como *Rumex obtusifolius* y *Rumex crispus* (Cavers & Harper, 1966), *Heterotheca latifolia* (Venable & Levin, 1985) y *Heterosperma pinnatum* (Bárquez, 1984; Morales, 1986; Venable et al, 1987) por ejemplo.

Muchos trabajos han demostrado la importancia del tiempo de emergencia de las plántulas para el éxito en el establecimiento de una especie. Según Silvertown (1985) "una diferencia de tan sólo un día en el tiempo de emergencia de una cohorte puede tener efectos significativos en la adecuación de las plántulas que emergen después". En los experimentos de Symonides (1977) (citado en Silvertown, 1980) las plántulas de *Androsace septentrionalis* que emergen al segundo día disminuyen su porcentaje de sobrevivencia en un 20%. Posteriormente, de las que emergieron al cuarto día sobrevivieron menos del 10%. Por otra parte, los experimentos de Black & Wilkerson (1963), Weavers & Cavers (1979) y Cook (1980), reafirman la importancia del "orden de emergencia" (sensu Weaver & Cavers, 1979) para reducir las

tasas de mortalidad en Trifolium subterraneum, Rumex crispus y Rumex obtusifolius y Viola blanda, respectivamente.

Por otra parte, en el trabajo que realizaron Koller & Roth (1964) con Gymnarrhena micrantha (una especie del desierto y estepas de Negev, Israel), confirman la ventaja de aún unas horas de diferencia en el tiempo de germinación de morfos distintos debido a las condiciones favorables de humedad tan efímeras del desierto.

Según Silvertown (1980), cualquier factor que le permita a una planta comenzar a desarrollarse antes que sus vecinos, le confiere cierta ventaja competitiva.

La situación no parece ser exactamente la misma para una especie que se establece en medios altamente variables con perturbaciones recurrentes, en donde la germinación temprana puede ser ventajosa siempre y cuando no suceda algún evento desfavorable capaz de eliminar a la población (Bunting, 1960; Cavers & Harper, 1966; Burt, 1977; Venable & Levin, 1985). En este caso, cualquiera que sea la causa de la latencia de una parte de la población, se ha interpretado como una forma de ampliar el período de germinación de las plantas, proporcionando un número mayor de oportunidades de establecimiento.

Al igual que en otras especies que presentan diferencias en el comportamiento germinativo de sus semillas, parece ser que el retardo en la germinación de los morfos más pequeños de B. odorata se debe a las características de la testa. Los experimentos de Forsyth &

Brown (1982) han sugerido la presencia de un inhibidor en la misma, ya que al lavar las semillas cortas del complejo Bidens pilosa se acelera e incrementa su porcentaje de germinación.

El comportamiento diversificado de germinación regulado por la cubierta de la semilla (tejido maternal) se ha considerado como una estrategia paternal que controla la germinación de su progenie imponiendo la latencia en unas y disparando la germinación en otras, haciendo una "apuesta complementaria" (bet-hedging) a la variación temporal del ambiente (Westoby, 1981; Silvertown, 1984; 1985).

Aunque los resultados obtenidos indican que toda la población de semillas de Bidens odorata son fotoblásticas positivas, ya que su germinación es inhibida en condiciones de oscuridad y de luz roja lejana (Côme 1970), en este trabajo se presentan evidencias de la diferencia en los requerimientos de luz para romper la latencia y desencadenar la germinación de cada morfo.

En contraste con los aquenios largos, en donde se alcanzaron los mismos porcentajes de germinación con 1, 10 min. y 12 hrs. de exposición a la luz, en los cortos se incrementa el porcentaje al aumentar el periodo de iluminación.

Hyptis suaveolens (Wulff, 1985) muestra un rango similar de requerimientos de luz en sus semillas heteromórficas. Este va desde 5 min. en los morfos más



grandes hasta de 24 a 48 horas de iluminación para los pequeños.

