

La diversidad funcional del ecosistema

Alma Orozco Segovia, Alicia Gamboa de Buen y Víctor L. Barradas Miranda

Departamento de Ecología Funcional, Instituto de Ecología,

Universidad Nacional Autónoma de México

aorozco@ecologia.unam.mx

Introducción

La diversidad biológica de un área o comunidad lleva implícita la diversidad morfológica y funcional de sus integrantes (Petchey y Gaston 2006), la cual puede rebasar por varios órdenes de magnitud a la diversidad de especies. Esto implica que los procesos de degradación de los ecosistemas tienen un costo real mayor al considerado a través de los parámetros que en la actualidad se incluyen en los índices de diversidad. Cuando hablamos de plantas o animales con facilidad podemos imaginarnos la diversidad morfológica. En plantas, el ejemplo más claro lo representan las diferencias morfológicas y funcionales entre las hojas de sol y de sombra de un mismo individuo. En particular, en el Pedregal de San Ángel, ésta se expresa en la talla y forma biológica de especies como *Buddleia cordata* y *Wigandia urens* cuya forma biológica puede ser arbórea o arbustiva dependiendo del sustrato en el que estas plantas se establecen (Fig. 1); así como en el grado de pubescencia de las hojas de *W. urens*, la cual está relacionada con la edad de la planta y la heterogeneidad ambiental (Cano-Santana y Oyama 1994), en especial con la disponibilidad de agua (Cano-Santana y Oyama 1992a; Pérez-Estrada 1992). Esta variabilidad incide también en la calidad del alimento disponible para los herbívoros (Cano-Santana y Oyama 1992b). La diversidad funcional es menos obvia a pesar de que puede medirse a distintas escalas, lo que incluye los cambios fenológicos a nivel ecosistémico que son observables en el Pedregal de San Ángel durante la época lluviosa del año y la seca (Meave *et al.*, 1994,



Fig. 1. Formas Biológicas de *Wigandia urens*.

Figuroa-Castro *et al.*, 1998). Dada la estrecha relación que existe entre forma y función recientemente se ha propuesto que tanto las características morfológicas, como las funcionales, deben estar incluidas en el término “diversidad funcional” (Violle *et al.*, 2007).

Desde el siglo XIX para Darwin la diversidad funcional fue tema de interés (Darwin 1967). Los ecólogos retomaron este tema en los años 70s (Grime 1974) y en especial en las últimas dos décadas del siglo XX y durante el presente siglo. Es un concepto que ha sido redefinido con base en estudios realizados principalmente en animales para referirse a cambios funcionales que ocurren a nivel población, individuo, órgano, tejido y célula incluso en lapsos de tiempo muy pequeños (Spicer y Galston 1999). La expresión de la diversidad funcional

a distintas escalas es el resultado de la interacción entre los organismos y su ambiente, el cual está estructurado como una compleja red de interacciones entre sus distintos componentes, tanto bióticos como abióticos. Dentro de las comunidades vegetales, las especies que integran cada grupo funcional interactúan entre sí y también se ensamblan con los componentes de otros grupos funcionales por lo que la identidad funcional de los componentes es relevante, así como la reiteración de éstos (Petchey y Gaston 2002). En este contexto la diversidad funcional y otras características propias del individuo determinan el papel funcional de la especie y de los individuos dentro del ecosistema.

Hábitat y diversidad funcional

El Pedregal de San Ángel constituye un hábitat singular en el que es posible observar un fenómeno poco común en el planeta: la sucesión primaria. El sustrato de origen volcánico tiene una serie de peculiaridades, entre ellas la discontinuidad y la heterogeneidad del microrelieve, con la consecuente distribución heterogénea del suelo, la humedad y la temperatura. Esto se refleja en la distribución heterogénea de la vegetación (Rzedowski, 1994). Las características de la roca volcánica (consistencia y color) y la altitud (≥ 2240 m snm) a la que se encuentra la Reserva del Pedregal favorecen amplias fluctuaciones diurnas de temperatura (Fig. 2). A pesar de que la temperatura promedio anual es de 15.5°C (Barradas *et al.*, 1999), dentro del valle de México el Pedregal de San Ángel es una isla de calor en la que crece un gran número de especies de filiación tropical (70% de los géneros) y un menor número de especies de origen templado (17%) y cosmopolita (12%, Herrera y Almeida 1994). Este ambiente también se caracteriza por una marcada distribución estacional de la precipitación (Fig. 3) y por presentar aridez edáfica, lo que explica la presencia en la Reserva del Pedregal de grupos funcionales propios de zonas áridas. Estos factores juegan un papel importante en el crecimiento y desarrollo de las diferentes especies de plantas que ahí habitan. Entre otras cosas la estacionalidad determina el carácter caducifolio de las plantas (Alvim y Alvim 1978, Medina 1983) y otros mecanismos fisiológicos que permiten a las plantas desenvolverse en este ambiente.

La precipitación anual en el Pedregal de San Ángel es en promedio 803 mm anuales (Barradas *et al.*, 1999), la cual duplica o triplica la precipitación en zonas áridas. Sin embargo, el sustrato, lo somero de los suelos y la altitud, con la consecuente amplia fluctuación de temperatura; favorecen que haya una gran percolación, poca retención del agua y una alta tasa de evaporación. La consecuente aridez edáfica ha determinado el desarrollo de un matorral xerófilo en lugar de un bosque de encino como correspondería para el Valle de México (Rzedowski 1994). La heterogeneidad temporal y espacial del Pedregal de San Ángel ha favorecido la existencia de una gran diversidad de microambientes ante la cual debe responder la diversidad morfo-funcional de las plantas, animales y otros organismos que lo habitan.

En el presente trabajo trataremos algunos aspectos de las bases moleculares de la diversidad funcional, la diversidad funcional a nivel organismo y ecosistémico. El estudio del Pedregal de San Ángel, desde el punto de vista funcional se ha abordado en forma muy limitada, básicamente se han tratado aspectos relacionados con el intercambio planta atmósfera, algunos aspectos reproductivos, la relación planta herbívoros y la germinación de varias especies. Aunque éste no ha sido el enfoque de otros trabajos realizados en esta zona, se pueden inferir respuestas funcionales de ellos.

Las poblaciones y sus individuos

Si bien la identificación de grupos funcionales dentro de un ecosistema conduce a la comprensión de su funcionalidad como una unidad y debe ser la base para instrumentar su restauración, la cual en el Pedregal de San Ángel solo ha sido abordada muy recientemente (Antonio-Garcés 2008), ésta es una aproximación muy gruesa al conocimiento y la evaluación de la diversidad funcional contenida en el matorral xerófilo del Pedregal. Dos procesos a través de los cuales podemos profundizar en ésta son: la germinación en la que se pueden identificar variaciones específicas, individuales; anuales e interanuales y el intercambio de gases planta atmósfera, en el que incluso se pueden identificar variaciones diurnas entre los individuos de una población.

Para entender la diversidad funcional que se expresa a través de la germinación tenemos que concebir a las se-

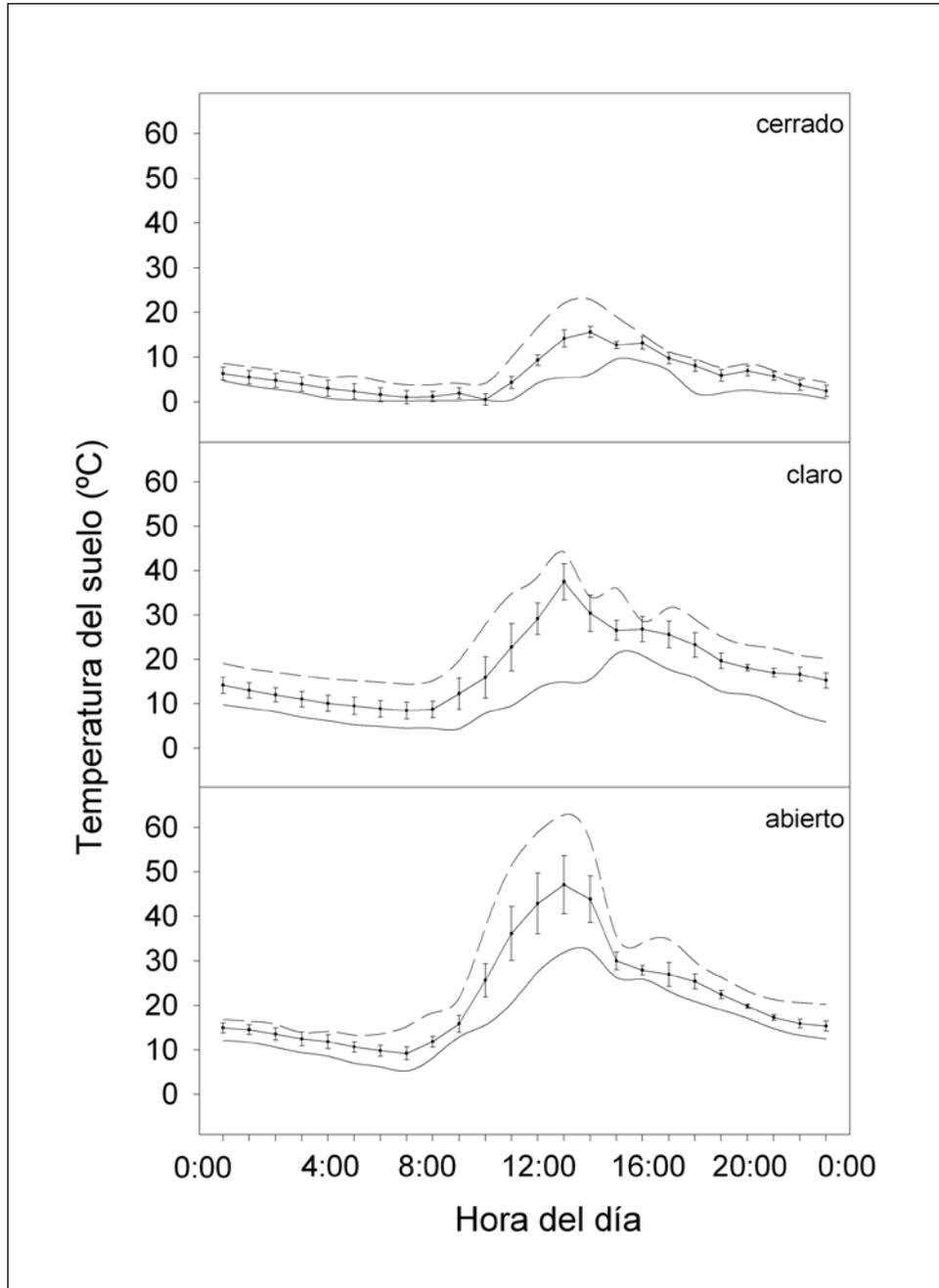


Fig. 2. Fluctuación de temperatura diurna en la Reserva del Pedregal de San Ángel.

