

00361
25
209



**UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTONOMA DE MEXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**"ESTUDIOS SOBRE LA GERMINACION DE CACTACEAS
DEL VALLE DE ZAPOTITLAN DE LAS SALINAS, PUEBLA"**

T E S I S

Que para obtener el Título de

MAESTRA EN CIENCIAS (BIOLOGIA)

p r e s e n t a

MARIANA ROJAS ARECHIGA

México, D. F.

1995

FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

**A mis hijos, Daniel Roberto y Paula Ileana
A mis padres, Roberto y María del Carmen**

AGRADECIMIENTOS

A la Dra. Alma D. L. Orozco-Segovia y al Dr. Carlos R. Vázquez-Yanes por su gran apoyo durante la realización de esta tesis y por su gran calidad humana.

Al Dr. Carlos Montaña Carubelli, M. en C. Fernando Vite González, M. en C. J. Alejandro Zavala Hurtado, Dra. Margarita Collazo Ortega y Dra. Alicia E. Brechú Franco, miembros del jurado, por sus comentarios y sugerencias que ayudaron a mejorar este trabajo.

Al M. en C. Fernando Vite González por su incansable apoyo y valiosas críticas y por haber iniciado mi interés hacia las cactáceas.

Al M. en C. J. Alejandro Zavala Hurtado por haberme proporcionado los datos de precipitación y temperatura de la zona de estudio.

A la Dra. Leia Scheinvar y al Biól. Salvador Arias por haberme proporcionado los datos de las fechas de fructificación de las especies estudiadas.

A mis compañeros del Laboratorio de Ecología Fisiológica, Lourdes, Ivonne, Ma. Esther y Rogelio quienes siempre me apoyaron y dieron ánimos.

A Maruca por su gran ayuda en la edición de esta tesis.

A Clara y Daniela simplemente por ser mis hermanas.

ÍNDICE

RESUMEN	6
INTRODUCCIÓN	7
OBJETIVOS	11

I. ANTECEDENTES

Generalidades de las cactáceas	12
Generalidades de las semillas de cactáceas	14
Germinación	16
Efecto de la luz en la germinación	20
Efecto de la temperatura en la germinación	25
Germinación en zonas áridas	33
Efecto de la luz y la temperatura en la germinación de plantas de zonas áridas y en cactáceas	43

II. METODOLOGÍA

Colecta de frutos	51
Procedimientos generales	52
Luz	52
Temperaturas constantes	53
Temperaturas alternantes	54
Análisis estadísticos	55
Descripción del sitio de estudio	56
Descripción de las especies estudiadas	57

III. RESULTADOS

Efecto de la luz	64
Efecto de las temperaturas constantes	66
Efecto de las temperaturas alternantes	70

DISCUSIÓN	94
------------------	----

CONCLUSIONES	113
---------------------	-----

LITERATURA CITADA	114
--------------------------	-----

RESUMEN

Los estudios de germinación proveen información ecofisiológica básica sobre los requerimientos para propagación por semilla y el desarrollo y subsecuente establecimiento de plántulas.

Se estudió la respuesta germinativa de siete especies de cactáceas del Valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla, a diferentes tratamientos de luz y temperatura con el objeto de obtener información acerca de la fisiología de la germinación en esta familia de plantas. La respuesta germinativa obtenida para los cuatro tratamientos de luz (luz roja, luz roja lejana, luz blanca y oscuridad), permite agrupar a las especies en indiferentes y fotoblásticas positivas. Con respecto a la respuesta a temperaturas constantes, las especies germinaron en un intervalo amplio de temperatura, aunque la temperatura óptima de germinación se encuentra entre los 20 y 30°C. Las temperaturas alternantes utilizadas no favorecieron la respuesta germinativa con respecto a los resultados obtenidos con temperaturas constantes. La especie que tiene mayor capacidad de germinación, aunque a un intervalo muy restringido de temperatura es *Ferocactus recurvus*. Contrario a lo que se ha reportado para muchas semillas de especies de zonas áridas y para cactáceas, las especies estudiadas no presentaron latencia endógena.

INTRODUCCIÓN

En la República Mexicana las zonas áridas y semiáridas se encuentran muy bien representadas. Schmidt (1989) considera que el 22% de México es árido (BW) y el 31% es semiárido (BS). La cubierta vegetal de las regiones de clima árido y semiárido de México es muy variada desde el punto de vista fisionómico. Rzedowski (1978), reúne a todas las comunidades de porte arbustivo propias de las zonas áridas y semiáridas bajo el nombre colectivo de matorral xerófilo. Este tipo de matorral tiene una gran diversidad vegetal, siendo así el más vasto de todos los tipos de vegetación de México (Rzedowski, 1978). Hasta hace pocos años se consideraba que debido a las rigurosas condiciones climáticas predominantes en el matorral xerófilo, éstas eran las comunidades vegetales menos afectadas por las actividades humanas. Sin embargo, recientemente las poblaciones humanas que habitan estas regiones han intensificado el uso de la vegetación silvestre con diversos propósitos. De esta manera, se practica intensa e irracionalmente el pastoreo y la explotación con fines comerciales de diversas especies vegetales (Rzedowski, 1978), lo que ha traído como consecuencia una disminución notable de las poblaciones de tales especies. Las cactáceas, particularmente, han sido objeto de una explotación intensiva debido a su gran valor como plantas ornamentales y alimenticias. Dentro de las cactáceas mexicanas, el mayor porcentaje de endemismos (entre el 70 y el 85%) se encuentra en las zonas áridas y

semiáridas (Martín-Lunas, 1990). Toledo (1988) reporta que hay 687 especies endémicas a este país. Desafortunadamente, estas especies son las más apreciadas por los comerciantes y por consiguiente las más sujetas a la explotación.

Una alternativa para la conservación de este recurso lo constituyen los estudios de propagación. La propagación de cactáceas puede realizarse de tres maneras: mediante cultivo de tejidos *in vitro*, por propagación vegetativa y por semilla. Aquí hablaré exclusivamente de la propagación por semilla, que es un método importante para mantener la diversidad genética de las poblaciones y especies. La mayor parte de la información que existe acerca de la propagación de cactáceas por semilla proviene básicamente de horticultores y aficionados que se han dedicado a desarrollar diversas técnicas para la germinación de muchas especies con sugerencias sobre un determinado tipo de suelo (Rivas, 1986; Gerber, 1987; Fitz Maurice, 1989). Existen pocos estudios acerca de la fisiología de la germinación en esta familia de plantas. Dichos estudios se han realizado principalmente con especies que habitan en el norte de la República Mexicana (p.e. *Carnegiea gigantea*, *Ferocactus acanthodes*, etc.). Recientemente se han realizado algunas investigaciones (Godínez, 1991; Alvarez, 1994) sobre la germinación y el establecimiento de varias especies en la región de estudio. Otros trabajos se refieren al establecimiento de plántulas de cactáceas bajo un arbusto nodriza (p.e. Nobel, 1980; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991).

La zona de estudio, el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, ubicado entre los estados de Puebla y Oaxaca, se considera como un centro de alta diversidad de cactáceas, particularmente columnares. De un total de 69 especies, 45 (65.2%) se localizan en el valle, y de éstas, 24 (34.8%) son endémicas a la región (Briones *et al.*, 1989). Algunas de estas especies están en peligro de extinción principalmente debido a un saqueo inmoderado y a la destrucción de sus hábitats por diversas actividades humanas. Por ello, son necesarias todo tipo de investigaciones sobre las especies que ahí existan.

El estudio de los requerimientos mínimos para la germinación y el establecimiento de cactáceas es necesario porque puede aplicarse a la reproducción de cactáceas que tengan valor comercial o que se encuentren en peligro de extinción. Además, el conocimiento de la dinámica de las primeras etapas de crecimiento de plántulas es importante para el entendimiento de la dinámica de poblaciones y de la estructura de las comunidades desérticas (Sharma, 1976).

En este estudio se investigó la respuesta germinativa de siete especies de cactáceas del Valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla a diferentes tratamientos de luz y temperatura, con el objeto de obtener información acerca de los requerimientos para su germinación. Las especies estudiadas son abundantes en la región y particularmente, *Neobuxbaumia tetetzo* se encuentra formando grandes "tetecheras" (Zavala-Hurtado, 1982). Tres de las especies estudiadas (*Ferocactus robustus*, *Ferocactus flavovirens* y *Pachycereus*

hollianus) son endémicas del estado de Puebla, y las demás (*Echinocactus platyacanthus*, *Cephalocereus chrysacanthus*, *Neobuxbaumia tetetzo* y *Ferocactus recurvus*), son endémicas de Puebla y Oaxaca (Bravo-Hollis, 1978; Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991a).

OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL

Investigar la respuesta germinativa de siete especies de cactáceas del Valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla, a diferentes tratamientos de luz y temperatura con el objeto de obtener información acerca de los requerimientos para su germinación.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Determinar la respuesta germinativa de siete especies de cactáceas a los diferentes tratamientos de luz (rojo, rojo lejano, luz blanca y oscuridad).
- Determinar la respuesta germinativa de siete especies de cactáceas a los diferentes tratamientos de temperaturas constantes y alternantes.
- Determinar la temperatura óptima de germinación para cada especie.

I- ANTECEDENTES

GENERALIDADES DE LAS CACTÁCEAS

Las cactáceas, junto con los magueyes, mezquites y yucas, constituyen las plantas más notables que caracterizan el paisaje de las zonas áridas y semiáridas de México (Bravo-Hollis, 1978).

Los cactus son plantas suculentas y perennes, pertenecientes a las angiospermas a la clase de las dicotiledóneas y al orden de Caryophyllales. Los géneros principales incluyen *Opuntia* como los nopales; pequeñas biznagas como *Mammillaria*, *Coryphanta*, *Lophophora* y *Ariocarpus*; biznagas grandes como *Echinocactus* y *Ferocactus* y formas columnares gigantes como *Stenocereus*, *Carnegiea*, *Pachycereus*, *Selenicereus* y *Myrtillocactus* (Anon., 1989).

Las cactáceas son plantas originarias del Continente Americano y se encuentran distribuidas desde Canadá hasta la Patagonia. Esta familia cuenta con aproximadamente 800 a 1,500 especies y la mayoría de éstas (800 a 1,000 especies), se encuentran representadas en México, principalmente debido a las peculiares condiciones geográficas, fisiográficas, climáticas y edáficas que éste les ofrece (Bravo-Hollis, 1978). En México, esta familia presenta un importante grado de diversificación y endemismo.

La distribución de las cactáceas es muy amplia, pues se encuentran en casi todos los tipos de hábitats y en particular en las regiones áridas y semiáridas, encontrándose por lo tanto, la mayor diversidad en el matorral xerófilo.

Las cactáceas presentan adaptaciones morfofisiológicas para sobrevivir en ambientes áridos. Algunas de estas adaptaciones son: la transformación de hojas a espinas, la suculencia, la extensión mayor de raíces que de brotes y el metabolismo fotosintético CAM.

La mayoría de las cactáceas viven en ambientes áridos y semiáridos donde la precipitación es baja y la cantidad de agua presente en el suelo es limitada durante la mayor parte del año. A pesar de que la humedad proporcionada por la lluvia es el principal agente que desencadena la germinación, muchas especies de cactáceas requieren de condiciones más específicas (p.e. determinadas temperaturas o luz).

Además de su amplio uso como plantas ornamentales, las cactáceas han sido utilizadas de diversas maneras desde tiempos remotos. Algunas especies tienen propiedades medicinales (p.e. *Carnegiea gigantea* y *Opuntia ficus-indica*); otras proveen materiales para la construcción (p.e. *Pachycereus* y *Stenocereus*); distintos órganos de muy distintas especies se han utilizado como alimento, por ejemplo, los cladodios de las opuntias (nopales) y los frutos de la mayoría de las especies son comestibles, entre las que podemos citar a *Carnegiea gigantea*, *Stenocereus gummosus*, *Opuntia ficus-indica* y

Myrtillocactus geometrizans, que han sido utilizados como alimento por numerosas culturas de México y Sudamérica (Nobel, 1988). Asimismo, el acitrón se hace de varias especies de biznagas (Anon., 1989). Las cactáceas han sido utilizadas también para el control de la erosión debido a las características de su sistema radicular y a su facilidad para propagarse vegetativamente (p.e. *Opuntia stricta*) y como forraje (p.e. *Opuntia*, *Ferocactus* y *Echinocactus*). Finalmente, el peyote (*Lophophora williamsii*), nativo del norte de México, ha sido utilizado por numerosas tribus indígenas desde tiempos precolombinos en ritos ceremoniales por sus efectos alucinógenos (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991).

Estos son sólo algunos ejemplos mediante los cuales podemos darnos cuenta de los diversos usos que esta familia de plantas nos ha ofrecido desde tiempos remotos y de la importancia que representa la conservación de este recurso.

GENERALIDADES DE LAS SEMILLAS DE CACTÁCEAS

Las semillas de las cactáceas varían considerablemente no sólo en tamaño (de 0.5 mm a 10 mm), sino en forma, color (negras, cafés rojizas, blancas, etc.), estructura epidérmica, apariencia y posición del funículo y micrópilo, en las características del embrión y de los tejidos almacenadores de sustancias nutritivas (Bravo-Hollis, 1978; Bregman y Bouman, 1983; Gibson y

Nobel, 1986). Las semillas de la mayoría de las especies son dispersadas por animales como aves y mamíferos (zoocoria) (Bregman, 1988), aunque se han reportado casos de semillas dispersadas por agua (hidrocoria) y por viento (anemocoria) (Bravo-Hollis, 1978; Bregman, 1988). Varias especies aparentemente carecen de algún mecanismo de dispersión (atelecoria)(Bregman, 1988). El número de semillas producido por fruto es también muy variable de especie a especie; de una decena a varios cientos (obs. pers.).

Las semillas de las cactáceas han sido utilizadas como alimento por diversas tribus autóctonas del país desde tiempos remotos, pues muchas de ellas son comestibles, pero debido a la dureza de su testa sólo pueden ser aprovechadas como alimento cuando se trituran, y además debido a su pequeño tamaño pocas veces son utilizadas. Sin embargo, las tribus indígenas del desierto sonorense siguen utilizando como comida las semillas del saguaro (*Carnegiea gigantea*), del cardón (*Pachycereus pringlei*) y de la pitáya dulce (*Stenocereus thurberi*) (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991).

Existen pocos estudios bromatológicos con semillas de cactáceas. Análisis de las semillas de *Pachycereus pringlei* proporcionados por Piña Luján (citado en Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991), indican que contienen un 22.59% de proteínas, 32.06% de grasas y 0.95% de azúcares. Armella (1990) reporta para *Echinocactus ingens* un contenido de 2.97% de proteínas, 11.63% de almidón y 0.86% de carbohidratos.

GERMINACIÓN

La semilla representa la etapa del ciclo de vida de una planta que constituye un puente entre una generación y la siguiente, siendo la estructura portadora, protectora y dispersora del material genético. Las semillas poseen diversos mecanismos que les permiten detectar cambios ambientales de temperatura, luz y humedad para así poder asegurar su germinación y satisfacer las necesidades para el posterior establecimiento y crecimiento de las plántulas (Fenner, 1985).

La dispersión, la germinación y el establecimiento constituyen las etapas más vulnerables en el ciclo de vida de las plantas (Angevine y Chabot, 1979; Harper *et al.*, 1970; Solbrig, 1980). Por consiguiente, los estudios de estas etapas han sido siempre puntos de interés en la investigación, pues son una herramienta indispensable para conocer aspectos de su biología, así como para conocer los requerimientos para su propagación y conservación.

La germinación es un proceso complejo cuyo éxito depende de una serie de factores. Estos factores pueden ser internos o externos, los cuales interactúan entre sí influyendo en la ruptura del estado latente de la semilla, lo que conduce finalmente a la emergencia de la radícula. Dentro de los factores externos o ambientales se encuentran el agua, la luz, la temperatura, ciertos gases y sustancias químicas. Varios fisiólogos vegetales, por ejemplo, Koller (1969), Black (1970), Bewley y Black (1985) y Boeken y Gutterman (1990),

entre otros, coinciden en que los más importantes son la temperatura, la humedad y la luz. Estos factores pueden ejercer su efecto en la germinación interactuando entre sí, o bien, alguno puede predominar sobre otro en su capacidad de control de la germinación (Koller, 1969). Dentro de los factores internos podemos citar la latencia y la viabilidad, los cuales están determinados genéticamente, aunque pueden ser modificados por factores ambientales.

Así, para que una semilla germine debe encontrarse en condiciones favorables para que se desencadene dicho proceso. Entre las condiciones requeridas están: adecuado abastecimiento de agua, adecuada temperatura, cierta composición de gases en la atmósfera, así como luz, en ciertos casos. Estos requerimientos varían de especie a especie y están determinados por las condiciones ambientales que prevalecieron durante la formación de la semilla, así como por factores hereditarios (Mayer y Poljakoff-Mayber, 1975), por la posición de las semillas dentro de la planta madre (Mayer y Shain, 1974), por la edad de la semilla (Gutterman, 1980-81), y en algunas ocasiones, por las condiciones de colecta y almacenamiento de las mismas (Roberts, 1973).

Los siguientes factores ambientales y maternos se han considerado que tienen un profundo efecto en la germinación: duración del día, temperatura, edad de la planta madre, ambiente térmico de la planta madre, etc. (Gutterman, 1980-81). En algunas especies se ha demostrado que semillas de la misma planta madre maduradas a diferentes duraciones del día y

temperaturas difieren en su comportamiento germinativo, es decir, que entre diferentes lotes de semillas de la misma especie puede haber gran sensibilidad a las condiciones ambientales para su germinación. Esta heteroblastia puede asegurar que sólo una porción de las semillas germine bajo condiciones específicas, lo cual puede ser muy importante para la persistencia de las especies en áreas determinadas (Gutterman, 1982, 1991), pues esta heterogeneidad fisiológica puede distribuir a la germinación sobre un extenso período de tiempo (Crocker y Barton, 1953).

La germinación marca la transición del estado relativamente seguro del embrión latente dentro de la testa, a una forma metabólicamente activa y vulnerable de la planta, la plántula. La germinación comienza con la entrada de agua a la semilla (imbibición) y termina con el alargamiento del eje embrionario, esto es, la radícula. Esto incluye numerosos eventos como son: hidratación de proteínas, cambios estructurales celulares, aumento en la tasa de respiración, síntesis de ácidos nucleicos y de enzimas, alargamiento celular seguido de división celular, activación de ribosomas y síntesis de proteínas (Black, 1970; Kramer y Kozlowski, 1979; Bewley y Black, 1985). Cuando en una semilla viable ninguno de estos procesos sucede, se dice que está quiescente. Aquí, la semilla se encuentra en estado de reposo, generalmente a un nivel de hidratación bajo y con actividad metabólica baja. Refiriéndonos a las semillas denominadas ortodoxas, las cuales son dispersadas con bajos contenidos de humedad, una propiedad de tales semillas que se encuentran en

estado quiescente es que pueden permanecer así durante muchos años sin que se afecte su viabilidad. Para que estas semillas germinen solamente requieren de oxígeno e hidratación a una adecuada temperatura (Bewley y Black, 1985).

Las semillas viables que se encuentran en condiciones adecuadas y no germinan, se dice que son latentes o que están en estado de latencia. Esta latencia puede tener diversas causas: inmadurez fisiológica del embrión, impermeabilidad de la testa a la entrada de agua o de gases, falta de desarrollo del embrión debido a causas mecánicas (p.e. testa dura), embrión inmaduro, requerimientos específicos de luz y/o temperatura, o bien a la presencia de sustancias inhibitoras de la germinación (p.e. ácido abscísico) (Bewley y Black, 1985).

La latencia de semillas es muy importante y de gran valor en términos adaptativos (Koller, 1969), porque puede prevenir o retardar la germinación hasta que el ambiente sea favorable para el establecimiento de las plántulas. Las semillas de la mayoría de las plantas silvestres tienen mecanismos de bloqueo a la germinación como resultado de la selección natural. Estos bloqueos pueden ser eliminados bajo condiciones naturales mediante fluctuaciones de temperatura, exposición a bajas temperaturas, exposición a la luz, etc. (Chawan, 1971), permitiendo así la germinación de las semillas.

La persistencia de las poblaciones y la regeneración de las comunidades vegetales cuyo principal modo de reproducción es por semillas, depende de que éstas se encuentren en un lugar apropiado en el tiempo adecuado (Harper,

1977; Meyer *et al.*, 1989; Murdoch y Ellis, 1992), y en el estado fisiológico correcto para germinar.

EFEECTO DE LA LUZ EN LA GERMINACIÓN

Muchos procesos en el desarrollo de una planta están regulados por la luz, desde la germinación de semillas y orientación foliar hasta la inducción de la floración (Holmes y Smith, 1975; Fitter y Hay, 1983).

El fotoblastismo, término acuñado por Evenari en 1956, involucra los fenómenos de germinación controlada por la luz. La respuesta de las semillas a las condiciones lumínicas requiere de un pigmento que tenga una función sensitiva y que a la vez actúe como un desencadenador o inhibidor de los procesos fisiológicos que disparan la respuesta germinativa (Orozco-Segovia, 1986). Existen tres aspectos del ambiente lumínico que contribuyen al control de la germinación, estos son: intensidad, composición espectral y periodicidad (Koller, 1972 en Osmond *et al.*, 1980).

El pigmento fotorreceptor es el fitocromo, proteína soluble en agua, que absorbe principalmente en la longitud de onda de 600-800 nm con picos de absorción a los 660 nm y 730 nm de longitud de onda. El fitocromo fue descrito por Borthwick *et al.* (1952) (Smith, 1972), en un experimento realizado con semillas de *Lactuca sativa* de la variedad Grand Rapids, y a partir de estos experimentos se detectó que la luz roja (660 nm) activa al fitocromo y que la luz

roja lejana (730 nm) lo inactiva. La función fundamental del fitocromo es la de detectar el balance rojo/rojo lejano de la radiación natural (Smith y Morgan, 1983). El requerimiento de luz roja para promover la germinación puede variar con la temperatura o duración del período de imbibición. Toole *et al.* (1961), por ejemplo, demostraron que la germinación de semillas de pino de Virginia ocurría más rápido para las semillas estimuladas con luz roja después de un período de imbibición de 20 días a 5°C, que para aquellas que sólo se les había dado un período de imbibición de un día (Kramer y Kozlowski, 1979).

El fotoblastismo es una característica frecuente en las semillas de especies heliófilas y puede decirse que su función fundamental es imponer la latencia en las semillas cuando las condiciones lumínicas son desfavorables para el establecimiento de las plantas, ya sea tanto por el efecto de la existencia de un dosel que reduce el valor de la radiación rojo/rojo lejano. (Orozco-Segovia, 1989), como por el efecto del suelo, cuando las semillas son enterradas (Fenner, 1985).

Como se ha mencionado anteriormente, la cantidad y la calidad de luz que recibe la planta madre durante la formación de la semilla, entre otros factores, puede tener un efecto importante en la respuesta germinativa que la semilla tenga cuando madure (Smith, 1972). Las semillas pueden mostrar diferentes respuestas a la luz según la calidad de luz filtrada por el tejido materno que rodea a las semillas en desarrollo (Creswell y Grime, 1981). Así, McCullough y Shropshire (1970), demostraron que la germinación en semillas

de *Arabidopsis thaliana* puede estar relacionada con las condiciones lumínicas (iluminación con rojo o rojo lejano) que prevalecieron durante la formación de la semilla. Asimismo, en *Aegilops kotschy*, las cariopsis basales producidas por plantas que habían crecido a bajas temperaturas o bajo fotoperíodos de 16 hrs, desarrollaban mayor latencia que aquellas provenientes de plantas que habían crecido a mayor temperatura o bajo fotoperíodos de 8 hrs (Wurzburger y Koller, 1976). Un cambio en la duración del día durante las últimas 8 a 12 hrs de maduración de las semillas puede afectar su germinabilidad, como en el caso de las semillas de *Ononis sicula*, *Lactuca sativa* y *Portulaca oleracea* (Gutterman, 1977).

La germinación de semillas puede ser inhibida por la luz blanca continua. Ejemplos bien conocidos son *Nemophila insignis*, *Phacelia tanacetifolia* (Rollin y Maignan, 1967), *Amaranthus caudatus*, ciertas variedades de lechuga (Bewley y Black, 1985) y *Avena fatua* (Sawhney y Hsiao, 1986). El grado de inhibición también puede depender de la temperatura. Por ejemplo, *Nemophila insignis* sólo es inhibida a temperaturas superiores a 21°C, mientras que *Amaranthus* spp. sólo se fotoinhíbe a bajas temperaturas (Bewley y Black, 1985).

De acuerdo a sus respuestas a la luz, las semillas se han dividido en: a) fotoblásticas positivas, que son principalmente plantas heliófilas (70% de las especies); b) fotoblásticas negativas (25% de las especies) y c) indiferentes a la

luz, que son principalmente árboles de bosques y plantas de sombra (5% de las especies) (Côme, 1970).

Varios trabajos desarrollados sobre el banco de semillas de diferentes comunidades han relacionado el fotoblastismo con la permanencia de las semillas en el suelo. El efecto del fotoblastismo ha sido bien estudiado en plantas pioneras de bosques tropicales y así, ha sido demostrado por varios autores (Wooley y Stoller, 1978; Baskin y Baskin, 1985; Orozco-Segovia y Vázquez-Yanes, 1989; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1990), la relación entre fotoblastismo y germinación en claros y en especies de cultivo. Actualmente, ya es bien reconocido que un determinado requerimiento de luz para la germinación es una característica importante que permite que las semillas formen un banco de semillas persistente. Si se remueve el suelo, las semillas se exponen a la luz y de esa manera pueden germinar. Sin embargo, esto también las expone a la deshidratación, lo cual, puede afectar su latencia y viabilidad (Pons, 1989). En una investigación se demostró que especies herbáceas tales como, *Sinapis arvensis*, *Polygonum aviculare*, *Veronica persica* y otras especies, aumentaron de 35 a 780 plántulas/m² cuando el suelo era removido, debido al efecto de la luz. Algunas especies como *Heracleum sphondylium*, *Senecio vulgaris* y *Spergula arvensis* pueden desarrollar un requerimiento de luz después de su dispersión, esto es, cuando están enterradas o, en contraste, la sensibilidad a la luz puede perderse durante el

enterramiento como es el caso de *Barbarea vulgaris* y *Chenopodium bonus-henicus* (Bewley y Black, 1985).

Los mecanismos de percepción de la luz deben permitir a las semillas, detectar con precisión las condiciones ambientales para germinar o incorporarse al banco de semillas. El fotoblastismo parece no tener siempre el mismo significado para todas las especies, y esto depende de los requerimientos de germinación y de establecimiento de cada una de ellas y de la sensibilidad a la luz la cual puede tener un valor diferente en el espacio y en el tiempo dentro de la comunidad vegetal (Orozco-Segovia, 1989).

Se han realizado muchos experimentos para determinar la respuesta a la luz en semillas enterradas, principalmente en malezas de cultivos agrícolas (p. e. Wesson y Wareing, 1969). Wooley y Stoller (1978) demostraron que la luz penetra significativamente en determinados tipos de suelos. Ellos demostraron que la calidad y la cantidad de luz que penetran en el suelo depende del tipo de suelo y de su estado físico. Utilizando semillas de lechuga, los mismos autores notaron un gran incremento en la germinación cuando las semillas se enterraban a 2 mm del suelo. Lo cual indica que a esa profundidad las semillas sensibles a la luz pueden germinar debido a la cantidad y a la calidad de luz filtrada a través del suelo húmedo, pero que al ser enterradas a una mayor profundidad ya no germinan.

EFFECTO DE LA TEMPERATURA EN LA GERMINACIÓN

La falla de muchas semillas para germinar puede no tener relación con la necesidad de un pretratamiento (p.e. escarificación, período de postmaduración, etc.), sino puede deberse al requerimiento de condiciones específicas. La temperatura es una de las condiciones más importantes en la regulación de la germinación de semillas (Crocker y Barton, 1953; Washitani, 1985, 1987).