Esta respuesta diferencial podría confirmar la teoría que sugiere que el polimorfismo permite el establecimiento de las semillas de una especie en más de un sitio seguro ("Safe-Site" sensu Harper, 1977). Los morfos pequeños podrían ser solamente colonizadores de claros, en donde el período de iluminación puede ser lo suficientemente prolongado para permitir que germinen. Sus requerimientos más estrictos de germinación parecen estar basados en "los mecanismos de fotocontrol tan precisos de las especies pioneras, al tener la potencialidad para detectar la duración de los rayos de luz directa que inciden en el suelo" (Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia, 1987).

Estos mecanismos fisiológicos proporcionan a los achenios cortos, una forma de responder al cambio en la calidad espectral de la luz, una de las señales ambientales que se manifiesta como resultado de la perturbación del habitat. Para los achenios largos probablemente la incidencia de un rayo de sol que penetre entre la cobertura sería suficiente para promover la germinación. Este menor control podría relacionarse con la posibilidad de establecimiento en un rango ambiental más amplio inmediatamente después de la dispersión.

El comportamiento germinativo de *B. odorata* podría ser comparable a lo que Venable (1985) ha llamado heteromorfismo de alto y bajo riesgo (High risk-Low risk).

La estrategia de alto riesgo, podría estar conformada por los aquenios de mayor tamaño. Estos morfos presentan un patrón de germinación temprana que, aunque puede tener ciertas desventajas si es seguida de condiciones desfavorables para el establecimiento, si es exitosa le permiten a la especie enfrentarse a un rango microambiental más amplio.

La estrategia de bajo riesgo estaría representada por los aquenios de menor tamaño, en donde los mecanismos fisiológicos que regulan la germinación parecen proporcionar una detección más precisa del medio, permitiendo el establecimiento principalmente en zonas abiertas, en donde por lo menos por un tiempo, se evitará competencia por recursos.

El presente trabajo, realizado desde una perspectiva ecofisiológica, puede contribuir a proporcionar evidencias de que el heteromorfismo, que en *B. odorata* podría ser de origen estructural (Burt, 1977; Harper et al., 1970; Silvertown, 1984), está relacionado con mecanismos fisiológicos de germinación que le proporcionan, incluso a la progenie de un mismo individuo, una capacidad diferencial para colonizar el medio ambiente, lo que podría contribuir a sus características para invadir efectivamente los medios perturbados.



### 3) EXPERIMENTOS COMPLEMENTARIOS

A continuación se proponen una serie de experimentos que complementarían este trabajo:

\* En principio, sería interesante realizar los mismos experimentos por un período de tiempo más largo que permita determinar, el tiempo que requiere toda la población para romper la latencia (especialmente los aquenios cortos.)

\* Las pruebas de germinación que se realizaron con semillas de diferentes períodos de almacenamiento en seco, proporcionaron resultados interesantes acerca del cambio en los requerimientos de luz para desencadenar la germinación en los distintos morfos. Las semillas de tamaño más grande pierden más rápido su requerimiento de luz para germinar: Las condiciones de oscuridad inhibieron la germinación de toda la población de semillas hasta los 4 meses de almacenamiento. A los 7 meses de almacenamiento aumentó la germinación de las semillas de 7 mm., pero la de las de 4mm. todavía es baja. A los 16 meses se pierde la diferencia. Los dos morfos alcanzan casi un 60%.

Aunque el almacenamiento en seco no representa las condiciones en las que se mantienen las semillas en su medio natural, los anteriores resultados sugieren que, por lo menos potencialmente, hay un cambio en la sensibilidad a la luz en las semillas para disparar la germinación. La pérdida de la sensibilidad a la luz se ha interpretado con base en

la tasa de conversión del fitocromo inactivo a su forma activa (Smith, 1972; Orozco-Segovia, 1986) por lo que estos experimentos podrían indicar, un mecanismo fisiológico diferencial en los morfos.

Sería más interesante comprobar el cambio en la latencia que sufren las diferentes semillas que produce esta especie, en las condiciones de enterramiento del suelo. Esto sería una manera más adecuada para predecir el comportamiento de una población de semillas en su medio natural, tanto en tiempo como en espacio.

