

1032EJ



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

“GERMINACION Y CRECIMIENTO TEMPRANO DE *Mammillaria magnimamma*”

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE BIOLÓGICA PRESENTA: MARCELA RUEDAS MEDINA



DIR. DE TESIS: DRA. MARIA TERESA VALVERDE VALDEZ

270670

1999



TESIS CON FALLA DE ORIGEN

FACULTAD DE CIENCIAS SECCION ESCOLAR



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 esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

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



UNIVERSIDAD NACIONAL
AVENIDA DE
MEXICO

M. en C. Virginia Abrín Batule
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
P r e s e n t e

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis:

Germinación y crecimiento temprano de Mammillaria magnimamma

realizado por Ruedas Medina Marcela

con número de cuenta 9024680-5 , pasante de la carrera de Biología.

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis

Propietario

Dra. María Teresa Valverde Valdés

Ma. Teresa Valverde V.

Propietario

M. en C. Silvia Castillo Argüero

Silvia Castillo Argüero

Propietario

Dra. Alma Delfina Lucia Orozco Segovia

Alma Delfina Lucia Orozco Segovia

Suplente

Biól. Héctor Octavio Godínez Álvarez

Héctor O. Godínez A.

Suplente

M. en C. Mariana Rojas Arechiga

Mariana Rojas Arechiga

Edna María Suárez Díaz
Consejo Departamental de Biología
Dra. Edna María Suárez Díaz
Coordinadora de Licenciatura.

*A mis padres, por su apoyo y su amor
incondicionales en todo momento.
Los amo.*

*A mis hermanos, por todo lo que hemos compartido.
Juntos aprendimos a crecer.*

*A Rebeca, por llenar de alegría, ternura y
amor nuestras vidas.*

Agradecimientos

Deseo expresar mi agradecimiento en primer lugar a Tere Valverde, haber trabajado contigo me brindó la oportunidad de aprender que la ecología va más allá de la teoría y que es tan extensa y tan hermosa como la vida misma.

A la Dra. Ma. Teresa Valverde Valdés, por haber dirigido y revisado cuidadosamente esta tesis.

A la M. en C. Silvia Castillo Argüero, por haber participado muy de cerca en el desarrollo del trabajo experimental y en la dirección de esta tesis.

Agradezco a los sinodales: la Dra. Ma. Teresa Valverde Valdés, M. en C. Silvia Castillo Argüero, Dra. Alma Orozco Segovia, M. en C. Mariana Rojas Aréchiga y Biól. Héctor Godínez Álvarez, por haber revisado concienzudamente este trabajo, sus comentarios fueron muy valiosos y contribuyeron en el mejoramiento de la última versión de esta tesis.

Al personal de las Cámaras de ambientes controlados y del invernadero de la Facultad de Ciencias, por las facilidades brindadas para la realización del trabajo experimental.

Al Laboratorio de Biología Molecular, por haberme facilitado el uso de una balanza analítica capaz de pesar las miniaturas que eran mis plantas, mil gracias.

A Elena Vilchis, Ligia Esparza, Ariel Arias, Sandra Quijas, Pedro Mendoza, Tere Valverde y Silvia Castillo, por su grata compañía y su valiosa ayuda durante el trabajo de la fase experimental.

Mi más profundo agradecimiento a Ligia Esparza, por las innumerables ocasiones en que me rescataste de las crisis de histeria que una computadora es capaz de ocasionar.

A los miembros del Laboratorio Especializado de Ecología: Tere, Mariana, Pedro, Irene, Ligia, Cinthya, Sandra, Manuela, Lucas, Elena y Ariel, gracias por el apoyo que siempre me brindaron, por ser parte de mi vida y principalmente por su invaluable amistad.

De manera muy especial a Elena y Ligia, por el tiempo extra-laboratorio que hemos compartido, por su apoyo incondicional tanto académico como moral, por sus valiosos comentarios, pero sobre todo, gracias por dejarme ser su amiga.

A Ariel, gracias por todo.

No pueden faltar mis cuates "los ahijados": Pedro, Lugi, Raúl, Isaac, Max, Armando, Anne, Ivette, Fernanda y todos los demás, gracias por haber compartido aquellos viejos tiempos, lindos días.

