

# GERMINACIÓN Y DORMICIÓN DE SEMILLAS

**Félix Pérez**

## I. INTRODUCCIÓN

Las semillas proceden de los rudimentos seminales de la flor, una vez fecundados y maduros. Su función es la de dar lugar a una nueva planta, perpetuando y multiplicando la especie a la que pertenecen. Las semillas presentan una gran variedad de formas, tamaños, pesos y colores, con relación a los diversos medios en los que han de dispersarse, sobrevivir y germinar. Las semillas de las Angiospermas están formadas básicamente por el embrión, un tejido de reserva especializado y cubiertas protectoras.

La semilla es, en general, la fase de la vida de la planta que está mejor adaptada para resistir las condiciones ambientales adversas. Su metabolismo está casi detenido, gracias al muy bajo contenido hídrico que presentan sus tejidos durante su formación y maduración. La semilla es, además, uno de los más eficaces elementos de dispersión de la especie, tanto en el tiempo como en el espacio.

Cuando las condiciones de temperatura, humedad y aireación son las adecuadas, la semilla germinará, dando origen, tras una serie de acontecimientos metabólicos, a una joven plántula. En tanto no se den las condiciones adecuadas para la germinación, la semilla se mantendrá latente durante un periodo variable de tiempo, que puede ser muy largo, hasta que llegado un momento, pierde su capacidad de germinar. La longevidad de las semillas (tiempo durante el cual mantienen su viabilidad o capacidad de germinar) depende de la especie y de las condiciones de conservación.

Ocurre a veces, sin embargo, que al colocar semillas maduras y viables en condiciones aparentemente favorables para la germinación, ésta no se produce. Se dice entonces que las semillas presentan dormición (también llamada latencia o letargo). Como se verá más adelante, se suele considerar dos categorías fundamentales de dormición de semillas: dormición impuesta por las cubiertas y dormición embrionaria. La dormición tiende a posponer o escalonar la germinación en el tiempo (dispersión en el tiem-

po), lo que a su vez facilita la dispersión en el espacio de las semillas. Por todo ello, la dormición de semillas supone un importante valor ecológico y adaptativo para la especie.

## 2. ANATOMÍA DE LA SEMILLA

La semilla consta esencialmente de un **embrión** (formado por un eje embrionario y uno, dos o varios cotiledones), una provisión de reservas nutritivas, que pueden almacenarse en un tejido especializado (**albumen** o **endospermo**) o en el propio embrión, y unas **cubiertas** protectoras que recubren y protegen a ambos.

### 2.1. Embrión

Se origina a partir del cigoto, que es la célula diploide procedente de la fusión del gameto femenino (oosfera) con el masculino (núcleo espermático). En realidad, el cigoto es ya la primera célula del futuro embrión. El cigoto, por sucesivas divisiones celulares y procesos de diferenciación, dará lugar a las distintas células que constituyen el embrión de la semilla.

El embrión está formado por un **eje embrionario** y uno (en monocotiledóneas) o dos (en dicotiledóneas) **cotiledones**. En el eje embrionario se diferencian:

- La **radícula**: está situada en uno de los extremos del eje embrionario y, tras la germinación de la semilla, originará la raíz embrional de la planta.
- El **hipocotilo** y la **plúmula**: situados en el extremo opuesto, después de la germinación originarán la parte aérea de la planta (el vástago). Por debajo de la plúmula y por encima del hipocotilo se sitúan las hojas embrionarias o cotiledones.

### 2.2. Endospermo

El endospermo o **albumen** es un tejido que tiene por función la acumulación de sustancias de reserva, que serán metabolizadas durante el proceso de germinación y durante las primeras etapas del desarrollo de la plántula. En las células del endospermo se acumula preferentemente almidón (principal polisacárido de reserva en los vegetales), pero también, en algunas semillas, lípidos (semillas oleaginosas) y proteínas.

El endospermo es un tejido constituido por células triploides originadas, todas ellas, a partir de la fusión del núcleo secundario (diploide) con uno de los dos núcleos espermáticos (haploide).

Las semillas se clasifican en tres grandes grupos, dependiendo de cual sea su principal tejido de reserva:

- a) Semillas **endospermosas o albuminosas**: en ellas, el endospermo ocupa el mayor volumen de la semilla y almacena la mayor parte de las sustancias de reserva de la misma. Es el caso de las semillas de gramíneas y de numerosas especies de dicotiledóneas.
- b) Semillas **exalbuminosas**: son las semillas que carecen prácticamente de endospermo en la madurez, debido a que las sustancias de reserva contenidas en este tejido se consumen, casi en su totalidad, durante el proceso de formación del embrión. Las reservas nutritivas se acumulan, entonces, en el propio embrión, preferentemente en los cotiledones. Las semillas de numerosas especies de dicotiledóneas son exalbuminosas.
- c) Semillas **perispermosas**: en las semillas de algunas especies, como en las de remolacha (*Beta vulgaris*), entre las cubiertas y el endospermo puede haber restos de tejido diploide procedente de la nucela: es el **perispermo**, que contiene también sustancias de reserva.

### 2.3. Cubiertas seminales

Los tegumentos o cubiertas seminales son dos: **testa y tegmen**. Los tegumentos seminales provienen de los tegumentos del rudimento seminal.

- **Testa**: es el tegumento exterior de la semilla. En algunas semillas puede ser extraordinariamente dura, estando formada por abundante tejido esclerenquimático (esclereidas). Es el caso de las semillas "duras" de numerosas especies de leguminosas, crucíferas, compuestas, cistáceas, etc. A veces, la testa puede presentar modificaciones estructurales y diversas sustancias, que facilitan la dispersión de la semilla, como por ejemplo pelos, alas, ganchos, espinas, sustancias mucilaginosas, excrecencias carnosas (arilos), etc.
- **Tegmen**: es el tegumento interno de la semilla. En algunas semillas este tegumento está muy poco desarrollado o incluso puede llegar a faltar.

A veces la testa y el pericarpo del fruto (originado a partir de la maduración y transformación del ovario del pistilo de la flor) están íntimamente unidos, con lo cual la "semilla" es en realidad un auténtico fruto. Éste

es el caso de las cipselas de las compuestas, los cariopsis de las gramíneas, las sámaras de olmos (*Ulmus* sp.) y fresnos (*Fraxinus* sp.), etc.

### 3. MADURACIÓN DE SEMILLAS

La madurez de las semillas puede definirse desde el punto de vista morfológico (**madurez morfológica**) o desde el fisiológico (**madurez fisiológica**). Se suele considerar que una semilla es morfológica y fisiológicamente madura cuando reúne las siguientes condiciones:

- su embrión ha completado su proceso de diferenciación;
- ha alcanzado su tamaño máximo;
- dispone de las suficientes reservas nutritivas;
- es capaz de germinar, siempre y cuando no presente mecanismos de dormición.