La importancia de la temperatura en la germinación ha sido reconocida en diversos trabajos, pero en los últimos 20 años sólo unos pocos (Hegarty, 1973; Thompson, 1973, 1974; Simon, 1979 y Roberts, 1988 citados en Probert, 1992) se han centrado exclusivamente en el efecto de la temperatura.

Es importante mencionar que cuando se consideran los efectos de la temperatura en la germinación, debe excluirse la latencia porque, por ejemplo, si las semillas latentes se exponen a diferentes temperaturas, la germinación sólo ocurrirá en un cierto intervalo, y este intervalo no es estrictamente el intervalo de temperatura de germinación, sino el intervalo de temperatura en el cual no hay latencia, de tal manera que cuando la latencia se remueve, la germinación puede ocurrir en un intervalo de temperatura más amplio (Bewley y Black, 1985).

Roberts (citado en Probert, 1992) reconoció tres procesos fisiológicos independientes en semillas que son afectados por la temperatura: 1) la

temperatura junto con el contenido de humedad, determina la tasa de deterioro de todos los tipos de semillas; 2) la temperatura, afecta la tasa de pérdida de latencia en semillas secas y los patrones de cambio de latencia en semillas húmedas y 3) en semillas no latentes, la temperatura determina la tasa de germinación. Bajo condiciones naturales, la temperatura puede regular la germinación de tres maneras: 1) determinando la capacidad y tasa de germinación, 2) removiendo la latencia primaria o secundaria y 3) induciendo la latencia secundaria (Mayer y Poljakoff-Mayber, 1975; Bewley y Black, 1985). Así, Chawan (1971), Washitani y Takenaka (1984) y Nobel (1988), entre muchos otros, algunos ya mencionados, han considerado a la temperatura como uno de los factores más importantes en la regulación de la germinación, de tal manera que la temperatura es a menudo la variable de interés principal en estudios de germinación. Las principales respuestas de germinación a la temperatura ocurren después de la imbibición de la semilla (Osmond *et al.*, 1980).

Mediante varios estudios ha sido demostrado que diferencias relativamente pequeñas en la temperatura pueden alterar fuertemente la respuesta germinativa (Roberts, 1972) y que la respuesta de las semillas a la temperatura es muy variable. Por ejemplo, se sabe que semillas de diferentes especies y edades germinan en intervalos variables de temperatura (Thompson, 1970). Las semillas pueden germinar en un intervalo definido de temperatura. De hecho, hay temperaturas máximas y mínimas de germinación y, entre ellas

un amplio intervalo en el cual puede desencadenarse el proceso germinativo. A menudo es útil definir la temperatura a la cual ocurre el 50% de germinación (GT_{50}) en lugar de establecer las temperaturas mínimas y máximas de germinación (Bewley y Black, 1985).

El intervalo de temperatura para la germinación bajo condiciones de laboratorio puede ser muy amplio, sin embargo, en condiciones naturales puede ser mucho más estrecho debido a factores como la salinidad del suelo, el bajo potencial hídrico y la poca aereación (Koller, 1969).

Se han realizado muchas investigaciones para caracterizar las respuestas germinativas de las semillas a la temperatura. Estas han sido realizadas principalmente en incubadoras a temperaturas específicas, o bien, en un gradiente de temperatura que provee temperaturas controladas sobre un intervalo continuo. Esto es difícil, porque como se ha mencionado anteriormente, las respuestas de las semillas a la temperatura varían debido al efecto de diversos factores, de manera que el intervalo de temperatura adecuado para la germinación puede variar (Thompson, 1970). Por ejemplo, la temperatura óptima de germinación puede variar de acuerdo con el tiempo de cosecha, lo cual puede estar relacionado a la maduración de las semillas (Hammouda y Bakr, 1969), es decir, que la germinación de semillas recién cosechadas puede estar limitada a un intervalo de temperaturas, el cual se amplía a medida que la semilla madura. Este fenómeno fue primeramente

citado por Harrington y Munerati desde los años veinte (citado en Thompson, 1970) y ha sido investigado varias veces.

Debido a la importancia económica de un gran número de semillas, se han hecho estudios detallados al respecto en los que se han caracterizado las temperaturas óptimas, mínimas y máximas de germinación.

Muchas veces no bastan las temperaturas constantes para inducir la germinación, sino que se requiere fluctuar la temperatura, generalmente en ciclos de 24 hrs. Este fenómeno se denomina termoperiodismo (Medina, 1977). El uso de temperaturas alternantes ha dado como resultado la germinación de un gran número de semillas que bajo condiciones de temperaturas constantes no lo habrían hecho. Steinbauer y Grigsby (1957) (citado en Probert, 1992) encontraron que en 85 especies seleccionadas de 15 familias de plantas, más del 80% mostró porcentajes de germinación más altos bajo temperaturas alternantes que bajo temperaturas constantes. Otros autores, entre ellos Crocker y Barton (1953), Toole *et al.*, (1955), Cohen (1958), Hammouda y Bakr (1969), Black (1970), Thompson (1974), Fenner (1985) y Berrie (1987), han considerado que las temperaturas alternantes favorecen el proceso germinativo de muchas especies vegetales. Hand *et al.*, (1982) sugieren que alternancias en la temperatura producen cambios en la membrana de la semilla o bien, se han relacionado con la cinética de ciertas enzimas. Estas fluctuaciones diurnas de temperatura pueden iniciar o favorecer la germinación y la respuesta efectiva de cada especie a este estímulo puede variar de acuerdo a la amplitud de la

fluctuación y a la presencia o ausencia de luz (Thompson, 1977). Algunas especies que se han caracterizado por requerir de una fluctuación de temperatura para su germinación son las siguientes: *Oenothera biennis*, *Rumex crispus*, *Cynodon dactylon*, *Nicotiana tabacum*, *Poa trivialis* y *Lycopus europaeus*, *Mentha arvensis*, *Urtica dioica*, *Typha latifolia*, *Sonchus arvensis* y *Rorippa islandica* (Mayer y Poljakoff-Mayber, 1975; Thompson y Grime, 1983).

Esta respuesta positiva a fluctuaciones de temperatura utilizadas en experimentos de laboratorio, puede explicarse debido a que en condiciones naturales las temperaturas siguen ciclos estacionales y diurnos, y en el suelo la amplitud y carácter del ciclo varían de acuerdo a la profundidad. Así, Koller (1972), Thompson *et al.*, (1977), Thompson y Grime (1983) y Fenner (1985), han propuesto que la respuesta a temperaturas alternantes es una adaptación para la detección de claros y/o profundidad del suelo. Inclusive, en algunas situaciones, la temperatura a una determinada profundidad puede ser más importante que la cantidad o cualidad de la luz (Tester y Morris, 1987). Esto es porque muchas veces, las variaciones diurnas de temperatura encontradas en los primeros centímetros del suelo son extremas, desde 5°C hasta 35°C o más.

Las temperaturas alternantes más frecuentemente utilizadas son 15-30°C y 20-30°C, y el tiempo de exposición a cada una de ellas es variable, aunque comúnmente las semillas se exponen a la temperatura más alta durante 8 hr y a la más baja durante 16 hr (Crocker y Barton, 1953).

En algunas ocasiones, el requerimiento de temperaturas alternantes puede ser sustituido por el efecto de la luz (p.e. *Holcus lanatus* y *Poa annua*), debido a que la forma activa del fitocromo puede afectar la permeabilidad de la membrana de la misma manera que las temperaturas altas (Kendrick y Spruit, 1977 citado en Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1994), o bien, en otras especies (p.e. *Chenopodium rubrum*), el efecto de la luz sólo reduce la amplitud de la fluctuación de la temperatura que se requiere. En otras especies como *Rumex obtusifolius*, el porcentaje de germinación no se eleva incrementando la amplitud de la fluctuación, aunque otras especies como *Epilobium hirsutum*, bajo la oscuridad, y *Rorippa islandica*, bajo la luz, pueden incrementar su porcentaje de germinación al ser expuestas a fluctuaciones de temperatura por arriba de 12°C. A pesar de que hay cierta similitud en los efectos que la luz y las temperaturas alternantes puedan tener sobre la germinación, los efectos no son totalmente intercambiables, esto es, uno no puede sustituir completamente el efecto del otro (Thompson y Grime, 1983).

Se han hecho pocos estudios para identificar los mecanismos que controlan la respuesta a las temperaturas fluctuantes. Toole *et al.*, (1955) han sugerido que los cambios en la temperatura actúan bioquímicamente, tal vez, a través de mecanismos que involucran la termodinámica de enzimas para alterar las concentraciones de reactivos de los cuales depende la germinación. Lang (1965) ha sugerido que los cambios en la temperatura no sólo son efectivos porque puedan remover algunos inhibidores específicos, sino porque

incrementan en general, la actividad fisiológica de la semilla. Wanjura y Buxtor (1972) (citado en El-Sharkawi y Farghali, 1985), sugieren que la temperatura modifica la germinación porque puede influir en el abastecimiento de agua.

Además de que la temperatura y los cambios en la temperatura afectan directamente a la germinación de semillas, también pueden influir en la sensibilidad de las semillas a la luz (Tester y Morris, 1987), de manera que la temperatura puede regular o modificar la respuesta fotoblástica (Orozco-Segovia, 1992), debido a que algunos de los intermediarios del fitocromo son dependientes de la temperatura (Kendrick y Spruit, 1977; citado en Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1994). El incremento de la germinación por un cambio en la temperatura se lleva a cabo rápidamente e interactúa con el fitocromo (Taylorson y Hendricks, 1972). La interacción de estos dos estímulos promueve la germinación de muchos tipos de semillas. Por ejemplo, para las semillas de *Apium graveolens* y *Amaranthus* la luz promueve la germinación a altas temperaturas (Mayer y Poljakoff-Mayber, 1975); para *Physalis franchetti* las semillas germinan bien en la oscuridad entre 5 y 15°C, pero entre 15 y 35°C requieren de luz para germinar, esto es, el requerimiento de luz aumenta con la temperatura (Baar, 1912 citado en Mayer y Poljakoff-Mayber, 1975). Ahora bien, estos dos estímulos no necesariamente tienen que ser simultáneos para interactuar (Taylorson y Hendricks, 1972). Dentro de cierto margen de temperatura, muchas semillas pueden germinar en la oscuridad, pero por

encima de este margen requieren del estímulo lumínico para ello, como en el caso de *Emilia coccinea* (Medina, 1977).

La sensibilidad que muestra la semilla a la temperatura puede variar de acuerdo a su edad, a las condiciones que prevalecieron durante su formación (Tester y Morris, 1987), a su procedencia, y a diferencias genéticas dentro de la misma especie (p.e. entre variedades) (Mayer y Poljakoff-Mayber, 1975). Esta diferente sensibilidad a la temperatura limita la germinación de algunas especies a épocas particulares del año. Por ejemplo, *Amaranthus retroflexus* prefiere altas temperaturas para su germinación mientras que *Chenopodium album* y *Ambrosia artemisiifolia* prefieren bajas temperaturas (Bewley y Black, 1985). Estas diferencias entre las especies en cuanto a sus requerimientos de temperatura para su germinación pueden ser importantes en algunos casos como determinantes de la distribución de las especies vegetales. Las plantas nativas a una región particular muestran requerimientos de temperatura característicos, ya que se encuentran adaptadas a las condiciones de temperatura que prevalecen en su ambiente (Bewley y Black, 1985).

La respuesta de las semillas a la temperatura puede ser un mecanismo de significado adaptativo que sirve como indicador estacional. La temperatura ayuda a la semilla a identificar su ambiente germinativo (Mahmoud *et al.*, 1983), de manera que la sobrevivencia de plántulas se maximice en cada habitat (Meyer *et al.*, 1989). El éxito o falla de una población en un hábitat particular depende en gran manera de que su respuesta germinativa sea

adecuada con las condiciones ambientales que prevalezcan en ese sitio (Fearn, 1974).

Con respecto al efecto de las altas temperaturas, estas pueden romper la latencia de muchos tipos de semillas, pero más a menudo la inducen (termolatenencia). Esta latencia puede ser rota por una exposición a la luz (Reynolds y Thompson, 1971 citado en Berrie, 1987). Generalmente, las temperaturas altas y bajas reducen el porcentaje final de germinación, especialmente a potenciales hídricos bajos (Christiansen, 1967 citado en El-Sharkawi *et al.*, 1989).

GERMINACIÓN EN ZONAS ÁRIDAS

Las semillas son una parte crucial e integral de los ecosistemas desérticos (Kemp, 1989) y constituyen un importante recurso alimenticio para muchas especies animales (Brown *et al.*, 1979). La germinación de semillas de plantas desérticas ha sido de interés particular y ha sido objeto de diversas investigaciones por parte de Went y colaboradores (Went, 1948, 1949; Went y Westergaard, 1949; Juhren, Went y Phillips, 1956), Mott (1972, 1974) y Gutterman (1990,1991). Mediante estos estudios, ellos concluyeron que las diferencias en la vegetación que se desarrolla en verano e invierno en sus sitios de estudio, se debían a una germinación diferencial.

La germinación en el tiempo y lugar adecuado se encuentran entre los mecanismos de sobrevivencia más importantes en las especies vegetales. Especialmente en hábitats desérticos, las semillas tienen que enfrentar condiciones ambientales adversas antes y durante su germinación (Batanouny y Ziegler, 1971; Kumar *et al.*, 1971; Gutterman, 1980 citado en Gutterman, 1990). Aunque los desiertos difieren en sus características particulares, un factor común para todos ellos y que condiciona en gran medida la sobrevivencia de plantas, es el balance negativo que existe entre precipitación y evapotranspiración (Koller, 1969). Otras condiciones ambientales que predominan en los hábitats desérticos son: 1) fluctuaciones de temperatura que en muchos casos van más allá de las temperaturas límite para la germinación; 2) deficiencia de humedad en el suelo, la mayor parte del tiempo con niveles inferiores a -15 bares, especialmente en los horizontes superficiales donde se encuentran las semillas y 3) deficiencia de nutrientes en el suelo, especialmente de aquellos que afectan el metabolismo de las plántulas en desarrollo (El-Sharkawi, 1989).

Como se ha mencionado anteriormente, la germinación representa una fase crítica en el ciclo de vida de una planta, particularmente en ambientes extremos como los desiertos (Koller *et al.*, 1963), y la sobrevivencia de una especie en el desierto depende de respuestas genéticamente controladas que reaccionen a los estímulos del ambiente, de tal manera que la germinación ocurra en una época favorable del año, de modo que permita la sobrevivencia y

crecimiento a la madurez de una porción de las plántulas (Mahmoud *et al.*, 1983). De esta manera, el comportamiento germinativo de las semillas en zonas áridas es de gran importancia para la sobrevivencia y distribución de especies en estos ambientes (Datta, 1961).

Bajo condiciones áridas y semiáridas, las semillas de las especies vegetales están expuestas a condiciones ambientales severas, particularmente en la superficie del suelo, ya que ésta está sujeta a cambios estacionales y fluctuaciones diarias de temperatura, además de que tienen poca humedad disponible y en ocasiones un alto contenido de sales (Batanouny y Ziegler, 1971). De esta manera los dos obstáculos principales para la germinación de semillas en estos ambientes son: potencial hídrico del suelo desfavorable y/o temperaturas subóptimas, además de problemas de latencia o inhibición de la germinación por diversas causas (p.e. testa dura, inhibidores químicos, etc.). Más aún, los períodos de potencial hídrico del suelo favorables y una adecuada temperatura son comúnmente cortos y en raras ocasiones coinciden (Hillel, 1972 citado en El-Sharkawi y Farghali, 1985). Además del carácter impredecible de la precipitación, puede haber diferencias en la disponibilidad del agua debido a la topografía y/o a la naturaleza química y física del suelo (Safriel *et al.*, 1989). Debido a ello, la velocidad de germinación es muy importante para las semillas de plantas de zonas desérticas ya que las semillas tienen que aprovechar esos períodos cortos favorables en los cuales una

adecuada temperatura y suficiente humedad coinciden para que las semillas puedan germinar (Batanouny y Ziegler, 1971; Gutterman, 1972).

Las plantas que caracterizan a las zonas áridas y semiáridas pueden dividirse en dos grandes grupos, anuales y perennes, las cuales presentan un comportamiento germinativo muy diferente. Por lo general, la vegetación anual, que a su vez puede dividirse en anuales de verano y anuales de invierno, es inconspicua pero puede ser muy conspicua en determinadas épocas del año, cuando las condiciones ambientales apropiadas (p.e. suficiente humedad y adecuada temperatura), coinciden y las semillas latentes provenientes del banco existente en el suelo germinan y las plántulas crecen rápidamente para florecer, fructificar y nuevamente producir semillas que se incorporan al banco de semillas. Con respecto a los requerimientos para su germinación, los resultados son muy diversos. Algunos trabajos reportan que las semillas de algunas anuales necesitan de un periodo de postmaduración para su germinación (Capon y Van Asdall, 1967; Mott, 1972; Barton, 1986) o que requieren de un mínimo de 25 mm de precipitación para que germinen (Mott, 1972, 1974; Inouye, 1991) o las semillas presentan testa dura y requieren de escarificación mecánica o química para su germinación (Chawan, 1971). La composición de los bancos de semillas en el suelo de los desiertos es principalmente de plantas anuales, tanto en biomasa como en número de semillas (Brown *et al.*, 1979; Kemp, 1989), llegando a constituir hasta un 95% del número total de semillas y un 80% de la biomasa disponible en el desierto

de Arizona, el resto está compuesto de semillas de unas cuantas plantas perennes. También se han reportado densidades de semillas de plantas anuales de más de 220,000/m² en suelos desérticos (Inouye, 1991). Por otro lado, las plantas perennes (p.e. cactáceas, agaves, yucas, etc.) caracterizan a las zonas áridas y también puede dividirse en perennes de invierno y perennes de verano de acuerdo a la época de germinación (Gutterman, 1990, 1991). Las semillas de estas plantas generalmente no forman bancos de semillas tan persistentes como las anuales, muchas veces no presentan ningún tipo de latencia (Mahmoud *et al.*, 1983) y muchas presentan testa dura (Everitt, 1983; Gutterman y Agami, 1987) y requieren de algún método de escarificación. Las plantas perennes, como las anuales, reaccionan ante el estímulo de la humedad presentando su máximo reproductivo en época de lluvias (Beatley, 1974 citado en Armella, 1990).

De esta manera, en el desierto, el abastecimiento de agua juega un papel muy importante en la germinación. El agua es un factor limitante y regulador de la composición de la vegetación. Hammouda y Bakr (1969) concluyen que las semillas varían en sus respuestas a la precipitación por diferencias en su germinación. En un experimento con semillas de varias especies desérticas demostraron que una precipitación de 5 mm fue insuficiente para que las semillas germinaran a 15-20° C, pero con una precipitación de 10 a 20 mm, las semillas germinaron a la misma temperatura. Asimismo, Datta (1961) demostró que semillas de *Launaea glomerata*, sólo germinan después de cierta

cantidad de lluvia a 25°C. De este modo, la germinación no ocurre con precipitaciones ligeras, especialmente si no son continuas.

En climas áridos donde la precipitación es muy variable, la presencia de latencia es frecuente, como una característica de muchas plantas de regiones secas. El embrión dentro de la semilla es capaz de sobrevivir por largos períodos bajo condiciones extremas de calor, frío y sequía; condiciones que caracterizan el ambiente desértico (Mahmoud *et al.*, 1983). En estos ambientes, muchos factores exógenos regulan el tiempo de la germinación, pero entre los más importantes están los procesos endógenos que regulan la naturaleza y nivel de la latencia. Esta latencia es probablemente una adaptación para enfrentar las duras condiciones de su ambiente natural y es de gran valor para la sobrevivencia en las especies vegetales pues puede decirse que prolonga la viabilidad de las semillas al evitar la germinación en períodos desfavorables para el establecimiento (Koller, 1969). Es común encontrar en las semillas de ambientes desérticos, un requerimiento de un período de postmaduración, así como la presencia de testas duras o inhibidores químicos. Esta latencia puede prevenir a las semillas de responder a lluvias intermitentes que no proporcionen suficiente humedad para el establecimiento y crecimiento de las plántulas. Una relación entre precipitación impredecible y latencia fue sugerida por Freas y Kemp (1983) para plantas anuales del Desierto Chihuahuense, donde las semillas requerían de un lavado para su germinación. En las plantas perennes, un mecanismo importante que retarda

la germinación es la presencia de sustancias químicas que actúan como inhibidores de la germinación (Fearn, 1977). Beadle (1952), El-Shishiny y Thoday (1953), Koller (1955), Went (1957), Koller y Negbi (1959), Negbi y Evenari (1961) (citados en Mahmoud *et al.*, 1983), Hammouda y Bakr (1969) y Black (1970), presentaron evidencias de la presencia de inhibidores hidrosolubles de la testa, los cuales requieren ciertos niveles mínimos de precipitación para ser lavados. La ausencia de latencia podría considerarse como una desventaja (Fenner, 1985) pues puede ocasionar que las semillas germinen en una época desfavorable para el establecimiento de las plántulas. La cantidad de lluvia en cada precipitación puede determinar el tiempo en que el inhibidor se lave y la semilla germine (Williams y Arias, 1978; Kramer y Kozlowski, 1979).

Generalmente las semillas de especies de zonas áridas responden en un intervalo amplio de temperatura, aunque algunas especies muestran requerimientos muy específicos. El control de la germinación por la temperatura sirve como un indicador estacional (Koller, 1969). La respuesta de las semillas a la temperatura como un mecanismo que les permite a las plantas identificar su ambiente germinativo, es evidente en el trabajo de Went (1948) y Went y Westergaard (1949), entre otros, donde muestran que la flora anual del desierto de California está dividida en especies de verano y especies de invierno separadas por diferencias en las temperaturas a las cuales germinan. Una forma diferente de control de la germinación por temperatura existe en

semillas cuya germinación sólo se induce por una alternancia de temperaturas como en el caso de la gramínea *Oryzopsis miliacea*, donde la germinación a temperatura óptima de 20°C no excede el 31%, pero una exposición de las semillas previamente imbibidas a 30°C durante una hora incrementa la germinación hasta un 64%. En el desierto, las fluctuaciones diurnas de temperatura son muy drásticas y lo son más en la superficie del suelo (Koller, 1969, Thompson, 1977; Etherington, 1982; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1982).

En algunas ocasiones, las semillas de zonas áridas germinan en mayor número si se les somete a altas temperaturas antes de sembrarlas. Esto puede deberse a que las semillas después de su dispersión y antes de su germinación, se exponen a altas temperaturas. Capon y Van Asdall (1967), en un experimento con semillas de siete especies anuales del desierto de Mojave y Sonora, encontraron que seis de ellas germinaron a su máximo después de haber estado almacenadas por determinado tiempo a una temperatura de 50°C.

Con respecto a la luz, cuando una planta desértica requiere de luz para su germinación, las semillas sólo pueden germinar en la superficie del suelo. Esto tiene como consecuencia que si el proceso germinativo requiere de algún tiempo, como en el caso de *Artemisia herba-alba*, en la cual la germinación sólo se lleva a cabo si el suelo permanece húmedo por más de dos semanas, las

probabilidades de germinación se reduzcan muchísimo por la rápida evaporación del agua en la superficie del suelo (Boeken y Gutterman, 1990).

Por lo anteriormente mencionado, el requerimiento de luz para la germinación parece ser una desventaja para la sobrevivencia de plantas en zonas áridas, pues significa que la germinación debe ocurrir en o muy cerca, de la superficie del suelo, donde la presión de depredación y deshidratación son mayores (Steenbergh y Lowe, 1977). En el caso de las semillas que no requieren de luz para su germinación, éstas necesitan de algún mecanismo que les permita detectar la profundidad del suelo a la que se encuentran (Ghersa *et al.*, 1992), ya que si las semillas germinan bajo el suelo, la plántula tendría pocas posibilidades de sobrevivir (Roberts y Totterdell, 1981). Koller (1969, 1972) y Thompson y Grime (1983), sugieren que la sensibilidad de las semillas a una fluctuación de temperatura (la cual decrece a medida que se penetra en el suelo), pudiera actuar como un mecanismo de detección de la profundidad. La profundidad del suelo es entonces de gran importancia para las semillas que tienen que hacer un balance entre dos requerimientos básicos para su germinación que son una función de la profundidad del suelo. Uno es el requerimiento de humedad y el otro es la necesidad de las semillas en germinación de alcanzar la superficie del suelo (Koller, 1969). De esta manera, las semillas que requieren de fluctuaciones diurnas de temperatura para su germinación serían inhibidas por condiciones desfavorables a una mayor profundidad (Ghersa *et al.*, 1992). Tal es el caso de las semillas de *Sorghum*

halepense, las cuales son capaces de detectar la profundidad a la que se encuentran, pues requieren de amplias fluctuaciones de temperatura para que alcancen porcentajes altos de germinación (Ghersa *et al.*, 1992) y también de los bulbilos de *Allium ampelopresum*, los cuales permanecen latentes a una profundidad de 15 cm pero brotan rápidamente a 3 cm en respuesta a una mayor fluctuación de temperatura. Esta geofita habita suelos que son frecuentemente perturbados por cultivo (Koller, 1969). Las semillas de otras especies también son afectadas por la profundidad (Dubey y Mall, 1972).

Se han hecho pocos experimentos con respecto al efecto de la luz en semillas enterradas en ambientes desérticos. Bliss y Smith (1985), demostraron en un experimento que la luz penetra en menor cantidad en arena seca, indicando con esto que, la humedad causa un incremento en la transmisión de la luz a través de la arena. También demostraron que una reducción en el tamaño de las partículas del suelo reduce el total de la luz transmitida y la proporción rojo/rojo lejano. Las semillas enterradas bajo el suelo experimentan oscuridad total lo cual puede conducir a que aquellas enterradas a mayor profundidad muestren cambios fisiológicos debido a la ausencia de luz (Bliss y Smith, 1985). Van der Meijden y van der Waals-Kooi (1979), en un experimento con aquenios de *Senecio jacobaea*, trataron de ver el efecto que puede tener en la germinación la luz filtrada a través del suelo. En este experimento ellos cubrieron los aquenios con 1, 2, 4, 8 y 16 mm de arena en recipientes. Con ello demostraron que la máxima germinación se alcanzó

cuando los aquenios se cubrían con 1 mm de arena y que a más de 4 mm de profundidad la germinación se inhibía. Esto se debe posiblemente a que a 1 mm de profundidad las semillas obtienen la cantidad de luz requerida para su germinación y además el estar cubiertas por una pequeña capa de suelo, éste las protege de una rápida desecación y les proporciona la humedad requerida (van der Meijden y van der Waals-Kooi, 1979). Asimismo, las semillas de *Artemisia monosperma* germinan mejor cuando reciben la luz transmitida por arena de 2 mm de espesor (Koller, 1969).

La competencia por luz no juega un papel muy importante en la sobrevivencia de plantas bajo condiciones desérticas. El requerimiento de luz puede ser de gran valor en hábitats desérticos cuando el suelo forma costras o en suelos que son frecuentemente perturbados, en los que las semillas pueden enterrarse muy profundamente dificultando su emergencia (Koller, 1969).

EFEECTO DE LA LUZ Y LA TEMPERATURA EN LA GERMINACIÓN EN PLANTAS DE ZONAS ÁRIDAS Y EN CACTÁCEAS

Los estudios que existen con respecto al efecto de la luz y la temperatura en la germinación de plantas de zonas áridas se han realizado principalmente con plantas anuales de diversos lugares, y aunque el comportamiento germinativo de especies anuales difiere considerablemente de aquel de las perennes y en especial del de las cactáceas, los estudios realizados en esta área

ofrecen información acerca de los requerimientos para la germinación de las plantas en estos ambientes.