Este tipo de experimentos se ha realizado obteniendo resultados interesantes. En semillas de Piper auritum se ha demostrado que los requerimientos de fotoperíodo disminuyen después de permanecer 4 meses enterradas en el suelo. En Tridax procumbens L. y Digitaria ciliaris (Retz.) Koel., entre otras especies arvenses tropicales, Marks & Nwachuku (1986) han demostrado también, cambios en los requerimientos de luz durante diferentes períodos de enterramiento de las semillas.

Este tipo de experimento permitiría determinar, por otra parte, la viabilidad y longevidad de las diferentes semillas dentro de sus condiciones naturales.

\*El desarrollo de plantas de Bidens odorata en condiciones contrastantes de luz (Diferentes proporciones de R/RL), permitiría determinar los requerimientos de

germinación de las semillas en base al medio que experimenta la planta madre durante su maduración.

Por otra parte, enterrar las semillas producidas por estas plantas permitiría conocer con mayor exactitud las formas de inducción de la latencia en las mismas (ya sea por efecto de las bajas proporciones de luz roja lejana o por las condiciones de oscuridad en el suelo).

## CONCLUSIONES

\* Bidens odorata Cav. produce aquenios de diferente forma, tamaño, peso y textura.

\* El heteromorfismo que se presenta en los aquenios de B. odorata está claramente asociado con diferencias en el comportamiento de germinación .

\* En la mayoría de las condiciones de luz y temperatura que se experimentaron, se observa un incremento en la velocidad y el porcentaje de germinación conforme aumenta el tamaño del aquenio.

\* Aunque B.odorata produce semillas fotoblásticas positivas, debido a que su germinación es inhibida en condiciones de luz roja lejana y oscuridad, se observa una diferencia marcada en los requerimientos de luz de cada morfo:

En los aquenios cortos aumenta la velocidad y el porcentaje de germinación conforme aumenta el período de iluminación; en los largos se alcanza hasta un 90% de germinación con sólo 1 minuto de exposición a la luz.

\* El almacenamiento en seco alteró la respuesta de germinación en los aquenios heteromórficos diferencialmente:

En condiciones de luz se incrementó el porcentaje de germinación de los aquenios cortos conforme aumentó el periodo de almacenamiento en seco.

En condiciones de oscuridad, se incrementa el porcentaje de germinación. Esto ocurre primero en las semillas más grandes.

Se alteró el tiempo necesario para la fotorreversión. Después de un año de almacenamiento en seco, en los aquenios cortos el período de luz roja lejana no fue suficiente para efectuar la fotorreversión.

\* A 25°C constante, los aquenios de 4mm. de longitud alcanzaron el 50% de germinación desde los 19 hasta los 25 °C; en las de 7mm. se obtuvo más de 70% de germinación desde los 19 hasta los 27 °C.

\* Las fluctuaciones de temperatura no incrementaron los porcentajes de germinación obtenidos a 25°C constante. La fluctuación de 25/35°C fue menos inhibidora de la germinación de los morfos más grandes.

## BIBLIOGRAFIA

ANDERSON, E. (1954). *Plants man and life*. A. Melrose, London.  
251 pp.

ANGEVINE, M. W. & B. F. CHABOT (1979). Seed germination syndromes in higher plants. En: Solbrig, O.T.; S. Jain; G. B. Johnson & P.H. Raven (eds.) *Topics in plant population biology*, Columbia University Press, pp. 188-206.

BAKER, H. G. (1965). Characteristics and modes of origin of weeds. En: Baker, H. G. & G. L. Stebbins (eds.). *The genetics of colonizing species*. Academic Press, N.Y.  
pp. 147-168.

BAKER, H. G. (1972a). Human influences on plant evolution.  
*Econ. Bot.* 26:32-43

BAKER, H. G. (1972b). Seed weight in relation to environmental conditions in California. *Ecology* 53(6):997-1010.

BAKER, H. G. (1974). The evolution of weeds. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5:1-24.