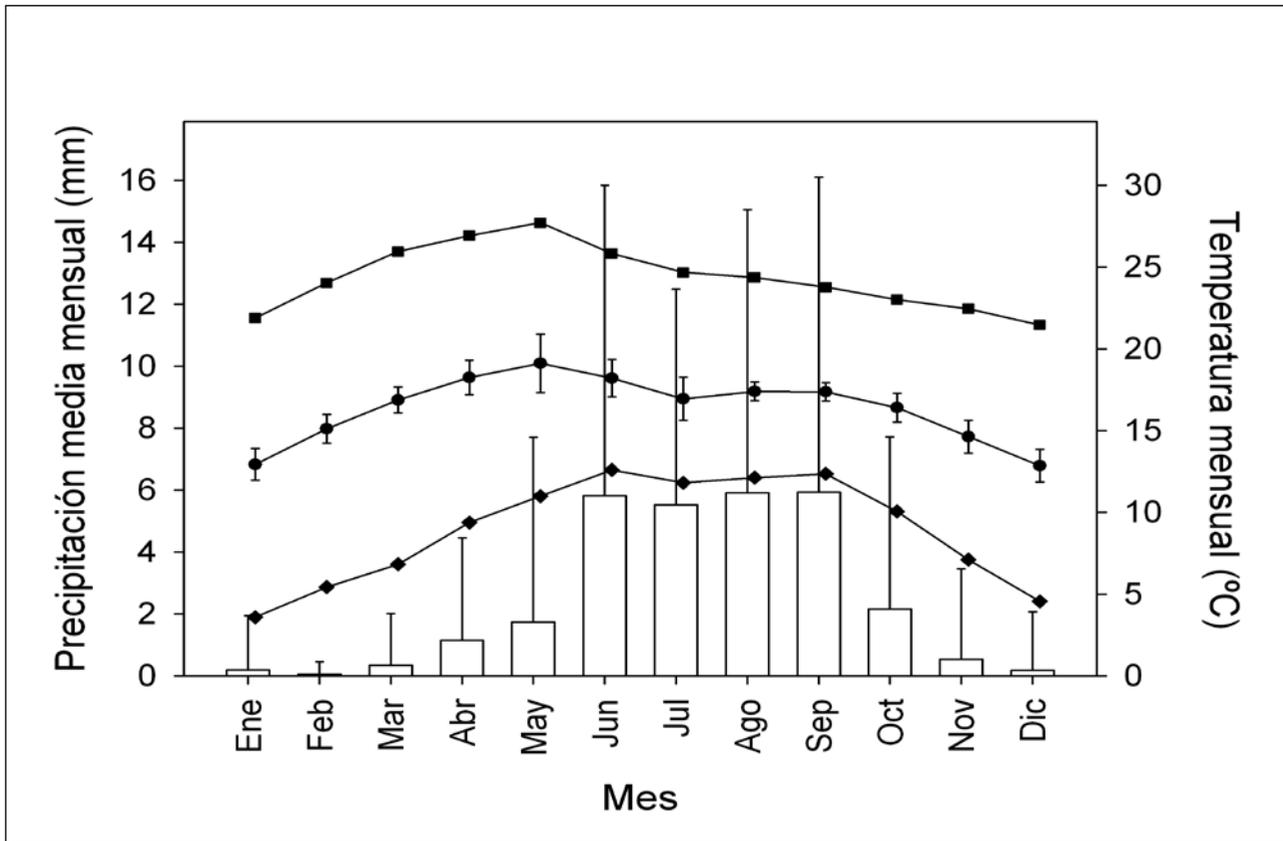


Fig. 3. Valores promedio de la distribución anual de la temperatura y la precipitación de 1995 a 2003. (●) temperatura promedio, (■) temperatura máxima, (◆) temperatura mínima.

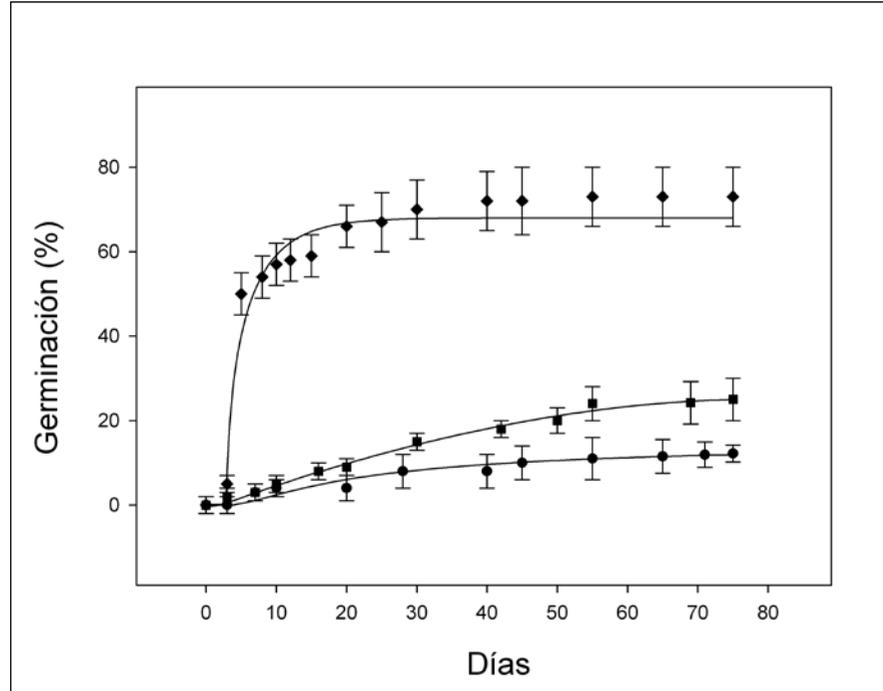
millas como individuos que tienen una historia que se inicia con la fecundación del óvulo, se continúa con la dispersión y la permanencia en el suelo y concluye con la germinación (Chambers y MacMahon 1994). Tampoco podemos dejar al margen el efecto de la comunicación materna con la semilla a través del desarrollo y por lo tanto el efecto de las circunstancias en que crece la planta madre en éste.

Por otra parte, para abordar la diversidad funcional a través de la germinación es necesario definir que ésta es una respuesta todo o nada, es decir una semilla germina o no, como señala Vleeshouwers *et al.*, (1995); sin embargo, es un proceso que se estudia en muestras de las semillas producidas por una población en las que hay una distribución normal de la sensibilidad a determinado factor (luz, temperatura, humedad), en la profundidad de su reposo (quiescencia o latencia) o en las características de las cubiertas seminales que pueden o no

imponer una restricción a la germinación del embrión (el cual puede ser poco vigoroso—latencia fisiológica) o impedir la entrada de agua al interior de la semilla.

Dentro de una población, cohorte o muestra de semillas de *Senna multiglandulosa* se pueden identificar de manera muy clara, subpoblaciones funcionalmente diferentes. Las especies de éste genero presentan una cubierta dura e impermeable, por lo que solo germinan después de ser expuestas a escarificación ácida, a tratamientos con altas temperaturas en un horno, inmersión en agua hirviendo o haciéndoles una incisión en la cubierta seminal (Baskin *et al.*, 1998). En particular *S. multiglandulosa* también presenta latencia fisiológica, por lo que a pesar de que su germinación se incrementa en relación directa con el tiempo de inmersión (1 a 10 minutos, Plata-Álvarez 2002) en ácido sulfúrico concentrado (al 98%), solo presenta altos porcentajes de germinación cuando a las semillas escarificadas se le adiciona ácido

Fig. 4. Germinación de semillas de *Senna multiglandulosa*. (●) semillas control, (■) semillas escarificadas con ácido sulfúrico concentrado durante 8 minutos, (◆) semillas escarificadas 8 minutos y germinadas con 300 ppm de AG_3 adicionado al medio de germinación. Las barras indican 2 veces el error estándar. Datos tomados de Plata-Álvarez (2002).



giberélico (AG_3) en el sustrato de germinación. Las semillas que germinan en cada tratamiento de escarificación presentan diferentes grados de impermeabilidad y dureza de la cubierta seminal, la escarificación elimina su latencia física (impuesta por la cubierta impermeable) y el debilitamiento de la cubierta seminal permite la protrusión de las radículas de embriones con inmadurez fisiológica superficial. Después del tratamiento simultáneo de AG_3 y escarificación se puede identificar a la fracción de la población que tiene cubierta impermeable y latencia fisiológica profunda, por lo que requiere de ambos tratamientos. El bajo porcentaje de semillas que germinan en el control representa a la subpoblación que carece de cubierta impermeable y de latencia fisiológica (Fig. 4). Podemos seguir desglosando las diferencias entre los individuos que componen la muestra, es decir, las semillas que germinan en el día 2, 3, ... 40, las cuales presentan diferencias entre sí en la profundidad de los dos tipos de latencia. Esta detallada descripción resultaría ociosa si éstas pequeñas diferencias no fueran el resultado de la interacción entre la planta madre y su ambiente (efecto materno) y no tuvieran consecuencias en el establecimiento de la plántula y en la formación y dinámica del banco de semillas del suelo.

El ambiente materno y la diversidad funcional

La variabilidad funcional en las especies es producto de factores múltiples, en la que los efectos maternos también son diversos: la condición ambiental de la planta madre durante el desarrollo, la secuencia en que se desarrollan las flores o la inflorescencia, la posición de la flor dentro de la inflorescencia y la posición de la semilla dentro del fruto (Wulff 1995). Ya que de todos estos factores depende el aporte que hace la planta madre de nutrientes y hormonas a las semillas y las condiciones en las que, en la última etapa del desarrollo seminal, se lleva cabo el secado de éstas; y por ende el vigor del embrión, y las características de las cubiertas seminales (P. e. dureza) y de la latencia.

Para ejemplificar la forma en la que el ambiente afecta a la planta madre y ésta a su vez a las semillas analizaremos los casos de *Opuntia tomentosa* y *Dahlia coccinea*. La primera especie tiene una cubierta muy dura, pero permeable al agua (Orozco-Segovia *et al.*, 2007), la cual restringe la germinación de un embrión funcionalmente inmaduro. En *O. tomentosa* el grosor de la cubierta seminal y su

dureza tienen una relación con la temperatura. En años más cálidos y con menor precipitación hay una mayor inversión en la cubierta seminal (Fig. 5), y en consecuencia la cubierta es más dura, lo que se demuestra en el laboratorio. Las semillas de años más secos (1998) requieren de 1:30 h de inmersión en ácido sulfúrico y giberelinas para germinar, éstas ayudan a que el embrión funcionalmente inmaduro tenga el vigor para romper la cubierta seminal (Fig. 6) ; mientras que las semillas de años relativamente más frescos y lluviosos (2000) germinan después de 5 minutos de inmersión en éste. Después de 7 meses de almacenamiento las semillas aún requieren 1:30 h para germinar pero pierden el requerimiento de giberelinas (Olvera-Carrillo *et al.*, 2003). En *D. coccinea*, en años con temperaturas mínimas más bajas la profundidad de la latencia es mayor (Fig. 7), por lo que no pierden su viabilidad tan rápido como las de años con temperaturas mínimas más altas (Vivar-Evans *et al.*, 2006).

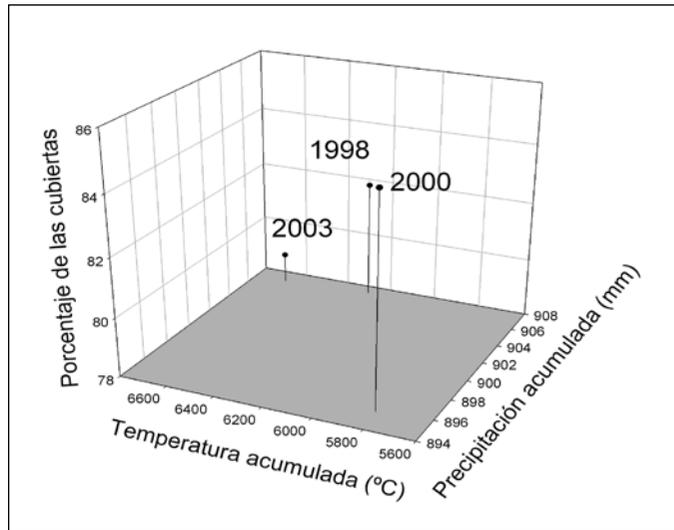
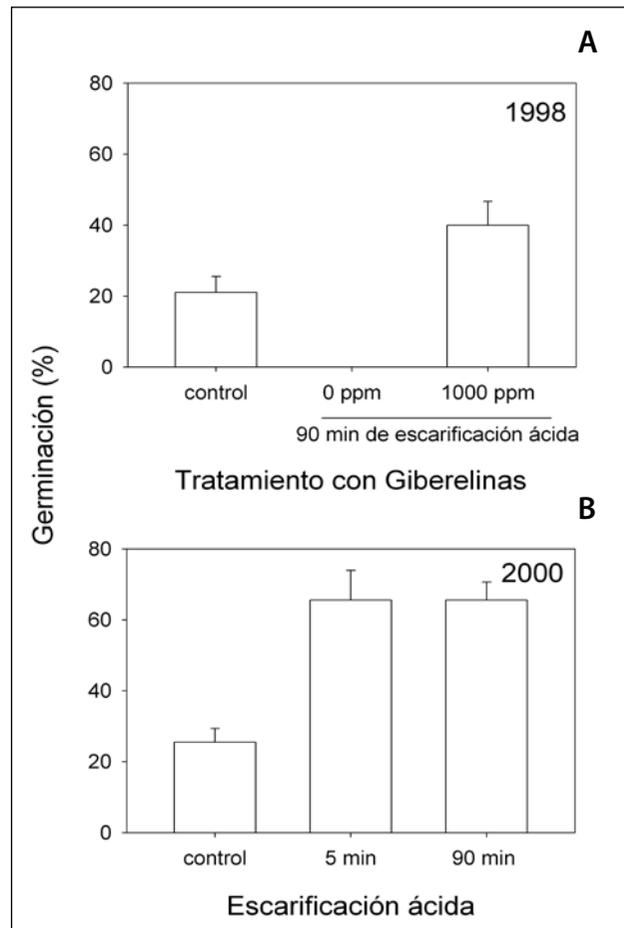


Fig. 5. Efecto de la temperatura acumulada y la precipitación en la testa de las semillas de *Opuntia tomentosa*, producidas en los años indicados. Se muestra la contribución de la cubierta seminal al peso de la semilla.