El papel tan importante que tiene la humedad para la germinación de semillas, particularmente en zonas áridas, ya ha sido discutido. Sabemos que también la temperatura es un factor muy importante en la germinación de semillas de zonas áridas, junto con la luz. Muchos estudios se han realizado con semillas de plantas de diversas familias de diferentes ambientes desérticos. De algunas investigaciones realizadas con tratamientos de luz se han obtenido los siguientes resultados, pudiendo agrupar a las especies estudiadas en fotoblásticas positivas, fotoblásticas negativas e indiferentes. Por ejemplo, dentro de las especies fotoblásticas negativas podemos mencionar a *Salsola rigida* cuya germinación es inhibida por la luz (Al-Charchafchi *et al.*, 1987), *Calligonum comosum* (Koller, 1956), *Artemisia abyssinica* (Mahmoud *et al.*, 1983), *Larrea divaricata* (Barbour, 1968) y *Cenchrus biflorus* (Kumar *et al.*, 1970); *Zygophyllum coccineum* no es fotoblástica negativa estricta pero presenta porcentajes mucho más altos de germinación en la oscuridad (Batanouny y Ziegler, 1971). Algunas especies fotoblásticas positivas son *Aristida contorta* y *Helipterum* spp. las cuales requieren necesariamente de luz para germinar (Mott, 1972). Con respecto a las cactáceas, se ha demostrado por Alcorn y Kurtz (1959) y McDonough (1964) que la luz tiene un efecto estimulador en la germinación de *Carnegiea gigantea* y *Stenocereus thurberi*

Las semillas de dos variedades de pitaya (*Stenocereus griseus*) alcanzaron porcentajes de germinación entre 90 y 100% bajo condiciones de luz constante y luz natural de invernadero y con un fotoperíodo de 16 horas luz/8 horas oscuridad (López y Sánchez, 1989). Más recientemente, en las investigaciones realizadas por Fearn (1981), Martínez (1983), Arias y Lemus (1984), Del Castillo (1986) y Nobel (1988), entre otros, se observa que en un gran número de especies de cactáceas la luz favorece la germinación, o bien, que las semillas son fotoblásticas positivas estrictas. En otros casos, el requerimiento de luz está limitado a sólo ciertos intervalos de temperatura, como en *Cereus jamacaru* (Arias y Lemus, 1984) y *Melocactus violaceus* (Dau y Labouriau, 1974), o si no, el requerimiento está determinado por un lavado previo de las semillas, tal es el caso de *Melocactus caesiuss*, cuyas semillas recién colectadas no germinan bajo condiciones de luz u oscuridad continua en diferentes intervalos de temperatura, pero un lavado de las semillas previo a la siembra dió como resultado un 100% de germinación en condiciones de luz (Arias y Lemus, 1984). En contraste, las semillas de *Pereskia aculeata* son indiferentes a la luz en un intervalo muy amplio de temperatura (Dau y Labouriau, 1974).

Las primeras investigaciones sobre germinación de semillas de plantas de desierto se centraron en el efecto de la temperatura. Así, Went (1948, 1949), al coleccionar suelo de cuatro lugares diferentes en California y exponerlo a diferentes temperaturas, encontró que las especies que germinaron variaron de acuerdo a la temperatura utilizada. Cuando las semillas se sometieron a temperaturas de 27°C día/ 26°C noche, sólo las especies anuales de verano

germinaron y no las de invierno. Las especies de invierno germinaron con temperaturas de 18°C día/13 u 8°C noche, tratamiento con el que ninguna especie de verano germinó. Posteriormente, en otras investigaciones se obtuvieron resultados similares (Juhren *et al.*, 1956; Tevis, 1958a, 1958b; Mott, 1972, 1974; Hess, 1975). De todos estos estudios puede concluirse que la germinación de dos diferentes grupos de plantas por tratamiento del mismo suelo a diferentes temperaturas, indica que la temperatura que prevalece mientras el suelo está húmedo, es un factor importante que determina la composición florística durante las diferentes estaciones.

Una conclusión que se desprende de estos y otros estudios es que los principales factores que determinan la germinación en ambientes desérticos, son la cantidad y duración de la precipitación y las temperaturas que prevalecen mientras el suelo está húmedo (Juhren *et al.*, 1956).

La cantidad de precipitación en una region árida es muy variable. A consecuencia de ello, una característica de muchas plantas de regiones áridas es un alto nivel de latencia (Koller, 1969). Esta latencia es probablemente una adaptación surgida en respuesta a precipitaciones ocasionales en las estaciones secas, las cuales no suministran suficiente humedad para el establecimiento y crecimiento de las plantas (Fenner, 1985). Ciertos inhibidores químicos en la testa de las semillas de algunas plantas del desierto impiden la germinación hasta que son lavadas con agua, esto es, en condiciones naturales, por una precipitación considerable. La latencia sólo puede ser "rota" si el suelo contiene

la suficiente humedad para soportar el crecimiento subsecuente de las plántulas (Black, 1970). Tal es el caso de las semillas de *Larrea divaricata* (Barbour, 1968) y de las cactáceas *Melocactus caesius* (Arias y Lemus, 1984), *Opuntia edwardsii*, *Opuntia discata* y *Opuntia lindheimeri* (Potter et al., 1984), en las cuales se ve incrementado su porcentaje de germinación al hacerles un lavado con agua previo a la siembra.

Chawan (1971) ha considerado a la temperatura como uno de los factores más importantes en la regulación de la germinación, así como un factor especial en ciertas condiciones para romper la latencia de especies de zonas áridas y semiáridas.

Cabe recordar que bajo condiciones del desierto, existe una gran diferencia entre las temperaturas diurnas y nocturnas. La temperatura del día puede ser alta para la germinación en el campo, pero esta última puede ser posible porque la temperatura de la noche en la interfase atmósfera-suelo es mucho más baja, de manera que la germinación ocurriría bajo condiciones de temperaturas alternantes (Alcorn y Kurtz, 1959).

La mayoría de las investigaciones muestran que el mayor porcentaje de germinación se da a temperaturas intermedias, es decir, entre 15 y 25°C, tanto para las especies anuales como para las perennes de ambientes desérticos. Para *Salsola rigida* la temperatura óptima de germinación fue de 20°C (Al-Charchafchi, et al., 1987), para *Calligonum comosum* el porcentaje de germinación más alto (71%) se dió a 20°C en la oscuridad (Koller, 1956), para

Danthonia caespitosa, *Atriplex nummularia* y *Atriplex vesicaria* la mejor germinación resultó a temperaturas entre 20 y 25°C (Sharma, 1976), para *Larrea divaricata* la temperatura óptima resultó ser 23°C (Barbour, 1968), para *Launaea glomerata* y *L. mucronata* la máxima germinación (100%) se dió a 25°C, y por arriba de los 37°C no se presentó germinación (Datta, 1961). Con respecto al efecto de la temperatura en la germinación de cactáceas, los resultados resultan ser muy similares, aunque en algunos casos, temperaturas constantes por arriba de los 25°C resultan ser satisfactorias. Carl Zimmer (1965,1968) (citado en Cota Sánchez, 1984), ha trabajado mucho en el efecto de la temperatura sobre la germinación en cactáceas. Por ejemplo, para *Astrophytum myriostigma*, él trabajó con 25 combinaciones de temperaturas diurnas y nocturnas con termoperíodo de 12 horas y obtuvo que a 10°C no hay germinación, que entre 15 y 25°C hay un mayor porcentaje de germinación y que por arriba de los 30°C la germinación se reduce considerablemente. Observó también que el aumento o disminución de la temperatura fuera de los óptimos disminuye mucho la germinación. Posteriormente en 1980, trabajó con varias especies de *Ferocactus* y encontró que no hay germinación a 10°C, que los óptimos se encuentran entre 15 y 30°C y que las temperaturas altas no favorecen a la germinación. Contrario a estos resultados, Cota Sánchez (1984) presenta índices de germinación elevados a 40°C para *Ferocactus latispinus*. Aún así, muchas otras investigaciones apoyan los resultados obtenidos por Zimmer. *Ferocactus histrix* muestra un porcentaje alto de germinación a una

temperatura de $24 \pm 1.5^{\circ}\text{C}$ (Del Castillo, 1986), para *Stenocereus griseus* la temperatura óptima resulta ser 21°C (Martínez, 1983), mientras que para *Carnegiea gigantea* es de 25°C (Alcorn y Kurtz, 1959). Nobel (1988), en una investigación que realizó con 19 especies de cactáceas, encontró que la temperatura óptima para la germinación varía de 17 a 34°C , con un promedio de 25°C , y que la germinación se reduce hasta en un 50% subiendo o bajando la temperatura 9°C . Para *Pereskia aculeata* la temperatura óptima resultó ser 33°C (Dau y Labouriau, 1974), y Godínez (1991) obtiene para 5 especies de cactáceas un alto porcentaje de germinación a una temperatura constante de 17°C . De los trabajos realizados por Fearn (1974, 1981) y de otras investigaciones, pueden hacerse las siguientes observaciones con respecto al efecto de la temperatura en la germinación de cactáceas.

- 1) Extremos de temperatura no favorecen la germinación, esto es, por debajo de 12°C y arriba de 28°C .
- 2) Diferentes especies tienen diferentes intervalos de respuesta a la temperatura.
- 3) El intervalo de respuesta a la temperatura depende de la edad de la semilla.
- 4) Las temperaturas alternantes promueven más la germinación que las constantes.

Diversas especies de ambientes desérticos presentan porcentajes de germinación más altos al utilizar temperaturas alternantes. Por ejemplo, para *Hyoscyamus muticus* y *Erucaria microcarpa* se obtiene un gran incremento de la germinación a una temperatura alternante de 20-30°C (Hammouda y Bakr, 1969); *Artemisia abyssinica* también se ve favorecida con temperaturas alternantes (Mahmoud *et al.*, 1983), así como *Rhazya stricta* (Mahmoud *et al.*, 1984). Barton (1936) encuentra que una fluctuación diaria de 10-30°C y 15-30°C favorece la germinación de *Streptanthus arizonicus*, *Lepidium lasiocarpum* y *Daucus pusillus* después de haber estado almacenadas por diferentes períodos. Por lo contrario, la germinación para *Zygophyllum coccineum* no se ve favorecida con temperaturas alternantes (Batanouny y Ziegler, 1971). Con respecto al efecto de las temperaturas alternantes en la germinación de cactáceas, este no es muy claro, pues en la mayoría de las investigaciones sólo se han realizado experimentos con temperaturas constantes y, en otros casos, donde se han utilizado las temperaturas alternantes, el aumento en la tasa de germinación no es muy significativo, tales son los casos de *Neobuxbaumia tetetzo* y *Pachycereus hollianus* (Godínez, 1991), o simplemente no favorecen la germinación, como en el caso de *Opuntia compressa* (Baskin y Baskin, 1977) y *Opuntia edwardsii*, *O. discata* y *O. lindheimeri* (Potter *et al.*, 1984).

II- METODOLOGÍA

COLECTA DE FRUTOS

Se colectaron frutos de al menos 20 individuos de las especies estudiadas de diferentes poblaciones del Valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla. Las colectas se realizaron desde abril de 1990 hasta mayo de 1991 de acuerdo a la época de fructificación de cada especie (Tabla 1). En el laboratorio, se extrajeron las semillas de los frutos, se secaron en un lugar sombreado y posteriormente se almacenaron en bolsas de papel a temperatura ambiente ($20 \pm 2^\circ\text{C}$).

Tabla 1. Período de fructificación de cada una de las especies estudiadas

Especie	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Agt	Sep	Oct	Nov	Dic
<i>Echinocactus platyacanthus</i>	x	x	x	x		x	x				x	x
<i>Ferocactus recurvus</i>	x	x	x				x	x				x
<i>Ferocactus robustus</i>	x	x					x	x				x
<i>Ferocactus flavovirens</i>	x	x	x	x								x
<i>Cephalocereus chrysacanthus</i>	x	x	x	x		x	x					x
<i>Neobuxbaumia tetetzo</i>					x	x	x					
<i>Pachycereus hollianus</i>					x	x	x	x				

Datos recopilados de la fecha de colecta y de datos proporcionados por la Dra. Leila Scheinvar y por el Biol. Salvador Árias.

PROCEDIMIENTOS GENERALES

No se aplicó ningún pretratamiento a las semillas (p.e. lavado o escarificación). Las semillas se sembraron en cajas de petri con agar al 1% en agua destilada con cuatro repeticiones de 50 semillas cada una. El conteo de semillas germinadas se realizó cada dos días y se consideró que la semilla había germinado al aparecer la radícula. El conteo de semillas para los tratamientos de luz se realizó bajo luz de seguridad. Se siguió un registro durante 20 días en los tratamientos de luz y de 30 a 40 días en los tratamientos de temperatura.

LUZ

Para determinar el requerimiento de luz de las semillas para su germinación, se utilizaron cuatro tratamientos: luz blanca (LB), luz roja (LR), luz roja lejana (RL) y oscuridad.

El diseño experimental empleado para evaluar la germinación bajo los tratamientos de luz es un factorial de 7×4 , donde el primer factor con 7 niveles corresponden a las siete especies utilizadas en el trabajo y el segundo factor con 4 niveles que representan a cada uno de los tratamientos aplicados a las semillas. La unidad experimental consistió de una caja de petri con 50 semillas y 4 repeticiones para cada tratamiento obteniendo en total 112 unidades experimentales.

Para el tratamiento de luz blanca (R:FR= 1.73), las cajas de petri se colocaron dentro de una cámara de germinación (Lab-Line Instruments, Inc., 844, Melrose Park, Illinois, U.S.A.), con un fotoperíodo de 12 h. Las cajas de petri se colocaron dentro de cajas de acrílico de Plexiglass rojo (No. de serie 2424, Röhm and Hass, México, D. F.) para el tratamiento con luz roja (R:FR= 5.22), en cajas de plexiglass rojo y azul (No. de serie 2423) para los tratamientos con rojo lejano (R:FR= 0.05) y de Plexiglass negro para el tratamiento en la oscuridad. Las dimensiones de estas cajas son de 34x44x10 cm y proveen la calidad de la luz deseada con lámparas incandescentes (Solar, 25 W) para el rojo lejano o fluorescentes (Sylvania, 20 W) para el tratamiento de rojo. Estas cajas se colocaron dentro de cámaras de germinación a una temperatura constante de 25°C y con un fotoperíodo de 12 h.

TEMPERATURAS CONSTANTES

El diseño experimental empleado para evaluar la germinación a temperaturas constantes es un factorial de 7 x 7. El primer factor con siete niveles que corresponden a las diferentes especies estudiadas y el segundo factor con 7 niveles que representan a cada uno de los tratamientos de temperatura aplicados a las semillas. La unidad experimental consistió de una caja de petri con 50 semillas y cuatro repeticiones obteniéndose en total 196 unidades experimentales.

Se aplicaron siete tratamientos de temperatura constante: 10°C, 15°C, 20°C, 25°C, 30°C, 35°C y 40°C. Las temperaturas constantes se obtuvieron con las cámaras Lab-Line citadas anteriormente. El fotoperíodo fue de 12 h bajo luz blanca proporcionada por lámparas fluorescentes (Sylvania, 20W).

Las temperaturas altas y bajas utilizadas en esta investigación se encuentran entre las temperaturas registradas para dos años de la zona de estudio, donde, la temperatura mínima es de 9.1 para el mes de diciembre de 1992 y la máxima es de 35.9 en abril de 1991 (datos obtenidos de la Estación Meteorológica de Zapotitlán de las Salinas, Puebla).

TEMPERATURAS ALTERNANTES

El diseño experimental empleado para evaluar la germinación bajo temperaturas alternantes es un factorial de 7 x 5, donde el primer factor con siete niveles corresponden a las diferentes especies estudiadas y el segundo factor con 5 niveles representan a cada uno de los tratamientos aplicados a las semillas. La unidad experimental consistió de una caja de petri con 50 semillas para cada tratamiento con cuatro repeticiones obteniéndose 140 unidades experimentales.

Los cinco tratamientos de temperaturas alternantes empleados fueron: 0-10°C, 5-20°C, 10-25°C, 15-30°C y 20-35°C. Las temperaturas alternantes se obtuvieron en cámaras de germinación (Modelo I-18L, Conviron Winnipeg, Manitoba, Canadá). El fotoperíodo fue de 12 hrs bajo luz blanca proporcionada

por lámparas fluorescentes (Sylvania, 20W) y el termoperíodo de 14 hrs a la temperatura más baja y 10 hrs a la más alta.

ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Las hipótesis nulas planteadas para los experimentos consideran que el número total de semillas germinadas no varía ni entre tratamientos ni entre especies.

Para el análisis comparativo entre las siete especies a temperaturas constantes y alternantes y a los tratamientos de luz, la máxima germinación obtenida en cualquiera de los tratamientos aplicados se consideró el 100% y los demás datos se ajustaron en relación a este dato con el fin de eliminar el efecto de la capacidad germinativa. A los valores obtenidos como porcentajes se les hizo la transformación arcoseno. En todos los casos se hicieron análisis de varianza (Zar, 1984), con el paquete estadístico Statgraphics (versión 2.1) para demostrar si había diferencias significativas entre las respuestas obtenidas a los diferentes tratamientos y un análisis de comparaciones múltiples por el método de la mínima diferencia significativa (LSD). Las curvas obtenidas de la germinación acumulada contra el tiempo se ajustaron a un modelo sigmoide de acuerdo al método de mínimos cuadrados con el programa Curfit (Linear Least Squares Curve Fitting Program) (James D. Spain, 1981) con la fórmula:

$$Y = A / (1 + B \cdot X^n)$$

Donde:

Y = Porcentaje de germinación en el tiempo (X)

A = Número máximo de semillas germinadas.

B = Inicio de la germinación.

n = Tasa de germinación.

De este ajuste se obtuvieron varios parámetros y se utilizó la pendiente para poder medir las velocidades de germinación en cada uno de los tratamientos de temperatura utilizados. Esto no se realizó con los experimentos de luz ya que el objetivo para los tratamientos de luz era solamente determinar la respuesta fotoblástica de las semillas.

DESCRIPCIÓN DEL SITIO DE ESTUDIO

El Valle de Zapotitlán de las Salinas se encuentra ubicado en las coordenadas 18°20' de latitud Norte y a 97°28' de latitud Oeste. Está enclavado en la sierra del mismo nombre, que forma el límite suroeste del Valle de Tehuacán en el estado de Puebla. El clima del Valle de Tehuacán es producto de las características físicas de la atmósfera y de la posición del valle con respecto a la circulación atmosférica en general, en especial al cinturón de

vientos del hemisferio norte. La Sierra Madre Oriental constituye una barrera para los vientos húmedos provenientes del Golfo de México. El clima de acuerdo a la clasificación de Köppen modificada por García (1973), corresponde a BShw"(w)(e)g, es decir, a un clima seco con régimen de lluvias de verano, con dos máximos de lluvias separadas por dos estaciones secas. Es semicálido con una temperatura media anual entre 18 y 22°C, y extremoso pues la oscilación anual de las temperaturas medias mensuales es de 7 a 14°C. La temperatura media manifiesta poca variabilidad año con año, mientras que la precipitación presenta marcadas diferencias año con año. Los suelos del Valle de Zapotitlán son muy someros y pedregosos y pueden corresponder a cambisoles cálcicos, xerosoles cálcicos y litosoles (Zavala-Hurtado, 1982) (figura 1).

DESCRIPCIÓN DE LAS ESPECIES ESTUDIADAS

□ *ECHINOCACTUS PLATYACANTHUS F. GRANDIS (ROSE) BRAVO*

Tallos simples, anchamente columnares, de 1 a 2 m de altura y de 6 a 10 dm de diámetro con gruesos plegamientos transversales, de color verde oscuro. Costillas, en las plantas jóvenes 8, pero en las plantas adultas muy numerosas. Areólas distantes en las plantas jóvenes y confluentes en las adultas que ya florecen. Espinas radiales 5 ó 6, de 3 a 4 cm de longitud. Espina central

solitaria de 4 a 5 cm de longitud. Fruto escondido en una masa suave de lana suave y blanca, oblongo, de 3 a 4 cm de longitud. Semillas negras, brillantes. Distribución: Puebla y Oaxaca (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991a).

□ ***PACHYCEREUS HOLLIANUS* (WEBER) BUXBAUM**

Plantas arbustivas con tallos simples o poco ramificados que alcanzan 4 y 5 m de altura. Tallos con ramificaciones desde la base, o a distintas alturas, delgados, de 4 a 6 cm de diámetro, de color verde oscuro. Costillas 8 a 14, agudas. Areólas distantes entre sí 1 a 3 cm, casi circulares, de 1 cm de diámetro, algunas con fieltro blanco grisáceo. Espinas radiales 12 a 14, de tamaño desigual, generalmente de 1 a 3.5 cm de largo. Espinas centrales 3 a 5, aplanadas, de 3 a 5 y hasta 10 cm de longitud. Flores en el ápice de los tallos, diurnas, anchamente tubular-campanuladas, de 7 a 10 cm de longitud y 3 a 3.5 cm de diámetro. Fruto ovoide, 6 a 8 cm de largo, al principio moreno verdoso, después moreno rojizo; la pulpa del fruto es de color púrpura. Semillas de 2 a 3 mm de largo, testa negra y brillante con puntuaciones pequeñas.

Florece en julio y agosto.

Distribución: Estado de Puebla. Es abundante en Zapotitlán-Salinas, cerca de Tehuacán. La planta se utiliza para formar setos vivos. El fruto es comestible, de sabor dulce (Bravo-Hollis, 1978).

□ ***CEPHALOCEREUS CHRYSACANTHUS* (WEBER) BRITTON ET ROSE**

Plantas de 3 a 4 m de alto, con ramas desde la base. Ramas erectas o ascendentes, de color verde glauco. Costillas 9 a 12. Areólas distantes entre sí 1 cm. Espinas 12 a 15, las más largas de 3 a 4 cm. Areólas floríferas con abundantes pelos largos, blancos y espinas amarillas que forman un pseudocefalio apical, el cual desciende algo discontinuo por un lado del tallo, abarcando algunas costillas. Flores de 7 a 8 cm de longitud con tinte rosa. Fruto globoso, de 3 a 4 cm de diámetro, purpúreo, con pulpa también purpúrea. Semillas negras. Distribución: Estados de Puebla y Oaxaca. Es frecuente en Tehuacán y Zapotitlán-Salinas, cañón del río Atoyac, cerca de Tehuiztingo, Puebla, así como en Huajuapán de León y en el Cañón de Tomellín, Oaxaca (Bravo-Hollis, 1978).

□ ***NEOBUXBAUMIA TETETZO* VAR. *TETETZO* (COULTER) BACKEBERG**

Plantas muy altas, gigantescas, de 10 a 15 m de altura o más; cuando jóvenes columnares, después salen del tallo principal, a diversas alturas, algunas ramificaciones; toda la planta es de color verde grisáceo claro; tronco principal de 30 a 60 cm de diámetro. Ramas erectas o un poco divergentes. Costillas 13 a 17. Areólas distantes entre sí 7 a 10 mm y hasta 2 cm en las partes viejas del tallo. Espinas radiales 7 u 8, aciculares. Espinas centrales en las areólas jóvenes 1 a 3.

Flores en el ápice de las ramas, nocturnas, tubular-infundibuliformes, de 5.5 cm de longitud, color blanco-verdoso. Fruto ovoide como de 4 cm de largo y 3 cm de diámetro, color verde que con el tiempo adquiere tinte rojizo. Semillas pequeñas de 2 mm de largo, de color café oscuro, brillantes.

Distribución: Estados de Puebla y Oaxaca. En Puebla se encuentra formando grandes "tetecheras" en Zapotitlán de las Salinas. Sus frutos (higos de teteche) son comestibles (Bravo-Hollis, 1978).

□ ***FEROCACTUS ROBUSTUS (LINK EX OTTO) BRITTON ET ROSE***

Plantas muy cespitosas que forman clones de cientos de ramas, en forma de montículos. Tallos ovoides o cortamente cilíndricos, de cerca de 10 cm de diámetro, de color verde oscuro. Costillas 8, muy prominentes. Areólas muy separadas, distantes entre sí unos 3.5 cm. Espinas radiales 10 a 14, las superiores setosas. Espinas centrales 4 a 6, radiadas. Flores de 3 a 4 cm de longitud, infundibuliformes, amarillas. Fruto ovoide de 2 a 2.5 cm de longitud y 2 cm de anchura, amarillo, con escamas deltoides. Semillas de 1.5 cm de longitud, con testa reticulada, negra. Distribución: Estado de Puebla (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991a).

□ ***FEROCACTUS FLAVOVIRENS* (SCHEIDWEILER) BRITTON ET ROSE**

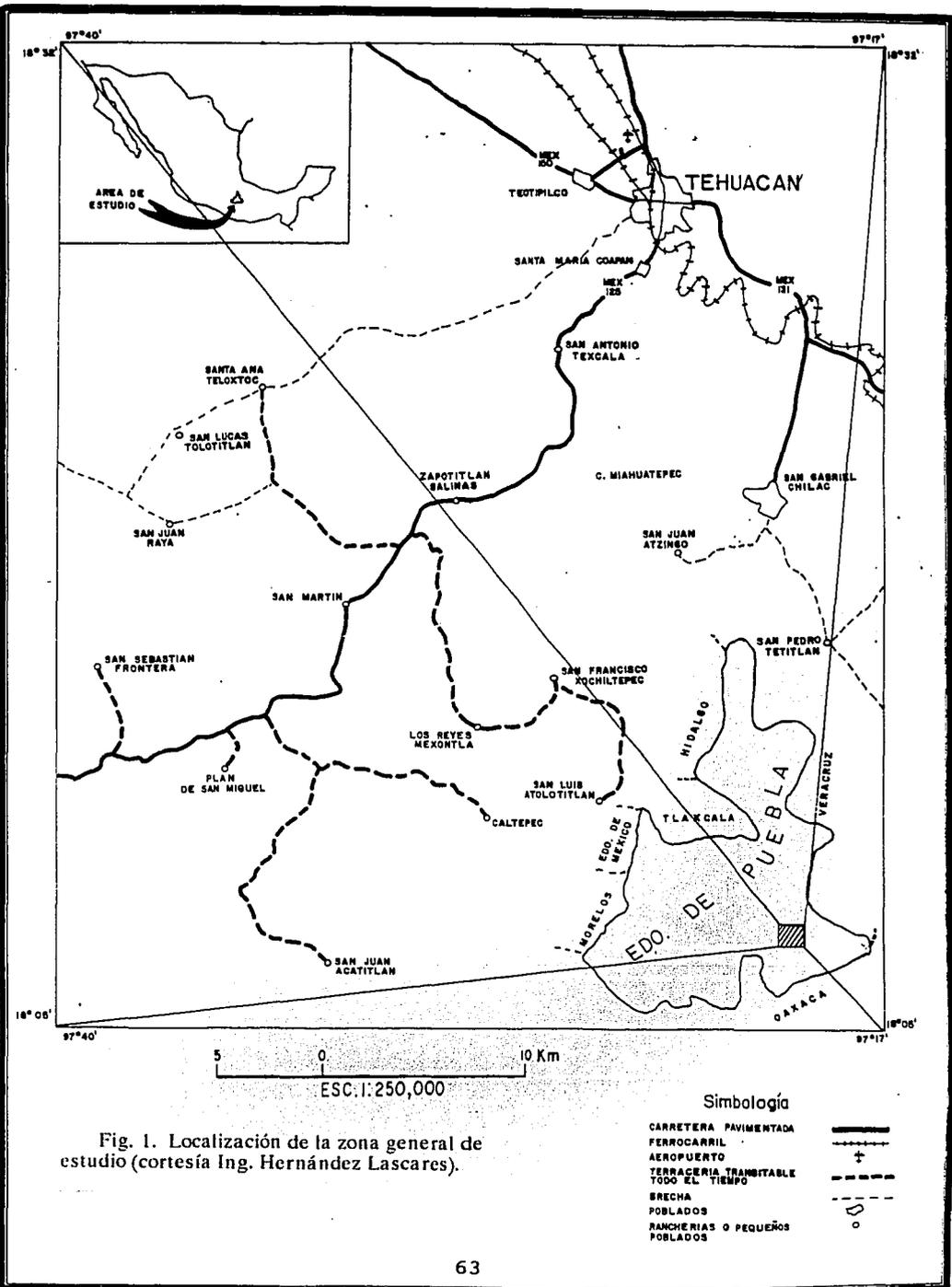
Plantas muy cespitosas que forman clones extensos, a veces de más de 2 m de diámetro. Tallos globosos hasta elípticos, de 30 a 40 cm de altura y 20 cm de diámetro, de color verde claro. Costillas 13, agudas. Areólas distantes entre sí 2 a 4 cm. Espinas aciculares de contorno redondeado. Espinas radiales 10 a 20, de cerca de 2 cm de longitud. Espinas centrales 4 a 6. Flores infundibuliformes, de 4 a 5 cm de longitud, de color amarillo rojizo. Fruto elíptico de 28 mm de longitud y 18 mm de diámetro cubierto completamente por escamas ciliadas. Semillas pequeñas de 1 mm de longitud, reniformes, testa con ornamentación celular, negras.