- BAKER, G. A. & D. J. O'DOWD (1982). Effect of parent plant density on the production of achene types in the annual *Hypochoeris glabra*. *J. Ecol.* 70:201-215.
- BALLARD, R. (1986). *Bidens pilosa* complex (Asteraceae) in North and Central America. *Amer. J. Bot.* 73(10):1452-1465.
- BASKIN, J. M. & C. C. BASKIN (1975). Ecophysiology of seed dormancy and germination in *Torilis japonica* in relation to its life cycle strategy. *Bull. Torr. Bot. Club* 102(2):67-72.
- BASKIN, J. M. & C. C. BASKIN (1976). Germination dimorphism in *Heterotheca subaxillaris* var. *subaxillaris*. *Bull. Torr. Bot. Club* 103(5):201-206.
- BARTON, L. V. (1962). The germination of weed seeds. *Weeds* 10:174-181.
- BASURTO, P. F. (1982). Huertos familiares en dos comunidades nahuas de la Sierra Norte de Puebla: Yancuictlalpan y Cuauhtapanaloyan. Tesis de Licenciatura, Fac. Ciencias, U.N.A.M.
- BIBBEY, R. O. (1948). Physiological studies of weed seed germination. *Plant Physiol.* 23:467-484.

BLACK, J. N. (1956). The influence of seed size and depth of sowing on pre-emergence and early vegetative growth of subterranean clover (Trifolium subterraneum L.). **Aust. J. Agric. Res.** 7:98-109.

BLACK, J.N. (1958). Competition between plants of different initial seed sizes in swards of subterranean clover (Trifolium subterraneum L.) with particular reference to leaf area and the light microclimate. **Aust. J. Agric. Res.** 9:299-318.

BLACK, J. N. & G. N. WILKERSON (1963). The role of time of emergence in determining the growth of individual plants in swards of subterranean clover (Trifolium subterraneum L.). **Aust. J. Agric. Res.** 14:628-638.

BORTHWICK, H. A., S. B. HENDRICKS, E. H. TOOLE & V. K. TOOLE (1954). Action of light on lettuce seed germination. **Bot. Gaz.** 115:205-225.

BRADSHAW, A.D. (1965). Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. **Adv. Genet.** 13:115-155.

- BUNTING, A.H. (1960). Some reflections on the ecology of weeds. En: Harper, J.L. (ed.). *The biology of weeds*, Blackwell Scientific Publ., Oxford pp. 11-26.
- BURQUEZ, A. (1984). *Herencia de características de historia de vida en Heterosperma pinnatum Cav.* Tesis de grado (Maestro en Ciencias), Fac. de Ciencias, U.N.A.M.
- BURTT, B. L. (1977). Aspects of diversification in the capitulum. En: Heywood, V.H.; J. B. Haborne & B. L. Turner (eds.). *The biology and chemistry of the Compositae*. Academic Press, London. pp. 41-59.
- CAPINERA, J.L. (1979). Qualitative variation in plants and insects: effects of propagule size on ecological plasticity. *Am. Nat.* 114(3):350-361.
- CAVERS, P.B. & J. L. HARPER (1966). Germination polymorphism in Rumex crispus and Rumex obtusifolius. *J. Ecol.* 54: 367-382.
- CIDECIYAN, M. A. & A. J. C. MALLOCH (1982). Effects of seed size on the germination, growth and competitive ability of Rumex crispus and Rumex obtusifolius. *J. Ecol.* 70:227-232.

- COME, D. (1970). *Les obstacles à la germination*, Masson et cie. editeurs, Paris.
- COOK, R.E. (1975). The photoinductive control of seed weight in *Chenopodium rubrum* L. *Amer. J. Bot.* 62(4):427-431.
- COOK, R. E. (1980). Germination and size dependent mortality in *Viola blanda*. *Oecologia* 47:115-117.
- CORRE, W. J. (1983). Growth and morphogenesis of sun and shade plants II. The influence of light quality. *Acta Bot. Neerl.* 32(3):185-202.
- DE WET, J.M.J. & J. R. HARLAN (1975). Weeds and domesticates: evolution in the man made habitat. *Econ. Bot.* 29:99-107.
- ESPINOSA, G. F. (1978). La evolución de las especies vegetales silvestres asociadas a la perturbación humana: Un enfoque hacia las plantas arvenses. *Biologia* 8:25-37.
- FENNER, M. (1980a). The induction of a light requirement in *Bidens pilosa* seeds by leaf canopy shade. *New Phytol.* 84:103-106.
- FENNER, M. (1980b). The inhibition of germination of *Bidens*

*pilosa* seeds by leaf canopy shade in some natural vegetation types. *New Phytol.* 84: 95-101.