Hay casos en los que resulta difícil distinguir la línea divisoria entre los efectos maternos y cambios más profundos como los que resultan del proceso de diferenciación entre poblaciones separadas de la misma especie. Por ejemplo, en el caso de *Wigandia urens*, una especie con una gran variabilidad fenotípica (Rzedowski y Rzedowski 1985), las poblaciones distribuidas en 5 pisos altitudinales de su distribución tienen distinta capacidad germinativa (Fig. 8). Proporcionalmente su respuesta germinativa en diferentes temperaturas sigue una distribución diferenciada por la altitud, al igual que el tiempo térmico requerido para que cada población llegue a las subpoblaciones porcentuales de germinación (10, 20 30 ...%) (Reyes-Ortega 2001).

Fig. 6. Requerimientos germinativos de las semillas de *Opuntia tomentosa* en distintos años. A) Semillas escarificadas 90 minutos y con adición o no de giberelinas. Después de 7 meses de almacenamiento las semillas escarificadas pierden el requerimiento de giberelinas. B) Semillas producidas en el año 2000 con distintos tratamientos de escarificación. Datos tomados de Olvera-Carrillo *et al.* (2003)



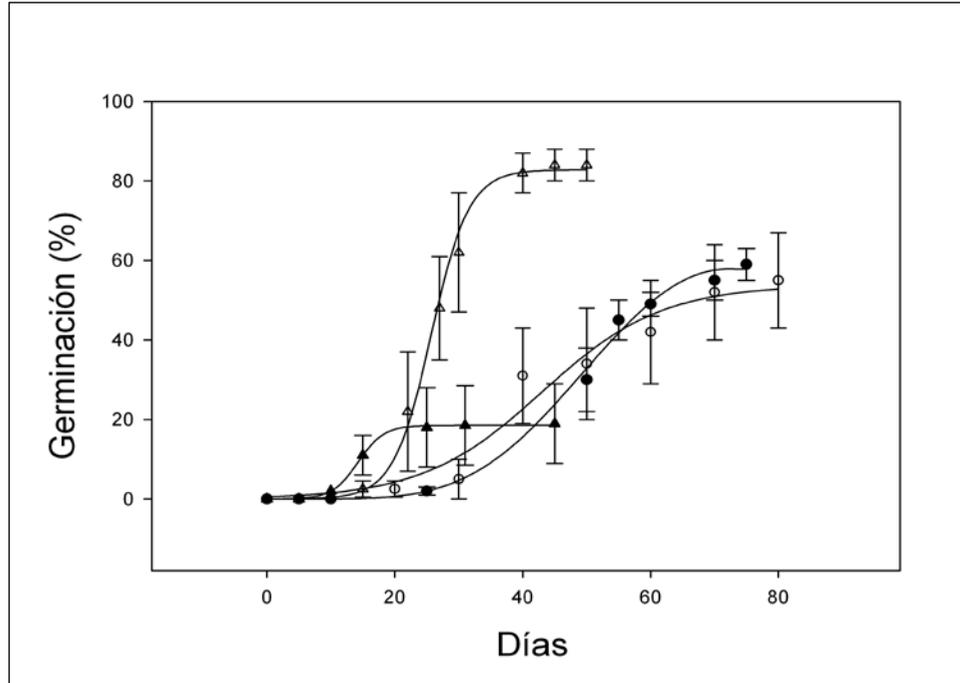


Fig. 7. Germinación de semillas de *Dahlia coccinea*. Semillas recolectadas en 1998 y germinadas (○) inmediatamente después de la recolecta y después de (Δ) 4 meses de almacenamiento. Semillas recolectadas en 2000 y germinadas (●) inmediatamente después de la recolecta y después de (▲) 4 meses de almacenamiento. Datos tomados de Vivar-Evans *et al.* (2006).

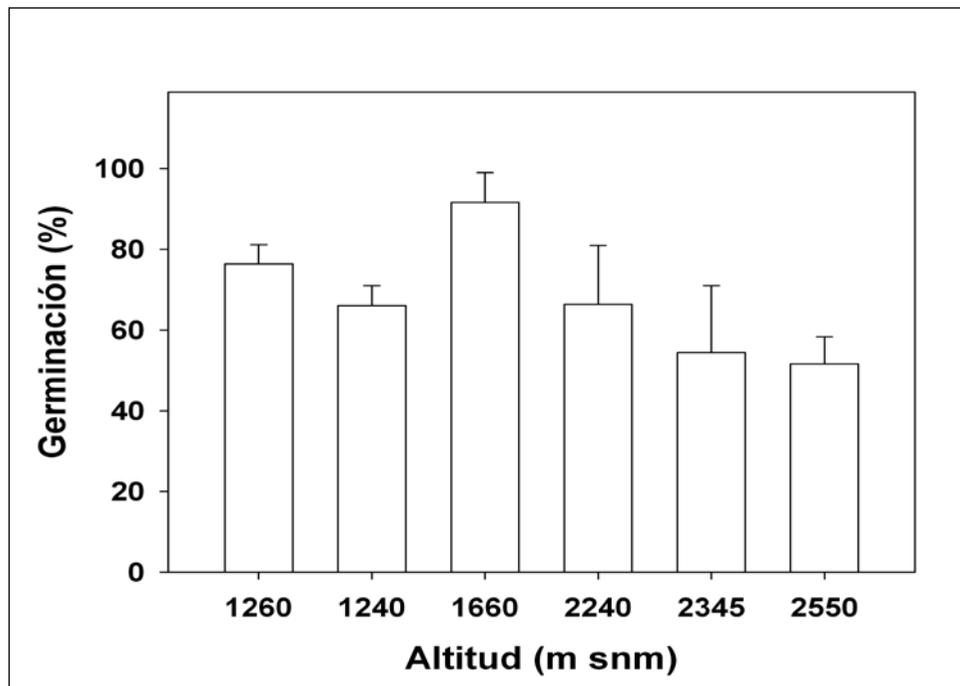


Fig. 8. Germinación en 25°C de 6 poblaciones de *W. urens* que crecen en diferentes altitudes. La altitud de 2240 m snm corresponde a la población recolectada en la Reserva del Pedregal de San Ángel. Datos tomados de Reyes-Ortega (2001) y de González-Zertuche (no publicados).

El papel de la diversidad funcional en la formación de un banco de semillas

Tanto las variaciones interanuales como las variaciones poblacionales e individuales permiten que el banco de semillas también sea heterogéneo funcionalmente, esto es válido tanto para las especies que tienen un banco de semillas básicamente transitorio como *D. coccinea* (Vivar-Evans *et al.*, 2006), como para aquellas que pueden formar un banco de semillas permanente como *O. tomentosa*. En donde la fracción de semillas quiescentes forma parte del capital activo del banco de semillas, es decir aquellas que germinan en la próxima época favorable, mientras que la fracción de semillas con latencia más profunda forma parte de los pasivos del banco, es decir aquella que en alguna otra estación favorable germinará. De la misma manera las semillas con un menor contenido de reservas o con menos defensas morfológicas o químicas constituyen pérdidas del capital de germoplasma contenido en el banco del cual una muestra tomada en cualquier sitio y momento representa una o más generaciones de individuos que pueden diferir morfo-funcionalmente, por lo que a partir de su composición no es posible estimar el tiempo que las semillas llevan en el banco, ni el tipo de banco (temporal o permanente) que forman. Así mismo a partir de experimentos de germinación, en muestras de suelo, no podemos estimar fehacientemente su composición, ya que la presencia de latencia en las semillas de algunas especies impide su germinación.

Para que la germinación tenga lugar en el campo tienen que coincidir en una ventana espacio-temporal la pérdida de la latencia y/o los factores ambientales que se requieren para la germinación. En el Pedregal hay una amplia variación interanual en la precipitación, cambios en el inicio y término de la época de lluvias y amplias variaciones en la humedad acumulada y retenida en los distintos micrositos, lo que se suma a las consecuentes variaciones de temperatura. Ante estas condiciones ambientales debe existir un banco de semillas que responda a un ambiente cambiante y heterogéneo. Por lo que la fracción de semillas capaz de responder ante un evento de lluvia o solo después de varias precipitaciones, difieren entre sí. Asimismo, en un mismo año, la fracción porcentual de una misma población de semillas de *S. multiglandulosa* que germina en una

hondonada es distinta de aquella que lo hace en un sitio expuesto del Pedregal (Fig. 9).

Por otra parte, en ambientes estacionales la germinación rápida y sincrónica permite que las plántulas puedan competir por recursos y crecer hasta alcanzar el estado reproductivo o la madurez funcional que les permita sobrevivir durante la época favorable del año (Thanos *et al.*, 1995). En el pedregal esto ha sido demostrado en *Datura stramonium* (Cabrales-Vargas, 1991). A partir de la germinación y la etapa de plántula hay un cambio en la forma en que las plantas se enfrentan a su ambiente y pasan de una etapa vulnerable a una etapa en que son capaces de enfrentar o evadir la sequía siguiendo las estrategias que se señalan posteriormente. En *Wigandia urens* (González-Zertuche *et al.*, 2001; Gamboa de Buen *et al.*, 2006) y *B. cordata* (González-Zertuche y Orozco-Segovia 2000; González-Zertuche *et al.*, 2002) se ha demostrado que el microambiente del suelo, en especial las variaciones de humedad que se presentan durante las lluvias esporádicas, que caracterizan al inicio de la época lluviosa, son capaces de inducir una germinación rápida y sincrónica y un mayor vigor (endurecimiento natural) en los individuos capaces de responder a las condiciones microambientales dadas por una ventana de oportunidad definida. Es decir, la futura planta adquiere la información necesaria de su ambiente, la cual induce cambios a nivel molecular, tales como cambios

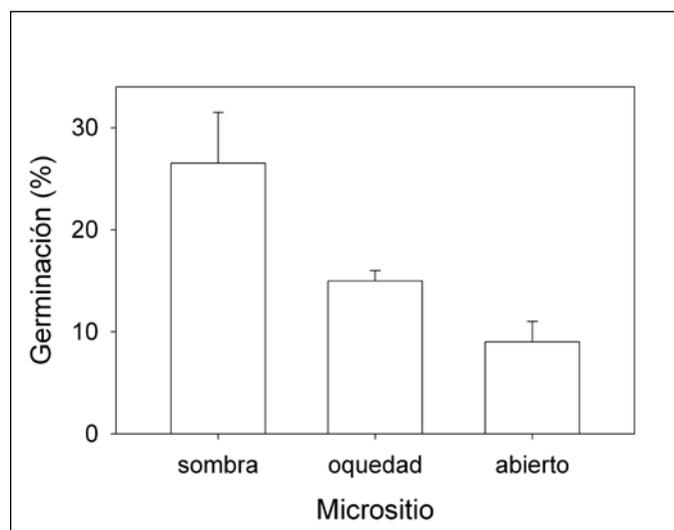


Fig. 9. Germinación de semillas de *Senna multiglandulosa* en 3 micrositos de la Reserva del Pedregal de San Ángel. Datos tomados de Plata-Álvarez (2002).

hormonales y la movilización de reservas necesarias para enfrentar como plántula o planta a su ambiente (Gamboa de Buen *et al.*, 2006) (Fig. 10). Sin embargo, a pesar de que hay aspectos funcionales de las semillas que se sincronizan, hay aspectos como los requerimientos para la germinación que no necesariamente lo hacen. De esta manera puede alcanzarse una alta, sincrónica y rápida germinación en una condición de humedad y temperatura idóneas y una baja, sincrónica y rápida germinación de una fracción de la población, cuando los requerimientos para la germinación no están cubiertos para el total de los individuos de ésta.