Como criterio práctico, se suele fijar el final del periodo de maduración de la semilla con el momento en el que ésta alcanza su máximo peso fresco.

#### 3.1. Madurez morfológica

Se corresponde con el desarrollo completo de las distintas estructuras que constituyen la semilla, dándose en general por concluida cuando el embrión alcanza su máximo desarrollo. La madurez morfológica está también relacionada, a menudo, con la **deshidratación** de los diferentes tejidos que forman la semilla. La duración e intensidad del periodo de deshidratación de la semilla son muy variables y dependen tanto de las características de la propia semilla, como de las condiciones ambientales en las que se desarrolla la planta madre. Generalmente se considera que una semilla ha completado su desarrollo cuando termina el periodo de deshidratación de sus diferentes tejidos

En general, la madurez morfológica se suele alcanzar sobre la misma planta, pero existen, sin embargo, algunas especies donde la dispersión de las semillas o diseminación tiene lugar antes de que se alcance: así ocurre en las semillas de ginkgo (*Ginkgo biloba*) o en las pequeñas semillas de numerosas especies de orquídeas, que presentan embriones muy rudimentarios, apenas diferenciados.

#### 3.2. Madurez fisiológica

Como es lógico, para que una semilla pueda germinar tiene que ser morfológicamente madura. Pero incluso cuando han alcanzado este tipo de

madurez, muchas semillas pueden seguir siendo incapaces de germinar porque necesitan experimentar aún una serie de procesos y transformaciones fisiológicas. Estos no se manifiestan por ningún cambio morfológico externo pero son imprescindibles para que se produzca la germinación, siempre en el supuesto de que se den las condiciones ambientales favorables para que ello ocurra. La madurez fisiológica puede alcanzarse al mismo tiempo que la morfológica, lo que ocurre normalmente en las semillas de especies cultivadas, o bien puede haber una diferencia de semanas, meses y hasta años entre ambas.

Lo más corriente es que la madurez fisiológica implique la pérdida de sustancias inhibitoras de la germinación o la acumulación de sustancias promotoras. En general supone reajustes en el equilibrio hormonal de la semilla y/o en la sensibilidad de sus tejidos para las distintas sustancias activas.

#### 4. CONCEPTO DE GERMINACIÓN

Como unidad de reproducción sexual por excelencia en las plantas superiores, la semilla es la encargada de propagar la especie y dispersarla, tanto en el tiempo como en el espacio. En concordancia con tales objetivos, la mayor parte de las semillas son capaces de permanecer, durante largos periodos de tiempo, en un estado en el que las actividades vitales se reducen al mínimo, en espera de unas condiciones ambientales favorables que permitan la germinación.

La recuperación de la actividad biológica por parte de los diferentes tejidos de la semilla constituye precisamente el **proceso de germinación**. Se considera que una semilla ha germinado en el momento que ha originado una plántula normal capaz de convertirse a su vez, bajo condiciones ambientales favorables, en una planta adulta productora de nuevas semillas. Esta definición de la germinación, válida desde el punto de vista agronómico, no contempla, sin embargo, los complejos acontecimientos metabólicos que tienen lugar durante el proceso.

El primer acontecimiento que tiene lugar siempre en el proceso de germinación de una semilla es la absorción de agua por los diferentes tejidos que la forman, especialmente por los que constituyen el embrión. Por ello, una definición algo más precisa que la anterior, en términos fisiológicos, es la que considera a la germinación como el proceso que comienza con la rehidratación de los diferentes tejidos que constituyen la semilla y termina con el inicio del crecimiento o elongación de la radícula.

Como regla práctica, se considera que una semilla ha germinado cuando su radícula atraviesa la cubierta seminal (cuando se puede observar la radícula a simple vista). En el caso de embriones desnudos, la germinación vendría indicada por el inicio de la elongación de la radícula.

El problema se complica con ciertas semillas, en las que la emergencia de la radícula no es el primer acontecimiento morfológico que tiene lugar tras la rehidratación de sus tejidos. En estos casos hay que considerar otros criterios para definir la germinación, como por ejemplo la emergencia del coleoptilo en granos de cereales, o la obtención de plántulas normales.

Tras la rehidratación de los distintos tejidos de la semilla, aumenta considerablemente la actividad específica de numerosos enzimas que están relacionados directamente con las diversas reacciones metabólicas que tienen lugar durante el proceso de germinación. En determinados casos, este aumento de la actividad enzimática puede ser útil como criterio de germinación.

La germinación es, en realidad, el resultado de toda una serie de complejos acontecimientos metabólicos que van sucediéndose, de forma escalonada, desde que comienza la absorción de agua por los diferentes tejidos de la semilla, hasta que se inicia el crecimiento de la radícula.

## 5. FASES DEL PROCESO DE GERMINACIÓN

Normalmente se distinguen en el proceso de germinación tres fases sucesivas, más o menos diferenciadas: fase de hidratación, fase de germinación y fase de crecimiento.

### 5.1. Fase de hidratación

Esta primera etapa se corresponde con una intensa absorción de agua (imbibición) por los tejidos que forman la semilla. Por lo general, va acompañada de un incremento proporcional en la actividad respiratoria. La hidratación de la semilla es un proceso físico con una duración variable según la especie considerada.

La hidratación de los diferentes tejidos de la semilla (especialmente los que forman el embrión) posibilita que se activen una serie de procesos metabólicos que son esenciales para que tengan lugar las siguientes etapas del proceso de germinación.

### 5.2. Fase de germinación

La segunda etapa se corresponde con el verdadero proceso de germinación. Durante esta fase tienen lugar en la semilla profundas transformaciones metabólicas que preparan el camino para la fase siguiente de crecimiento y son, por tanto, imprescindibles para el normal desarrollo de la plántula. En esta fase, se reduce considerablemente la absorción de agua por la semilla y se estabiliza el consumo de oxígeno.

### 5.3. Fase de crecimiento

Representa la última etapa del proceso de germinación y se corresponde con el inicio en la semilla de cambios morfológicos visibles, en concreto con la elongación de la radícula. Fisiológicamente, esta fase se caracteriza por un constante incremento de la absorción de agua y de la actividad respiratoria.

Mientras que hasta la segunda fase de la germinación los procesos son en gran parte reversibles, a partir de la fase de crecimiento se entra en una situación fisiológica irreversible, de tal manera que una semilla que haya superado la fase de germinación tiene sólo dos posibilidades: pasar a la fase de crecimiento y dar lugar a una plántula, o perder su viabilidad y terminar muriendo.

En general, un periodo de tiempo corto entre el comienzo de la rehidratación y la emergencia de la radícula, se suele considerar como un carácter adaptativo favorable para la semilla.

Una vez que la radícula ha roto las cubiertas seminales, se inicia el desarrollo de la plántula, proceso complejo y variable según la especie, que implica un elevado gasto energético que se obtiene, en sus primeras etapas, mediante la movilización de las reservas nutritivas de la semilla.