FORSYTH, C. & N. A. C. BROWN (1982). Germination of the dimorphic fruits of *Bidens pilosa* L. *New Phytol.* 90:151-164.

FRANKLAND, B. (1976). Phytochrome control of seed germination in relation to the light environment. En: Smith, H. (ed.). *Light and plant development*. Butterworths, London pp. 477-491.

FRANKLAND, B. (1981). Germination in shade. En: Smith, H. (ed.). *Plants and the daylight spectrum*. Academic Press, London. pp. 187-204.

GARCIA, E. (1970). Los Climas del Estado de Veracruz (Según el Sistema de Clasificación de Köeppen modificado por la autora). *Anales del Instituto de Biología, U.N.A.M.* 41, Serie Botánica (1):3-42.

GRIME, J. P. (1979). *Plant strategies and vegetation processes*. Wiley, Chichester, UK and New York, U.S.A.

GROSS, K. L. (1984). Effects of seed size and growth form on seedling establishment of six monocarpic perennial plants. *J. Ecol.* 72:369-387.

- GUTTERMAN, Y. (1982). Phenotypic maternal effect of photoperiod on seed germination. En: Khan, A. A. (ed.). **The physiology and biochemistry of seed development, dormancy and germination**. Elsevier Biomedical Press. pp. 67-79.
- HADAC, E. & V. HADACOVA (1969). Notes on the ecology and distribution of *Bidens pilosa* L. in Cuba. **Folia Geobot. Phytotax.**, Praha 4:165-173.
- HARLAN, J.R. (1965). The possible role of weed races in the evolution of cultivated plants. **Euphytica** 14: 173-176.
- HARLAN, J. R. (1975). **Crops and man**. American Society of Agronomy. Crop Science Society of America, Madison, Wisconsin.
- HARLAN, J. R. & J. M. J. DE WET (1965). Some thoughts about weeds. **Econ. Bot.** 19:16-24.
- HARPER, J.L. (1957). The ecological significance of dormancy and its importance in weed control. **Proc. IV Int. Congr. Crop Prot. Hamburg** . 1:415-420.
- HARPER, J.L. (1960). **The biology of weeds**. Blackwell Scientific Publ. Oxford.



- HARPER, J.L. (1965). Establishment, aggression and cohabitation in weedy species. En: Baker, H.G. & G.L. Stebbins (eds.). *The genetics of colonizing species*. New York Academic Press, pp. 243-269.
- HARPER, J. L. (1977). *Population biology of plants*. Academic Press, New York, London, 892 pp.
- HARPER, J. L.; P.H. LOVELL & K. G. MOORE (1970). The shapes and sizes of seeds. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1:327-356.
- HOLZNER, W. (1982). Concepts, categories and characteristics of weeds. En: Holzner, W. & N. Numata (eds.). *Biology and Ecology of weeds*, Dr. W. Junk Publisher, The Hague. pp.3-19.
- HOLZNER, W., I. HAYASHI & J. GLAUNINGER (1982). Reproductive strategy of annual agrestals. En: Holzner, W. & N. Numata (eds.) *Biology and Ecology of Weeds*, Dr. W. Junk Publisher, The Hague. pp. 111-121.
- ILLSEY, G. C. (1984). *Vegetación y producción de la milpa bajo roza-tumba-quema en el ejido de Yaxcabá, Yucatán, México (con énfasis en la vegetación arvense)*. Tesis de

licenciatura, Universidad Autónoma Michoacana de San  
Nicolás Hidalgo.