Distribución: Estado de Puebla, en los alrededores de Tehuacán y en Zapotitlán de las Salinas (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991a).

□ ***FEROCACTUS RECURVUS* VAR. *RECURVUS* (MILLER) LINDSAY**

Planta simple. Tallo globoso hasta cortamente cilíndrico, generalmente de 10 a 14 cm, de 35 cm de diámetro. Costillas generalmente 13 a 16, rectas, a veces espiraladas. Areólas distantes entre sí cerca de 2 cm. Espinas radiales 5 a 7, aplanadas, rectas o ligeramente curvas o redondeadas. Espinas centrales 4; las 3 superiores rectas, ascendentes hasta de 4 cm de longitud y 2.5 cm de anchura; la

central inferior en la extremidad curva o ganchuda de 5 a 6 cm de longitud y 7 mm de anchura. Flores generalmente de color vino o purpúreo, a veces amarillas, angostamente campanuladas, de 5 cm de longitud y 2.5 cm de anchura. Fruto cortamente oblongo, de 5 a 8 cm de longitud y 2 cm de diámetro. Semillas de 1.25 mm de longitud y 0.6 mm de espesor, de color castaño rojizo, foveoladas. Distribución: Puebla y Oaxaca (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991a).



III- RESULTADOS

EFFECTO DE LA CALIDAD DE LUZ

El análisis de varianza realizado para los tratamientos de luz indica que hay diferencias significativas entre los tratamientos utilizados ($F= 34.132$, $g.l.= 3,111$, $P=<.05$), también se encontraron diferencias significativas entre las siete especies ($F=29.031$, $g.l.= 6,111$, $P=<.05$) y la interacción entre ambos factores también fue significativa ($F=10.640$, $g.l.=18,111$, $P=<.05$).

Las respuestas a la luz blanca (LB), roja (LR), roja lejana (RL) y a la oscuridad de las siete especies de cactáceas permiten agruparlas de la siguiente manera: Especies indiferentes a la luz (*Cephalocereus chrysacanthus*, *Pachycereus hollianus* y *Neobuxbaumia tetetzo*), que germinan tanto en la oscuridad como en cualquiera de los otros tratamientos de luz y, especies fotoblásticas positivas (*Echinocactus platyacanthus*, *Ferocactus robustus*, *Ferocactus recurvus* y *Ferocactus flavovirens*), que tienen un requerimiento estricto de luz para germinar pero son capaces de germinar aún bajo RL. El porcentaje de germinación obtenido como respuesta al RL en *Echinocactus platyacanthus*, *Ferocactus robustus* y *Ferocactus flavovirens* es menor a la respuesta en LB y LR, sin embargo pudiera ser que con un tiempo mayor de exposición al RL pudieran alcanzar igual germinación que en LB y LR.

Comenzando con las especies fotoblásticas positivas, para *Echinocactus platyacanthus* hay diferencias significativas entre los cuatro tratamientos de luz, obteniéndose el mayor porcentaje de germinación con la LB, seguido por la respuesta a R y una menor respuesta en RL (Fig.2a).

Para *Ferocactus robustus* también hay diferencias significativas entre los cuatro tratamientos y también se obtiene el mayor porcentaje de germinación en LR, seguido por la respuesta a LB y una menor respuesta a RL (Fig.2a).

Ferocactus flavovirens no muestra diferencias significativas entre los tratamientos de LR y LB, donde se obtienen los mayores porcentajes de germinación, pero sí hay diferencia significativa de estos dos tratamientos con los tratamientos de RL y oscuridad. Hay diferencia significativa entre estos dos últimos tratamientos (Fig. 2a).

Para *Ferocactus recurvus* tampoco hay diferencia significativa entre los tratamientos de LR y LB, donde se obtienen los mayores porcentajes de germinación y sí hay diferencia significativa de estos dos tratamientos con el RL y la oscuridad y entre estos dos últimos (Fig. 2a).

En el caso de las especies indiferentes a la luz, para *Pachycereus hollianus* no hay diferencia entre los tratamientos de LR y LB donde se obtienen los mayores porcentajes de germinación y tampoco hay diferencia significativa entre los tratamientos de RL y oscuridad, pero sí hay diferencia significativa entre LR y LB con RL y oscuridad (Fig. 2b).

Para *Cephalocereus chrysacanthus* no hay diferencia significativa entre los tratamientos de LR y LB donde se obtienen los mayores porcentajes de germinación y hay diferencia significativa de estos dos tratamientos con RL y la oscuridad y entre estos dos últimos tratamientos no hay diferencia significativa (Fig. 2b).

Para *Neobuxbaumia tetetzo* tampoco hay diferencia significativa entre LR y LB donde se obtienen los mayores porcentajes de germinación y tampoco hay diferencia significativa entre los tratamientos de RL y oscuridad, pero sí hay diferencia significativa de estos dos últimos con LR y LB (Fig. 2b).

EFFECTO DE LAS TEMPERATURAS CONSTANTES

Para poder comparar la respuesta germinativa a la temperatura de las siete especies se ajustaron los datos obtenidos al 100%, para de esta manera poder comparar los resultados obtenidos al eliminar el efecto de la capacidad germinativa en los análisis realizados (Figs. 3a y 3b).

Se encontraron diferencias significativas en la respuesta a la temperatura ($F= 258.799$, $g.l.= 6,195$, $P<.05$) de las siete especies estudiadas, también se encontraron diferencias significativas entre las siete especies ($F= 62.378$, $g.l.= 6,195$, $P <.05$), la interacción entre estos dos factores también fue significativa ($F= 10.291$, $g.l.= 36,195$, $P<.05$). Asimismo, se encontraron diferencias significativas ($F= 35.743$, $g.l.= 6,193$, $P<.05$) en la velocidad de

germinación entre las siete especies para cada una de las temperaturas utilizadas. De las figuras 4 a la 10 se muestran los datos de germinación de cada especie sin el ajuste al 100%, en donde se observa el porcentaje de germinación acumulada, hasta el término del proceso germinativo y en la figura 11 se observa la germinación máxima para cada una de las especies a cada una de las temperaturas constantes. Primero, se presentan los datos de las biznagas y después los de las especies columnares.

Echinocactus platyacanthus presentó su óptimo de germinación en 25°C y las respuestas mínima y máxima a 10 y 40°C, respectivamente. La respuesta germinativa disminuye gradualmente de 25° hacia 10°C. Hacia las temperaturas altas disminuye la germinación en 30° y 35°C y disminuye nuevamente hacia los 40°C. No hay diferencia significativa entre las temperaturas de 20, 30 y 35°C ni entre las temperaturas de 10 y 40°C (Fig. 4). El efecto de la temperatura para la germinación de esta especie es significativo ($F= 70.120$, g.l.= 6, 26, $P<.05$). A 20, 25 y 30°C no hay diferencia significativa en la velocidad de germinación y tampoco entre 20 y 35°C. La mayor velocidad de germinación se obtuvo en 35°C y la menor en 15°C (Fig.12).

Para *Ferocactus flavovirens* las temperaturas donde hubo mayor germinación son 15, 20 y 25°C sin diferencia significativa entre ellas y las temperaturas mínima y máxima son 10°C y 40°C, respectivamente. No hay diferencia significativa entre estas dos últimas temperaturas. Hacia las temperaturas altas la germinación disminuye en 30 y 35°C sin diferencia

significativa entre estas dos temperaturas (Fig.5). El efecto de la temperatura para la germinación de esta especie es significativo ($F= 67.219$, g.l.= 6, 26, $P<0.5$). Así como en la anterior especie, no hay diferencia significativa en la velocidad de germinación a 20, 25 y 30°C y también la mayor velocidad se obtiene a 35°C y la menor a 15°C (Fig.12).

Para *Ferocactus recurvus* el óptimo de germinación es 25°C y las respuestas mínima y máxima de germinación son a 10°C y a 40°C, respectivamente. El porcentaje de germinación disminuye hacia las temperaturas altas y hacia las bajas y no existe diferencia significativa entre 20 y 30°C ni entre 10 y 40°C (Fig.6). El efecto de la temperatura en la germinación de esta especie es significativo ($F= 148.332$, g.l.= 6, 26, $P<.05$). Con respecto a la velocidad de germinación, no hay diferencia significativa a 20, 30 y 35°C donde la velocidad es mayor. La velocidad es significativamente menor a 15°C y, contrario a lo obtenido en las otras especies, también a 25°C (Fig.12).

Para *Ferocactus robustus* la temperatura óptima de germinación es 30°C y las respuestas mínima y máxima a 10 y 40°C, respectivamente. El porcentaje de germinación disminuye un poco en 20 y 25°C con respecto al óptimo sin mostrar diferencia significativa entre estas dos temperaturas. Hacia 35°C la disminución del porcentaje de germinación es mayor. A 10 y 40°C casi no hubo germinación y no hay diferencia significativa entre estos dos tratamientos (Fig.7). El efecto de la temperatura es significativo sobre la

germinación para esta especie ($F= 43.248$, g.l.= 6, 26, $P<.05$). No hay diferencia significativa en la velocidad de germinación a 15, 20 y 25°C, ni entre 15, 20 y 30°C ni entre 25 y 35°C donde la velocidad es mayor. La velocidad de germinación disminuye a 30°C (Fig.12).

Para *Cephalocereus chrysacanthus*, las temperaturas óptimas se presentan en un intervalo amplio de temperaturas, de 20 a 30°C. Entre estas temperaturas no hay diferencia significativa. La temperatura mínima de germinación no se pudo detectar con el rango de temperaturas empleado, ya que a 10°C esta especie todavía tuvo el 50% de la germinación alcanzado en las temperaturas óptimas. El efecto de la temperatura en esta especie es significativo ($F= 40.031$, g.l.= 6, 26, $P<.05$) (Fig.8). No hay diferencia significativa en la velocidad de germinación a 20, 25, 35 y 40°C donde la velocidad es mayor ni entre 10 y 15 °C. La velocidad de germinación a 30°C es significativamente más baja que a 25 y 35°C (Fig.12).

Para *Neobuxbaumia tetetzo* no hay diferencia significativa entre las temperaturas de 15, 20, 25 y 30°C. Tampoco hay diferencia significativa entre las temperaturas de 10 y 40°C. Las temperaturas mínimas de germinación no se pudieron detectar con el intervalo de temperaturas utilizado. El porcentaje de germinación disminuye significativamente de 15 a 10°C y de 30 a 40°C (Fig.9). El efecto de la temperatura para la germinación de esta especie es significativo ($F= 58.831$, g.l.= 6, 26, $P<.05$). No hay diferencia significativa en

la velocidad de germinación a 25 y 35°C ni entre 15 y 30°C. La menor velocidad de germinación se obtuvo en 10°C y la mayor en 25 y 35°C (Fig.12).

Para *Pachycereus hollianus*, la temperatura tiene un efecto significativo ($F= 110.100$, g.l.= 6, 26, $P<.05$). Esta especie tiene su óptimo de germinación a 20°C. Las temperaturas mínima y máxima, respectivamente, se encuentran a los 10 y 40°C sin diferencia significativa entre ellas. No hay diferencia significativa entre las temperaturas 15 y 20°C ni entre 25 y 30°C (Fig.10). No hay diferencia significativa en la velocidad de germinación a 20 y 25°C ni entre 25 y 30°C. La menor velocidad de germinación se obtuvo en 15°C y la mayor en 35°C (Fig.12).

EFFECTO DE LAS TEMPERATURAS ALTERNANTES

Se encontraron diferencias significativas en la respuesta a la temperatura ($F= 181.297$, g.l.= 4, 139, $P<.05$) de las siete especies estudiadas, también se encontraron diferencias significativas entre las siete especies ($F= 149.638$, g.l.= 6, 139, $P= <.05$), la interacción entre estos dos factores también fue significativa ($F= 20.049$, g.l.= 24, 139, $P<.05$).

Se encontraron diferencias significativas ($F= 187.864$, g.l.= 4, 138, $P<.05$) en el efecto de la temperatura sobre la velocidad de germinación, entre las especies ($F= 28.069$, g.l.= 6,138, $P<.05$) y la interacción entre ambos también fue significativa ($F= 66.730$, g.l.= 24, 138, $P<.05$). De las figuras 13 a

19 se muestran los datos de germinación obtenidos de cada especie sin el ajuste al 100% en donde se observa la germinación acumulada hasta que termina el proceso germinativo y en la figura 20 se muestra la germinación máxima de cada una de las especies para cada una de las temperaturas alternantes.

Para *Echinocactus platyacanthus* la temperatura de 20-35°C es la que más favorece a la germinación pues a esta temperatura la germinación alcanza el porcentaje más alto de germinación. No hubo diferencia significativa entre los tratamientos de 10-25°C y 15-30°C. El porcentaje de germinación disminuye de estas dos temperaturas a 5-20°C y a 0-10°C donde el porcentaje final de germinación obtenido es muy bajo o no hubo germinación (Fig.13). Con respecto a la velocidad de germinación, no hay diferencias significativas entre los tratamientos de 5-20° y 10-25°C y sí hay diferencias significativas entre el resto de los tratamientos. A 5-20°C se obtuvo la menor velocidad de germinación y la más alta a 20-35°C (Fig.21).

Para *Ferocactus flavovirens* no hay diferencia significativa entre 10-25°C y 20-35°C. El porcentaje de germinación disminuye significativamente a 5-20°C y 15-30°C. A 0-10°C no hubo germinación (Fig.14). No hay diferencia significativa en la velocidad de germinación a 10-25°C y 15-30°C. A 20-35°C se obtuvo la mayor velocidad de germinación y a 5-20°C la menor (Fig.21).

Para *Ferocactus recurvus* la temperatura de 15-30°C es la que más favorece la germinación y no hay diferencia significativa entre 10-25°C y 20-35°C. A 5-20°C y 0-10°C no hubo germinación (Fig.15). Hay diferencias

significativas en la velocidad de germinación a 10-25°C, 15-30° y 20-35°C. La mayor velocidad de germinación se obtuvo a 20-35°C y la menor a 10-25°C (Fig.21).

Para *Ferocactus robustus* no hay diferencia significativa entre 15-30 y 20-35°C, el porcentaje de germinación disminuye significativamente en 10-25°C. A 5-20°C y a 0-10°C hubo muy poca germinación y no hay diferencia significativa (Fig.16). No hay diferencias significativas en la velocidad de germinación a 10-25°C y 15-30°C. La mayor velocidad de germinación se obtuvo en 20-35°C (Fig.21).

Para *Cephalocereus chrysacanthus* las temperaturas que más favorecen la germinación son 10-25°C y 15-30°C sin diferencia significataiva entre ellas. El porcentaje de germinación disminuye significativamente hacia las temperaturas de 5-20°C y 20-35°C, no habiendo diferencia significativa entre ellas. A 0-10°C se obtiene el porcentaje de germinación más bajo (Fig.17). No hay diferencias significativas en la velocidad de germinación a 0-10°C y 5-20°C ni entre 10-25°C y 15-30°C. La mayor velocidad de germinación se obtuvo a 20-35°C y la menor a 0-10°C y 5-20°C (Fig.21).

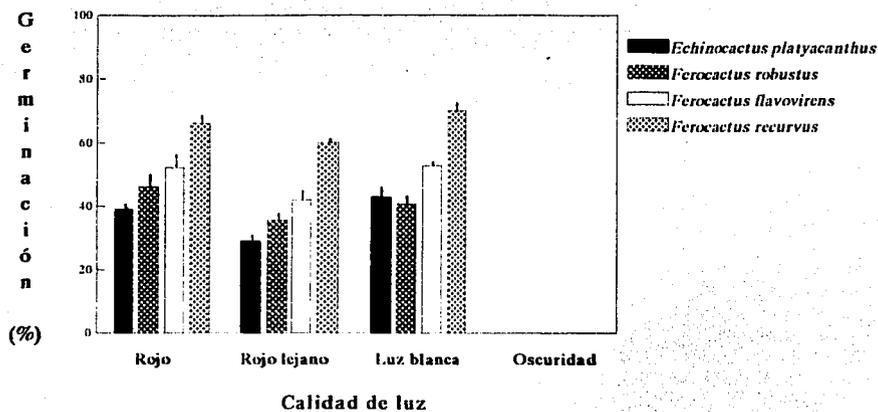
Para *Neobuxbaumia tetetzo* no hay diferencia significativa a 0-10°C, 5-20°C y 10-25°C. A 15-30°C aumenta el porcentaje de germinación y disminuye significativamente en 20-35°C (Fig.18). No hay diferencia significativa en la velocidad de germinación a 0-10°C, 5-20°C y 15-30°C. A 20-35°C es donde se obtiene la mayor velocidad de germinación y a 0-10 °C la menor (Fig.21).

Para *Pachycereus hollianus* la temperatura de 5-20°C es la que más favorece a la germinación. No hay diferencia significativa entre 5-20°C y 10-25°C ni entre 10-25°C y 20-35°C ni tampoco entre 15-30 y 20-35°C. A 0-10°C el porcentaje de germinación obtenido es muy bajo, difiriendo significativamente de los otros tratamientos (Fig.19). No existe diferencia significativa entre la velocidad obtenida a 10-25°C y 15-30°C. La mayor velocidad de germinación se obtiene a 20-35°C y la menor a 5-20°C (Fig.21).

En general, las temperaturas alternantes no parecieron favorecer la capacidad de germinación de ninguna de las especies estudiadas con respecto a los resultados obtenidos en las temperaturas constantes.

Con respecto a la velocidad de germinación, para todas las especies, la temperatura alternante que más favoreció a la velocidad de germinación fue 20-35°C.

A)



B)

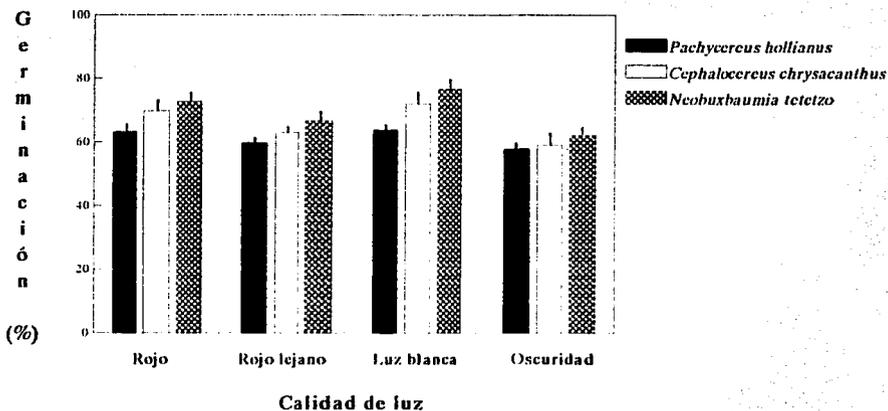


Fig. 2. Germinación máxima a los tratamientos de luz indicados, para las especies estudiadas ($\bar{x} \pm$ error estándar). A) Cactáceas barriliformes (biznagas), con semillas fotoblásticas positivas. B) Cactáceas columnares, con semillas indiferentes a la luz.

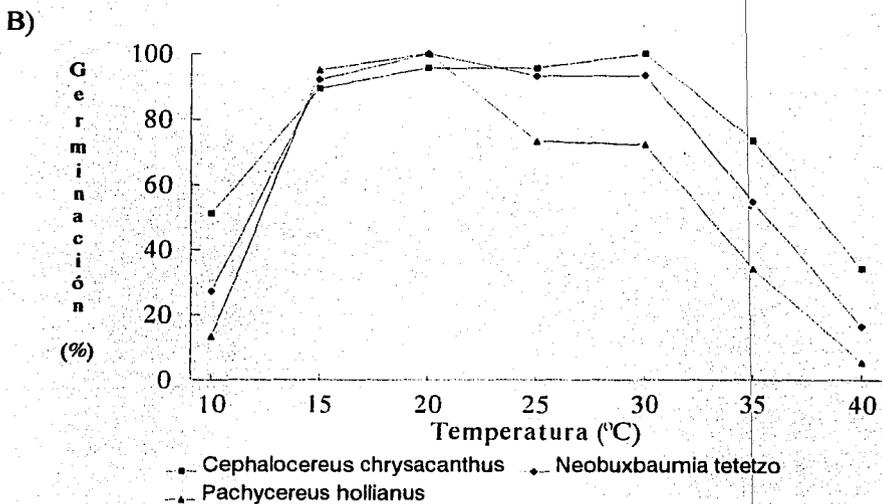
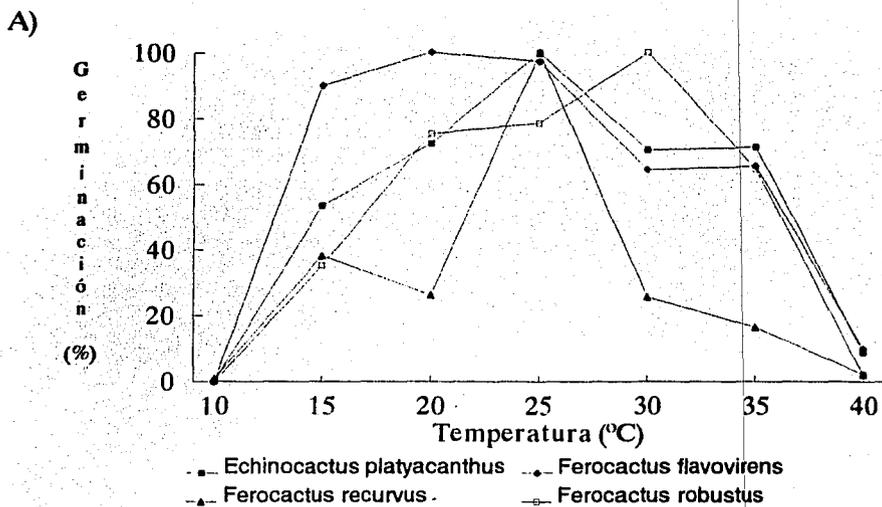


Fig. 3. Germinación máxima ajustada al 100% para cada una de las temperaturas constantes. A) Biznagas. B) Cactáceas columnares.

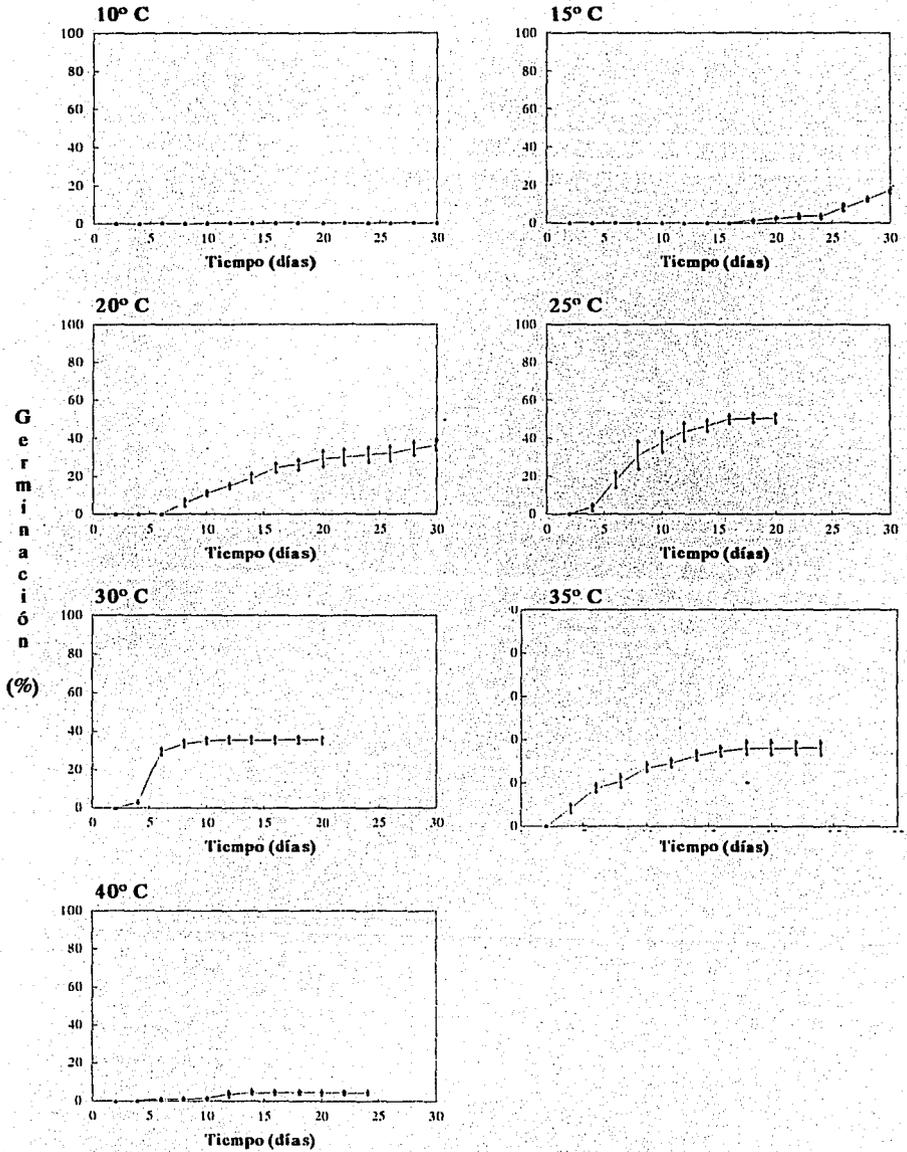


Fig. 4. Germinación acumulada contra tiempo a diferentes temperaturas constantes para *Echinocactus platyacanthus* ($\bar{x} \pm$ error estándar).