## 6. FACTORES EXTERNOS QUE AFECTAN A LA GERMINACIÓN

Para que una semilla germine, es preciso que concurren una serie de condiciones externas favorables. La germinación de las semillas no durmientes implica, en primer lugar, la rehidratación de sus tejidos, paso previo para que la germinación pueda continuar siempre que las condiciones de temperatura, aporte de oxígeno e iluminación sean las adecuadas. Por tanto, los factores externos más importantes que influyen en el proceso de germinación son: humedad, temperatura, oxígeno e iluminación.

### 6.1. Humedad

Para que la semilla vuelva a un metabolismo activo es necesario que sus tejidos se rehidraten. Para ello, la semilla debe estar en contacto físico con agua en estado líquido. Aunque podría absorber una parte del vapor de agua de la atmósfera circundante, en la mayor parte de los casos, la cantidad de agua sería insuficiente para promover la germinación.

En la mayor parte de las semillas, un exceso de agua es desfavorable para la germinación ya que dificulta la llegada de oxígeno hasta el embrión.

Hasta el momento en el que la radícula asoma al exterior, el agua llega al embrión a través de las paredes celulares de la cubierta seminal. La penetración del agua tiene lugar a favor de un gradiente de potencial hídrico, ya que los valores de los potenciales hídricos en las semillas suelen ser muy bajos. Sin embargo, potenciales hídricos del suelo extremadamente bajos, como los que suelen presentar los suelos salinos, pueden llegar a limitar e incluso impedir totalmente la entrada de agua al interior de la semilla, con lo cual la germinación no tiene lugar.

## 6.2. Temperatura

La temperatura es un factor decisivo en el proceso de germinación. Su efecto se debe a su capacidad para influir sobre los enzimas que regulan la velocidad de las reacciones bioquímicas que ocurren en la semilla tras su rehidratación. Así, del mismo modo que la actividad de cada enzima tiene lugar entre un máximo y un mínimo de temperatura, existiendo un óptimo intermedio, en el proceso de germinación pueden establecerse unos límites similares.

La **temperatura mínima** sería aquella por debajo de la cual la germinación no se produce, y la **máxima** aquella por encima de la cual se anula igualmente el proceso. La **temperatura óptima**, intermedia entre ambas, puede definirse como la más adecuada para conseguir el mayor porcentaje de germinación en el menor tiempo posible.

Las temperaturas compatibles con la germinación varían mucho de unas especies a otras. Como es lógico, sus límites suelen ser muy estrechos en semillas de especies adaptadas a hábitats muy concretos, y más amplios en semillas de especies con una amplia distribución ecológica. Las semillas de especies originarias de hábitats tropicales suelen germinar mejor a temperaturas elevadas, superiores a 25°C, mientras que las semillas de especies originarias de zonas frías germinan mejor a temperaturas bajas, como las comprendidas entre 5 y 15°C. En general, las semillas de especies originarias de la zona mediterránea germinan preferentemente a temperaturas comprendidas entre 15 y 20°C; así, las semillas de romero (*Rosmarinus officinalis*), tomillos (*Thymus* sp.), orégano (*Origanum vulgare*), cantueso (*Lavandula stoechas*), jaras (*Cistus* sp.), *Helianthemum*, *Halimium*, etc., suelen alcanzar los mayores porcentajes de germinación para temperaturas en torno a los 15°C.

Por otra parte, el óptimo térmico de la fase de germinación, no tiene que coincidir necesariamente con el de la fase de crecimiento. El efecto global de las temperaturas alternas (ciclo día-noche) generalmente positivo, correspondería a la resultante de su acción sobre estas dos etapas de la germinación. Así, unas temperaturas estimularían la fase de germinación y otras la fase de crecimiento.

### 6.3. Oxígeno

La aireación es necesaria para que una semilla germine, pues el embrión necesita disponer del oxígeno suficiente para la obtención de la energía imprescindible para mantener sus actividades metabólicas.

La mayor parte de las semillas germinan perfectamente en una atmósfera normal, con un 21% de oxígeno. Sin embargo, las semillas de especies que viven en medios acuáticos o encharcados, donde el oxígeno escasea, germinan mejor si la concentración de este gas es baja (entre el 5 y el 10%).

Para que la germinación tenga lugar, el oxígeno disuelto en el agua de imbibición debe poder llegar hasta el embrión. Por ello, algunos elementos químicos o estructurales presentes, a veces, en la cubierta seminal (compuestos fenólicos, capas mucilaginosas, macroesclereidas, etc.) capaces de reducir la difusión del  $O_2$  pueden llegar a ser verdaderos obstáculos para la germinación de la semilla.

Por otra parte, hay que tener en cuenta que a medida que aumenta la cantidad de agua puesta a disposición de la semilla, disminuye la cantidad de oxígeno que llega al embrión.

La temperatura afecta, por un lado, a la velocidad de consumo de oxígeno por el embrión, y modifica inversamente, por otro, la solubilidad del oxígeno en el agua que absorbe la semilla.

### 6.4. Iluminación

Se suele clasificar a las semillas en tres grandes grupos según sus necesidades de luz para germinar:

- a) Semillas con **fotosensibilidad positiva**: semillas que germinan preferentemente bajo condiciones de iluminación.
- b) Semillas con **fotosensibilidad negativa**: semillas que germinan preferentemente en oscuridad, siendo la luz desfavorable para la germinación.
- c) Semillas **no fotosensibles**: semillas indiferentes a las condiciones de iluminación.

Así, las semillas con fotosensibilidad positiva no germinan si están enterradas a una cierta profundidad. En las semillas con fotosensibilidad negativa ocurre todo lo contrario, las semillas para poder germinar deben situarse a cierta distancia de la superficie del suelo con el fin de protegerse del efecto inhibitor de la luz. Esta protección se logra a escasa profundidad, dado que la transmisión de la luz a través del suelo es muy baja, estimándose, por ejemplo, que sólo un 2% de la luz atraviesa los dos primeros milímetros de un sustrato arenoso.

## 7. METABOLISMO DE LA GERMINACIÓN

De entre los diferentes procesos metabólicos relacionados con la germinación de semillas, los que han sido más estudiados son la respiración celular y la movilización de sustancias de reserva.

### 7.1. Respiración celular

En las semillas rehidratadas son funcionales tres rutas respiratorias: **glicolisis, ciclo de Krebs y vía de las pentosas-fosfato**. Estos tres procesos metabólicos generan distintos compuestos intermedios y, fundamentalmente, gran cantidad de energía química en forma de ATP. Los procesos de obtención de energía metabólica se basan en la degradación oxidativa de moléculas orgánicas, principalmente glucosa o fructosa procedentes de la hidrólisis de la sacarosa o el almidón, aunque también pueden oxidarse otros glúcidos, lípidos, ácidos orgánicos o incluso, ocasionalmente, proteínas. Con la oxidación gradual y controlada de estas moléculas dentro de la célula se va liberando la energía encerrada en sus enlaces químicos; parte de esta energía podrá ser empleada en la síntesis de ATP, de fácil y rápida utilización posterior.