- JANZEN, D. H. (1977). Variation in seed size within a crop of a Costa Rican *Mucuna andreana* (Leguminosae). *Amer. J. Bot.* 64(3):347-349.
- KARSSSEN, C. M. (1970). The light promoted germination of the seeds of *Chenopodium album* L. III. The effect of the photoperiod during growth and development of the plants on the dormancy of the produced seeds. *Acta Bot. Neerl.* 19:81-94.
- KARSSSEN, C. M. (1982). Seasonal patterns of dormancy in weed seeds. En: Khan, A. A. (ed.). *The physiology and biochemistry of seed development, dormancy and germination*. Elsevier Biomedical Press. pp. 243-270.
- KIGEL, J., M. OFIR & D. KOLLER (1977). Control of the germination responses of *Amaranthus retroflexus* L. seeds by their parental photothermal environment. *J. Exp. Bot.* 28(106):1125-1131.
- KING, T. J. (1975). Inhibition of seed germination under leaf canopies in *Arenaria serpyllifolia*, *Veronica arvensis* and *Cerastium holosteoides*. *New Phytol.* 75:87-90.

- KOLLER, O. & N. ROTH (1964). Studies on the ecological and physiological significance of amphicarpy in *Gymnarrhena micrantha* (Compositae). *Amer. J. Bot.* 51:26-35.
- MARKS, M. K. & A. C. NWACHUKU (1986). Seed-bank characteristics in a group of tropical weeds. *Weed Res.* 26:151-157.
- MARSHALL, D. (1986). Effect of seed size on seedling success in three species of *Sesbania* (Fabaceae). *Amer. J. Bot.* 73(4):457-464.
- MARTINEZ, M. (1969). *Las plantas medicinales de México*. 5a. ed., Ed. Botas, 657 pp.
- MAUN, M. A. & P. B. CAVERS (1971). Seed production and dormancy in *Rumex crispus* L. The effects of removal of cauline leaves at anthesis. *Can. J. Bot.* 49:1123-1130.
- MAURYA, A. N. & R. S. AMBASHT (1973). Significance of seed dimorphism in *Alysicarpus monilifer* DC. *J. Ecol.* 61: 213-217.
- MAYER, A. M. & A. POLJAKOFF-MAYBER (1975). *The germination of seeds* 2a. ed., Pergamon Press Ltd., Headington Hill Hall, Oxford, 192 pp.

- MEDINA, E. (1977). **Introducción a la Ecofisiología vegetal.**  
Colección de monografías científicas, serie biología #  
16. Organización de los Estados Americanos. Washington,  
D.C., 102 pp.
- MORALES, G. E. (1986). **Variación intraespecífica en la  
demografía de *Heterosperma pinnatum* Cav. (Compositae),  
una especie con aquenios polimórficos.** Tesis  
profesional, Fac. Ciencias, U.N.A.M., 111pp.
- ODUM, G. (1965). Germination of ancient seeds. **Dansk. Bot.  
Ark.** 24(2):1-69.
- OKA, H. I. & H. MORISHIMA (1982). Ecological genetics and  
the evolution of weeds. En: **Biology and Ecology of  
weeds.** Dr. W. Junk Publisher, The Hague pp. 73-85.
- ORDETZ ROS, S. (1952). **Flora apícola de la América tropical,**  
La Habana, Cuba.
- OROZCO-SEGOVIA, A. (1986). **Fisiología ecológica del  
fotoblastismo en semillas de cuatro especies del género  
*Piper* L.** Tesis de grado (Doctor en Ciencias), Fac.  
Ciencias, U.N.A.M., 112 pp.

- OROZCO-SEGOVIA, A., C. VAZQUEZ-YANES, R. COATES-ESTRADA & N. PEREZ-NASSER (1987). Ecophysiological characteristics of the seeds of the tropical forest pioneer Urera caracasana (Urticaceae). *Tree physiology* 3:375-386.
- PALMBLAD, I. G. (1969). Populational variation in germination of weedy species. *Ecology* 50(4):746-748.
- PITELKA, L. F., M. E. THAYER & S. B. HANSEN (1983). Variation in achene weight in Aster acuminatus. *Can. J. Bot.* 61:1415-1420.
- ROBERTS, H. A. & M. P. FEATS (1982). Fate of seeds of some annual weeds in different depths of cultivated and undisturbed soil. *Weed Res.* 12:316-324.
- SCHAAL, B. A. (1980). Reproductive capacity and seed size in Lupinus texensis. *Amer. J. Bot.* 67(5):703-709.
- SCHIMPF, D. J. (1977). Seed weight of Amaranthus retroflexus in relation to moisture and length of growing season. *Ecology* 65(4):1105-1112.
- SHROPSHIRE, W. Jr. (1973). Photoinduced parental control of seed germination and the spectral quality of solar radiation. *Sol. Energy* 15:99-105.