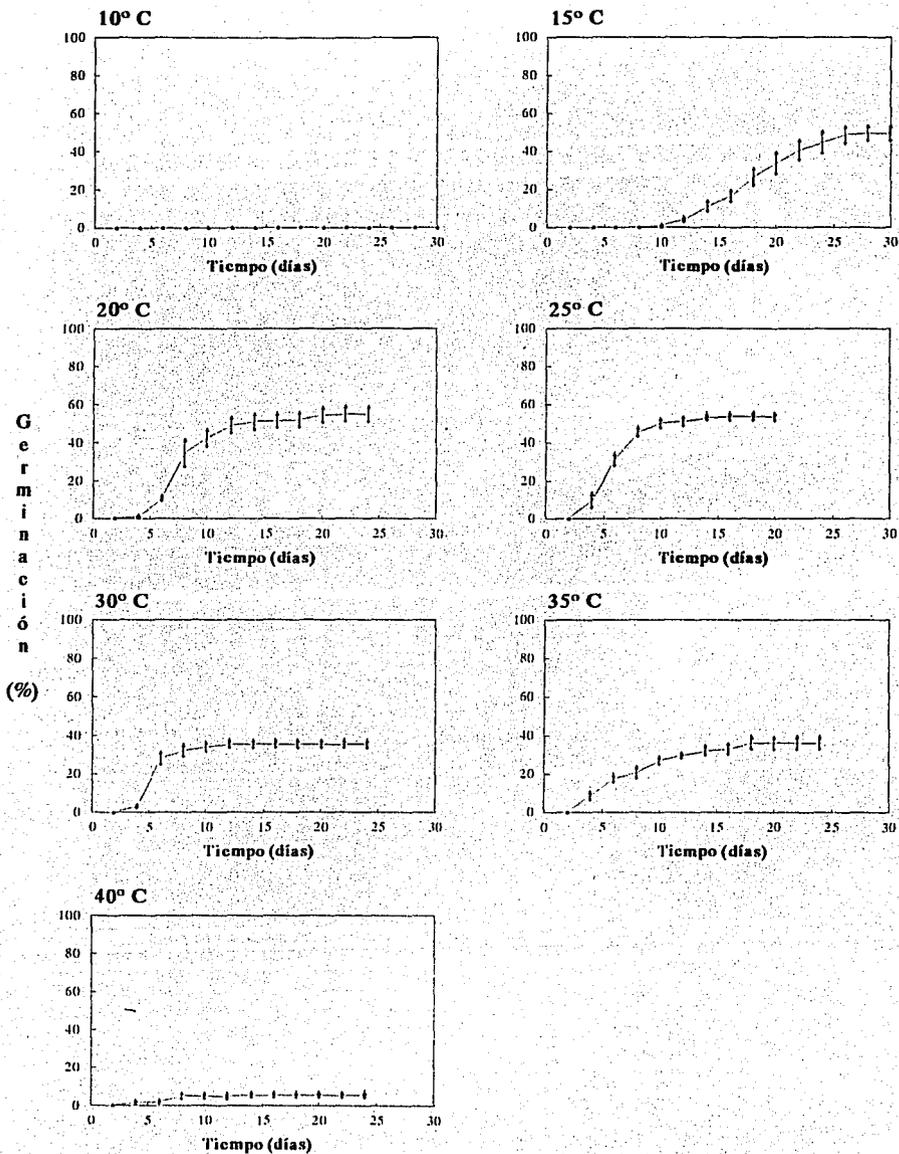


Fig. 5. Germinación acumulada contra tiempo a diferentes temperaturas constantes para *Ferocactus flavovirens* ($\bar{x} \pm$ error estándar).

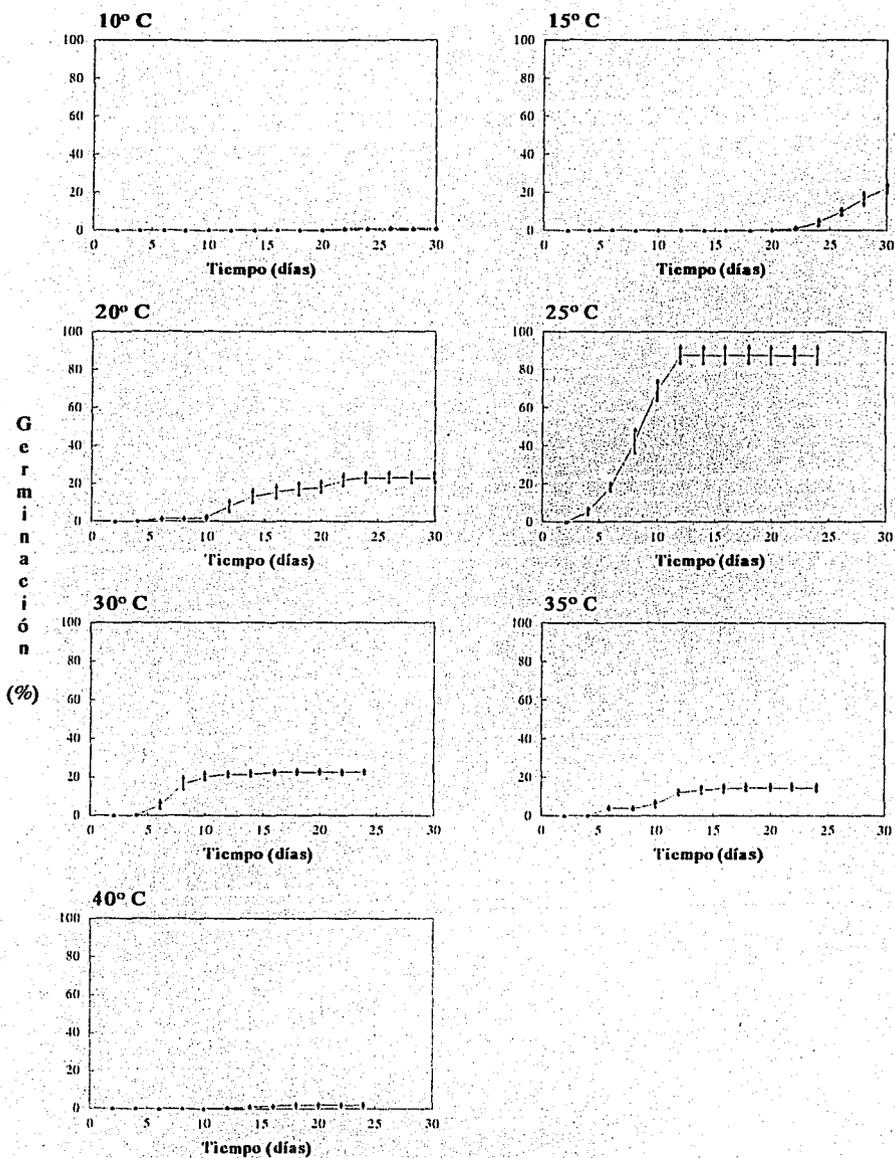


Fig. 6. Germinación acumulada contra tiempo a diferentes temperaturas constantes para *Ferocactus recurvus* ($\bar{x} \pm$ error estándar).

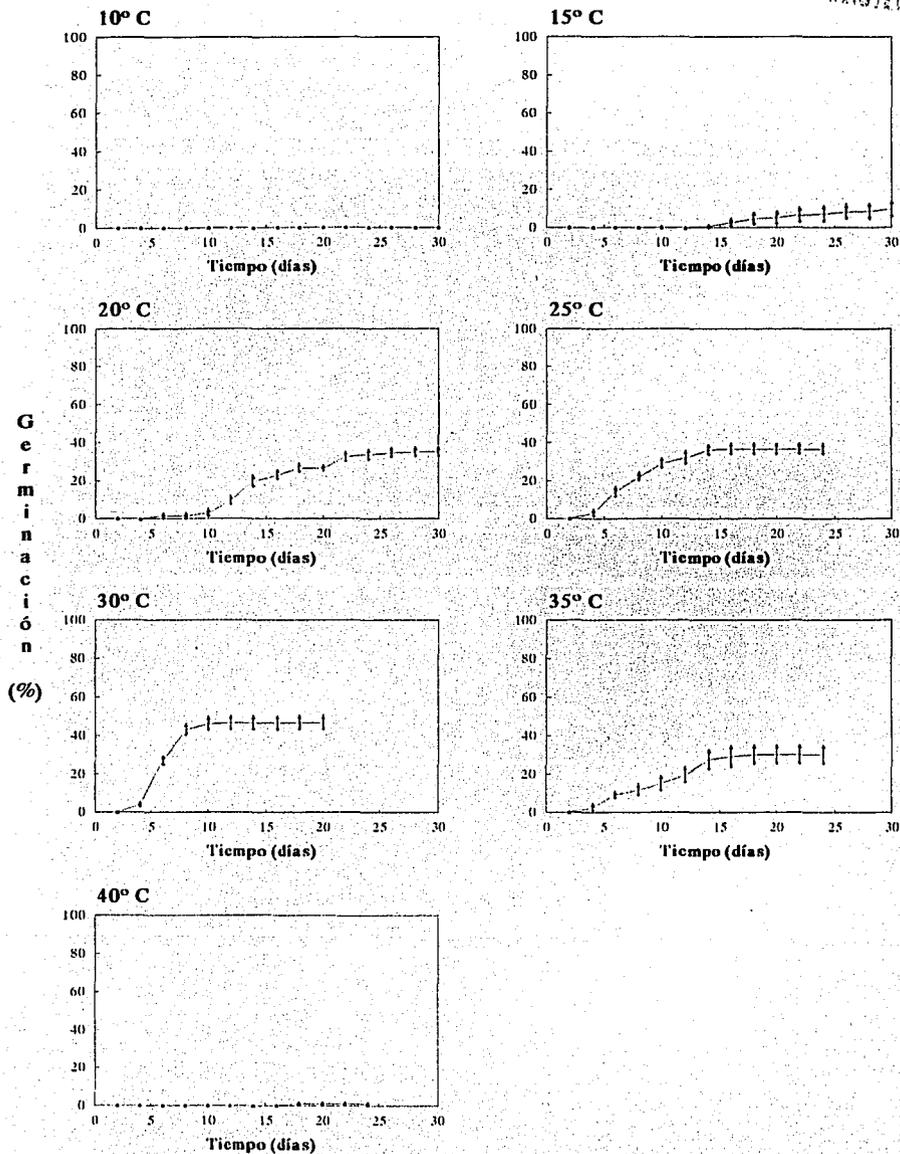


Fig. 7. Germinación acumulada contra tiempo a diferentes temperaturas constantes para *Ferocactus robustus* ($\bar{x} \pm$ error estándar).

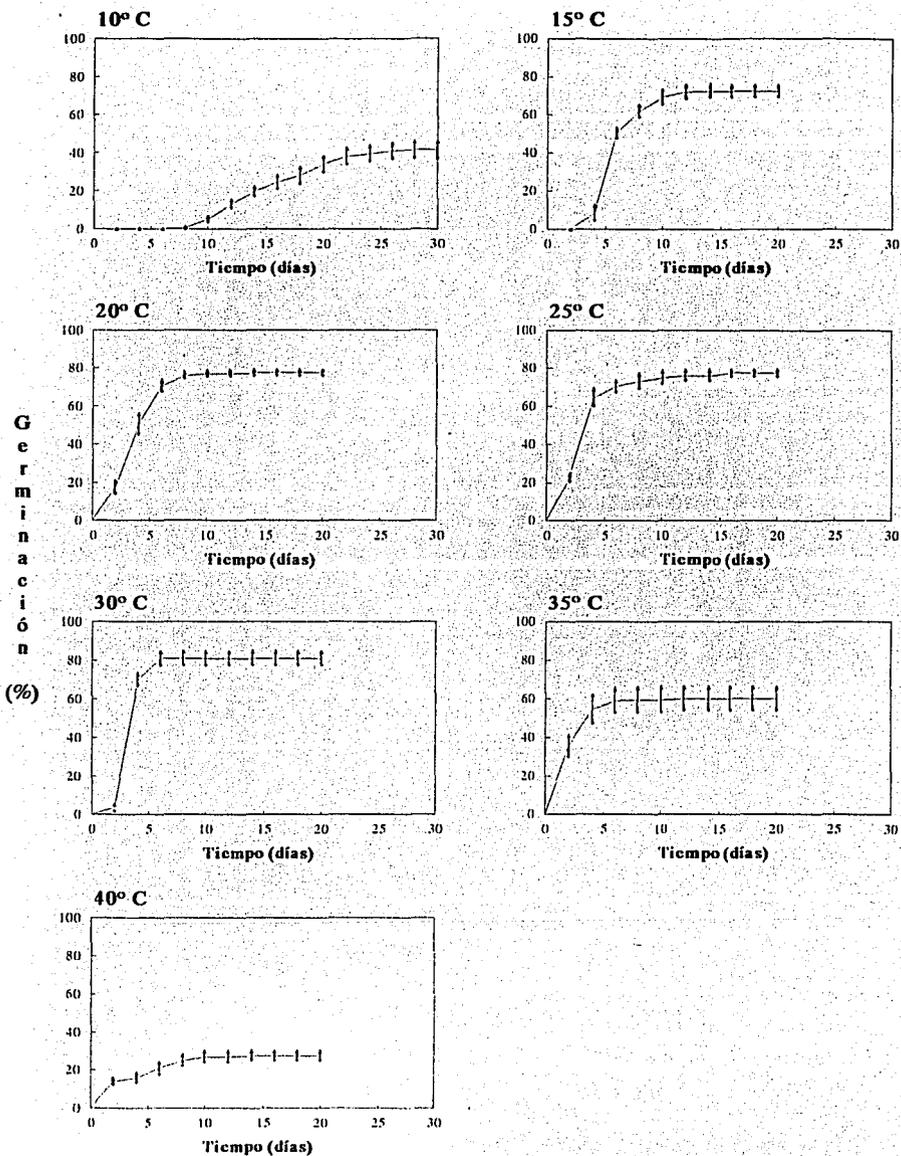


Fig. 8. Germinación acumulada contra tiempo a diferentes temperaturas constantes para *Cephalocereus chrysacanthus* ($\bar{x} \pm$ error estándar).

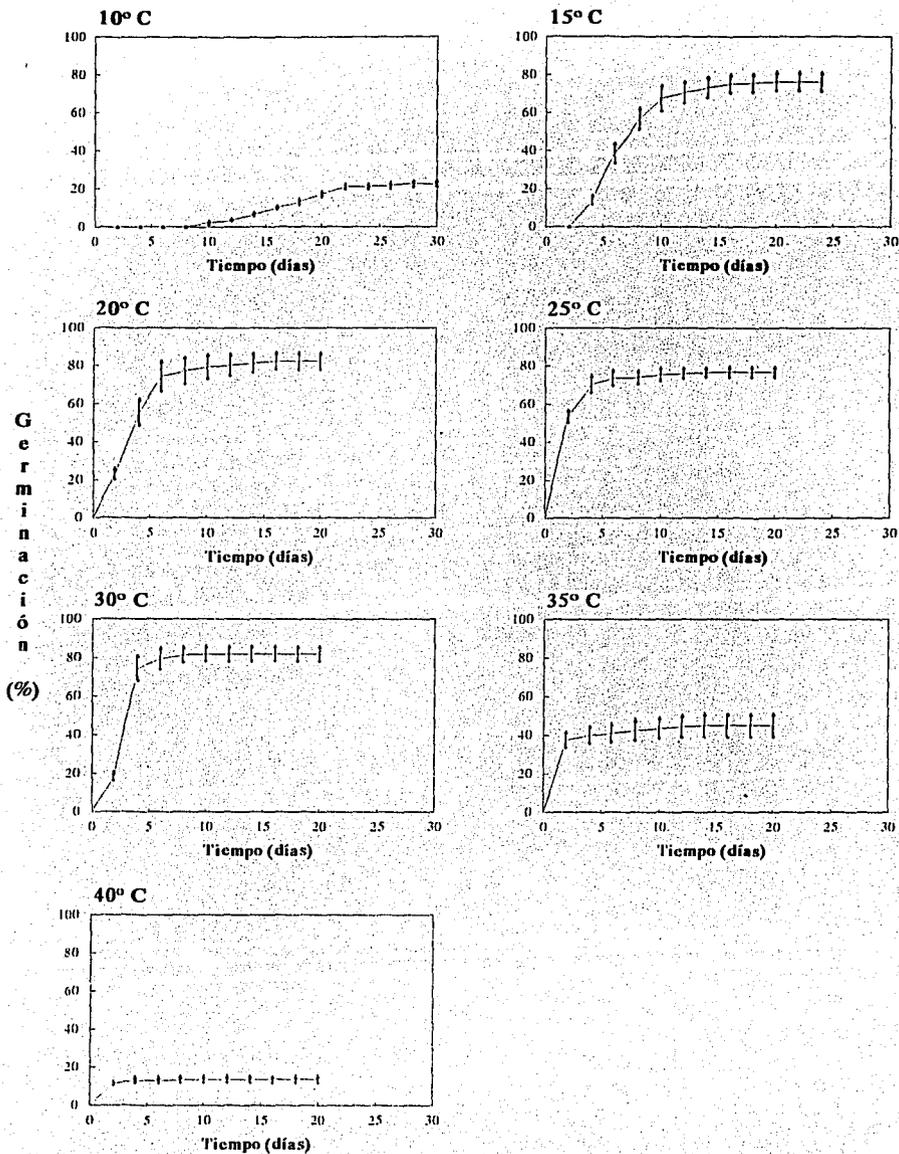


Fig. 9. Germinación acumulada contra tiempo a diferentes temperaturas constantes para *Neobuxbaumia tetetzo* ($\bar{x} \pm$ error estándar).

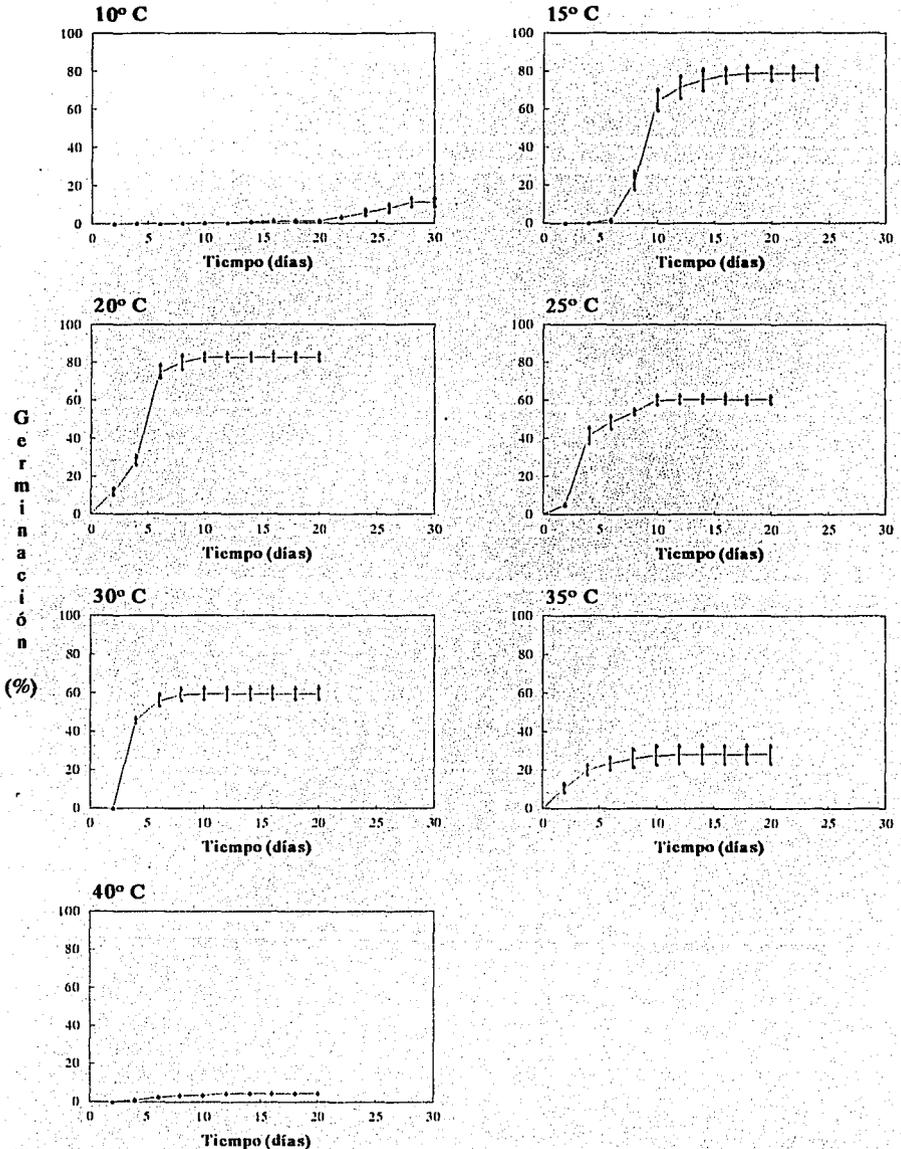


Fig. 10. Germinación acumulada contra tiempo a diferentes temperaturas constantes para *Pachycereus hollianus* ($\bar{x} \pm$ error estándar).

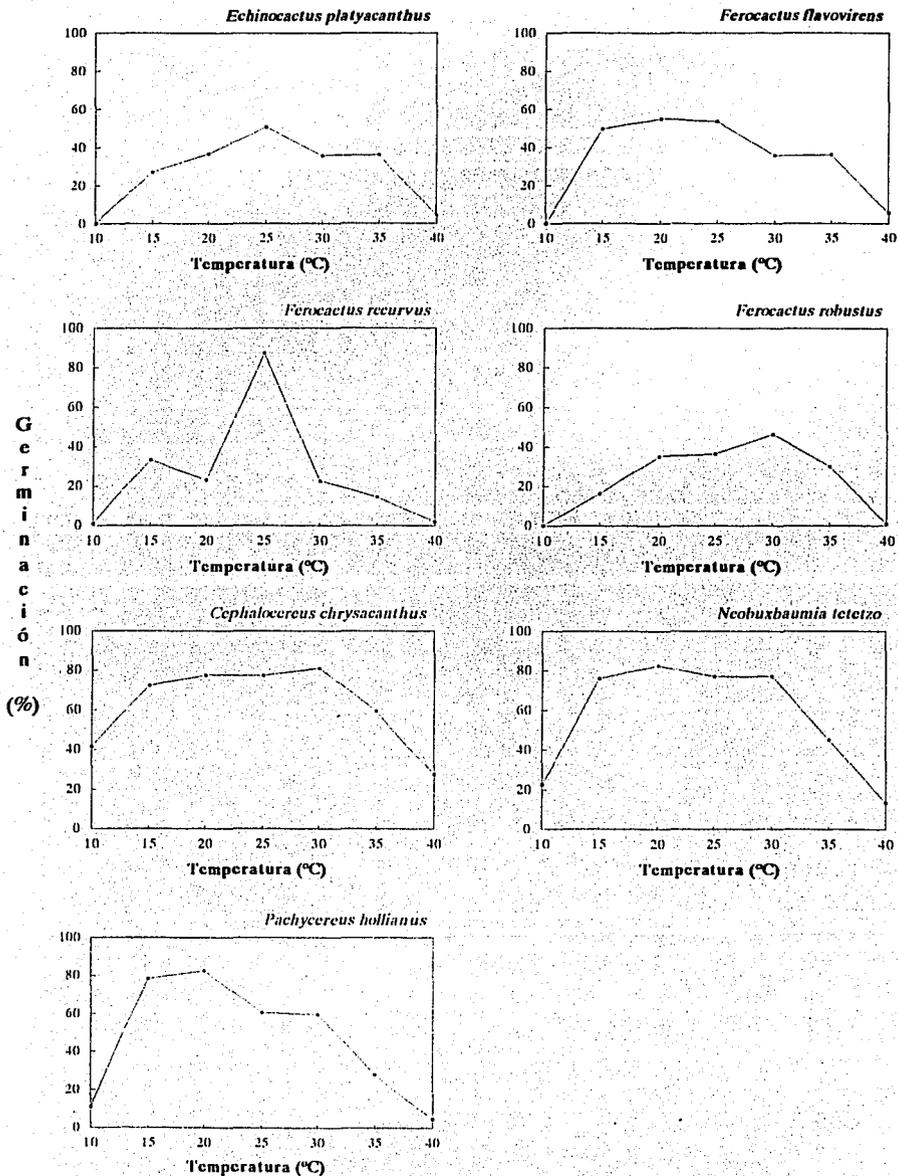


Fig. 11. Germinación máxima para cada una de la especies a las temperaturas constantes indicadas.

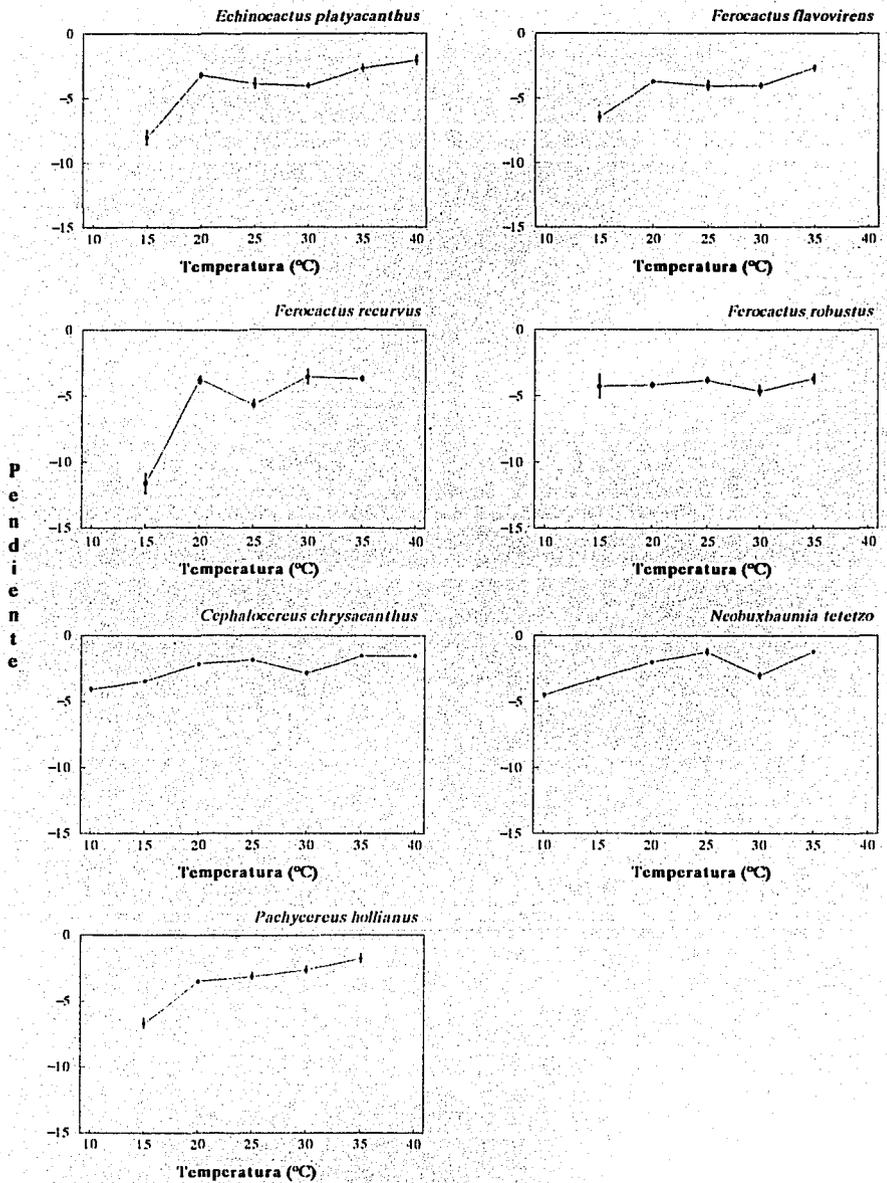


Fig. 12. Pendiente del ajuste de la germinación acumulada a modelos logísticos a las temperaturas constantes indicadas ($\bar{x} \pm$ error estándar).