Bases moleculares en las respuestas funcionales

En general, los cambios fisiológicos observados durante la germinación y la latencia están sujetos a un control por las señales del medio ambiente tanto a nivel de la transcripción de los genes como de la traducción y este control es esencial para la aclimatización de las semillas y plántulas y para la optimización del tiempo de germinación, cuyo resultado es la producción de plántulas vigorosas. Algunos de los mRNAs corresponden a genes expresados en respuesta a las señales ambientales que recibió la planta madre y corresponden a lo que se denomina efecto materno. La proteínas sintetizadas *de novo* a partir de estos templados son las responsables de llevar a cabo la germinación mientras que los genes que se transcriben a lo largo de este proceso están involucrados en incrementar su sincronía y velocidad (Finch-Savage y Leubner-Metzger, 2006). De esta manera, el potencial de germinación en las diferentes especies de plantas esta programado durante la maduración de la semilla por medio de mecanismos que integran los diferentes estímulos del medio ambiente.

Durante la permanencia de las semillas en el suelo, éstas experimentan variaciones en su contenido de humedad debidas a las lluvias invernales (cabañuelas) y a las lluvias esporádicas que preceden al establecimiento de la época de lluvias. Durante este tiempo la hidratación de la semilla puede no ser suficiente para inducir la germinación o bien el tiempo en que el suelo permanece húmedo es insuficiente para que la germinación ocurra. Sin embargo, en estas condiciones se pueden iniciar los cambios moleculares que preceden a la germinación, desde la transducción de señales para iniciar la síntesis

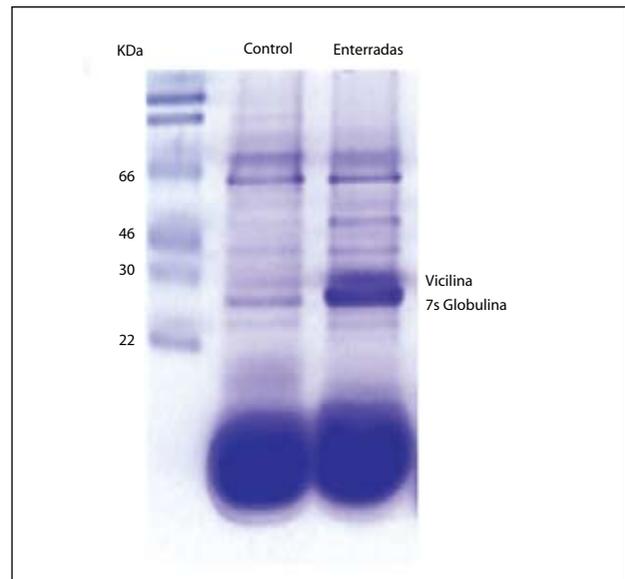


Fig. 10. Movilización de las proteínas de reservas de semillas de *Wigandia urens* sometidas a endurecimiento natural. Los extractos proteicos de las semillas control (C) presentan vicilina y 7S globulina, dos proteínas de reserva. Estas proteínas ya no están presentes en los extractos proteicos de las semillas expuestas a endurecimiento natural (E) indicando la movilización de proteínas de reserva.

de las proteínas a partir de los mRNAs almacenados, involucrados en la reparación y ensamblaje de componentes celulares (mitocondrias, membranas), y moléculas (ADN, ARNs); hasta la movilización de reservas (Fig. 11; Bewley y Black 1994; Bray 1995; Bradford 1995; González-Zertuche *et al.*, 2001; Gamboa de Buen *et al.*, 2006). Este progreso en la germinación lo conserva la semilla aún después de que ésta ha regresado a niveles de hidratación en los cuales la semilla no presenta actividad. Como consecuencia de éste avance metabólico, al llegar la época de lluvias la germinación es rápida y sincrónica y el embrión (aclimatizado gracias a la percepción de las señales de su ambiente), produce una plántula más vigorosa y más tolerante a los factores de estrés que las producidas por semillas que no han pasado hidrataciones y deshidrataciones en un laboratorio (priming, acondicionamiento, endurecimiento) o por la experiencia de permanecer en el suelo (priming natural, acondicionamiento natural, endurecimiento natural). A diferencia de lo que se ha reportado sobre el mayor éxito reproductivo de especies cuyas semillas han estado sujetas a endurecimiento antes de la siembra (clave del éxito de diversos cultivos), en *Tagetes micrantha* se reportan

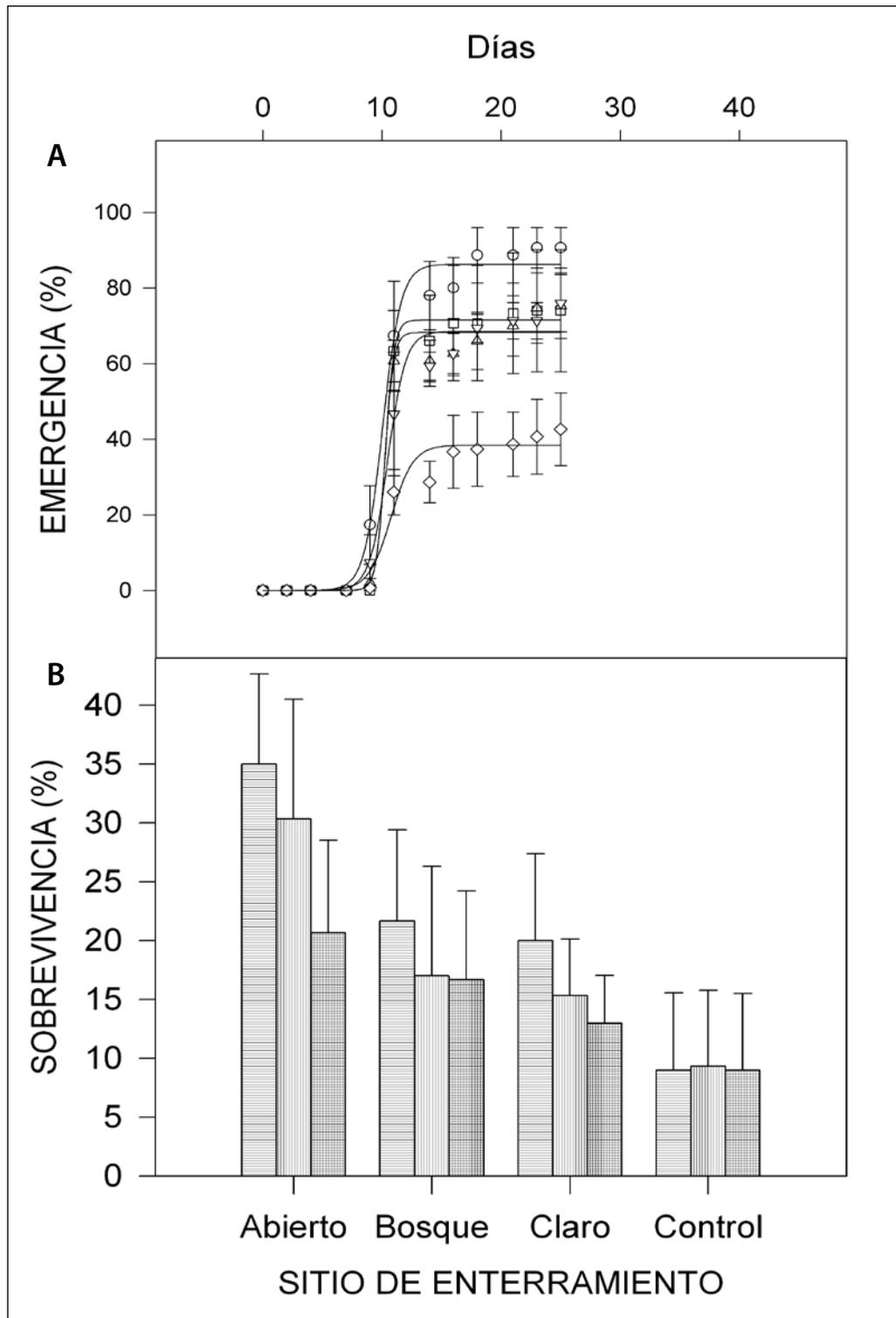


Fig. 11. A) Emergencia, en el Parque Ecológico de la Ciudad de México, de plántulas de *Wigandia urens*. Las cuales provienen de semillas que estuvieron enterradas 4 meses en el suelo de un sitio abierto (○), en un claro (□), en el bosque (Δ) y el control (◇). B). Sobrevivencia de las plántulas en el mismo sitio después de 30 días (▨), 60 días (▩), y 90 días (▧). La desviación estándar (barras) muestra la variabilidad entre sitios de emergencia.

complejas relaciones entre el tiempo de germinación la sobrevivencia y el éxito reproductivo de la especie, en las que una germinación temprana no necesariamente conduce al éxito reproductivo (Andraca-Gómez 2002). Sería interesante probar si los patrones encontrados se mantienen o si se modifican los resultados cuando las semillas, como parte de su historia de vida han pasado por la experiencia de permanecer en el suelo.

En muchas especies de plantas, la luz juega un papel muy importante en la germinación. En la planta modelo *Arabidopsis* se ha descrito que la luz incrementa los niveles de traducción promoviendo la síntesis de nuevas proteínas a partir de los mRNAs almacenados y, finalmente, la germinación. Por lo tanto el proceso de la traducción debe ser uno de los mecanismos blanco de los procesos de transducción de señales de las semillas de especies que presentan diferentes requerimientos para la germinación (Rajjou *et al.*, 2004). Por otro lado, se ha descrito que la síntesis del ácido giberélico (involucrado en el rompimiento de la latencia fisiológica) está regulada por el fitocromo (Debeaujon y Koornneef, 2000).

Los fitocromos constituyen una familia de receptores a la que se le atribuye una gran diversidad funcional (Sineshchekov 2004). Los fitocromos A y B están involucrados directamente con la germinación ya que perciben las condiciones de luz en la que se encuentran las semillas e inhiben o inducen la germinación de acuerdo con las condiciones de luz prevalecientes y los requerimientos de luz de cada especie. Estos fitocromos son capaces de percibir la calidad y cantidad de flujo fotónico y la duración del estímulo lumínico (Casal y Sánchez 1998). Cada uno regula respuestas funcionales distintas, sus receptores no son los mismos y pueden actuar en concierto con otros receptores de luz (p. e. criptocromos) y/o con la temperatura (Franklin y Whitelam 2004; Sineshchekov 2004). El fitocromo B participa en la mayoría de las respuestas germinativas reguladas por luz que están reportadas en la literatura y con base en él se han descrito las características generales de su funcionamiento (Smith y Whitelam 1990).

El fitocromo es una molécula que tiene dos formas isoméricas, una de ellas se conoce como forma activa (Prl) y la otra como inactiva (Pr), la luz rica en longitud de onda roja (660 nm, R), como la luz del día (R:RL >1), induce la transformación de Pr en Prl y con ello la germinación; mientras que la luz rica en rojo lejano (RL,

730 nm), como la luz que prevalece debajo de un dosel vegetal cerrado (R:RL <1) favorece su reversión a la forma Pr, lo que inhibe la germinación. En términos generales durante la maduración de la semilla se acumula el fitocromo B y el estado que presenta depende de las condiciones lumínicas durante el desarrollo seminal, si el fruto tiene estructuras clorofilicas o está rodeado por un dosel vegetal el fitocromo, al momento de la diseminación, se encuentra en forma inactiva, por lo que las semillas requieren de luz rica en R para germinar, lo contrario ocurre en ausencia de éstas. Las condiciones microambientales que rodean a cada fruto durante su desarrollo hace que la relación Pr:Prl promedio entre los individuos o los grupo de individuos difiera, de acuerdo con su posición en la inflorescencia, en la planta o al interior de la comunidad vegetal (Smith 1982, Sineshchekov 2004).