- SILVERTOWN, J. W. (1980). **Introduction to plant population ecology**. Longman Inc., N. Y., 209 pp.
- SILVERTOWN, J. W. (1984). Phenotypic variety in seed germination behaviour: the ontogeny and evolution of somatic polymorphism in seeds. **Am. Nat.** 124:1-16.
- SILVERTOWN, J. W. (1985). When plants play the field, En: Greenwood, P. H. Harvey & M. Slatkin (eds.). **Evolution. Essays in honour of John Maynard Smith**. Cambridge University Press. UK.
- SMITH, H. (1972). Light quality and germination: Ecological implications. En: Heydecker, W. **Seed Ecology**, Butterworths, London. pp. 219-231.
- SOKAL, R. R. & F. J. ROHLF (1979). **Biometria. Principios y métodos estadísticos en la investigación biológica**. H. Blume, Ed. Madrid, España.
- STANTON, M. L. (1984). Seed variation in wild radish: effect of seed size on components of seedling and adult fitness. **Ecology** 65(4):1105-1112.



- STOUTJEDIJK, P. H. (1972). Spectral transmission curves of some types of leaf canopies with a note on seed germination. *Acta Bot. Neerl.* 21:185-191.
- THOMPSON, P. A. (1981). Variations in seed size within populations of *Silene dioica* (L.). Clairv. in relation to habitat. *Ann. Bot.* 47:623-634.
- THURSTON, J. M. (1960). Dormancy in weed seeds. En: Harper, J.L. (ed.) *The biology of weeds*. Blackwell Scientific Publ. Oxford. pp. 69-83.
- TOLEDO, J. R. (1988). Diseño y uso de un gradiente de luz rojo-rojo lejano para el estudio de la germinación. Tesis profesional. Fac. de Ciencias, U. N. A. M., 74 pp.
- UNGAR, I. A. (1979). Seed dimorphism in *Salicornia europaea* L. *Bot. Gaz.* 140:102-108.
- VALIO, I. F. M. , S. L. KIRSZENZAFT & R. ROCHA (1972). Germination of achenes of *Bidens pilosa* L. . I. Effect of light of different wavelengths. *New Phytol.* 71:677-682.
- VAN ROODEN, J., L. M. A. AKKERMANS & R. VAN DER VEEN (1970). A study on photoblastism in seeds of

some tropical weeds. *Acta Bot. Neerl.* 19(2): 257-265.

VAZQUEZ-YANES, C. (1974). Studies on the germination of seeds of Ochroma lagopus Swartz. *Turrialba* 24(2):176-179.

VAZQUEZ-YANES, C. (1975). The use of a thermogradient bar in the study of seed germination in Ochroma lagopus Sw. *Turrialba* 25:328-330.

VAZQUEZ-YANES, C. (1979). Notas sobre la ecofisiología de la germinación de Cecropia obtusifolia Bertol. *Turrialba* 29(2):147-149

VAZQUEZ-YANES, C. (1980). Light quality and seed germination in Cecropia obtusifolia and Piper auritum from a tropical rain forest in Mexico. *Phyton* 38:33-35.

VAZQUEZ-YANES, C. & A. OROZCO-SEGOVIA (1982a). Seed germination of a tropical rain forest pioneer tree (Heliocarpus donell-smithii) in response to diurnal fluctuation of temperature. *Physiol. Plant.* 56:295-298.

VAZQUEZ-YANES, C. & A. OROZCO-SEGOVIA (1982b). Longevidad, latencia y germinación de semillas de Verbesina greenmanii: Efecto de la calidad de la luz.

Turrialba 32(4):457-462.

VAZQUEZ-YANES, C. & A. OROZCO-SEGOVIA (1982c). Germination of the seeds of a tropical rain forest shrub, Piper hispidum SW. (Piperaceae) under different light qualities. *Phyton* 42(2):143-149.