Como ya hemos visto anteriormente, durante la germinación, en el proceso de consumo de oxígeno por los diferentes tejidos de la semilla, hay que distinguir tres fases: la primera se caracteriza por un aumento brusco de la intensidad respiratoria, debido principalmente a la activación y síntesis de enzimas respiratorios; la segunda por una estabilización en el intercambio gaseoso; y la tercera viene determinada por un segundo incremento de la intensidad respiratoria. Esta tercera fase coincide, más o menos, con la emergencia de la radícula.

### 7.2. Movilización de sustancias de reserva

Tras la hidratación de los distintos tejidos que forman la semilla, tiene lugar en ellos una serie de reacciones metabólicas de hidrólisis que transforman las sustancias nutritivas de reserva en moléculas más sencillas y asequibles para el embrión.

Estas reacciones son catalizadas por enzimas hidrolíticos específicos, cuya actividad biológica se incrementa notablemente durante el proceso de germinación, en parte por la activación de enzimas preexistentes, pero sobre todo por la síntesis de nuevas moléculas enzimáticas. Los glúcidos y los lípidos son, generalmente, las fuentes más importantes de la energía que necesitará el embrión para iniciar su desarrollo, aunque en las semillas de algunas especies, las proteínas juegan un papel fundamental.

- **Glúcidos.** El almidón es la principal reserva energética para la mayoría de las semillas. En el proceso de degradación del almidón en moléculas de glucosa intervienen varios enzimas, entre los que destaca la  $\alpha$ -amilasa. La degradación del almidón se incrementa progresivamente durante el proceso de germinación, primero lentamente, y luego de una forma más rápida que termina con la práctica desaparición del polisacárido.
- **Lípidos.** La principal reserva de lípidos de las semillas son los triglicéridos. En la degradación de estas biomoléculas participan fundamentalmente las lipasas, que rompen los enlaces éster y liberan glicerol y ácidos grasos. Tanto el glicerol como los ácidos grasos pueden oxidarse hasta generar acetil-CoA como producto final. El acetil-CoA se incorpora al ciclo de Krebs para oxidarse hasta  $\text{CO}_2$  y  $\text{H}_2\text{O}$ , generándose una importante cantidad de energía en forma de ATP. En numerosas semillas, el acetil-CoA puede ser utilizado para producir glúcidos. La conversión de grasas en azúcares es un proceso muy importante en la germinación de semillas de especies oleaginosas.
- **Proteínas.** En algunas semillas, las proteínas constituyen la principal fuente de reserva energética. Los enzimas que hidrolizan las proteínas hasta aminoácidos libres son proteasas. En los granos de los cereales las proteínas de reserva están localizadas en los gránulos de aleurona, acumulados, a su vez, en una capa de células que rodea al endospermo (capa de aleurona). En las semillas de dicotiledóneas, la degradación de las proteínas de reserva se corresponde, generalmente, con una acumulación de aminoácidos libres en los cotiledones.
- **Ácidos nucleicos.** La replicación del ADN suele ser un fenómeno relativamente tardío en el proceso de germinación, pues se inicia después de que haya tenido lugar la síntesis de suficiente cantidad de proteínas. Es obvio que en la codificación de éstas ha intervenido un ADN preexistente, formado durante las fases de maduración de la semilla. En cuanto al ARN, se ha comprobado que en las semillas se produce un considerable incremento en la síntesis de ARN mensajero con anterioridad al importante incremento de la actividad de los enzimas hidrolíticos que intervienen en el proceso de germinación.

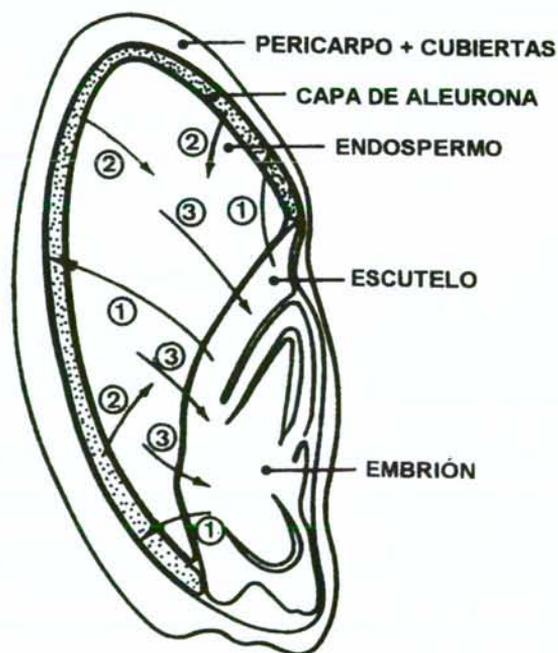
El conocimiento de los distintos aspectos relacionados con el metabolismo de semillas es fundamental sobre todo en aquellas especies con utilidad industrial. Un ejemplo característico es la obtención de malta en las primeras etapas del proceso de fabricación de la cerveza. El malteado de los granos de cebada (*Hordeum vulgare*) tiene como objetivo principal la

hidrólisis de las reservas nutritivas de las células del endospermo mediante la activación de los enzimas hidrolíticos correspondientes.

## 8. FISIOLÓGÍA DE LA GERMINACIÓN EN GRANOS DE CEREALES

En los frutos de los cereales (cariopsis), el embrión está conectado con el endospermo a través del escutelo derivado de la transformación de su cotiledón único. Debajo de la cubierta seminal, que está soldada al pericarpo del fruto, hay una capa de células ricas en proteínas (células de aleurona), la denominada **capa de aleurona**. Estas células forman parte del endospermo y tienen un papel fundamental en la germinación de los cereales.

Los principales acontecimientos metabólicos relacionados con el proceso de germinación en los granos de los cereales son los siguientes (Figura 1):



**Figura 1.** Principales acontecimientos metabólicos que tienen lugar en el proceso de germinación de un grano de cereal: 1, el embrión hidratado libera giberelinas que alcanzan las células de la capa de aleurona; 2, difusión en todo el endospermo de los enzimas hidrolíticos producidos en la capa de aleurona; 3, hidrólisis del almidón con producción de glucosa, la cual por difusión termina llegando al embrión.