Dos términos asociados a la germinación regulada por la luz son “umbral de respuesta” y “saturación de la respuesta”. El primero de ellos implica que no todo el fitocromo contenido en la semilla tiene que estar en forma activa para que ocurra la germinación y que cada especie o individuo tiene su propio umbral de respuesta. El segundo término implica que la cantidad y duración del estímulo lumínico requeridos para saturar una respuesta también difiere, esto se ha relacionado con la disponibilidad de receptores y con la cantidad de fitocromo presente (Sineshchekov 2004), De esta manera en el Pedregal de San Ángel tenemos especies que tienen un requerimiento estricto de luz rica en rojo para germinar, como *Opuntia tomentosa*, especies que requieren luz para germinar, sin importar que ésta tenga una relación R:RL < 1, como *Chenopodium album* y *Buddleia cordata*, o no requerir luz para germinar como *Wigandia urens* (Fig. 12). Otras especies como *Mammillaria magnimamma* han sido reportadas como fotoblásticas positivas, sin embargo, no se han definido sus requerimientos de calidad de luz para germinar (Ruedas-Medina 1999). Entre las especies y las semillas que integran una misma cohorte de cada especie también hay distintos umbrales de respuesta y distintos requerimientos para saturar la respuesta o para inducir la germinación (Fig. 13). Éstos requerimientos lumínicos para la germinación permiten percibir a las semillas, a través del fitocromo, su posición con respecto a la superficie, es decir si están enterradas, en una grieta profunda o bajo un dosel vegetal (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1990).

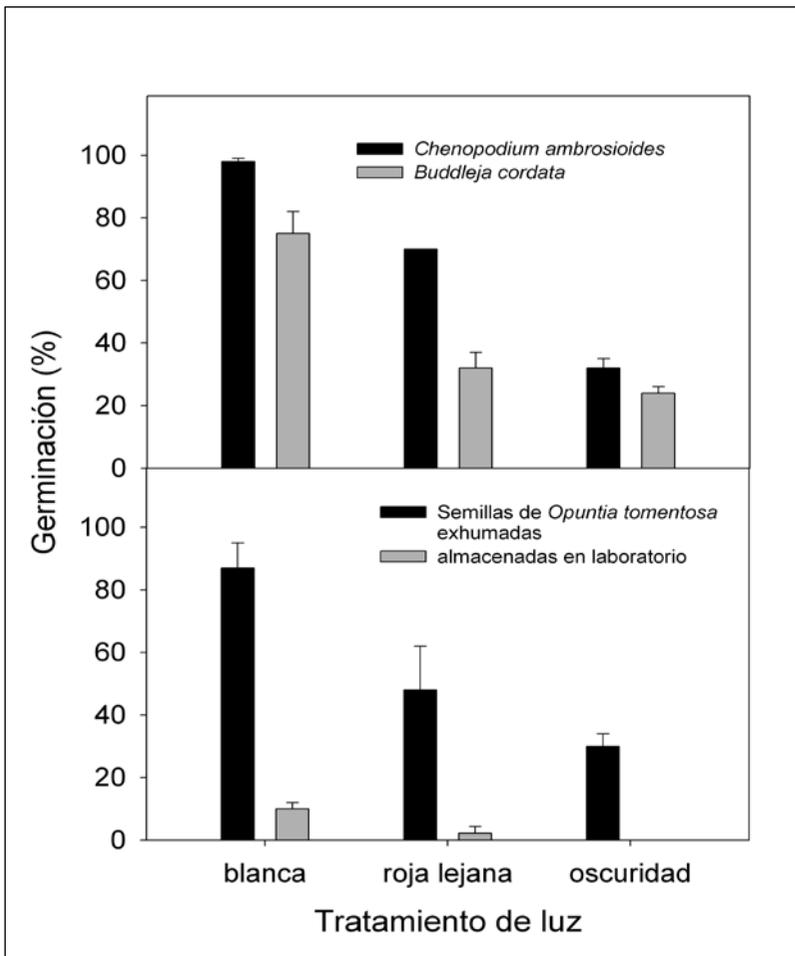


Fig. 12. Respuesta germinativa a la luz de semillas de tres especies de la Reserva del Pedregal de San Ángel. Las semillas exhumadas permanecieron enterradas por 7 meses en el suelo. Datos tomados de Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia (1990) y Olvera-Carrillo et al. (en prensa).

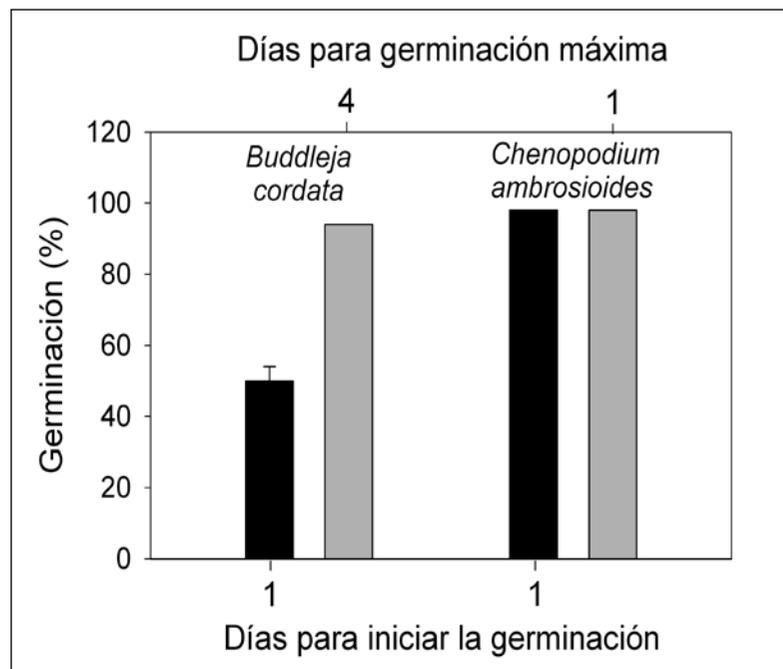


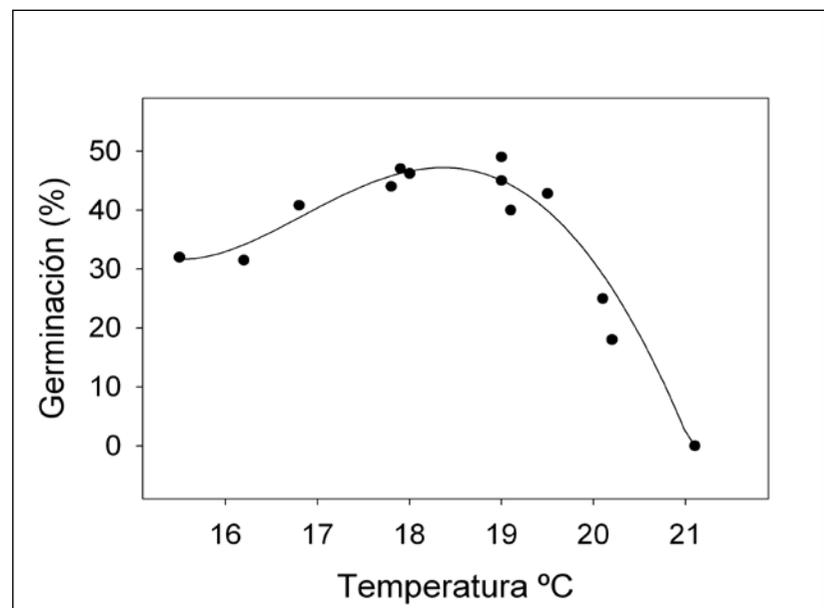
Fig. 13. Tiempo para que la luz induzca la germinación de dos especies de la Reserva del Pedregal de San Ángel. Datos de Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia (1990).

El fitocromo A se sintetiza durante la imbibición de las semillas en el suelo, es decir, mientras están enterradas en el suelo y el contenido de humedad de éste favorece la hidratación de las semillas (Casal y Sánchez 1998). Este fitocromo induce respuestas germinativas con flujos fotónicos muy bajos, que podrían indicar a las semillas la proximidad de la superficie del suelo o la posibilidad de que una plántula etiolada (plántulas ahiladas con forma de báculo y con los cotiledones aclorofilicos sin expandirse) pueda pasar a través de los poros del suelo y alcanzar la superficie. También regula el cambio de la plántula etiolada a una fotosintética con los cotiledones extendidos, cuando el flujo fotónico es el correcto (Smith 1995). El fitocromo B no regula las respuestas a muy bajos flujos fotónicos. La percepción de estas condiciones por fitocromo A, en condiciones de estrés hídrico representa una ventaja, ya que la raíz de las semillas que germinan en éstas circunstancias queda más protegida de la deshidratación que si hubiera germinado en capas más superficiales del suelo. En *O. tomentosa* el requerimiento de luz rica en rojo para germinar se mantiene en gran parte de las semillas aún después de haber permanecido en el suelo varios meses; una fracción menor es capaz de germinar en luz rica en RL y una fracción aún menor es capaz de germinar en la oscuridad. A esto se suma la sensibilidad de las semillas a la temperatura promedio durante la época de germinación (Fig. 14). La segregación de

subpoblaciones con diferentes requerimientos amplía el número de microambientes en los que esta especie puede germinar y las posibilidades de éxito en el establecimiento. En algunas especies la fluctuación de temperatura puede sustituir el requerimiento de luz (Franklin y Whitelam 2004). A pesar de esto y de que una fracción de las semillas de *O. tomentosa* y todas las semillas de *W. urens* adquieran o tengan la capacidad de germinar en la oscuridad, en capas profundas del suelo (>3 cm), otros factores del suelo, no identificados hasta el momento impiden la germinación con lo que se favorece la formación de un banco de semillas permanente.

Los requerimientos térmicos también permiten a las especies germinar en la época y el sitio adecuado, la respuesta germinativa en gradientes de temperatura ha sido estudiada en *Manfreda brachystachya* y *W. urens*. El óptimo para la germinación se encuentra en un intervalo de temperaturas relativamente estrecho (23-26°C) para la primera especie, mientras que en la segunda especie el intervalo es amplio (23-35°C). En la respuesta a la temperatura de estas especies se puede observar también el fraccionamiento de las poblaciones en subpoblaciones con distintos requerimientos (Fig. 15), lo que refleja también la diversidad funcional (González-Zertuche y Orozco-Segovia 1996; Orozco-Segovia *et al.*, 1996; Reyes-Ortega 2001).

Fig. 14. Germinación de *Opuntia tomentosa* en el Pedregal de San Ángel. La temperatura es el promedio de las registradas durante el periodo de germinación. Datos tomados de Olvera-Carrillo (2001).



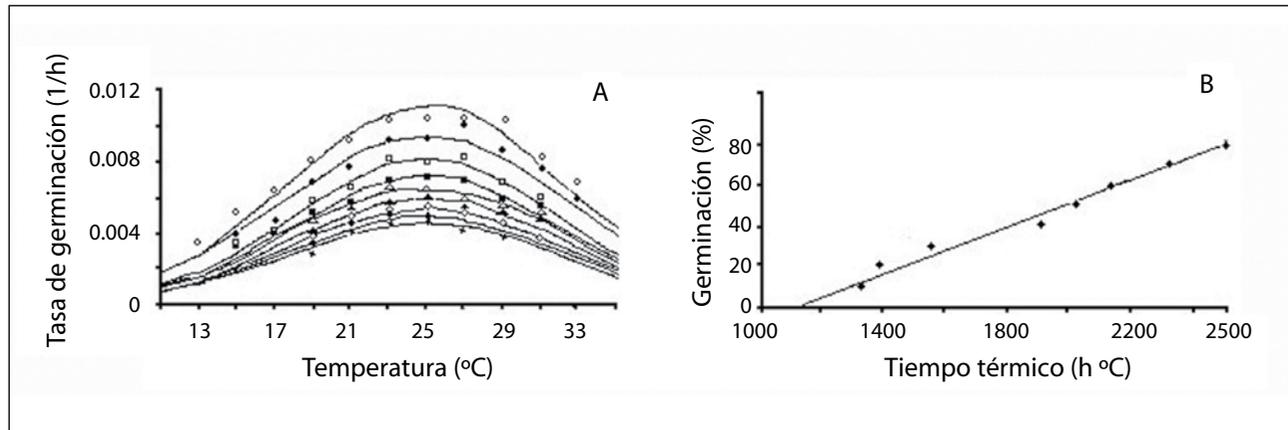


Fig. 15. A) Germinación de subpoblaciones porcentuales de *Manfreda brachystachya* en un gradiente de temperatura. B) Tiempos térmicos requeridos para alcanzar la germinación indicada por cada subpoblación porcentual. Datos tomados de González-Zertuche y Orozco Segovia (1996).