VAZQUEZ-YANES, C. & A. OROZCO-SEGOVIA (1984a). Ecophysiology of seed germination in the tropical humid forest of the world: A review . En: Medina, E. , H. A: Mooney & C. Vázquez-Yanes (eds.). *Physiological ecology of plants from the wet tropics*. Task for vegetation science 12. The Hague Dr W. Junk Publisher. pp.37-50.

VAZQUEZ-YANES, C & A. OROZCO-SEGOVIA (1984b). Fisiología ecológica de las semillas de árboles de la selva tropical. Un reflejo de su ambiente. *Ciencia* 35:191-201.

VAZQUEZ-YANES, C. & A. OROZCO-SEGOVIA (1987). Fisiología ecológica de semillas en la estación de biología tropical "Los Tuxtles", Veracruz, México. *Rev. Biol. Trop.* 35:85-96.

VAZQUEZ-YANES, C. & H. SMITH (1982). Phytochrome control of seed germination in the tropical rain forest pioneer

trees Cecropia obtusifolia and Piper auritum and its ecological significance. **New Phytol.** 92:477-485.

VENABLE, D. L. (1984). Using intraspecific variation to study the ecological significance and evolution of plant life histories. En: Dirzo, R & J. Sarukhán (eds.). **Perspectives on plant population biology.** Sinauer, Sunderland, Massachusetts. pp. 167-187.

VENABLE, D. L. (1985). The evolutionary ecology of seed heteromorphism. **Am. Nat.** 126(5):577-595.

VENABLE, D. L. & D. A. LEVIN (1985a). Ecology of achene dimorphism in Heterotheca latifolia I. **J. Ecol.** 73:133-145.

VENABLE, D. L. & D. A. LEVIN (1985b). Ecology of achene dimorphism in Heterotheca latifolia II. Demographic variation within populations. **J. Ecol.** 73(2):743-755.

VENABLE, D. L., A. BURQUEZ, G. CORRAL, E. MORALES & F. ESPINOZA. (1987). The Ecology of seed heteromorphism in Heterosperma pinnatum in Central Mexico. **Ecology** 68(1):65-76.

- VILLEGAS, M. (1979). **Malezas de la Cuenca de México.**  
Especies arvenses. Publ. No. 5. Instituto de Ecología,  
México.
- WALLER, D. M. (1982). Factors influencing seed weight in  
*Impatiens capensis* (Balsaminaceae). **Amer. J. Bot.**  
69(9):1470-1475.
- WELLINGTON, P. S. (1956). Studies on the germination of  
cereals. I. The Germination of wheat grains in the ear  
during development ripening and after ripening. **Ann.**  
**Bot.** 20(77):105-120.
- WESSON, G. & P. F. WAREING (1969). The role of light in the  
germination of naturally occurring populations of  
buried seeds. **J. Exp. Bot.** 20:402-413.
- WESTOBY, M. (1981). How diversified seed germination  
behaviour is selected. **Am. Nat.** 118:882-885.
- WHITMORE, T. C. (1983). Secondary succession from seed on  
Tropical rain forests. **Forestry abstracts** 44(12):767-  
779. Commonwealth Forestry Bureau.
- WILLIAMS, J. T. & J. L. HARPER (1965). Seed polymorphism and  
germination I. The influences of nitrates and low

temperatures on the germination of Chenopodium album.  
**Weed Res.** 5:141-150

WINN, A. A. (1985). Effects of seed size and microsite on seedling emergence of Prunella vulgaris in four habitats. **J. Ecol.** 73:831-840.

WULFF, R. (1973). Intrapopulational variation in the germination of seeds in Hyptis suaveolens.  
**Ecology** 54 (3):646-649.

WULFF, R. (1985). Germination of seeds of different sizes in Hyptis suaveolens : The response to irradiance and mixed red-far red sources. **Can. J. Bot.** 63:885-888.

WULFF, R. (1986). Seed size variation in Desmodium paniculatum I. Factors affecting seed size.  
**J. Ecol.** 74:87-98.

YOUNG, J. A. & R. A. EVANS (1976). Responses of weed populations to human manipulations of the natural environment. **Weed Sci.** 24(2):186-190.

ZOHARY, M. (1962). "Plant life of Palestine, Israel and Jordan. Ronald Press, New York.