Agradezco a todos los miembros de los laboratorios Especializado de Ecología y Ecología, por sus porras, sus valiosos comentarios y su amistad. Especialmente a Irene Sánchez-Gallén y a Paty Guadarrama, haber trabajado con ustedes me dejó muchas enseñanzas, gracias por su apoyo y su enorme amistad.

Por supuesto, agradezco infinitamente a mi familia todo el apoyo, ayuda, amor y comprensión que me han brindado.

Esta tesis fue realizada gracias al apoyo económico del proyecto aprobado por CONACyT- No. 3181P-N9608.

Contenido

Resumen	1
Capítulo 1. Introducción	3
1.1 Presentación del proyecto	3
1.2 Germinación	4
1.2.1 Latencia	6
1.2.2 Importancia ecológica de la latencia	8
1.2.3 Factores que afectan la germinación	9
1.2.4 Patrones y velocidad de germinación	14
1.2.5 Germinación en especies de zonas áridas	15
1.3 Crecimiento	18
1.3.1 Cinética del crecimiento	19
1.3.2 Factores que afectan el crecimiento de las plantas	20
1.3.3 Crecimiento en Cactáceas	23
1.4 Objetivos	26
Capítulo 2. Especie y sitio de estudio	27
2.1 Descripción de la especie	27
2.2 Área de estudio	29
2.2.1 Topografía	29
2.2.2 Vegetación	29
2.2.3 Clima	30
2.2.4 Suelo	30
2.2.5 Perturbaciones	31
Capítulo 3. Metodología	32
3.1 Colecta de semillas y almacenamiento	32
3.2 Germinación	32
3.3 Crecimiento	35

Capítulo 4. Resultados	40
4.1 Germinación	40
4.2 Crecimiento de Plántulas	48
Capítulo 5. Discusión	57
5.1 Germinación	57
5.2 Crecimiento	64
Conclusiones	71
Referencias bibliográficas	72

Resumen

La familia Cactaceae es un grupo de plantas que, debido a sus bajas tasas de crecimiento individual y poblacional, suelen ser vulnerables a las perturbaciones, ya que el reclutamiento es muy bajo y esto afecta el desarrollo de la población en su conjunto. *Mammillaria magnimamma* es una de las pocas cactáceas que ha colonizado el Pedregal de San Ángel; sin embargo, en las últimas décadas, este sitio ha estado sujeto a incendios recurrentes durante la época de secas de primavera (marzo-mayo), lo que ha ocasionado cambios drásticos en la composición florística del sitio, pudiendo afectar la dinámica de las poblaciones vegetales de especies nativas, tales como *M. magnimamma*.

Dado el poco conocimiento que se tiene del comportamiento demográfico y fisiológico de este tipo de especies nativas, en este trabajo se evalúa el efecto de algunos factores bióticos y abióticos sobre dos procesos fisiológicos que influyen en la dinámica de sus poblaciones: la germinación y el crecimiento de las plántulas.

Para desarrollar el trabajo se realizaron experimentos de germinación con semillas maduras colectadas a partir de diferentes individuos de *M. magnimamma* en el Pedregal de San Ángel. Las semillas se sembraron en cajas Petri sobre un sustrato de agar al 2%; se sembraron 20 semillas en cada caja y se hicieron cuatro réplicas de cada tratamiento. Los factores evaluados fueron los siguientes: pretratamientos con ácido clorhídrico y con altas temperaturas antes de la siembra, temperaturas fluctuantes y constantes, y ausencia/presencia de luz. Se cuantificó el porcentaje final y la velocidad de germinación.

Para el experimento de crecimiento, se obtuvieron plántulas de un mes de edad y se transplantaron a un invernadero, bajo un diseño factorial que incluyó diferentes condiciones de intensidad lumínica, contenido de nutrimentos y frecuencias de riego. Después de seis meses se cosecharon las plántulas para calcular los parámetros de crecimiento individual (RGR, RGR raíz, RGR tallo, Kp, R/S).

Las semillas de *M. magnimamma* tienen una viabilidad alta y una gran capacidad de germinar bajo condiciones muy diversas. Para las semillas de un año, la germinación se ve afectada cuando las semillas se someten a altas temperaturas. Se observó que las semillas son fotoblásticas, pero los requerimientos de luz van disminuyendo al aumentar la edad de las mismas. Las tasas de crecimiento individual son muy bajas y se ven afectadas principalmente por la intensidad de luz que reciben, así como por los nutrimentos.