Escape, evasión y tolerancia a la sequía y la diversidad funcional

Una aproximación en una escala mayor a la de la germinación, desde la que se puede abordar el conocimiento de la diversidad funcional del Pedregal, resulta de separar a las especies por grupos funcionales considerando uno o varios de sus atributos. Las especies que crecen en el Pedregal de San Ángel presentan una diversidad de mecanismos adaptativos con los que responden a la aridez edáfica. En general, la falta de disponibilidad de agua en las plantas ha generado al menos dos mecanismos de adaptación a la sequía. Uno consiste en evadir la sequía, como las plantas anuales o efímeras que han evolucionado de tal manera que pasan los períodos de sequía en forma de semilla o como cualquier otro órgano de perennación (p.e. bulbos, rizomas, etc.). La evasión de la sequía puede tener otras expresiones drásticas, como es el caso de las especies perennes caducifolias, freatofitas y suculentas. El otro mecanismo se refiere a las plantas que resisten a la sequía y que son aquellas que la enfrentan o la toleran a través de una serie de mecanismos que les permiten reducir la pérdida del agua por medio de adaptaciones morfológicas y anatómicas como: barreras cuticulares, espinas, pubescencia, presencia de ceras que pueden implicar cambios en la coloración (superficies de color claro), movimientos foliares, proporción alta de tejido conductor/no conductor y de raíz/tallo. Los mecanismos con los que otras especies perennes toleran la aridez son

menos evidentes y más pobremente estudiados, como es el caso de las adaptaciones bioquímicas que permiten el incremento del potencial de absorción de agua, mayor conductancia hidráulica en la raíz y/o variación del potencial osmótico radical que permite cambios en punto de marchitamiento permanente. Algunos de estos mecanismos son el ajuste osmótico y los cambios en la elasticidad de la pared celular. Por otra parte en las plantas CAM y C_4 el cierre de los estomas durante el periodo diurno o por periodos más prolongado que en C_3 , reduce la pérdida de agua.

Entre las plantas con una estrategia semillera están algunas de las especies más características del Pedregal, como el pasto *Muhlenbergia* spp. Mientras que entre aquellas con una estrategia mixta, semillera y rebrotadora está *Dahlia coccinea*. Estas estrategias reproductivas permiten definir la forma en que evaden o enfrentan la sequía y/o el efecto de los ahora recurrentes incendios en el Pedregal. En el caso de *D. coccinea*, ésta posee estructuras de perennación (bulbos) enterradas en el suelo y semillas que pueden tolerar incluso el efecto de incendios superficiales de bajo impacto (Fig. 16).

Aunque muchas de las especies perennes del Pedregal de San Ángel pierden un importante porcentaje de hojas durante la época seca del año, (por lo que contribuyen a la formación de suelos), como *Dodonaea viscosa*; en la literatura hay poca información sobre los periodos de foliación y defoliación, considerando la identidad de las

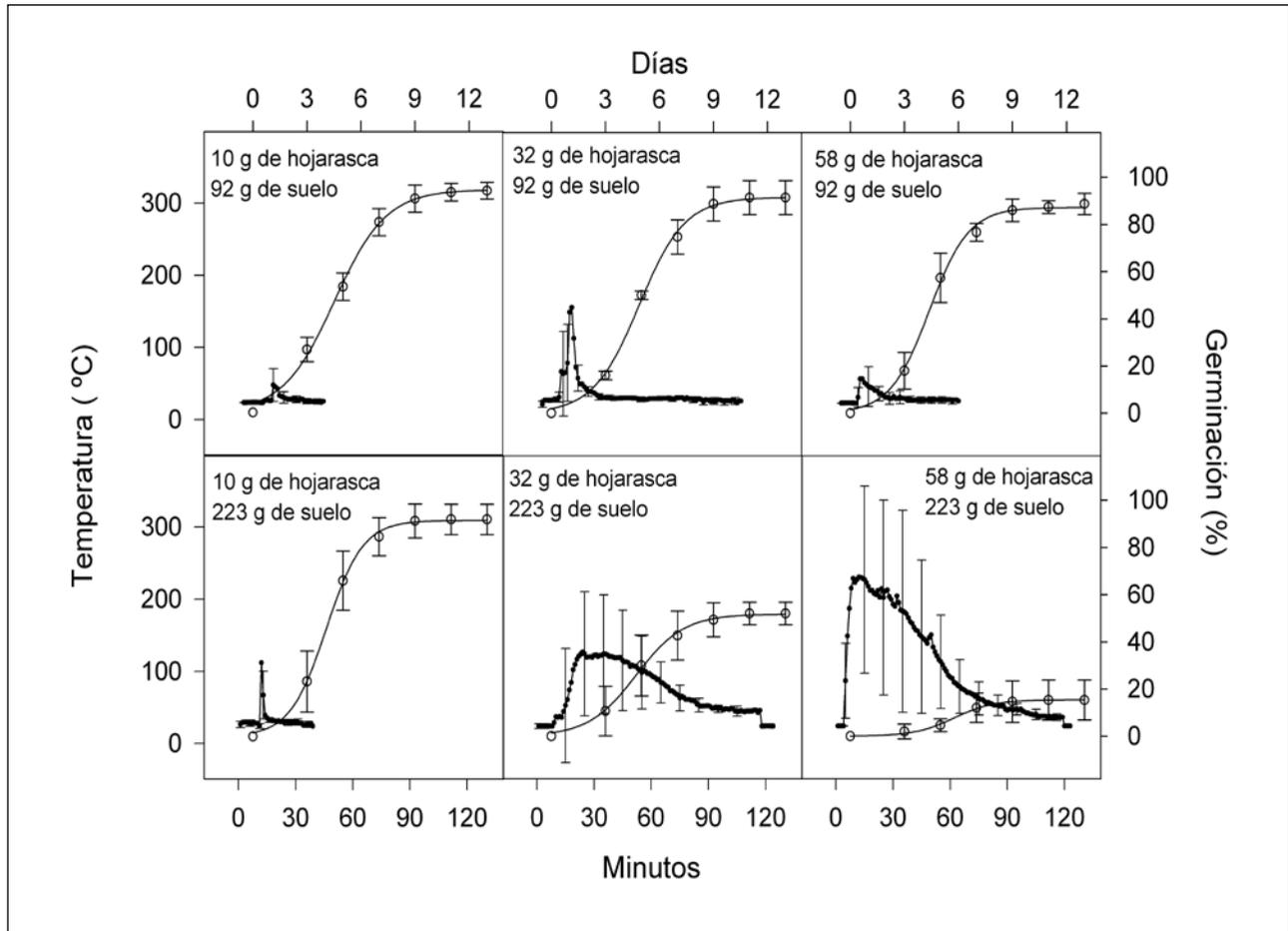


Fig. 16. Germinación de semillas de *Dahlia coccinea* después de haber estado expuestas a incendios realizados en condiciones controladas. Para cada incendio se reporta la cantidad de hojarasca y suelo en la que se colocó a las semillas durante éste. Datos tomados de Vivar-Evans (2002).

especies y el porcentaje de hojas que pierden. Entre las especies caducifolias hay algunas que pierden las hojas durante toda la época seca como *Bursera* sp y *Dioscorea* sp y otras que las pierden por periodos cortos, como *Piqueria* sp (Meave *et al.*, 1994). La presencia de freatofitas se infiere del uso de agua de algunas especies arbóreas como *Buddleia cordata* a la cual se le ha considerado como derrochadora de agua, ya que tiene una pobre regulación estomática de la transpiración durante las horas de mayor insolación, lo que solo puede explicarse si sus raíces alcanzan el manto freático (Corona-Velázquez 1999). Muchas otras estrategias morfológicas de evasión de la sequía pueden ser inferidas de las formas de vida reportadas por Castillo *et al.*, (2004). El ajuste osmótico como mecanismo que permite regular el potencial hídrico de la planta se ha reportado para *Cissus sicyoides*

y *Dodonaea viscosa*. En estas especies un incremento principalmente pasivo de solutos permite que retengan más el agua durante la época seca del año (Degollado-Zaldivar 2000). Las variaciones anuales en la superficie foliar hasta el momento no han sido documentadas para ninguna especie, al igual que la asimilación de CO₂ tipo CAM o C₄, a pesar de que podemos asumir con bastante certidumbre que el primero se presenta entre las cactáceas y otras suculentas del Pedregal. A partir de la respuesta estomática de *D. viscosa* y *B. cordata* puede asumirse que son plantas C₃ (Pozos-Hernández 1991; Ramírez-Gerardo 1997). Algunas especies siguen en forma simultánea mecanismos de tolerancia o evasión de la sequía como *Senecio praecox* que es caducifolia y almacena agua en sus tejidos (suculenta) (Meave *et al.*, 1994, Rzedowski y Rzedowski 2001). Junto con el

desarrollo radicular profundo *Buddleia cordata* también ha desarrollado otros mecanismos, como la reducción de su área foliar, pubescencia, tonos claros en sus hojas y, mecanismos que reducen su pérdida de agua y reflejan parte de la radiación solar.

Las plantas que toleran la sequía presentan un potencial hídrico (Ψ) bajo que permiten el mantenimiento de valores positivos en el potencial de turgencia (Ψ_p) y una resistencia protoplásmica. Esta capacidad de mantener los potenciales de turgencia positivos aún a bajos potenciales hídricos se considera como una ventaja adaptativa. La magnitud de Ψ_p depende de los valores del potencial osmótico ($\Psi\pi$) y el grado de elasticidad de las paredes celulares. Así si Ψ y $\Psi\pi$ son negativos, $\Psi\pi$ debe mantenerse más alto que Ψ , lo que puede ser mediante un incremento de solutos o por una disminución del volumen de agua celular. Adicionalmente, un tejido elástico tiene una turgencia mayor que uno rígido.

Otro mecanismo importante que presentan las plantas que toleran o evaden la sequía es un control efectivo de la apertura estomática que regula la transpiración muy eficientemente. Un mecanismo eficiente de control asegura la sobrevivencia de las plantas cuando la disponibilidad de agua se reduce en el sustrato. En este estado al incrementarse la transpiración los estomas se cierran evitando que la planta se deseeque.

Relaciones hídricas

Las relaciones hídricas se han estudiado en muy pocas especies del Pedregal, estos estudios incluyen especies perennes siempreverdes y caducifolias en distintos grados (Meave *et al.*, 1994; Barradas VL, observaciones personales). *Buddleia cordata*, *Dodonaea viscosa* (siempreverdes), *Senecio praecox* y *Cistus sicyoides* (caducifolias) han sido ampliamente estudiadas. Estas especies presentan potenciales hídricos mínimos, consistentemente más bajos durante la estación seca que durante la estación húmeda (Tabla 1). La diferencia de Ψ que presentan entre la época seca y húmeda las especies caducifolias es muy pequeña, mientras que en las plantas siempre verdes es mayor en *Dodonaea viscosa* pero menor en *Buddleia cordata*. Por otro lado, al avanzar la estación seca todas las especies en general presentan un Ψ_p más bajo a cualquier potencial hídrico (Tabla 2).

Por otro lado, las especies caducifolias (*S. praecox* y *C. sicyoides*) presentaron los valores más altos de potencial osmótico a turgencia total ($\Psi\pi_{100}$) en la época húmeda y los menores se registraron a finales de la época seca. Así, la tendencia del potencial osmótico a turgencia total, va disminuyendo conforme se acerca la época seca en *S. praecox*; sin embargo, en *C. sicyoides* se presenta un aumento en los solutos en la época seca, esto es un ajuste osmótico pasivo al disminuir el agua en las células debido al avance de la época seca.