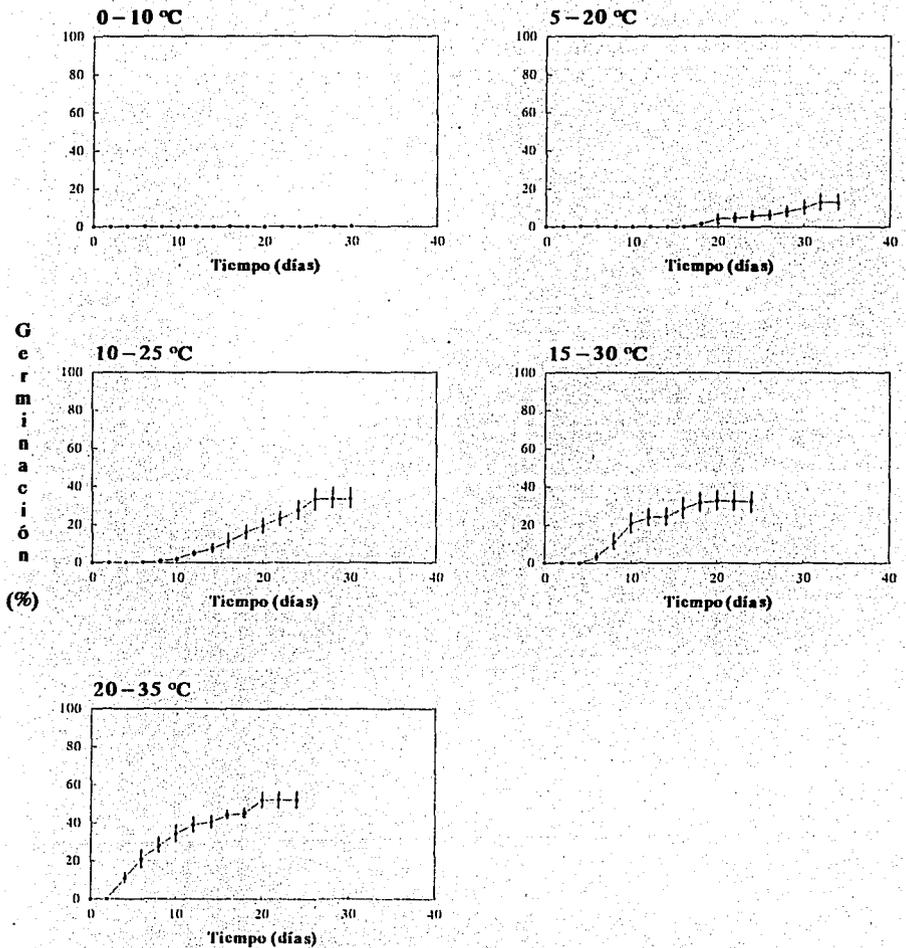


Fig. 13. Germinación acumulada contra tiempo a temperaturas alternantes para *Echinocactus platyacanthus* ($\bar{x} \pm$ error estándar).

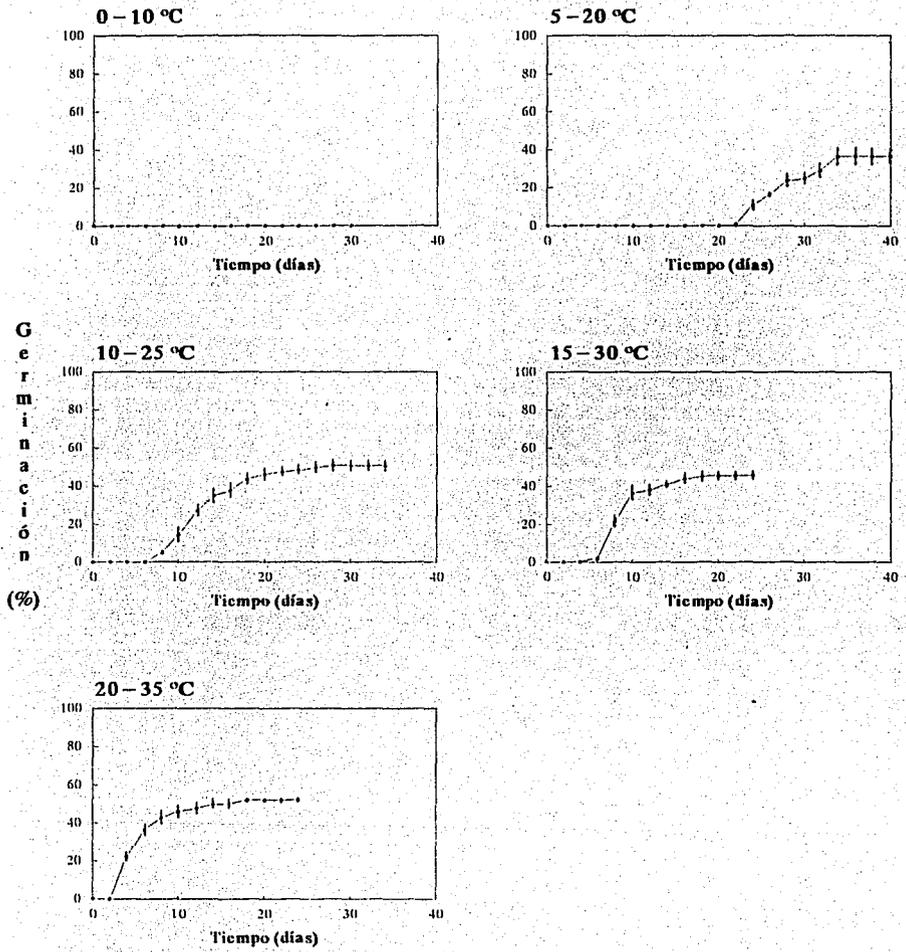


Fig. 14. Germinación acumulada contra tiempo a temperaturas alternantes para *Ferocactus flavovirens* ($\bar{x} \pm$ error estándar).

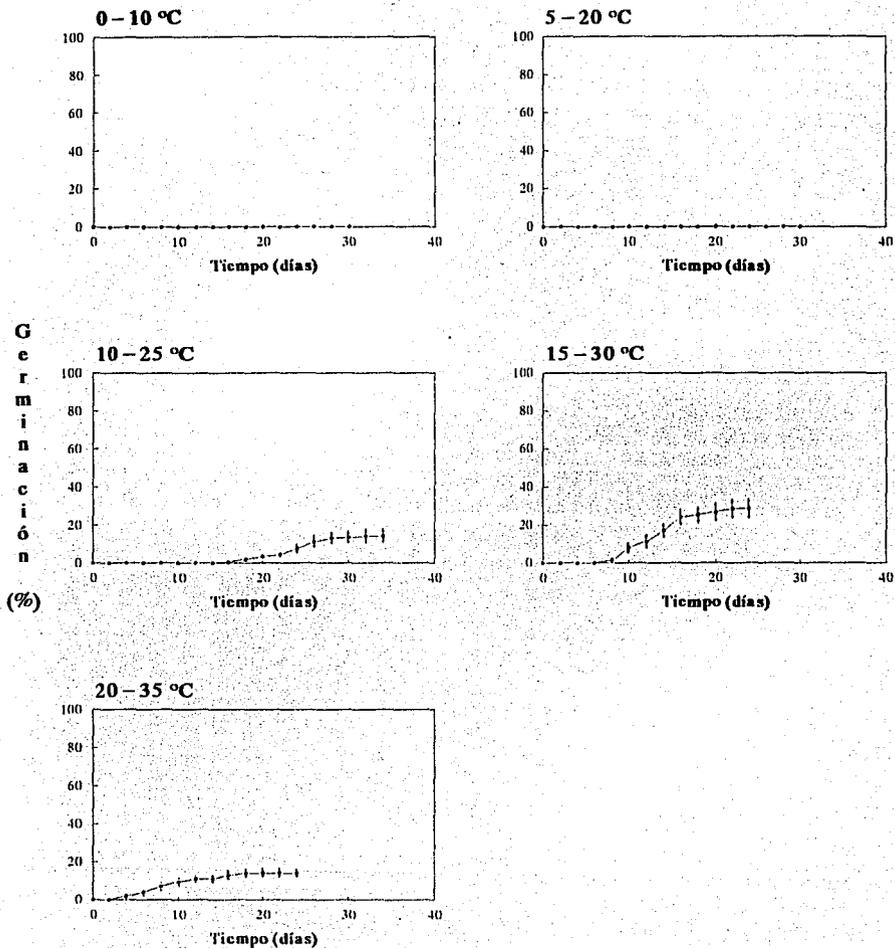


Fig. 15. Germinación acumulada contra tiempo a temperaturas alternantes para *Ferocactus recurvus* ($\bar{x} \pm$ error estándar).

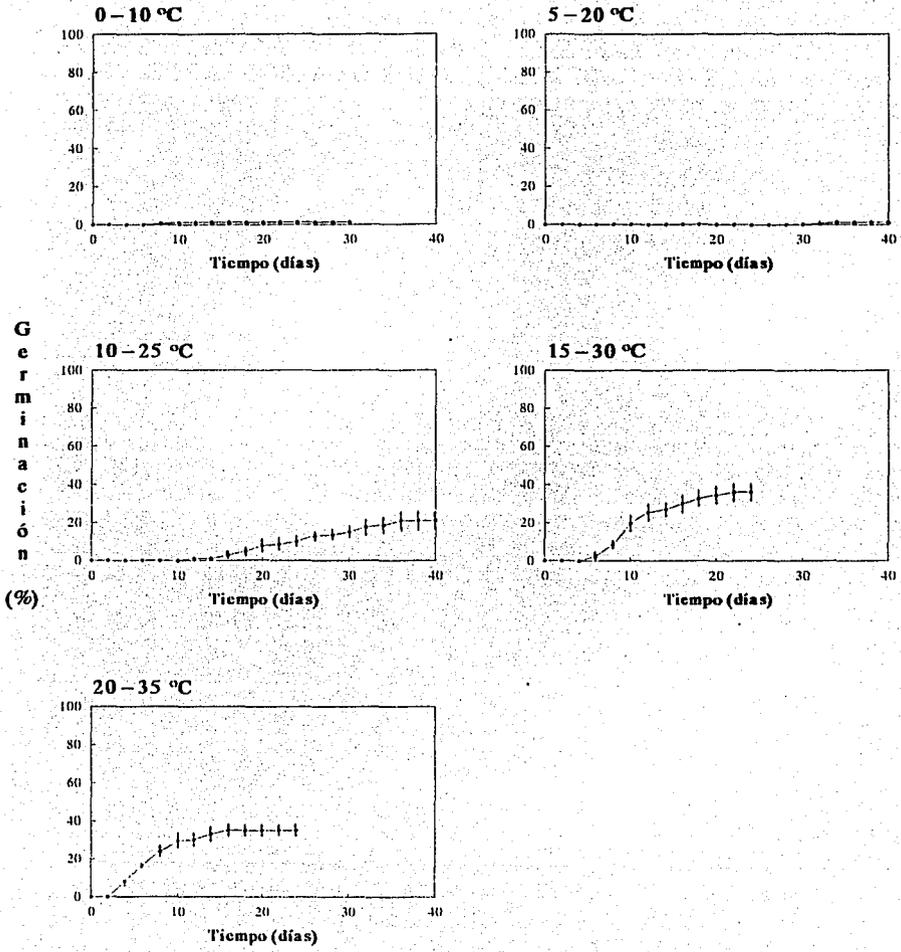


Fig. 16. Germinación acumulada contra tiempo a temperaturas alternantes para *Ferocactus robustus* ($\bar{x} \pm$ error estándar).

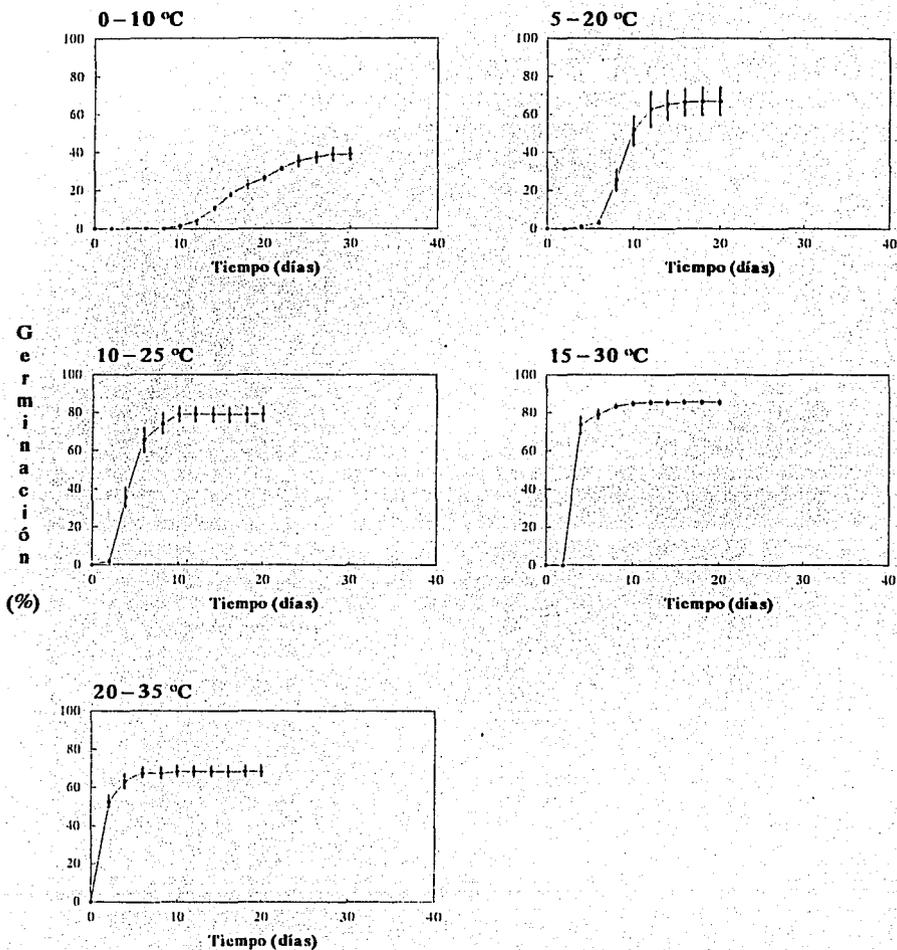


Fig. 17. Germinación acumulada contra tiempo a temperaturas alternantes para *Cephalocereus chrysacanthus* ($\bar{x} \pm$ error estándar).

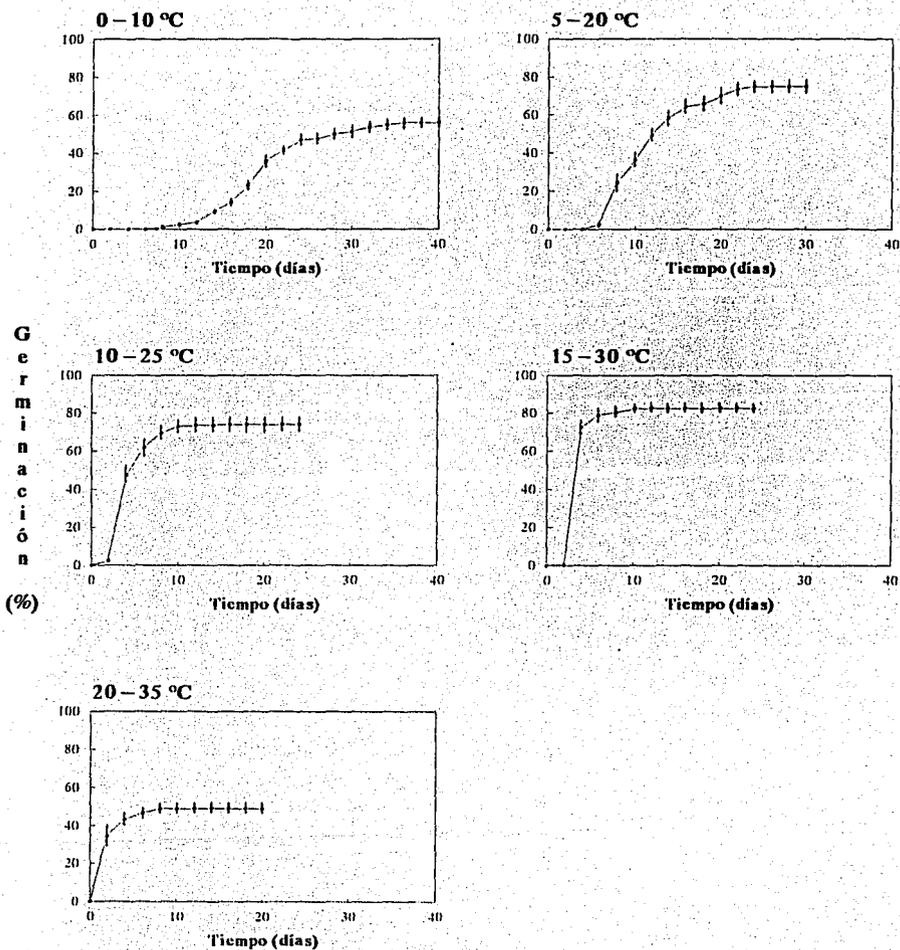


Fig. 18. Germinación acumulada contra tiempo a temperaturas alternantes para *Neobuxbaumia tetetzo* ($\bar{x} \pm$ error estándar).

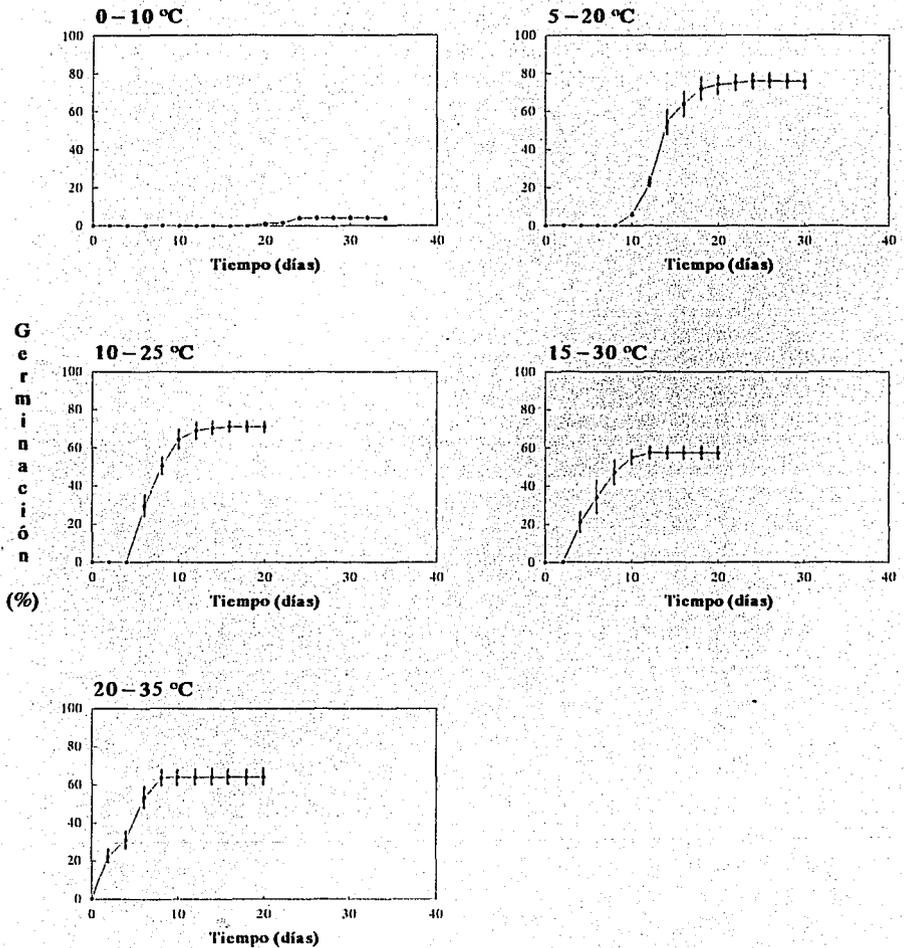


Fig. 19. Germinación acumulada contra tiempo a temperaturas alternantes para *Pachycereus hollianus* ($\bar{x} \pm$ error estándar).

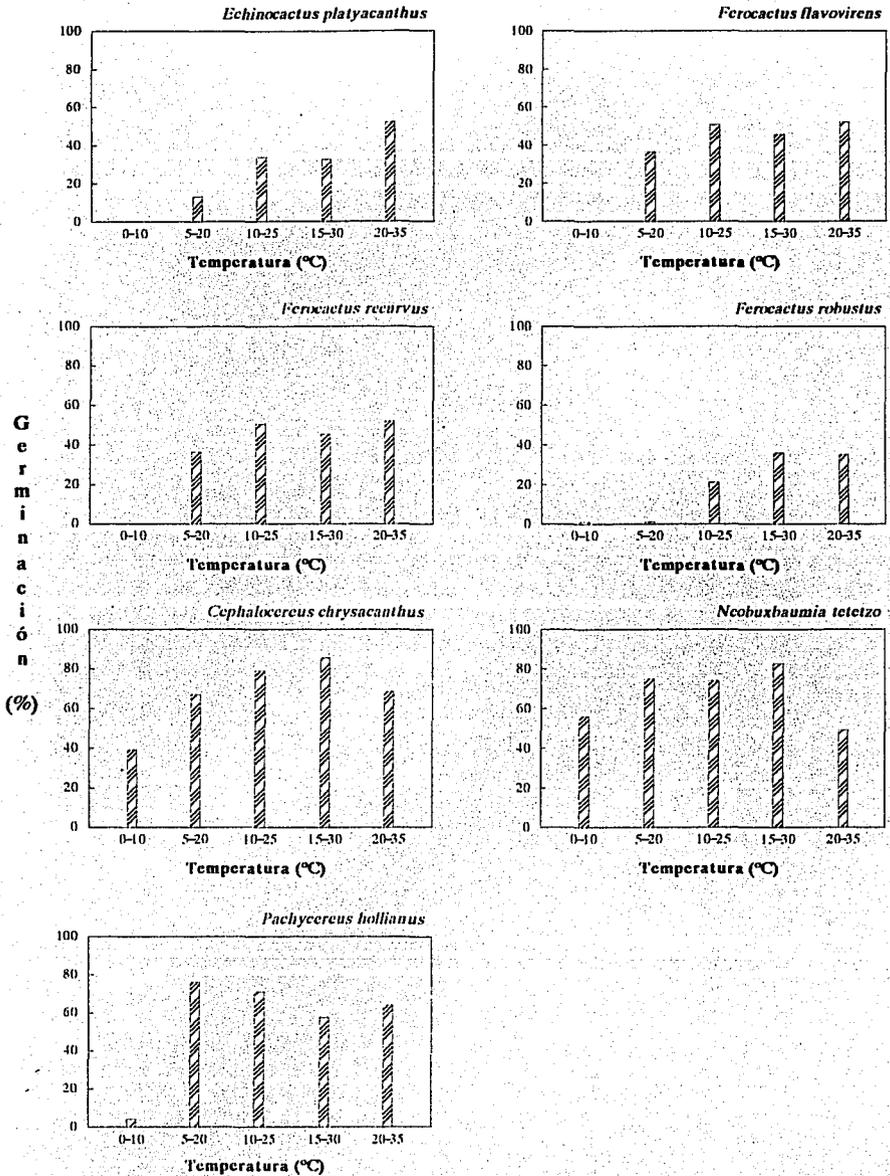


Fig. 20. Germinación máxima para cada una de la especies a las temperaturas alternantes indicadas.

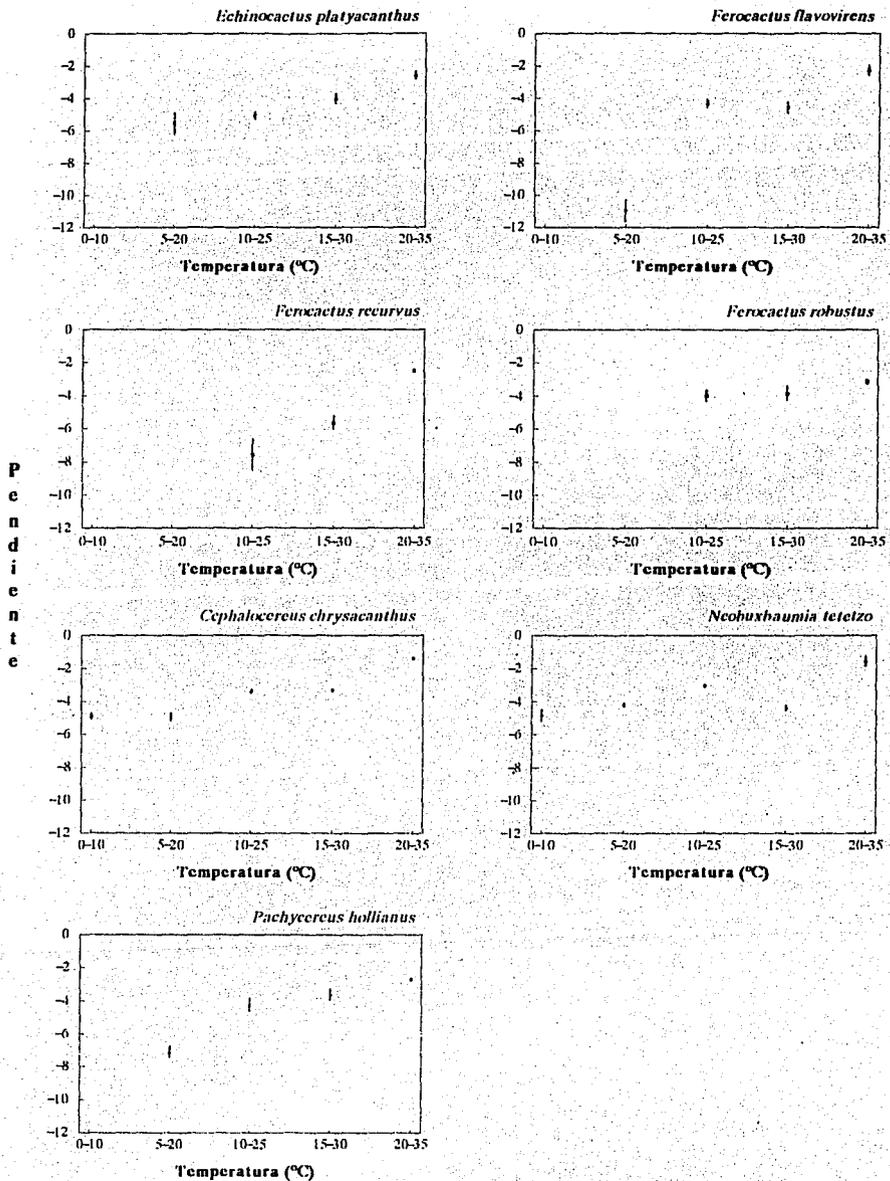


Fig. 21. Pendiente del ajuste de la germinación acumulada a modelos logísticos a las temperaturas alternantes indicadas ($\bar{x} \pm$ error estándar).

DISCUSIÓN

La respuesta germinativa de las especies estudiadas a un gradiente de temperaturas constantes (10-40°C) corresponde a aquella de las especies termófilas (Boeken y Gutterman, 1990), ya que germinan incluso a temperaturas por arriba de los 30°C (Washitani, 1984). La especie más termófila es *Cephalocereus chrysacanthus*, ya que germina aún en un 33.8% a 40°C, a diferencia de las otras especies cuya germinación a esta temperatura es menor a 20% o casi cercana a cero. Para las especies columnares no se pudieron establecer las temperaturas mínima y máxima ya que aún a 10 y a 40°C se obtuvieron porcentajes de germinación por arriba del 10% y 5%, respectivamente. Para las biznagas, las temperaturas mínima y máxima son 10 y 40°C, respectivamente. La temperatura óptima para todas las especies es 20, 25 ó 30°C. Para determinar con mayor precisión la temperatura óptima de cada especie sería necesario realizar un experimento donde se utilicen temperaturas dentro del intervalo de 20 a 30°C, pero yendo de grado en grado. Desde un punto de vista poblacional, si se considera el criterio del 50% de germinación (Thompson, 1970) para establecer las temperaturas cardinales, esto podría resultar inadecuado sobre todo para aquellas especies que producen una gran cantidad de semillas, en las que porcentajes bajos de germinación podrían ser suficientes para la persistencia de la especie. Además, este criterio muchas veces restringe la información sobre el ambiente en que una especie

podría germinar y establecerse. Por ejemplo, de las especies estudiadas ninguna alcanza el 50% de germinación a la temperatura más alta utilizada (40°C) y sólo *Cephalocereus chrysacanthus* alcanza el 50% de germinación a la temperatura más baja empleada (10°C). Para determinar la eficiencia de la germinación sería necesario evaluar la sobrevivencia de las plantas.