- El embrión, una vez rehidratado, libera giberelinas que se difunden hacia el endospermo a través del escutelo.
- Las giberelinas alcanzan las células de aleurona, donde inducen la producción de enzimas hidrolíticas, al desreprimir los genes que codifican dichos enzimas.
- Entre los enzimas hidrolíticos sintetizados se encuentra la **amilasa**, que se difunde hacia el endospermo para liberar en éste glucosa a partir del almidón.
- Las moléculas de glucosa liberadas alcanzan por difusión el embrión y le sirven a éste como fuente de energía metabólica (ATP).
- Los restantes enzimas hidrolíticos degradan del mismo modo las proteínas, los lípidos y los ácidos nucleicos, dando lugar a aminoácidos, ácidos grasos más glicerol y nucleótidos, respectivamente.
- De esta manera es como el embrión dispone de las moléculas estructurales necesarias para iniciar la síntesis de sus propias biomoléculas, así como el aporte necesario de energía química.
- Con todo lo necesario, el embrión inicia las divisiones mitóticas, el crecimiento celular y la diferenciación de las células que se van originando. El conjunto coordinado de todos estos procesos convierte al embrión en una joven plántula.

## 9. CONCEPTO DE DORMICIÓN DE SEMILLAS

La **dormición** (también llamada **latencia** o **letargo**) se define como el estado en el cual una semilla viable y madura no germina aunque los factores externos sean favorables para hacerlo, es decir aunque las condiciones de temperatura, humedad y concentración de oxígeno sean las adecuadas.

La semilla está especialmente adaptada para la dispersión de la especie, por tanto cualquier mecanismo que tienda a posponer, diferir o escalonar la germinación en el tiempo, facilitará una máxima dispersión en el espacio. Pero también la dispersión en el tiempo tiene, por sí misma, un alto valor evolutivo. Así, la población de semillas que produce una planta en un año sufrirá en la mayoría de los ambientes riesgos mucho mayores si germina toda a la vez que si lo hace de forma gradual en varios años sucesivos.

También la dormición de semillas tiene, en numerosas ocasiones, un importante valor ecológico y adaptativo para la especie, al estar los mecanismos que la producen más o menos ligados a factores que influyen decisivamente en el desarrollo posterior de la planta; más adelante ofrecemos unos cuantos ejemplos para ilustrar este aspecto.

El estado durmiente primario, se establece, en su caso, durante el periodo de formación de la semilla. En el desarrollo posterior pueden darse diferentes alternativas que incluyen posibles dormiciones secundarias.

## 10. CAUSAS QUE PUEDEN ORIGINAR LA DORMICIÓN DE SEMILLAS

Simplificando al máximo se pueden establecer dos categorías fundamentales de dormición de semillas: **dormición impuesta por las cubiertas seminales** y **dormición embrionaria**. En el primer caso, la dormición se manifiesta solamente en la semilla intacta y el embrión aislado puede germinar con normalidad; la escarificación (eliminación total o parcial de las cubiertas seminales) suele ser, por tanto, suficiente para conseguir la germinación. En el segundo caso, el embrión es durmiente en sí mismo, de manera que la eliminación de las cubiertas no permite la germinación. Sin embargo, en algunas semillas el problema se complica ya que concurren, simultánea o sucesivamente, ambas categorías de dormición.

### 10.1. Dormición impuesta por las cubiertas seminales

Los principales mecanismos por los cuales las cubiertas seminales imponen la dormición en las semillas son los siguientes:

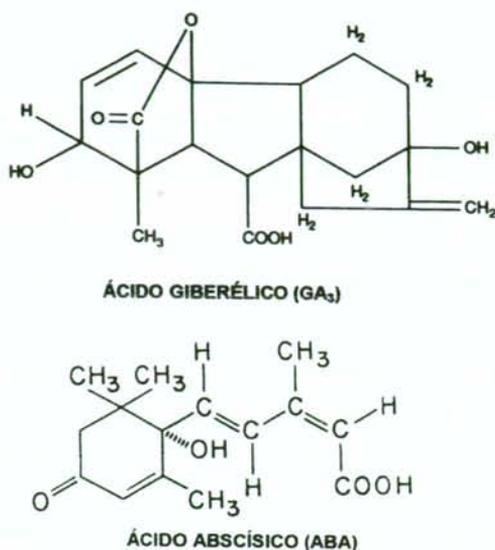
- a) **Interferencia con la absorción de agua.** La presencia de cubiertas impermeables, en mayor o menor grado, al agua es una de las causas más frecuentes de dormición de semillas. Sólo cuando, con el transcurso del tiempo, vayan cediendo, de forma natural y progresiva, las causas de la impermeabilidad, la semilla podrá estar en condiciones de germinar. La presencia de cubiertas seminales impermeables al agua es una característica muy generalizada en ciertos géneros e incluso en ciertas familias de plantas (Tabla 1). La familia leguminosas, por ejemplo, es una de las más conocidas en este sentido. En algunas especies de leguminosas, cistáceas y otras familias se ha atribuido a la capa de células fuertemente lignificadas (macroesclereidas) de la testa y a otras estructuras de la cubierta, como el hilo, la impermeabilidad al agua que presentan las semillas.
- b) **Interferencia con el intercambio gaseoso.** Las diferentes capas de tejidos que rodean al embrión pueden limitar el intercambio gaseoso de éste con el exterior y dificultar así la entrada del oxígeno. Este hecho supone una interferencia con el proceso de respiración que puede llegar a dificultar e incluso impedir la

Género	Familia	Género	Familia
<i>Acacia</i>	Leguminosas	<i>Lavatera</i>	Malváceas
<i>Anthyllis</i>	Leguminosas	<i>Lotus</i>	Leguminosas
<i>Astragalus</i>	Leguminosas	<i>Lupinus</i>	Leguminosas
<i>Cistus</i>	Cistáceas	<i>Malva</i>	Malváceas
<i>Coronilla</i>	Leguminosas	<i>Medicago</i>	Leguminosas
<i>Cytisus</i>	Leguminosas	<i>Melilotus</i>	Leguminosas
<i>Erodium</i>	Geraniáceas	<i>Onobrychis</i>	Leguminosas
<i>Genista</i>	Leguminosas	<i>Rhamnus</i>	Rhamnáceas
<i>Geranium</i>	Geraniáceas	<i>Robinia</i>	Leguminosas
<i>Gleditsia</i>	Leguminosas	<i>Tilia</i>	Tiliáceas
<i>Halimium</i>	Cistáceas	<i>Trifolium</i>	Leguminosas
<i>Helianthemum</i>	Cistáceas	<i>Vicia</i>	Leguminosas

**Tabla 1.** Diversos ejemplos de géneros de plantas en las que las semillas de algunas de sus especies presentan cubiertas impermeables, en mayor o menor grado, al agua.

germinación de la semilla. La existencia de un bajo coeficiente de difusión del oxígeno a través de la cubierta se debe, generalmente, o bien al consumo del oxígeno por los diferentes componentes orgánicos de la propia cubierta (que así se oxidan), reduciéndose de este modo la cantidad total de este gas que pasa a su través, o a la presencia de una capa mucilaginoso sobre la cubierta seminal. El mucilago que presentan muchas semillas tiene por función primaria el retener agua para evitar posibles deshidrataciones, que podrían resultar inoportunas, una vez iniciado el proceso de germinación; por ello, las semillas de especies propias de climas áridos suelen tener mucilago. Pero, a su vez, al acumular un exceso de agua, el mucilago puede dificultar la llegada del oxígeno hasta el embrión y ser, por tanto, un factor causante de la dormición de la semilla.