Tabla 1. Potencial hídrico (ψ) y de turgencia (ψ_p) promedio experimentados por especies caducifolias y siempre verdes en el Pedregal de San Ángel (modificado de Pozos-Hernández, 1991; y Degollado-Zaldivar, 2000).

	época húmeda		época seca	
	ψ	ψ_p	ψ	ψ_p
Caducifolias				
<i>S. praecox</i>	-0.4	0.20	-	
<i>C. sicyoides</i>	-0.5	0.58	-0.74	0.07
Siempreverdes				
<i>B. cordata</i>	-0.68	0.40	-0.98	0.24
<i>D. viscosa</i>	-1.08	0.56	-2.86	0.62

Mientras que las especies siempreverdes presentaron valores de $\Psi\pi_{100}$ más altos y *D. viscosa* presenta una mayor variabilidad entre las épocas del año. Si a esto se le agrega la variabilidad de Ψ para las distintas épocas, entonces se puede hablar de un ajuste osmótico verdadero para mantener la turgencia de sus hojas.

Al comparar las especies entre sí, resulta fácil comprender el por qué de las diferencias en las respuestas al estrés hídrico. De manera tal que si nos enfocamos en *D. viscosa*, vemos que es una planta perenne, no muestra ni una reducción conspicua de su área foliar ni un cambio en la morfología foliar, desarrolla potenciales hídricos bajos en la época seca, mismos que aumentan cuando llueve, además de presentar un ajuste osmótico verdadero, mientras que *C. sicyoides* es una planta caducifolia, con tallos perennes y no desarrolla potenciales hídricos bajos, de ahí que no sea necesario aumentar significativamente la concentración de solutos con el fin de producir un ajuste osmótico verdadero, puesto que las hojas de esta especie se encuentran, en condiciones reales, lejos de la pérdida de la turgencia.

Al comparar *C. sicyoides* y *S. praecox*, se obtiene que los potenciales osmóticos a turgencia total, en el caso de *S. praecox*, se encuentra cierta constancia en éstos, aunque disminuyen en la época seca. Con respecto a *C. sicyoides*, éste disminuye en la época de lluvias y aumentan hacia el final de la temporada, además de que la variación en ambas especies es muy baja como para considerar la existencia de un ajuste osmótico verdadero como mecanismo de tolerancia a la sequía.

Finalmente, analizando los potenciales osmóticos correspondientes en *B. cordata* y *D. viscosa*, observamos que éstos, en general, varían muy poco en la primera especie, lo cual hace difícil hablar con certeza de un ajuste osmótico verdadero, ya que para los potenciales osmóticos a turgencia total la diferencia es pequeña, en cambio, para *D. viscosa* las diferencias acabadas de señalar resultan ser mucho más claras, por lo que sí es adecuado hablar de la existencia de un ajuste osmótico como mecanismo de resistencia a la sequía por lo cual se puede afirmar que *D. viscosa* tolera la sequía.

Conductividad estomática

El comportamiento estomático es otro mecanismo que varía de acuerdo a las especies de que se trate y de las limitaciones que impone el medio ambiente. En general, las especies caducifolias parecen tener la suficiente disponibilidad de agua en el suelo destinada a cubrir la demanda evaporativa de la atmósfera, mientras que las especies siempreverdes parecen no contar con esta disponibilidad de agua a menos que cuenten con un sistema radical que les permita explorar grandes volúmenes de suelo, ya que deben llevar a cabo todas sus funciones fisiológicas en el largo periodo de sequía.

El comportamiento estomático y la interceptación de radiación solar, dada en gran parte por la orientación de las hojas, son los factores que más afectan al flujo de agua que se da a lo largo del día y por ello al comportamiento estomático.

Este comportamiento fue diferente en las especies estudiadas. La conductividad estomática (g_s) promedio fue más alta durante la época húmeda que en la seca, mientras que el potencial hídrico foliar como se apuntó anteriormente fue menos bajo en la época húmeda que en la seca (Fig. 17). Los estomas fueron más sensibles a los cambios de radiación fotosintéticamente activa, de la temperatura del aire, y del déficit de presión de vapor entre la hoja y el aire, durante la época húmeda que en la seca. Aunque fue difícil distinguir el efecto de Ψ en la respuesta estomática en cualquiera de las dos épocas (húmeda o seca), no lo fue al analizar todo el periodo de mediciones obteniéndose un efecto positivo con los estomas tendiéndose a abrir al incrementarse Ψ encontrándose una fuerte evidencia de una conducta isohídrica en *S. praecox* y *B. cordata* (Fig. 17).

El cambio drástico de la conductividad estomática que hay de la época húmeda a la seca, indica que el control de pérdida de agua es más eficiente al incrementarse el estrés hídrico en estas especies. Adicionalmente el cierre estomático relativo que mostraron *B. cordata* y *D. viscosa* iniciada la tarde es un mecanismo típico de evitar la deshidratación cuando la demanda evapotranspirativa es alta (Fanjul y Barradas, 1985). No obstante, el comportamiento diurno de g_s en las dos épocas del año de *B. cordata* y *S. praecox* sugieren que g_s responde más a la transpiración que al potencial hídrico (ver Fig. 15) (Meinzer et al., 1997).

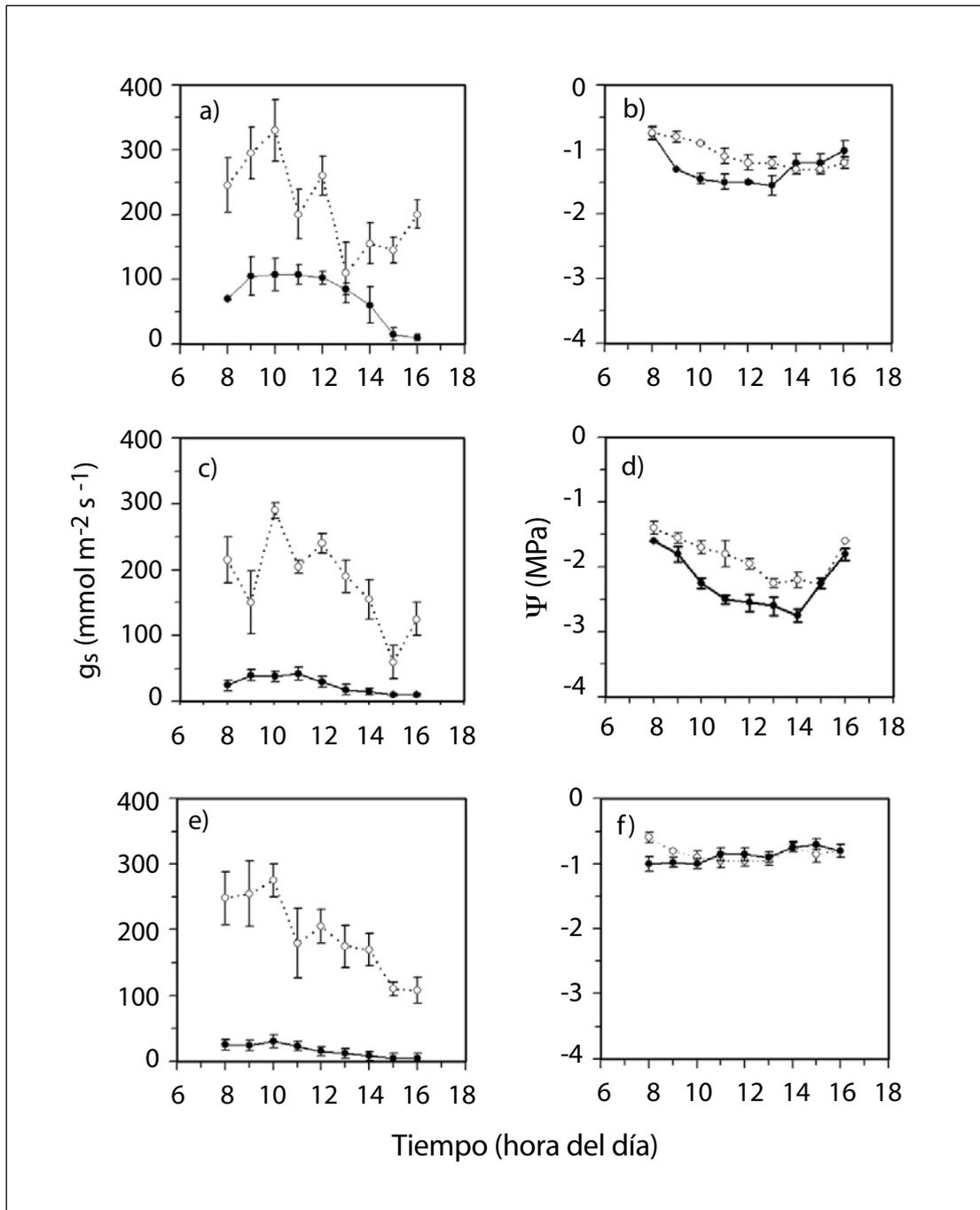


Figura 17. Patrones diarios de conductividad estomática (g_s) (a, c y d) y potencial hídrico foliar (ψ) (b, d y f) de *Buddleia cordata* (a, b), *Dodonaea viscosa* (c, d) y *Senecio praecox* (e, f) en la estación seca (línea continua y símbolos abiertos) y húmeda (línea discontinua y símbolos cerrados).

Por lo tanto, el control estomático permite que Ψ permanezca casi constante después de media mañana cerrando progresivamente los estomas para mantener en equilibrio el incremento de la demanda evaporativa. Este mecanismo también permite que Ψ en la época seca sea similar al de la época húmeda a partir de un drástico cierre estomático que equilibra la disminución de la disponibilidad de agua (Tardieu y Simonneau, 1998; Barradas *et al.*, 2004). No obstante, este comportamiento es muy difícil

de distinguir en *D. viscosa* ya que Ψ es más variable en la estación húmeda y seca, aunque g_s decrezca significativamente cerca del mediodía.

Es pues evidente la diversidad de mecanismos o funciones que presentan las diversas especies de plantas del Pedregal de San Ángel para sobrevivir en la heterogeneidad ambiental de esta comunidad.

Agradecimientos

Agradecemos a la M. en C. Ma. Esther Sánchez-Coronado su apoyo Técnico y al apoyo económico brindado por el CONACyT a través del proyecto 47859-Q.

Literatura citada

- ALVIM. P. DE T., ALVIM R. 1978. Relation of climate to growth periodicity in tropical trees. Pp.445–464. En: Tomlinson P. A., Zimmermann M. H. (Eds.). *Tropical Trees as Living Systems*. Cambridge University Press, Cambridge.
- ANDRACA-GÓMEZ, G. 2002. Selección natural y valor adaptativo en el tiempo de germinación de *Tagetes micrantha* CAV. (Asteraceae) en el Pedregal de San Ángel. Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias, UNAM.
- ANTONIO-GARCÉS J. I. 2008. Restauración Ecológica de la Zona de Amortiguamiento 8 de la Reserva Ecológica de la Reserva del Pedregal de San Ángel, D. F. (México). Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias, UNAM.
- BARRADAS, V. L., TEJEDA-MARTÍNEZ, A., JÁUREGUI, E., 1999. Energy balance measurements in a suburban vegetated area in México City. *Atmospheric Environment* **33**: 4109-4113.
- BARRADAS V. L., RAMOS-VAZQUEZ A., OROZCO-SEGOVIA A. 2004. Stomatal conductance a tropical xerophilous shrubland at a lava substratum. *International Journal of Biometeorology* **48**: 119-127.
- BASKIN, J. M., BASKIN, C. C. 2004. A classification system for seed dormancy. *Seed Science Research* **14**: 1–16.
- BASKIN J. M., NAN X. Y., BASKIN C.C. 1998. A comparative study of seed dormancy and germination in an annual and a perennial species of *Senna* (Fabaceae). *Seed Science Research* **8**: 501-512.
- BEWLEY J. D., BLACK M. 1994. *Seeds, Physiology of Development and Germination*. Plenum Press, New York.
- BRADFORD K.J. 1995. Water relations in seed germination. Pp. 351–396. En: Kigel J., Galili G. (Eds). *Seed Development and Germination*. M. Dekker, New York.
- BRAY C.M. 1995. Biochemical processes during the osmopriming of seeds. Pp. 767-789. En: Kigel J., Galili G. (Eds). *Seed Development and Germination*. M. Dekker, New York.
- CABRALES-VARGAS R. A. 1991. Demografía e historia natural de *Datura stramonium* L. en el Pedregal de San Ángel con algunas implicaciones evolutivas. Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias, UNAM.
- CANO-SANTANA Z., OYAMA K. 1992a. Variation in leaf trichomes and nutrients of *Wigandia urens* (Hydrophyllaceae) and its implications for herbivory. *Oecologia* **92**: 405-409.
- CANO-SANTANA Z., OYAMA K. 1992b. Tricomas foliares, calidad del alimento y eficiencias de alimentación y crecimiento de *Lophoceramica pyrrrha*. *Southwestern Entomologist*, **17**: 333-339.