A pesar de que son especies termófilas, las temperaturas altas utilizadas (35°C y 40°C) no favorecieron la germinación probablemente porque indujeron la latencia (termolatencia) o porque las semillas murieron al exponerse a esas temperaturas. Hendricks y Taylorson (1976) mencionan que al imbibir semillas de diez especies en un intervalo de temperatura de 30 a 35°C, cambió la permeabilidad de su membrana ocasionando que salieran los aminoácidos por la membrana afectando irreversiblemente la viabilidad de la semilla. Para determinar en las especies estudiadas el efecto de las altas temperaturas, sería necesario realizar pruebas en las que se siembren a la temperatura óptima, semillas imbibidas que han sido previamente expuestas a altas temperaturas. No existen estudios que evalúen la termolatencia para semillas de cactáceas, pero la xerófita *Halimium halimifolium* presenta termolatencia a 30°C (Peña *et al.*, 1988).

Analizando la respuesta germinativa a las temperaturas bajas, encontramos que, como ya se mencionó anteriormente, sólo *Cephalocereus chrysacanthus* es capaz de alcanzar el 50% de germinación a la temperatura más baja empleada, es decir, 10°C. También *Neobuxbaumia tetetzo* es capaz de

germinar a esa misma temperatura pero en un menor porcentaje (27.1%). Las otras especies germinan a 10°C por abajo del 20% (*Pachycereus hollianus*) o no germinan (*Ferocactus flavovirens*, *Ferocactus robustus*, *Echinocactus platyacanthus* y *Ferocactus recurvus*). De esta manera la especie con un intervalo de respuesta más amplio a la temperatura es *Cephalocereus chrysacanthus*. La mayoría de las especies de zonas áridas extienden su germinación por arriba de los 30°C y tienen un intervalo amplio de respuesta a la temperatura (Tevis, 1958a; Evenari *et al.*, 1971 citado en Angevine y Chabot, 1979), tal es el caso de *Bromus rubens*, *Echinops spinosissimus*, y *Zygophyllum simplex*, que germinan por arriba del 50% dentro de un intervalo de temperaturas de 15 a 35°C, aunque el mayor porcentaje de germinación lo presentan a temperaturas intermedias, es decir, entre 15 y 25°C (Hammouda y Bakr, 1969).

Fearn (1974, 1981) y Nobel (1988) marcan las temperaturas cardinales para cactáceas por arriba de los 30°C y por debajo de los 12°C. Estos datos no coinciden con los obtenidos en este trabajo en lo que respecta a la temperatura máxima, ya que las especies estudiadas todavía presentaron porcentajes altos de germinación a 35°C y a 40°C y para dos de las especies columnares se obtuvieron buenos porcentajes de germinación aún a 10°C. En otros estudios realizados, también otras especies de cactáceas se salen de los rangos establecidos por Fearn y Nobel, por ejemplo, para *Pereskia aculeata* la temperatura óptima de germinación es de 33°C (Dau y Labouriau, 1974), y

Ferocactus latispinus, germina en altos porcentajes a 40°C (Cota Sánchez, 1984). En otras especies de zonas áridas como *Cleome arabica*, *Mesembryanthemum crystallinum* y *Echium sericeum* la temperatura óptima de germinación se encuentra entre 30 y 35°C (Hammouda y Bakr, 1969).

Es probable que las temperaturas cardinales propuestas por Fearn (1974, 1981) y Nobel (1988) para las cactáceas se hayan restringido a estudios sobre pocas especies de sólo ciertos lugares y además habría que verificar con base en qué criterio establecieron esas temperaturas y dentro de qué intervalo.

Esta limitación debe considerarse porque una misma especie puede tener diferentes respuestas germinativas a la temperatura por la influencia de las características climáticas y microclimáticas de las zonas donde se establecen, las cuales repercuten sobre el balance hormonal, nutricional y estado hídrico de la planta madre y esto a su vez en el subsecuente desarrollo de la semilla (efecto materno) (Gutterman, 1991). En la tabla 2 se resume el comportamiento germinativo de las especies estudiadas y se compara con el de otras especies de cactáceas y en ella se puede observar que el comportamiento germinativo de las especies difiere enormemente en cuanto a temperatura óptima de germinación, fotoblastismo y requerimientos para su germinación se refiere, lo cual puede tener relación con las condiciones micro y macroambientales del hábitat de cada una de esas especies. Sería interesante establecer la relación entre temperaturas cardinales para cactáceas y su hábitat. Muchos estudios que se han realizado con semillas no latentes de

diversos ambientes (p.e. Thompson, 1973, 1981 citado en Probert, 1992) han demostrado que las respuesta germinativa a la temperatura de poblaciones de semillas de diversas especies depende de su distribución geográfica.

Tabla 2. Cuadro comparativo del comportamiento germinativo de algunas cactáceas con las especies estudiadas

Especie	Localidad	Fotoblastismo	Temperatura óptima de germinación	Tratamientos que promueven la germinación	Referencia
<i>Cereus griseus</i>	Falcón, Venezuela	positivo	—	lavado de semillas y almacenamiento en seco	Williams & Arias, 1978
<i>Pereskia aculeata</i>	Guanabara, Brasil	indiferente	33°C	—	Dau & Labouriau, 1974
<i>Carnegiea gigantea</i>	Tucson, Arizona	positivo	25°C	KNO ₃ del.05 al .2% AG* de 500 a 1000 ppm	Alcorn & Kurtz, 1959
<i>Melocactus caesus</i>	Falcón, Venezuela	positivo ciclético de 22 a 43°C	—	lavado de semillas, acenamiento en seco y adición de AG	Arias & Lemus, 1984
<i>Stenocereus griseus</i>	Chazumba, Oaxaca	positivo	21°C	Imbibición e irradiación con luz roja durante dos horas	Martínez Holguín, 1983
<i>Ferocactus histrix</i>	San Luis Potosí, S.L.P.	positivo	21±1.5°C	—	Del Castillo, 1980
<i>Opuntia</i> spp.	Oceño de Texas	—	25 a 35°C	escarificación con H ₂ SO ₄ y lavado	Potter et al., 1984
<i>Stenocereus thurberi</i>	Arizona Succulent Desert	—	28°C	—	McDonough, 1984
<i>Ferocactus latispinus</i>	San Juan Teotihuacán, Edo. de México	positivo	40°C	AG a 0.6mm y peróxido de hidrógeno	Cota Sánchez, 1984
<i>Pachycereus hollanuis</i>	Z.S.P., México	indiferente	20°C	—	
<i>Neobuxbaumia tetetso</i>	Z.S.P., México	indiferente	20 a 25°C	—	
<i>Cephalocereus chrysacanthus</i>	Z.S.P., México	indiferente	20 a 25°C	—	
<i>Ferocactus robustus</i>	Z.S.P., México	positivo	30°C	—	
<i>Ferocactus recurvus</i>	Z.S.P., México	positivo	25°C	—	
<i>Ferocactus flavovirens</i>	Z.S.P., México	positivo	20 a 25°C	—	
<i>Echinocactus platyacanthus</i>	Z.S.P., México	positivo	25°C	—	

* AG= ácido giberélico

* Z.S.P. = Zapotitlán de las Salinas, Puebla

La especie con una respuesta más restringida a la temperatura resultó ser *Ferocactus recurvus*, la cual sólo alcanzó una germinación igual o mayor al 50% en 25°C. Probablemente se podrían definir con mayor precisión las temperaturas mínima y máxima de germinación por arriba de los 20°C y 30°C, ya que a 20 y 30°C germina en sólo un 26.3% y 25.6%, respectivamente. Esta respuesta limitada a un margen tan estrecho de temperatura debe a su vez limitar la germinación y establecimiento de esta especie a una época del año o a microhábitats muy definidos. Este aspecto será discutido posteriormente.

Con respecto a los resultados obtenidos con los tratamientos en temperaturas alternantes debe mencionarse que éstas pueden favorecer la germinación de algunas especies tal y como ha sido reportado para un gran número de especies de diversos hábitats (Black, 1970; Fenner, 1985; Berrie, 1987 y Ghersa *et al.*, 1992), para muchas especies de plantas de zonas áridas (Hammouda y Bakr, 1969; Mahmoud *et al.*, 1983, 1984) y para cactáceas (Fearn, 1974, 1981). Sin embargo, para las especies aquí estudiadas, las temperaturas alternantes utilizadas no favorecieron la germinación con respecto a los resultados obtenidos para las temperaturas constantes, posiblemente debido a que las enzimas en las semillas carecen de una sensibilidad diferencial a las temperaturas (Koller, 1962), como ocurre en plantas pioneras de bosques tropicales (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1982; Fenner, 1985). El requerimiento de una fluctuación de temperatura para la

germinación permite a las semillas de estas plantas detectar alternancias de temperatura que puedan indicar claros donde las plántulas de estas especies puedan establecerse y completar su desarrollo.

Las temperaturas aplicadas en los tratamientos de germinación que incluyeron temperaturas bajas (0-10°C y 5-20°C) disminuyeron notablemente la germinación, como podría esperarse considerando los resultados obtenidos para todas las especies a temperaturas constantes bajas. Fluctuaciones de temperatura que incluyen temperaturas relativamente bajas y temperaturas altas (p.e. 15-30°C) no disminuyeron significativamente la germinación, salvo en *Ferocactus recurvus*, que como hemos visto tiene una respuesta germinativa muy restringida a temperaturas medias; incluso temperaturas de 20°C y 30°C limitan fuertemente su germinación. Estos resultados marcan aún más la filiación termófila de las especies estudiadas. Para tres especies del género *Opuntia*, Potter *et al.*, (1984) señalan también que las temperaturas alternantes utilizadas en su investigación (25-10°C, 25-15°C, 30-10°C, 30-15°C) no favorecieron la germinación, probablemente debido a las temperaturas bajas. Para determinar si las temperaturas alternantes favorecen la germinación de las especies estudiadas probablemente haya que utilizar temperaturas alternantes con termoperíodos tales que las semillas se expongan a las temperaturas bajas empleadas (10 y 15°C) y a las altas utilizadas (35 y 40°C) por intervalos menores de tiempo que los empleados en este trabajo.

La capacidad germinativa de las especies estudiadas difirió ampliamente entre las especies. Las tres especies columnares tuvieron una mayor capacidad germinativa con respecto a tres de las cuatro biznagas (*Ferocactus robustus*, *Ferocactus flavovirens* y *Echinocactus platyacanthus*). Sin embargo, la biznaga *Ferocactus recurvus* es la especie que tiene la mayor capacidad germinativa (87.4%), aunque en un intervalo de respuesta muy restringido a la temperatura. Entre las biznagas, *Echinocactus platyacanthus* y *Ferocactus robustus* tuvieron la menor capacidad germinativa (50.4% y 46.4%, respectivamente). Contrariamente, Godínez (1991) obtuvo porcentajes altos de germinación para las biznagas *Echinocactus platyacanthus* y *Ferocactus flavovirens* y Alvarez (1994) obtuvo porcentajes bajos de germinación para la especie columnar, *Cephalocereus chrysacanthus*. Esta variación en la capacidad germinativa de semillas producidas por las mismas especies puede deberse a que las semillas fueron colectadas en diferentes períodos y en diferentes sitios.

La baja capacidad germinativa de las biznagas en este estudio pudo deberse a una incompleta formación del embrión en las semillas como lo indican las pruebas de flotación aplicadas, las cuales separan entre semillas vanas y semillas que han completado su formación (datos no mostrados). En el caso de las especies columnares las pruebas de flotación no indicaron la presencia de semillas vanas y semillas llenas, ya que todas las semillas flotaron, probablemente por la presencia de cámaras de aire, lo que pudiera

relacionarse con una dispersión de tipo hidrócora (Bregman, 1988), ya que durante las lluvias torrenciales características de los desiertos se forman corrientes que arrastran y acumulan semillas y sedimentos en pequeños depósitos formados por irregularidades del terreno o por la presencia de ramas y otros objetos más grandes. Estos depósitos forman verdaderos almacenes de semillas (Davidson, 1977). Sin embargo, es necesario hacer estudios morfoanatómicos de las semillas en estas especies, para poder conocer las causas por las que flotan.

Existen otras diferencias importantes entre las especies columnares y las biznagas: las tres cactáceas columnares (*Neobuxbaumia tetetzo*, *Pachycereus hollianus* y *Cephalocereus chrysacanthus*) tienen un intervalo de respuesta a la temperatura más amplio que las biznagas estudiadas (*Echinocactus platyacanthus*, *Ferocactus robustus*, *Ferocactus recurvus* y *Ferocactus flavovirens*).

Por otra parte, las tres especies columnares son indiferentes en su respuesta germinativa a la luz mientras que las cuatro biznagas son fotoblásticas positivas, esto podría sugerir un patrón de comportamiento con respecto a su forma de vida, sin embargo, Cota Sánchez (1984) reporta que *Pachycereus hollianus* es fotoblástica positiva. Debido a esto es necesario determinar con un mayor número de especies de las dos formas de vida, cuáles tienen el requerimiento de luz siguiendo la misma metodología.

Generalmente, el fotoblastismo no es un factor que afecte en gran medida a la germinación en especies de ambientes desérticos, ya que la arena deja pasar más luz que las arcillas debido a su color y al tamaño del grano (Bliss y Smith, 1985). Se ha demostrado que a 4-6 mm de profundidad aún llega suficiente flujo fotónico para disparar la germinación de especies fotoblásticas (Woolley y Stoller, 1978). En el caso particular de las biznagas estudiadas, que son fotoblásticas positivas, los cambios espectrales en la luz filtrada por el suelo -rica en rojo lejano- (Bliss y Smith, 1985), no tendrían significado alguno, ya que estas especies, aún cuando tienen un requerimiento estricto de luz para su germinación, germinan también en rojo lejano. Sin embargo, el requerimiento de luz podría limitar la germinación de semillas que se encuentran enterradas a una mayor profundidad. Tres de las biznagas estudiadas fructifican básicamente durante el invierno (*Ferocactus* spp.) y la otra (*Echinocactus platyacanthus*) prácticamente durante todo el año. Considerando que las lluvias más intensas en la región se presentan básicamente en mayo, junio y septiembre (Zavala-Hurtado, 1982) esperaríamos que estas especies germinaran y se establecieran durante las lluvias de verano cuando el contenido de humedad favorece la hidratación de la semilla y la transmitancia de luz roja (más estimulante de la germinación), a capas más profundas del suelo. Por otro lado, este fotoblastismo positivo de las biznagas pudiera considerarse limitante para la germinación de estas especies en su hábitat debido a que para germinar requieren de la luz lo que las expondría a

una mayor depredación y deshidratación (Steenbergh y Lowe, 1977). Por lo contrario, las especies indiferentes a la luz pueden germinar por debajo de la superficie del suelo donde, además de protegerse de los depredadores, la pequeña capa del suelo que las cubre las provee de una mayor humedad para su germinación (Koller, 1956). Por otra parte, las especies columnares, además de ser indiferentes a la luz, tienen semillas de mayor tamaño y peso (datos no mostrados), lo que podría indicar mayor cantidad de reservas (Fenner, 1985; Leishman y Westoby, 1994) y por lo tanto mayores probabilidades de alcanzar la superficie del suelo cuando germinen que las semillas de menor tamaño.

En general podemos decir que las especies estudiadas aparentemente no presentaron otro tipo de latencia, ya que germinan por arriba del 50% de su capacidad germinativa en pocos días y ésta no se incrementa significativamente por los métodos convencionales (p.e. ácido giberélico, escarificación, lavado, etc.) para romper latencia innata. En la literatura consultada sobre cactáceas se reportan casos de latencia endógena por sustancias inhibitoras en la testa de las semillas (Williams y Arias, 1978; Arias y Lemus, 1984; Potter *et al.*, 1984; Rabenda, 1990), o por falta de maduración de la semilla al momento de su diseminación o latencia tegumentaria. La falta de maduración puede deberse a que el embrión está morfológica o fisiológicamente inmaduro, de tal manera que estas semillas requieren de un período de postmaduración para que su germinación, lo cual puede lograrse mediante almacenamiento en seco por un tiempo determinado, que dependería

de la especie y/o de la adición exógena de hormonas. Esto es muy común en plantas silvestres que crecen en suelos agrícolas. Por ejemplo, para *Ambrosia trifida* este período es de uno a dos años, para *Lepidium virginicum* es de dos semanas y para *Festuca rubra*, de uno a dos meses (Villiers, 1972). Para plantas de zonas áridas, podemos citar el caso de *Streptanthus arizonicus* y *Daucus pusillus* cuyos porcentajes de germinación se fueron incrementando al ir prolongando el tiempo de almacenamiento de 1 a 12 meses (Barton, 1936). En cactáceas, esto ha sido reportado por Williams y Arias (1978) para las semillas de *Cereus griseus*.

Baskin y Baskin (1977) reportan que para las semillas de *Opuntia compressa* se obtienen porcentajes más altos de germinación al estratificar las semillas, lo cual puede explicarse por el hábitat que ocupa esta especie (claros en bosques de cedro). El efecto de la estratificación por lo general está ligado al cambio en el balance hormonal inducido por las temperaturas bajas. El efecto de la estratificación puede ser sustituido por la adición de ácido giberélico exógenamente. En las especies estudiadas esto no provocó ningún cambio en la velocidad de germinación o en la capacidad germinativa (datos no mostrados).

Las especies estudiadas tampoco requirieron de escarificación mecánica o química para germinar, es decir, no presentan latencia tegumentaria. En otras especies de cactáceas, cuyas semillas tienen testas impermeables, el empleo de ácido clorhídrico a diferentes concentraciones ha promovido la germinación (McDonough, 1964; Godínez, 1991). El efecto promotor que tiene

el ácido clorhídrico sobre la germinación puede tener relación con su dispersión.

Muchas especies de cactáceas poseen frutos carnosos, cuyas semillas son principalmente dispersadas por aves (Bregman, 1988), roedores y otros mamíferos herbívoros (González-Espinosa y Quintana-Ascencio, 1986). La germinación de semillas de varias especies de *Opuntia* se ve incrementada al pasar a través del tracto digestivo de conejos o ganado (Potter *et al.*, 1984) y para *Melocactus violaceus* se reporta que las semillas sólo germinan bajo ciertas condiciones si son ingeridas por una especie de lagarto (Córtes *et al.*, 1994). En especies de otros hábitats se ha visto que el paso por el tracto digestivo puede favorecer, ser inocuo o ser nocivo para la germinación de algunas semillas (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1986). Cuatro de las especies estudiadas tienen frutos carnosos, de las cuales, dos son especies columnares y tienen semillas que son dispersadas por aves, por lo que sería interesante realizar en las especies estudiadas experimentos con ácido clorhídrico, para determinar su efecto sobre la germinación.

En las zonas áridas y semiáridas, donde la humedad es un factor crítico para la sobrevivencia de las especies vegetales, el principal agente que desencadena la germinación es la humedad, muchas especies de ambientes áridos poseen semillas con inhibidores solubles en la testa que son lavados únicamente bajo cierta cantidad de humedad, como es el caso de las semillas de *Trigonella stellata* (Hammouda y Bakr, 1969), de *Melocactus caesius* (Arias y Lemus, 1984), de *Opuntia* spp. (Potter *et al.*, 1984) y de *Cereus griseus*

(Williams y Arias, 1978). En las especies estudiadas no se detectó la presencia de ningún inhibidor en la testa, ya que germinan sin necesidad de hacerles un lavado previo o de escarificar. La ausencia de latencia en muchas semillas, sobre todo en especies anuales, podría considerarse en algunos casos como una desventaja adaptativa (Koller, 1969; Fenner, 1985), principalmente en ambientes áridos y semiáridos, donde la precipitación, si no es escasa, es muy impredecible. Esto puede ocasionar que algunas semillas que no utilicen ningún mecanismo de bloqueo a la germinación (p.e. inhibidores solubles de la testa) que les permitan percibir o detectar las condiciones de su ambiente, germinen, pero no puedan llegar a establecerse debido a la escasez de agua. Sin embargo, la ausencia de latencia, en especies perennes como las estudiadas, pudiera considerarse como una ventaja ya que las semillas se encuentran listas para germinar inmediatamente después de ser dispersadas en cualquier momento que haya una precipitación, lo que les evitaría permanecer en el suelo por mayor tiempo y ser depredadas.

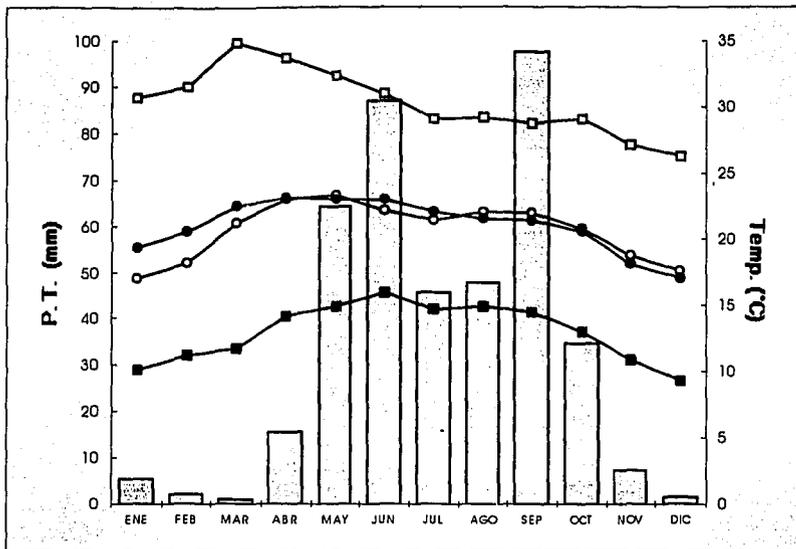
Retomando el aspecto del efecto de la temperatura en la germinación, es necesario resaltar que la velocidad de germinación se ve fuertemente afectada por la temperatura y esto es muy importante para las plantas de zonas áridas y semiáridas, particularmente para las plantas anuales, ya que una rápida germinación a una temperatura adecuada puede asegurar que las semillas germinen antes de que se evapore la humedad en la capa superior del suelo impidiendo su posterior establecimiento. Para dos plantas de zonas áridas se

ha reportado una germinación muy rápida: *Salsola kali* germina 29 minutos después de ser imbibida (Rhoads *et al.*, 1967 citado en Gutterman, 1972) y *Blepharis persica*, cuyas semillas germinaron 50 minutos después de la imbibición (Gutterman, 1972). En general, las semillas de las cactáceas estudiadas no germinan en lapsos tan breves, pero sí completan su germinación en corto tiempo (de 2 a 5 días). En algunos otros trabajos realizados con semillas de cactáceas (Fearn, 1974; Del Castillo, 1986; López y Sánchez, 1989), también se reporta una rápida germinación bajo condiciones óptimas. La velocidad de germinación se ve afectada por la temperatura lo que se refleja en las pendientes de las curvas de porcentaje de germinación acumulada contra tiempo. La velocidad de germinación aumenta hacia las temperaturas altas y disminuye considerablemente hacia las temperaturas bajas, posiblemente debido a que a altas temperaturas se activan más rápidamente las enzimas, se favorecen cambios en la permeabilidad de la membrana y/o ocurren más rápidamente otros procesos involucrados en el proceso germinativo (Koller, 1962). Esto hace más evidente la importancia de la velocidad de germinación para las plantas que habitan en ambientes desérticos, ya que la temperatura adecuada y la suficiente humedad deben coincidir para que las semillas germinen y puedan establecerse en la época apropiada. De acuerdo con los resultados obtenidos de la germinación a las diferentes temperaturas utilizadas en el experimento, con datos de las fechas de fructificación de las especies (Tabla 1) y los datos promedio de temperaturas

mínima y máxima, temperatura media y precipitación total de la zona de estudio (Zavala-Hurtado, 1982) (Fig.22), se plantea que el comportamiento germinativo de cada una de las especies estudiadas en condiciones naturales fuera de la siguiente manera. En la zona de estudio las temperaturas medias se encuentran entre los 16.9 y los 24.4°C de octubre a abril, mientras que el resto del año fluctúan entre los 20.8 y los 24.3°C. De acuerdo con los resultados obtenidos a temperaturas constantes éstas serían favorables para la mayoría de las especies a lo largo del año. Por lo que para todas las especies únicamente el período de lluvias limitaría su germinación.

Sin embargo, las zonas áridas se caracterizan por tener una amplia fluctuación de temperatura. Las temperaturas mínimas y máximas reportadas para los años de 1991 y 1992 para la zona de estudio muestran fluctuaciones mayores a 17°C durante el período de octubre a abril, que abarcan una de las épocas secas del año. Mientras que de mayo a septiembre, época que abarca los períodos de máxima precipitación pluvial, la fluctuación de temperatura se reduce a 14-15°C durante el día, lo que sugiere que éste período pudiera ser favorable para la germinación, como lo indican las temperaturas alternantes de 10-25°C y 15-30°C utilizadas en este estudio. Con respecto al comportamiento de las temperaturas mínimas y máximas (datos de dos años) se observa que las mínimas fluctúan de 9.1 a 14.3°C de octubre a abril y entre 13.8 y 16.5°C de mayo a septiembre y las máximas de 26.1 a 35.9°C de octubre a abril y entre 28 y 34.9°C de mayo a septiembre. Las temperaturas máximas reportadas para

este período también serían favorables para la mayor parte de las especies. Así se reafirmaría como un período apropiado para la germinación el período que va de mayo a septiembre. Sin embargo, se sabe que las temperaturas alcanzadas en el suelo en cualquier parte son varios grados por encima de las temperaturas máximas reportadas, por lo que el papel de las plantas nodrizas o de otros cuerpos que pudieran actuar como sombra (piedras, pedruzcos, etc.) sería muy importante para que la fluctuación de temperatura en el suelo no fuera mayor a las temperaturas máximas reportadas para la zona de estudio. En las pruebas de fluctuación de temperatura en estas especies se observó que los termoperíodos más limitantes son aquellos que incluyen temperaturas bajas de 0°C ó incluso para algunas especies aquellos que incluyen 5° y 10°C, las cuales no se presentan de mayo a septiembre. Por lo que desde este punto de vista este período también resulta adecuado para la germinación de cualquiera de las especies. Por otra parte las fluctuaciones de temperatura aplicadas en el laboratorio de 15-30 y 20-35°C (las cuales serían representativas de las fluctuaciones de temperatura que se presentan durante mayo-septiembre) fueran favorables para la germinación.



T. media (°C)	17	18.2	21.1	23	23.3	22.2	21.4	22	22	20.8	18.7	17.6	13 años
T. media (°C)	19.3	20.6	22.4	23.1	23	23	22	21.5	21.3	20.6	18.1	17	2 años (91-92)
P. Total (mm)	5.4	2.1	0.8	15.6	64.2	87	45.5	47.8	97.6	34.5	7.3	1.4	18 años

Fig. 22. Gráfica que muestra la distribución anual de la temperatura media para trece años (O) y dos años (●), temperatura mínima (■) y máxima (□) para dos años y precipitación para 18 años en la estación meteorológica de Zapotitlán-Salinas, Puebla. (Modificado de Zavala-Hurtado, 1982).

De acuerdo con esto se puede concluir que las especies que producen semillas durante el primer período de lluvias sólo requieren permanecer un breve período en el banco de semillas para germinar en el siguiente período de precipitaciones, mientras que las que producen semillas después de la segunda

estación de lluvias deberán permanecer durante más tiempo en el banco de semillas, hasta la época de lluvias que incluye mayo y junio.