- c) Presencia de inhibidores en las cubiertas seminales.** Las hormonas vegetales juegan un importante papel en la germinación de las semillas; entre las hormonas promotoras de la germinación destacan las giberelinas, mientras que entre las inhibidoras destaca el ácido abscísico (ABA) (Figura 2). La mayoría de los estudios realizados sobre el ABA, se han llevado a cabo mediante aplicaciones exógenas de esta hormona y sólo en muy pocos casos se han podido correlacionar los niveles de ABA endógeno de las cubiertas o de otras partes de la semilla con los que determinan dormición. Por otra parte, se conocen diversas sustancias, además del ABA, que pueden inhibir la germinación de algunas semillas, como por ejemplo los compuestos fenólicos, muy frecuentes en las cubiertas de algunas semillas. Los inhibidores de la germinación pueden es-



**Figura 2.** Fórmulas estructurales de la giberelina A3 o ácido giberélico (GA<sub>3</sub>) y del ácido abscísico (ABA).

tar presentes en los tejidos internos de la semilla, además de en las cubiertas seminales, por lo que éstas pueden impedir o al menos dificultar la salida de estas sustancias; el embrión retendrá así un alto nivel de inhibidores, y la dormición se mantendrá.

- d) Restricciones mecánicas.** En muchos casos las cubiertas seminales ejercen una verdadera restricción mecánica a la expansión de la radícula. La radícula, entonces, no es capaz de romper las cubiertas y emerger al exterior. Este hecho es muy frecuente en semillas denominadas “duras”, como son las semillas de numerosas especies de leguminosas. Frecuentemente, la escarificación por diferentes métodos de la cubierta seminal en la zona radicular elimina la restricción y permite la emergencia de la radícula.

### Dormición embrionaria

Un segundo tipo de dormición es la llamada dormición embrionaria, cuyo control, como su propio nombre indica, radica en el propio embrión. Se pone fácilmente de manifiesto porque el embrión viable y maduro es incapaz de germinar, incluso si es aislado de las diferentes estructuras de la semilla y colocado en condiciones favorables para la germinación. Las semillas de diversas especies forestales pueden presentar dormición embrionaria; es el caso de las semillas de tejo (*Taxus baccata*), serbal (*Sorbus aucuparia*), arces (*Acer sp.*), fresnos (*Fraxinus sp.*), etc.

La dormición embrionaria se debe, generalmente, a la existencia de sustancias inhibitoras de la germinación en los propios tejidos del embrión; estos compuestos inhibidores pueden estar situados en el eje embrionario y/o en los cotiledones. En algunas especies, los cotiledones son los responsables de la inhibición del crecimiento del eje embrionario. En estos casos, la amputación total o parcial de los cotiledones posibilita la germinación. Por ejemplo, se ha observado que en algunas variedades de manzano (*Malus sylvestris*) la amputación de los cotiledones evita el desarrollo de una dormición en el embrión, siendo esta técnica tanto más efectiva cuanto mayor es la porción de cotiledón seccionada.

Dentro de los posibles inhibidores implicados en la dormición embrionaria destaca el ácido abscísico (ABA). Así, se ha podido comprobar que cuando con la lixiviación se puede levantar la dormición embrionaria que presentan las semillas de distintas especies, en los líquidos lixiviados aparecen cantidades variables de ABA.

Existen varios tratamientos (lixiviación, estratificación fría, aplicaciones de ácido giberélico, etc.) que son capaces de eliminar o contrarrestar el efecto de las sustancias inhibitoras y levantar así el estado de dormición embrionaria.

## II. TRATAMIENTOS PREGERMINATIVOS PARA VENCER LA DORMICIÓN DE SEMILLAS

Cómo es lógico, la técnica utilizada para «romper» la dormición de una semilla dependerá del tipo de dormición que ésta presente (Tabla 2). El problema, sin embargo, se complica en aquellas semillas en las que actúan conjuntamente dos o más factores causantes de la dormición. Así por ejemplo, como ya se ha comentado, es muy frecuente que las semillas de leguminosas con cubiertas impermeables al agua presenten, además, restricciones mecánicas a la expansión de la radícula. Entre las técnicas y tratamientos más frecuentemente empleados para vencer la dormición de semillas podemos citar los siguientes:

- a) **Escarificación mecánica.** En algunas especies, las cubiertas seminales se pueden eliminar total o parcialmente sin dañar al embrión. En otros casos, basta con provocar pequeños daños en las cubiertas mediante diversos sistemas: incisión, punción, lijado, etc. La escarificación de la cubierta seminal con lija de grano fino suele dar muy buenos resultados en numerosas especies con semillas “duras”, como por ejemplo en las semillas de diversas especies de los géneros *Helianthemum* y *Halimium* (cistáceas) (Tabla 3).

Especie	Tratamiento
<i>Acacia</i> (acacias)	Escarificación ácida
<i>Apium graveolens</i> (apio)	Luz, giberelinas
<i>Avena fatua</i> (avena)	Estratificación fría, giberelinas
<i>Ceratonía siliqua</i> (algarrobo)	Escarificación ácida
<i>Chamaerops humilis</i> (palmito)	Escarificación ácida
<i>Cistus</i> (jaras)	Calor seco
<i>Corylus avellana</i> (avellano)	Estratificación fría, giberelinas
<i>Cucumis sativus</i> (pepino)	Luz
<i>Gossypium hirsutum</i> (algodón)	Agua caliente
<i>Halimium</i> sp.	Escarificación mecánica
<i>Helianthemum</i> sp.	Escarificación mecánica
<i>Hordeum vulgare</i> (cebada)	Estratificación fría, nitrato potásico, giberelinas
<i>Lactuca sativa</i> (lechuga)	Estratificación fría, luz, giberelinas
<i>Nicotiana tabacum</i> (tabaco)	Luz
<i>Onopordum</i> sp.	Giberelinas
<i>Pinus sylvestris</i> (pino)	Estratificación fría, luz
<i>Triticum aestivum</i> (trigo)	Estratificación fría

**Tabla 2.** Algunos de los tratamientos pregerminativos utilizados para romper la dormición en semillas de diferentes especies.

TRATAMIENTO PREGERMINATIVO	GERMINACIÓN (%)	
	<i>H. almeriense</i>	<i>H. squamatum</i>
Control	17	14
Escarificación mecánica con lija	80	85
Imbibición en agua (48 horas)	15	9
Agua hirviendo (100°C)	16	18
Agua caliente (80°C y 5 minutos)	26	14
Calor seco (100°C y 10 minutos)	31	10
Ácido sulfúrico (5 minutos)	42	29

Control: semillas no sometidas a ningún tratamiento.