- CANO-SANTANA Z., OYAMA K. 1994. *Wigandia urens* (Hydrophyllaceae): un mosaico de recursos para sus insectos herbívoros. *Acta Botanica Mexicana*, **28**: 29-39.
- CASAL J. J., SÁNCHEZ R. A. 1998. Phytochromes and seed germination. *Seed Science Research* **8**: 317-329.
- CASTILLO-ARGÜERO S., MONTES-CARTAS G., ROMERO-ROMERO M. A., MARTÍNEZ-OREA, Y., GUADARRAMA-CHÁVEZ P., SÁNCHEZ-GALLÉN I., NÚÑEZ-CASTILLO O. 2004. Dinámica y conservación de la flora del matorral xerófilo de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (D. F., México). *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **74**: 51-76.
- CHAMBERS J. C., MACMAHON J. A., 1994. A day in the life of a seed: movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems. *Annual Review of Ecology and Systematic* **25**: 263-292.
- CORONA-VELÁZQUEZ J. N. 1999. Efecto de los eventos lluviosos en la conductividad estomática de *Buddleia cordata* H.B.K. (Loganiaceae) y *Verbesina virgata* Cav. (Compositae) del Pedregal de San Ángel. Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias, UNAM.
- DARWIN C. 1967. El Origen de las Especies. Bruguera, Barcelona, España.
- DEBEAUJON I., KOORNNEEF M. 2000. Gibberellin requirement for *Arabidopsis* seed germination is determined both by testa characteristics and embryonic abscisic acid. *Plant Physiology* **122**: 415-424.
- DEGOLLADO-ZALDÍVAR D. 2000. Relaciones hídricas internas de *Cissus sicyoides* L. y *Dodonaea viscosa* (L.) Jacq. de la Reserva del Pedregal de San Ángel. Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias, UNAM.
- FANJUL L., BARRADAS V. L. 1985. Stomatal behaviour of two heliophile understory species of a tropical deciduous forest in Mexico. *Journal of Applied Ecology* **22**: 943-954.
- FIGUEROA-CASTRO D. M., CANO-SANTANA Z., CAMACHO-CASTILLO E. 1998. Observaciones de los factores que afectan la fenología reproductiva de cinco especies de compuestas en una comunidad xerófila. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **63**: 67-74.
- FINCH-SAVAGE W. E., LEUBNER-METZGER G. 2006. Seed dormancy and the control of germination. *New Phytologist* **171**: 501-523.
- FRANKLIN K. A., WHITELAM G. C. 2003. Light signals, phytochromes and cross-talk with other environmental cues. *Journal of Experimental Botany* **55**: 271-276.
- GAMBOA DE BUEN A., CRUZ-ORTEGA R., MARTINEZ BARAJAS E., SÁNCHEZ-CORONADO M. E., OROZCO-SEGOVIA A. 2006. Natural priming as an important metabolic event in the history life of *Wigandia urens* (Hydrophyllaceae) seeds. *Physiologia Plantarum* **128**: 520-530.
- GONZÁLEZ-MEPELLÍN M. G. 1992. Importancia ecológica del rocío en la selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco. Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias, UNAM.
- GONZÁLEZ-ZERTUCHE A. M. L., OROZCO-SEGOVIA A. 1996. Métodos de análisis de datos de la germinación de semillas, un ejemplo: *Manfreda brachystachya*. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **58**: 15-30.
- GONZÁLEZ-ZERTUCHE L., OROZCO-SEGOVIA A., VÁZQUEZ-YANES C. 2000. El ambiente de la semilla en el suelo: su efecto en la germinación y en la sobrevivencia de la plántula. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **65**: 73-81.
- GONZÁLEZ-ZERTUCHE, L., VÁZQUEZ-YANES C. (IN MEMORIAN), GAMBOA A., SÁNCHEZ-CORONADO M. E., AGUILERA P., OROZCO-SEGOVIA A. 2001 Natural priming of *Wigandia urens* seeds during burial: Effects on germination, growth and protein expression. *Seed Science Research* **11**: 27-34.
- GONZÁLEZ-ZERTUCHE L., OROZCO-SEGOVIA A., BASKIN J., BASKIN J. M. 2002. Effects of priming on germination of *Buddleja cordata* ssp *cordata* (Loganiaceae) seeds and possible ecological significance. *Seed Science and Technology* **30**: 535-548.
- GRIME J. P. 1974. Vegetation classification by reference to strategies. *Nature* **250**: 26-31.
- HERRERA L., ALMEIDA L. 1994. Relaciones fitogeográficas de la flora vascular de la reserva del Pedregal de San Ángel, México, D. F. Pp. 83-90. En: Rojo, A. (Comp.) Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel Ecología, Historia Natural y Manejo. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- MEAVE J., CARABIAS J., ARRIAGA V., VALIENTE-BANUET A. 1994. Observaciones fenológicas en el Pedregal de San Ángel. Pp. 91-106. En: Rojo A. (Comp.). Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel Ecología, Historia Natural y Manejo. Universidad Nacional Autónoma de México, México.

- MEDINA, E. 1983. Adaptation of trees to moisture stress. Pp. 225-237. En: F. B. Golley (Ed). Tropical Rain Forest Ecosystems: Structure and Function. Elsevier Scientific, Amsterdam.
- MEINZER F. C., HINCKLEY T. M., CEULEMANS R. 1997. Apparent responses of stomata to transpiration and humidity in a hybrid poplar canopy. *Plant, Cell and Environment* **20**: 1301-1308.
- OLVERA-CARRILLO Y., MÁRQUEZ-GUZMÁN J., BARRADAS V. L., SÁNCHEZ-CORONADO M. E., OROZCO-SEGOVIA A. 2003. Germination of the hard seed coated *Opuntia tomentosa* S. D., a cacti from the Mexico Valley. *Journal of Arid Environments* **55**:29-42.
- OROZCO-SEGOVIA A., MÁRQUEZ-GUZMÁN J., SÁNCHEZ-CORONADO M. E., GAMBOA DE BUÉN A., BASKIN, J., BASKIN C. 2007. Seed Anatomy and Water Uptake in Relation to Seed Dormancy in *Opuntia tomentosa* (Cactaceae, Opuntioideae). *Annals of Botany* **99**: 581-592.
- OROZCO-SEGOVIA A., GONZÁLEZ-ZERTUCHE A., MENDOZA A., OROZCO S. 1996. A mathematical model that uses Gaussian distribution to analyze the germination of *Manfreda brachystachya* (Agavaceae) in a thermogradient. *Physiologia Plantarum* **98**: 431-438.
- PÉREZ-ESTRADA L. B. 1992. Factores que afectan la densidad de tricomas urticantes en *Wigandia Urens* (Hydrophyllaceae). Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias, UNAM.
- PETCHEY O. L., GASTON K. J. 2002. Extinction and the loss of functional diversity. Proceedings of the Royal Society of London Ser. B, *Biological Sciences*, **269**: 1721-1727.
- PETCHEY O. L., GASTON K. J. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* **9**: 741-758.
- PLATA-ÁLVAREZ M. A. 2002. Estudio ecofisiológico de la germinación de dos especies arbustivas del Pedregal de San Angel *Dodonaea viscosa* (L.) jacq (Sapindaceae) y *Senna multiglandulosa* (Jacq.) Irwin y Barneby (Caesalpinaceae). Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias, UNAM.
- POZOS-HERNÁNDEZ B. A. 1991. Relaciones hídricas internas en *Senecio praecox* D.C. y *Buddleia cordata* H.B.K. de la Reserva del Pedregal de San Angel. Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias, UNAM.
- RAJJOU L., GALLARDO K., DEBEAUJON I., VANDEKERCKHOVE J., JOB C., JOB D. 2004. The effect of α -amanitin on the Arabidopsis seed proteome highlights the distinct roles of stored and neosynthesized mRNAs during germination. *Plant Physiology* **134**: 1598-1613.
- RAMÍREZ-GERARDO M. G. 1997. Comportamiento estomático en *Senecio praecox* D.C. (Compositae) y *Dodonaea viscosa* Jacq. (Sapindaceae) de la reserva del Pedregal de San Angel. Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias, UNAM.
- REYES-ORTEGA I. 2001. Modelo de la respuesta germinativa de diferentes poblaciones de *Wigandia urens* (Ruiz et Pav.) Kunth en un gradiente de temperaturas constantes. Tesis de Maestría en Biología. Facultad de Ciencias, UNAM.
- RUEDAS MEDINA M. 1999. Germinación y crecimiento temprano de *Mammillaria magnimamma*. Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias, UNAM.
- RZEDOWSKI, J., 1994. Vegetación del Pedregal de San Ángel. Pp. 9–65. En: Rojo, A. (Comp.). Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel Ecología, Historia Natural y Manejo. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- RZEDOWSKI J., RZEDOWSKI G. C. 2001. Flora Fanerogámica del Valle de México. Editorial Continental, México, D. F., México.
- SINESCHCHEKOV V. A. 2004. Phytochrome A: Functional diversity and polymorphism. *Photochemical and Photobiological Sciences* **3**: 596-607.
- SMITH H. 1982. Light quality, photoperception and plant strategy. *Annual Review of Plant Physiology* **33**: 481-518.
- SMITH H. 1995. Physiological and ecological function within the phytochrome family. *Annual Review of Plant Physiology and Molecular Biology* **46**: 289-315.
- SMITH H., 2000. Phytochromes and light signal perception by plant emerging synthesis. *Nature* **407**: 585–591.
- SMITH H., WHITELAM G. C. 1990. Phytochrome, a family of photoreceptors with multiple physiological roles. *Plant Cell and Environment* **13**: 695–707.
- SPICER J. I., GASTON K. J. 1999. Physiological Diversity and its Ecological Implications. Blackwell Science Ltd., London, UK.
- TARDIEU F., SIMONNEAU T. 1998. Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water

- status and evaporative demand: modelin isohydric and anisohydric behaviours. *Plant Cell and Environment* **49**: 419-432.
- THANOS C. A., KADIS C. C., SKAROU F. 1995. Ecophysiology of germination in the aromatic plants thyme, savory and oregano (Labiatae). *Seed Science Research* **5**: 161-170.
- VÁZQUEZ-YANES, C., OROZCO-SEGOVIA A. 1990. Ecological significance of light controlled seed germination in two contrasting tropical habitats. *Oecologia* **83**: 171-175.
- VIVAR-EVANS S., BARRADAS V. L., SÁNCHEZ-CORONADO M. E., GAMBOA, A., OROZCO-SEGOVIA A. 2006. Seed germination of wild *Dahlia coccinea* (Asteraceae) in a spatially heterogeneous fire-prone habitat. *Acta Oecologica* **29**: 187-195.
- VLEESHOUWERS L. M., BOUWMEESTER H. J., KARSSSEN C. M. 1995. Redefining seed dormancy: an attempt to integrate physiology and ecology. *Journal of Ecology* **83**: 1031-1037.
- VIOLLE C., NAVAS M. L., VILE D., KAZAKOU E., FORTUNEL C., HUMMEL I., GARNIER E. 2007. Let the concept of trait be functional. *Oikos* **116**: 882-892.
- WULFF R. 1995. Environmental maternal effects on seed quality and germination. Pp. 491-505. En: Kigel J., Galili G. (Eds). *Seed Development and Germination*. M. Dekker, New York.