Hasta el momento, la información sobre el banco de semillas de cactáceas en esta región es inexistente por lo que resulta imposible analizar este aspecto en el presente trabajo. Sin embargo, en el laboratorio se han mantenido almacenadas semillas de estas especies por más de un año en frascos de vidrio a temperatura ambiente sin que haya una pérdida apreciable de la viabilidad, por lo que en un suelo seco como el de las zonas áridas en la época de octubre a abril o mayo augurarían una buena conservación de la viabilidad. Sin embargo, el principal problema de las semillas en las zonas áridas para conservarse en el banco de semillas muy probablemente sea la depredación, ya que como se mencionó anteriormente las semillas de cactáceas tienen un alto contenido proteico (Armella, 1990; Piña-Luján, citado en Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991).

Particularmente para *Ferocactus recurvus* cuya germinación es muy restringida, pues sólo germina por arriba de un 25% a 25°C, pudiera ser que su germinación se limite de mayo a septiembre a microhábitats más protegidos de las fluctuaciones de temperatura, o bien se presenta en años particularmente más frescos.

CONCLUSIONES

- Las especies columnares estudiadas son indiferentes en su respuesta a la luz.
- Las biznagas estudiadas son fotoblásticas positivas en su respuesta a la luz.
- Las especies estudiadas presentan un amplio intervalo de respuesta germinativa a la temperatura.
- La respuesta óptima de germinación varía para todas las especies, entre 20, 25 y 30°C.
- La velocidad de germinación es dependiente de la temperatura.
- Las temperaturas alternantes utilizadas no favorecieron significativamente el proceso germinativo, con respecto a los resultados obtenidos en las temperaturas constantes.
- Las especies estudiadas no presentaron latencia endógena.

LITERATURA CITADA

1. Al-Charchafchi, F. M. R., M. A. Clor y M. S. Al-Feki. 1987. Some characteristics of seed germination in *Salsola rigida* in relation to aridity. *J. Arid Environ.* 13:113-117.
2. Alcorn, S. M. y Kurtz, E. B. 1959. Some factors affecting the germination of seed of the saguaro cactus (*Carnegiea gigantea*). *Amer. J. Bot.* 46: 526-529.
3. Alvarez Aguirre, M. G. 1994. Análisis de algunos factores que intervienen en la germinación y sobrevivencia de plántulas de cinco especies de cactáceas en el Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, México. Tesis Profesional. Universidad Veracruzana. Xalapa-Enríquez, Veracruz.
4. Angevine, M. W. y B. F. Chabot. 1979. Seed germination syndromes in higher plants. En: Solbrig, O. T., S. Jain, G. B. Johnson y P. H. Raven (eds.). *Topics in Plant Population Biology*. Columbia University, N.Y.
5. Anónimo. 1989. *Cactus-Cacti*. Instituto de Biología. Jardín Botánico. U.N.A.M.
6. Arias, I. y L. Lemus. 1984. Interaction of light, temperature and plant hormones in the germination of seeds of *Melocactus caesius* Went (Cactaceae). *Acta Cient. Venez.* 35: 151-155.
7. Armella Villalpando, M. A. 1990. Depredación predisposición de semillas en la Barranca de Metztitlán. Tesis de Maestría. Fac. de Ciencias. U.N.A.M.
8. Barbour, M. G. 1968. Germination requirements of the desert shrub *Larrea divaricata*. *Ecology* 49(5): 915-923.
9. Barton, L. V. 1936. Germination of some desert seeds. *Contrib. Boyce Thompson Inst.* 8(1): 7-11.
10. Baskin, J.M. y C.C. Baskin. 1977. Seed and seedling ecology of *Opuntia compressa* in Tennessee cedar glades. *J. Tenness. Acad. Sci.* 52(4): 118-122.
11. Batanouny, K. H. y H. Ziegler. 1971. Eco-physiological studies on desert plants.II. Germination of *Zygophyllum coccineum* L. seeds under different conditions. *Ecologia (Berl.)* 8: 52-63.

12. Berrie, A. M. M. 1987. Germination and dormancy. En: Wilkins, M. B. (ed.), *Advanced Plant Physiology*. Longman Scientific and Technical. 3rd ed. England. 514 pp.
13. Bewley, J. D. y M. Black. 1985. *Seeds-Physiology of Development and Germination*. Plenum Press. U.S.A. 367 pp.
14. Black, M. 1970. Seed germination and dormancy. *Sci. Prog., Oxf.* 58: 379-393.
15. Bliss, D. y H. Smith. 1985. Penetration of light into soil and its role in the control of seed germination. *Plant, Cell Environ.* 8: 475-483.
16. Boeken, B. y Y. Gutterman. 1990. The effect of temperature on seed germination in three common bulbous plants of different habitats in the Central Negev Desert of Israel. *J. Arid Environ.* 18: 175-184.
17. Borthwick, H. A., S. B. Hendricks, E. H. Toole y V. K. Toole. 1952. A reversible photoreaction controlling seed germination. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 38: 662-666.
18. Bravo-Hollis, H. 1978. *Las Cactáceas de México, Vol. I*. U.N.A.M. México. 743 pp.
19. Bravo-Hollis, H. y Sánchez-Mejorada, H. 1991a. *Las Cactáceas de México, Vol. II*. U.N.A.M. México. 404 pp.
20. Bravo-Hollis, H. y Sánchez-Mejorada, H. 1991b. *Las Cactáceas de México. III*. U.N.A.M. México. 643 pp.
21. Bregman, R. 1988. Forms of seed dispersal in Cactaceae. *Acta Bot. Neerl.* 37(3): 395-402.
22. Bregman, R. y F. Bouman. 1983. Seed germination in Cactaceae. *Bot. J. Linnean Soc.* 86: 357-374.
23. Briones, V. O., Ezcurra, E., García-Oliva, F., López-Portillo, G., Riemann, G. H., Rosas, M. y Valiente-Banuet, A. 1989. Patrones geográficos de diversidad y termorregulación de las cactáceas columnares de México. Simposio sobre la Diversidad Biológica en México. Oaxtepec, Mor., México.
24. Brown, J. H., Reichman, O. J. y Davidson, D. W. 1979. Granivory in desert ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 10: 210-227.
25. Capon, B. y Van Asdall, W. 1967. Heat pretreatment as a means of increasing germination of desert annual seeds. *Ecology* 48(2): 305-306.

26. Cohen, D. 1958. The mechanism of germination stimulation by alternating temperatures. Bull. Res. Council of Israel 6D: 111-117.
27. Côme, D. 1970. Les obstacles a la germination. Monographies de Physiologie Végétale (ed. Masson and Cie), No. 6, 162.
28. Côrtes Figueira, J.E., J. Vasconcellos-Neto, M.A. García y A. L. Teixeira de Souza. 1994. Saurocory in *Melocactus violaceus* (Cactaceae). Biotropica 26 (3): 295-301.
29. Cota Sánchez, J. H. 1984. Influencia de la luz, temperatura y sustancias químicas sobre la germinación de semillas de *Ferocactus latispinus* (Haw.) Br. & Rose (Cactaceae). Tesis de Licenciatura. ENCB - I P N México, D. F.
30. Cresswell, E. G. y J. P. Grime. 1981. Induction of a light requirement during seed development and its ecological consequences. Nature 291: 583-585.
31. Crocker, W. y L. V. Barton. 1953. Physiology of Seeds-An Introduction to the Experimental Study of Seed and Germination Problems. Chronica Botanica Co. U.S.A. 267 pp.
32. Chawan, D. D. 1971. Role of high temperature pretreatments on seed germination of desert species of *Sida* (Malvaceae). Ecologia 6:343-349.
33. Datta, S. Ch. 1961. Germination studies on the seeds of two desert plants. Indian Agricul. 5: 111-112.
34. Dau, L. y L. G. Labouriau. 1974. Temperature control of seed germination in *Pereskia aculeata* Mill. An. Acad. Brasil. Cienc. 46(2): 311-322.
35. Davidson, D. W. 1977. Foraging ecology and community organization in desert seed-eating ants. Ecology 58: 725-737.
36. Dubey, P. S. y L. P. Mall. 1972. Ecology of germination of weed seeds.I. Role of temperature and depth of burial in the soil. Ecologia (Berl.) 10: 105-110.
37. Del Castillo, R. F. 1986. Semillas, germinación y establecimiento de *Ferocactus histrix*. Cact. Suc. Mex. XXXI: 5-11.
38. El-Sharkawi, H. M. y K. A. Farghali. 1985. Interactive effects of water potential and temperature in the germination of seeds of three desert perennials. Seed Sci. & Technol. 13: 265-283.

39. El-Sharkawi, H. M., K. A. Farghali y S. A. Sayed. 1989. Interactive effects of water stress, temperature and nutrients in the seed germination of three desert plants. *J. Arid Environ.* 17: 307-317.
40. Etherington, J. R. 1982. *Environment and Plant Ecology*. 2nd ed. John Wiley & Sons, Ltd. U.S.A. 487 pp.
41. Everitt, J. H. 1983. Seed germination characteristics of two woody legumes (*Retama* and Twisted acacia) from South Texas. *J. Range Manage.* 36(4): 411-414.
42. Fearn, B. 1974. An investigation into the effect of temperature on the seed germination of nine species of cacti using thermal gradient bars. *Cactus & Succ. J. (U.S.)* XLVI: 215-219.
43. Fearn, B. 1977. An investigation into the effect of age on the germination potential of seeds of 600 species of cacti, together with a note on the viability of *Lithops* seeds. *Excelsa* 7: 103-108.
44. Fearn, B. 1981. Seed germination: The modern approach. *Cactus & Succ. J. (G.B.)* 43(1): 13-16.
45. Fenner, M. 1985. *Seed Ecology*. Chapman and Hall. Great Britain. 151 pp.
46. Fitter, A. H. y R. K. M. Hay. 1983. *Environmental Physiology of Plants*. Academic Press, Inc. 2nd ed. U.S.A. 355 pp.
47. Fitz Maurice, W.A. 1989. A system of seed propagation for cacti. *Cactus & Succ. J. (U.S.)* 61: 14-16.
48. Freas, K. E. y P. R. Kemp. 1983. Some relationships between environmental reliability and seed dormancy in desert annual plants. *J. Ecol.* 71: 211-317.
49. Gerber, H. 1987. Trials and tribulations when growing cacti from seed. *Cactus & Succ. J. (U.S.)* 59: 104-105.
50. Ghera, C.M., R.L. Benech Arnold y M.A. Martínez-Ghera. 1992. The role of fluctuating temperatures in germination and establishment of *Sorghum halepense*. Regulation of germination at increasing depths. *Func. Ecol.* 6: 460-468.
51. Gibson, A. C. y P. S. Nobel. 1986. *The Cactus Primer*. Harvard University Press. U.S.A. 286 pp.

52. Godínez Alvarez, H. O. 1991. Propagación de cactáceas por semilla: una experiencia para su cultivo y conservación. Tesis Profesional. U.N.A.M. México.
53. González-Espinosa, M. y P. F. Quintana-Ascencio. 1986. Seed predation and dispersal in a dominant desert plant: *Opuntia*, ants, birds and mammals. En: Lieth, H. y Mooney, H.D. (eds.). Tasks for Vegetation Science 15 : 273-284. Dr. W. Junk Publishers.
54. Gutterman, Y. 1972. Delayed seed dispersal and rapid germination as survival mechanisms of the desert plant *Blepharis persica* (Burm.) Kuntze. *Ecologia (Berl.)* 10: 145-149.
55. Gutterman, Y. 1977. Influence of environmental conditions and hormonal treatments of the mother plants during seed maturation, on the germination of their seeds. En: Malik, C.P.(ed.). Advances in Plant Reproductive Physiology. Kalyani Publishers, New Delhi, India. p. 288-294.
56. Gutterman, Y. 1980-81. Influences on seed germinability: Phenotypic maternal effects during seed maturation. *Israel J. of Bot.* 29: 105-117.
57. Gutterman, Y. 1982. Phenotypic maternal effect of photoperiod on seed germination. En: Khan, A.A. (ed.). The Physiology and Biochemistry of Seed Development, Dormancy and Germination. Elsevier Biomedical Press. p.67-79.
58. Gutterman, Y. y M. Agami. 1987. A comparative germination study of seeds of *Helianthemum vesicarium* Boiss. and *H. ventosum* Boiss., perennial desert shrub species inhabiting two different neighbouring habitats in the Negev desert Highlands, Israel. *J. Arid Environ.* 12: 215-221.
59. Gutterman, Y. 1990. Do germination mechanisms differ in plants originating in deserts receiving winter or summer rain? *Israel J. of Bot.* 39: 355-372.
60. Gutterman, Y. 1991. Comparative germination of seeds, matured during winter or summer, of some bi-seasonal flowering perennial desert Aizoaceae. *J. Arid Environ.* 21: 283-291.
61. Hammouda, M. A. y Z. Y. Bakr. 1969. Some aspects of germination of desert seeds. *Phyton* 13(3-4): 183-201.

62. Hand, D. J., G. Craig, M. Takaki y R. E. Kendrick. 1982. Interaction of light and temperature on seed germination of *Rumex obtusifolius* L. *Planta* 156: 457-460.
63. Harper, J.L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press. London. 892 pp.
64. Hegarty, T. W. 1973. Temperature relations of germination in the field. En: Heydecker, W. (ed.). *Seed Ecology*. The Butterworth Group. England. 578 pp.
65. Hess, D. 1975. *Plant Physiology*. Springer-Verlag. U.S.A. 333 pp.
66. Holmes, M.G. y H. Smith. 1975. The function of phytochrome in plants growing in the natural environment. *Nature* 254: 512-514.
67. Inouye, R. S. 1991. Population biology of desert annual plants. En: Polis, G. A. (ed.), *The Ecology of Desert Communities*. The University of Arizona Press. U.S.A. 456 pp.
68. Juhren, M., F.W. Went y E. Phillips. 1956. Ecology of desert plants. IV. Combined field and laboratory work on germination of annuals in the Joshua Tree National Monument, California. *Ecology* 37(2): 318-330.
69. Kemp, P.R. 1989. Seed banks and vegetation processes in deserts. En: Leck, M.A., Parker, V.T. y Simpson, R.L. *Ecology of Soil Seed Banks*. Academic Press, Inc. San Diego, Cal.
70. Koller, D. 1956. Germination regulating mechanisms in some desert seeds. III. *Calligonum comosum* L. Her. *Ecology* 37(3): 430-433.
71. Koller, D., A. M. Mayer, A. Poljakoff-Mayber y S. Klein. 1962. Seed germination. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 13:437-464.
72. Koller, D., A. Poljakoff-Mayber, A. Berg y T. Diskin. 1963. Germination-regulating mechanisms in *Citrullus colocynthis*. *Amer. J. Bot.* 50: 597-603.
73. Koller, D. 1969. The physiology of dormancy and survival of plants in desert environments. *Symp. Soc. Exp. Biol.* 23: 449-469.
74. Kramer, P. J. y T. T. Kozlowski. 1979. *Physiology of Woody Plants*. Academic Press, Inc. U. S. A. 811 pp.
75. Kumar, A., M. C. Joshi y R. Babu. 1971. Some factors influencing the germination of seeds in two desert grasses. *Trop. Ecol.* 12(2): 202-208.

76. Lang, A. 1965. Effects of some internal and external conditions on seed germination. *Encyclopaedia of Plant Physiology* 15: 848-893.
77. Leishman, M. R. y M. Westoby. 1994. Hypotheses on seed size: tests using the semiarid flora of Western South Wales, Australia. *Amer. Nat.* 143(5): 890-906.
78. López Gómez, R. y Sánchez Romero, P. 1989. Germinación de dos variedades de pitaya *Stenocereus griseus* (Haworth) Buxbaum. *Cact. Suc. Mex.* XXXIV: 35-40.
79. Mahmoud, A., A. M. El-Sheikh y S. Abdul Baset. 1983. Germination of *Artemisia abyssinica* Sch. Bip. *J. Coll. Sci., King Saud Univ.* 14(2): 253-272.
80. Mahmoud, A., A. M. El-Sheikh y S. Abdul Baset. 1984. Germination ecology of *Rhazya stricta* Decne. *J. Coll. Sci., King Saud Univ.*, 15(1): 5-25.
81. Martín-Lunas, R. 1990. Estado actual de seis especies de cactáceas mexicanas sobrecolectadas y algunos planteamientos alternativos para su conservación. Tesis Profesional. U.N.A.M. México, D.F.
82. Martínez Holguin, E. 1983. Germinación de semillas de *Stenocereus griseus* (Haw) Buxbaum (Pitayo de mayo). *Cact. Suc. Mex.* XXVIII: 51-57.
83. Mayer, A. M. y Y. Shain. 1974. Control of seed germination. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 25: 167-193.
84. Mayer, A. M. y A. Poljakoff-Mayber. 1975. *The Germination of Seeds*. Pergamon Press. 2nd ed. Great Britain. 192 pp.
85. McDonough, W. 1964. Germination responses of *Carnegiea gigantea* and *Lemairocerus thurberi*. *Ecology* 45(1): 155-159.
86. Medina, E. 1977. Introducción a la Ecofisiología Vegetal. OEA. 97 pp.
87. Meyer, S. E., E. D. McArthur y G. L. Jorgensen. 1989. Variation in germination response to temperature in rubber rabbitbrush (*Chrysothamnus nauseosus*: Asteraceae) and its ecological implications. *Amer. J. Bot.* 76(7): 981-991.
88. Mott, J. J. 1972. Germination studies on some annual species from an arid region of western Australia. *J. Ecol.* 60: 293-304.

89. Mott, J. J. 1974. Factors affecting seed germination in three annual species from an arid region of western Australia. *J. Ecol.* 62(3): 699-709.
90. Murdoch, A. J. y R. H. Ellis. 1992. Longevity, viability and dormancy. En: Fenner, M. (ed.), *Seeds-The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. C.A.B International. United Kingdom. pp. 193-229.
91. Nobel, P.S. 1980. Morphology, nurse plants and minimum apical temperatures for young *Carnegiea gigantea*. *Bot. Gaz.* 141: 188-191.
92. Nobel, P. S. 1988. *Environmental Biology of Agaves and Cacti*. Cambridge University Press. U.S.A. 270 pp.
93. Orozco-Segovia, A. 1986. Fisiología ecológica del fotoblastismo en semillas de cuatro especies del género *Piper* L. Tesis de Doctorado. UNAM, México, D. F.
94. Orozco-Segovia, A. 1989. Fisiología y ecología del fitocromo: su función en las semillas. *Bol. Soc. Bot. México* 49:71-84.
95. Orozco-Segovia, A. y C. Vázquez-Yanes. 1989. Light effect on seed germination in *Piper* L. *Acta Ecol./Ecol. Plant.* 10(2): 126-146.
96. Orozco-Segovia, A. y C. Vázquez-Yanes. 1992. Los sentidos de las plantas: La sensibilidad de las semillas a la luz. *Ciencia* 43: 399-411.
97. Osmond, C.B., D. Björkman y D. J. Anderson. 1980. *Physiological Processes in Plant Ecology*. Springer-Verlag, Alemania. 468 pp.
98. Peña, J., P. Aparicio-Tejo y M. Sánchez-Díaz. 1988. Dormancy mechanism and the effect of scarification in the germination of *Halimium halimifolium* seeds. *J. Plant Physiol.* 132: 54-58.
99. Pons, T. L. 1989. Dormancy and germination of *Calluna vulgaris* (L.) Hull and *Erica tetralix* L. seeds. *Acta Ecol./Ecol. Plant.* 10(1): 35-42.
100. Potter, R. L., J. L. Petersen y D. N. Ueckert. 1984. Germination responses of *Opuntia* spp. to temperature, scarification and other seed treatments. *Weed Science* 32: 106-110.
101. Probert, R. J. 1992. The role of temperature in germination ecophysiology. En: Fenner, M. (ed.), *Seeds- The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. C.A.B International. United Kingdom. pp. 285-325.
102. Rabenda, I. 1990. Breaking dormancy in cactus seed. *Cactus & Succ. J. (U.S.)* 62: 86 y 94.

103. Rivas, M. 1986. Observaciones sobre el cultivo de cactus. *Cact. Suc. Mex.* XXXI: 103.
104. Roberts, E. H. 1972. Dormancy: A factor affecting seed survival in the soil. En: Roberts, E. H. (ed.). *Viability of Seeds*. Chapman and Hall. London.
105. Roberts, E. H. 1973. Predicting the storage life of seeds. *Seed Sci. & Technol.* 1: 499-514.
106. Roberts, E. H. y S. Totterdell. 1981. Seed dormancy in *Rumex* species in response to environmental factors. *Plant, Cell Environ.* 4: 97-106.
107. Rollin, P. y G. Maignan. 1967. Phytochrome and the photoinhibition of germination. *Nature* 214: 741-742.
108. Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Ed. Limusa, S.A. México. 432 pp.
109. Safriel, U. N., O. Ayal, B. P. Kotler, Y. Lubin, L. Olsvig-Whittaker y B. Pinshow. 1989. What's special about desert ecology? Introduction. *J. Arid Environ.* 17: 125-130.
110. Sawhney, R. y A. I. Hsiao. 1986. The influence of diffused light and temperature on seed germination of three genetically nondormant lines of wild oats (*Avena fatua*) and its adaptive significance. *Can. J. Bot.* 64: 1910-1915.
111. Schmidt Jr., R. H. 1989. The arid zones of Mexico: climatic extremes and conceptualization of the Sonoran Desert. *J. Arid Environ.* 16: 241-256.
112. Sharma, M. L. 1976. Interaction of water potential and temperature effects on germination of three semiarid plant species. *Agron. J.* 68: 390-394.
113. Smith, H. 1972. Light quality and germination: Ecological implications. En: *Seed Ecology*. Proceedings of the nineteenth Easter School in Agricultural Science. University of Nottingham. The Butterworth Group, London. pp. 219-231.
114. Smith, H. y D. C. Morgan. 1983. The function of phytochrome in nature. En: Lange, O. L., P. S. Nobel, C. B. Osmond y H. Ziegler (eds.). *Physiological Plant Ecology*. Springer-Verlag. Germany. pp. 491-512.

115. Solbrig, O. T. 1980. Demography and natural selection. En: Solbrig, O. T. (ed.). Demography and Evolution in Plant Populations. Blackwell Scientific Publications. Gran Bretaña. 222 pp.
116. Steenbergh, W. F. y Ch. H. Lowe. 1977. Ecology of the Saguaro: II. Reproduction, germination, establishment, growth and survival of the young plant. National Park Service Scientific Monograph Series. Number 8. U.S.A. 242 pp.
117. Taylorson, R. B. y S. B. Hendricks. 1972. Interactions of light and a temperature shift on seed germination. Plant Physiol. 49: 127-130.
118. Tester, M. y C. Morris. 1987. The penetration of light through soil. Plant, Cell Environ. 10: 281-286.
119. Tevis Jr., L. 1958a. Germination and growth of ephemerals induced by sprinkling a sandy desert. Ecology 39(4): 681-688.
120. Tevis Jr., L. 1958b. A population of desert ephemerals germinated by less than one inch of rain. Ecology 39(4): 688-695.
121. Thompson, P. A. 1970. Characterization of the germination response to temperature of species and ecotypes. Nature 225: 827-831.
122. Thompson, P. A. 1973. Geographical adaptation of seeds. En: Heydecker, W. (ed.). Seed Ecology. The Butterworth Group. London. 578 pp.
123. Thompson, P. A. 1974. Effects of fluctuating temperatures on germination. J. Exp. Bot. 25(84): 164-175.
124. Thompson, K., J. P. Grime y G. Mason. 1977. Seed germination in response to diurnal fluctuations of temperature. Nature 67: 147-149.
125. Thompson, K. y J. P. Grime. 1983. A comparative study of germination responses to diurnally-fluctuating temperatures. J. Applied Ecol. 20: 141-156.
126. Toledo, V. M. 1988. La diversidad biológica de México. Ciencia y Desarrollo 81: 17-30.
127. Toole, E. H., V. K. Toole, H. A. Borthwick y S. B. Hendricks. 1955. Interaction of temperature and light in germination of seeds. Plant Physiol. 30: 473-478.
128. Valiente-Banuet, A. y E. Ezcurra. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse

- plant *Mimosa luisana* in the Tehuacan Valley, Mexico. J. Ecol. 79: 961-971.
129. Van der Meijden, E. y R. E. van der Waals-Kooi. 1979. The population ecology of *Senecio jacobaea* in a sand dune system. I. Reproductive strategy and the biennial habit. J. Ecol. 67(1): 131-153.
 130. Vázquez-Yanes, C. y A. Orozco-Segovia. 1982. Seed germination of a tropical rain forest pioneer tree (*Heliocarpus donnell-smithii*) in response to diurnal fluctuations of temperature. Physiol. Plantarum 56: 295-298.
 131. Vázquez-Yanes, C. y A. Orozco-Segovia. 1986. Dispersal of seeds by animals: Effect on light controlled dormancy in *Cecropia obtusifolia*. En: Lieth, H. y Mooney, H.D. (eds.). Tasks for Vegetation Science 15: 71-77. Dr. W. Junk Publishers.
 132. Vázquez-Yanes, C., y A. Orozco-Segovia, A. 1990. Ecological significance of light controlled seed germination in two contrasting tropical habitats. Oecologia 83: 171-175.
 133. Vázquez-Yanes, C. y A. Orozco-Segovia. 1994. Signals for seeds to sense and respond to gaps. En: Caldwell, M.M. y Pearcy, R. W. (eds.). Exploitation of Environmental Heterogeneity by Plants Ecophysiological Processes Above- and Belowground. Academic Press, Inc. San Diego, Cal. pp. 209-236.
 134. Villiers, T.A. 1972. Seed dormancy. En: Kozlowski, T.T.(ed.). Seed Biology. Vol.II. Academic Press. U.S.A. 447 pp.
 135. Washitani, I. 1984. Germination responses of a seed population of *Taraxacum officinale* Weber to constant temperatures including the supra-optimal range. Plant, Cell Environ. 7: 655-659.
 136. Washitani, I. y A. Takenaka. 1984. Germination responses of a non-dormant seed population of *Amaranthus patulus* Bertol. to constant temperatures in the sub-optimal range. Plant, Cell Environ. 7: 353-358.
 137. Washitani, I. 1985. Germination-rate dependency on temperature of *Geranium carolinianum* seeds. J. Exp. Bot. 36(163): 330-337.
 138. Washitani, I. 1987. A convenient screening test system and a model for thermal germination responses of wild plant seeds: behaviour of model and real seeds in the system. Plant, Cell Environ. 10: 587-598.

139. Went, F. W. 1948. Ecology of desert plants. I. Observations on germination in the Joshua Tree National Monument, California. *Ecology* 29(3): 242-253.
140. Went, F. W. 1949. Ecology of desert plants. II. The effect of rain and temperature on germination and growth. *Ecology* 30(1): 1-13.
141. Went, F. W. y M. Westergaard. 1949. Ecology of desert plants. III. Development of plants in the Death Valley National Monument, California. *Ecology* 30: 26-38.
142. Wesson, G. y P. F. Wareing. 1969. The role of light in the germination of naturally occurring populations of buried weed seeds. *J. Exp. Bot.* 20: 402-413.
143. Williams, P. M. e I. Arias. 1978. Physio-ecological studies of plant species from the arid and semiarid regions of Venezuela. I. The role of endogenous inhibitors in the germination of the seeds of *Cereus griseus* (Haw.) Br. & R. (Cactaceae). *Acta Cient.Venez.* 29: 93-97.
144. Wooley, J. T. y E. W. Stoller. 1978. Light penetration and light-induced seed germination in soil. *Plant Physiol.* 61: 597-600.
145. Wurzburger, J. y D. Koller. 1976. Differential effects of the photothermal environment on development of dormancy in caryopses of *Aegilops kotschyi*. *J. Exp. Bot.* 27(96): 43-48.
146. Zar, J.H. 1984. Biostatistical analysis. 2nd ed. Prentice Hall. N.J. 718 pp.
147. Zavala-Hurtado, J. A. 1982. Estudios ecológicos en el Valle semiárido de Zapotitlán, Puebla.I. Clasificación numérica de la vegetación basada en atributos binarios de presencia o ausencia de especies. *Biótica* 7(1): 99-120.