Condiciones de germinación: 15°C y fotoperiodo de 16 horas de luz.

**Tabla 3.** Efecto de diferentes tratamientos pregerminativos sobre la germinación de semillas de *Helianthemum almeriense* y *Helianthemum squamatum* (datos del autor).

- b) **Escarificación ácida.** En estos tratamientos se sumergen las semillas en ácidos fuertes durante periodos cortos; generalmente se suele emplear ácido sulfúrico concentrado y periodos de pocos minutos. A veces se utilizan soluciones diluidas de ácidos y tiempos de inmersión más prolongados. Tras el tratamiento con

ácido, y antes de la siembra, es conveniente lavar las semillas con agua varias veces, para eliminar los restos de ácido.

- c) **Tratamientos con calor.** Se puede utilizar calor seco (estufa) y agua caliente. Cuando se utiliza calor seco, se suelen emplear temperaturas entre 50-100°C y diferentes tiempos de exposición, según la mayor o menor dureza de las cubiertas seminales (Tabla 4). Si se emplea agua caliente, se pueden combinar diferentes temperaturas y periodos de inmersión. A veces, se sumerge las semillas en agua próxima al punto de ebullición y se deja enfriar el agua con las semillas hasta que ésta alcanza la temperatura ambiente.
- d) **Lixiviación.** El lavado de las semillas con agua o con diversas sustancias químicas (etanol, acetona, hipoclorito sódico, nitratos, tiourea, éter etílico, etc.) se utiliza, frecuentemente, cuando la semilla contiene sustancias inhibidoras de la germinación en sus cubiertas (como compuestos fenólicos y ácido abscísico). Un tratamiento tan simple como es la inmersión de las semillas en agua durante un periodo de 24-48 horas antes de su siembra da buenos resultados en numerosas especies.
- e) **Aplicaciones exógenas de giberelinas.** Antes de su siembra, se puede sumergir las semillas en una solución de ácido giberélico ( $GA_3$ ) de diferente concentración (generalmente entre 100 y 500  $mg/l^{-1}$ ) durante 24 horas, o bien, en condiciones de laboratorio, se puede sustituir el agua que se añade al sustrato de germinación por la correspondiente solución de  $GA_3$ . Este tratamiento suele dar buenos resultados cuando la dormición es causada por la presencia, en la semilla, de sustancias inhibidoras de la germinación. Así, se ha comprobado que, en numerosas semillas, el  $GA_3$  contrarresta el efecto inhibitor del ácido abscísico (ABA) (Figura 2).

ESPECIE	GERMINACIÓN (%)	
	Control	Calor seco
<i>C. albidus</i>	7	23
<i>C. ladanifer</i>	6	4
<i>C. populifolius</i>	21	90
<i>C. salvifolius</i>	71	38

Control: semillas no escarificadas.

Condiciones de germinación: 15 °C y fotoperiodo de 16 horas de luz.

**Tabla 4.** Efecto de la escarificación con calor seco (100 °C durante 30 minutos) sobre la germinación de semillas de cuatro especies del género *Cistus* (jaras) (datos del autor).

- f) **Estratificación fría.** Las semillas de algunas especies (especialmente semillas de especies arbóreas y arbustivas) son capaces de vencer su dormición cuando se las estratifica, durante períodos variables (casi siempre superiores a un mes), en un ambiente con un elevado contenido de humedad y a baja temperatura (alrededor de 5°C). En las semillas de ciertas especies, se ha comprobado que con la estratificación fría disminuye en sus tejidos el nivel de ácido abscísico (ABA) y el de otras sustancias inhibitoras de la germinación. Por otra parte, con la estratificación fría se tiende a imitar las condiciones naturales a las que se ven sometidas las semillas de muchas especies, propias de nuestras latitudes, durante el invierno. Como sustrato para la estratificación de las semillas se suele utilizar arena o vermiculita que se mantiene siempre húmeda con aportes periódicos de agua. La estratificación fría suele dar muy buenos resultados a la hora de romper la dormición que, en mayor o menor grado, presentan las semillas de numerosas especies forestales, como acebo (*Ilex aquifolium*), tejo (*Taxus baccata*), sabina (*Juniperus thurifera*), etc.

## 12. SIGNIFICADO ECOLÓGICO DE LA DORMICIÓN DE SEMILLAS

En general, la principal finalidad de los diferentes mecanismos de dormición es retrasar la germinación de las semillas y prevenir así el que ésta tenga lugar bajo condiciones ambientales desfavorables para el establecimiento de las plántulas. El hecho de que, en el proceso evolutivo, numerosas especies hayan mantenido los diferentes mecanismos de dormición hasta nuestros días es, sin duda, una prueba del gran **valor ecológico y adaptativo** que éstos suponen para las semillas que los presentan.

Las semillas de numerosas especies presentan un cierto nivel de dormición inmediatamente después de haber sido dispersadas por la planta. De esta manera, se evita el posible peligro de que las semillas germinen sobre la propia planta que las ha producido, asegurando, además la dispersión en el tiempo.

La dispersión temporal de la especie se logra con el mantenimiento de la dormición de las semillas, que puede durar desde pocos días hasta varias décadas, dependiendo de las características genéticas de la especie y de los factores ambientales.

En cualquier caso, una semilla durmiente terminará germinando en algún momento, y en condiciones naturales sobran los factores capaces de ir eliminando gradualmente el estado de dormición. Tanto el tipo de dormición que presenta una semilla como los factores naturales que elimi-

nan progresivamente esta dormición, están estrechamente ligados con el hábitat en el cual se desarrolla la especie. Veamos a continuación algunos ejemplos que ilustran claramente este hecho:

- Algunas especies anuales de zonas áridas tienen inhibidores hidrosolubles en la cubierta de sus semillas. La lluvia los lava y elimina, posibilitando así la germinación en el momento más idóneo, cuando la joven plántula va a encontrar en el suelo el agua necesaria para su desarrollo y establecimiento. De esta manera, las semillas germinan de forma masiva justo después de las escasas precipitaciones que tienen lugar en estos hábitats.
- La necesidad de luz que se observa en muchas semillas de «malas hierbas», favorecerá la germinación de las semillas que queden en la superficie del suelo después de cada labor agrícola. Con ello la población total de semillas de la especie en el suelo va germinando escalonadamente, mientras un buen número de ellas, las que constituyen el llamado «banco de semillas» del suelo (ver más adelante), se mantiene en capas más profundas (y oscuras), en reserva para años sucesivos.
- Las especies con frutos carnosos están, en general, adaptadas a que sus semillas sean dispersadas por los animales, especialmente por las aves. En muchos casos existen inhibidores en la pulpa de los frutos, que evitan la germinación prematura en un medio (el interior del fruto) donde se pueden dar las condiciones adecuadas para ello. Pero también es frecuente que las propias semillas contengan inhibidores de la germinación y que éstos se eliminen al pasar por el tracto digestivo de los animales que se alimentan de los frutos. En el caso de semillas duras, los ácidos digestivos del animal pueden llegar incluso a escarificar las cubiertas seminales y de esta forma facilitar la germinación tras la dispersión de la semilla.
- Las semillas de especies pirófitas colonizadoras (plantas cuya propagación se ve favorecida por los incendios), frecuentes en el matorral mediterráneo, como por ejemplo distintas especies de jaras (*Cistus* sp.), presentan cubiertas duras e impermeables al agua. Las altas temperaturas del suelo que se alcanzan durante los incendios escarifican las cubiertas seminales, posibilitando así la futura germinación masiva de las semillas de estas especies (Tabla 4).
- Las cubiertas duras e impermeables que muestran las semillas de numerosas especies pertenecientes a diversas familias (leguminosas, compuestas, malváceas, etc.), pueden mantener el estado de dormición durante mucho tiempo. Pero, como es lógico, final-

mente sus barreras a la permeabilidad serán gradualmente vencidas por muy diferentes causas naturales: abrasión con las partículas de arena del suelo, ataque de microorganismos, fluctuaciones diarias de temperaturas, etc.

### 13. BANCO DE SEMILLAS DEL SUELO

Para numerosas especies de plantas espontáneas, existe un importante «stock» de semillas que permanecen enterradas en el suelo, a diferentes profundidades, constituyendo el denominado banco de semillas del suelo.

Diversos estudios realizados han puesto de manifiesto que el número de semillas enterradas varía ampliamente según el tipo de suelo. Así por ejemplo, en suelos forestales puede haber de 100 a 1.000 semillas por m<sup>2</sup>; en praderas, de 1.000 a un millón por m<sup>2</sup>; y en tierras cultivadas, de 1.000 a 100.000 por m<sup>2</sup>.

Con el banco de semillas del suelo las distintas especies aseguran la existencia de una cierta cantidad de semillas viables enterradas en el suelo y que éstas vayan germinando de forma gradual. De esta manera, aumenta considerablemente la probabilidad de supervivencia de las poblaciones vegetales.

Como ya hemos comentado anteriormente, las semillas de especies colonizadoras, como la mayor parte de las «malas hierbas», suelen presentar diversos mecanismos de dormición que hacen posible la dispersión en el tiempo. Las semillas de estas especies constituyen un porcentaje muy importante de la composición del banco de semillas del suelo. En general, las semillas de «malas hierbas» pueden permanecer viables, enterradas en el suelo, durante largos periodos.

Como es lógico, la composición del banco de semillas del suelo está estrechamente relacionada con los ciclos biológicos de las especies que se desarrollan en los diferentes hábitats. Generalmente, se suelen considerar cuatro tipos básicos de bancos de semillas del suelo:

- a) **Tipo 1:** Está formado principalmente por semillas de especies que germinan en otoño. Por tanto, estas semillas sólo están presentes en el suelo durante el verano. Suele tratarse de semillas que germinan bajo un amplio rango de temperaturas y condiciones de iluminación.
- b) **Tipo 2:** Lo forman las semillas de las especies que germinan en primavera. Las semillas permanecen en el suelo sólo durante el invierno. En general las semillas de estas especies requieren pasar por un periodo de frío, de mayor o menor duración e intensidad, para poder germinar posteriormente.

- c) **Tipo 3:** Está constituido por semillas de especies que germinan, en su mayor parte, inmediatamente después de haber sido dispersadas, normalmente al final del verano. Sin embargo, siempre queda un pequeño «stock» de semillas en el suelo, formando un banco persistente. La mayor parte de las semillas producidas por las especies de este tipo requieren unas condiciones, de luz y temperatura, muy precisas para germinar.
- d) **Tipo 4.** Lo componen aquellas semillas de especies en las que sólo una proporción muy pequeña germina inmediatamente después de la dispersión. La mayor parte de las semillas producidas integra, de una manera persistente, el banco de semillas del suelo. En estas especies, el número de semillas que forman el banco del suelo es siempre mucho mayor que la cantidad de semillas producida anualmente. Sin duda, se trata de las especies que han desarrollado más la estrategia de mantener un banco de semillas del suelo de carácter permanente. En general, y al igual que en el caso anterior, estas semillas requieren condiciones muy precisas para poder germinar.

El conocimiento exacto de los diferentes factores que regulan la dinámica de las poblaciones de semillas viables enterradas en el suelo es de una gran importancia en Agricultura. Está claro que si conocemos el tiempo que pueden permanecer viables las semillas de las distintas especies que componen el banco de un determinado suelo agrícola o forestal, tendremos en la mano un dato de gran valor a la hora de establecer las técnicas más eficaces de control de «malas hierbas».

Por otra parte, el banco de semillas del suelo puede jugar un papel muy importante tanto en la conservación de especies vegetales en peligro como en la regeneración y restauración de la vegetación de hábitats degradados.

## BIBLIOGRAFÍA

- Baskin, C.C. y Baskin, J.M. 1998. *Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. Academic Press, San Diego.
- Besnier Romero, F. 1989. *Semillas: Biología y Tecnología*. Ediciones Mundi-Prensa, Madrid.
- Bewley, J.D. y Black, M. 1994. *Seeds: Physiology of Development and Germination*. Plenum Press, Nueva York.
- Black, M. y Bewley, J.D. 2000. *Seed Technology and its Biological Basis*. CRC Press, Florida.

- Ellis, R.H., Hong, T.D. y Roberts, E.H. 1985. *Handbook of Seed Technology for Genebanks. Vols I y II*. International Board for Plant Genetic Resources, Roma.
- Fenner, M. 1992. *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. C.A.B. International, Wallingford.
- ISTA. 1996. International rules for seed testing. Rules 1996. *Seed Science and Technology* 24: 1-335.
- Kigel, J. y Galili, G. (Eds.) 1995. *Seed Development and Germination*. Marcel Dekker, Nueva York.
- Leck, M.A., Parker, T.V. y Simpson, R.L. 1993. *Ecology of Soil Seed Banks*. Academic Press, Londres.
- Pérez García, F. y Martínez-Laborde, J.B. 1994. *Introducción a la Fisiología Vegetal*. Ediciones Mundi-Prensa, Madrid.
- Pérez García, F. y Pita Villamil, J.M. 1999. *Dormición de Semillas*. Hojas Divulgadoras 2103 HD, Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, Madrid.
- Pérez García, F. y Pita Villamil, J.M. 2001. *Viabilidad, Vigor, Longevidad y Conservación de Semillas*. Hojas Divulgadoras 2112 HD, Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, Madrid.
- Piotto, B. 2001. *Propagazione per Seme di Alberi e Arbusti della Flora Mediterranea*. A.N.P.A., Roma.
- Pita Villamil, J.M. y Pérez García, F. 1998. *Germinación de Semillas*. Hojas Divulgadoras 2090 HD, Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, Madrid.