Debido a su gran plasticidad y a la ausencia de un mecanismo sofisticado de latencia, probablemente las semillas no permanecen mucho tiempo en el suelo. Aparentemente, la exposición a un incendio no afectaría de manera importante la germinación de las semillas; sin embargo, las bajas tasas de crecimiento podrían afectar la sobrevivencia de las plántulas, lo cual repercutiría negativamente en el reclutamiento de nuevos individuos, afectando el desarrollo de la población.

Capítulo 1. Introducción

1.1 Presentación del proyecto

México es el centro más importante de concentración de cactáceas en el mundo, presentando un alto nivel de endemismo a nivel genérico (73%) y específico (78%). La mayor parte de las especies de esta familia se distribuyen en las regiones áridas y semi-áridas del país. Muchas de ellas están sujetas a fuertes presiones de sobrecolecta, así como a la destrucción de su hábitat por causas antropogénicas; además, por lo general tienen una habilidad limitada para restablecerse demográficamente después de un evento de perturbación dadas sus bajas tasas de crecimiento individual y poblacional. Sin embargo, el desconocimiento del comportamiento de las poblaciones de cactáceas en la naturaleza representa una dificultad para evaluar su estado de conservación (Hernández y Godínez-Alvarez 1994).

Muchas especies de cactus combinan características biológicas y ecológicas que las hacen muy vulnerables a los efectos de factores de perturbación. Algunas de estas características son sus tasas de crecimiento individual y poblacional muy bajas, sus ciclos de vida frecuentemente muy largos y el escaso reclutamiento de nuevos individuos en sus poblaciones (Gibson y Nobel 1986, Hernández y Godínez-Alvarez 1994). Las áreas de distribución de muchas especies de esta familia son extremadamente restringidas y las condiciones edáficas en las que viven suelen ser muy especializadas, por lo que sus patrones geográficos de distribución, con alta especificidad de hábitat y niveles de endemismo, provocan que cualquier forma de perturbación local represente un enorme riesgo de sobrevivencia (Hernández y Godínez-Alvarez 1994).

La mayor parte de las especies de géneros como *Mammillaria* y *Coryphantha* son estrictamente endémicas de México (Hernández y Godínez-Alvarez 1994). Actualmente en el Laboratorio Especializado de Ecología se están llevando a cabo estudios principalmente poblacionales de varias especies de cactáceas cuyas poblaciones se teme que estén sujetas a eventos de disturbio

que las podrían afectar de manera importante a largo plazo. Tal es el caso de *Mammillaria magnimamma*, una pequeña cactácea globular que se encuentra distribuida en el Pedregal de San Ángel y que ha estado expuesta, en los últimos años, a una serie de perturbaciones principalmente por fuego. Este trabajo es parte de un proyecto general de dinámica poblacional de esta especie, en el cual se pretende evaluar el efecto del fuego y otras perturbaciones sobre la distribución, la abundancia y la demografía de esta especie. Como parte del análisis de los factores que pueden afectar la dinámica poblacional de una especie, este trabajo se centra en el estudio de las primeras etapas de desarrollo, es decir, la germinación de semillas y el crecimiento temprano de las plántulas analizando, a nivel experimental, la forma en que responden ante diferentes condiciones ambientales a las que se encuentran expuestas en condiciones naturales.

1.2 Germinación

La semilla es una estructura vegetal generalmente en estado muy deshidratado, que está compuesta principalmente por un embrión, tejido de reserva (endospermo) y rodeada por una cubierta básicamente impermeable (testa). Los procesos metabólicos de una semilla en estado latente están suspendidos o se llevan a cabo muy lentamente; la condición latente está dada, generalmente, por falta de agua y/o oxígeno (Bidwell 1979).

La germinación es el proceso fisiológico mediante el cual se reinicia el crecimiento del embrión contenido en la semilla; comienza con la imbibición de la semilla, es decir, con su hidratación, lo cual reactiva el metabolismo y finaliza con la emergencia de la radícula. La mayoría de las semillas comienzan a germinar en cuanto las condiciones de humedad, temperatura, luz y oxígeno son las adecuadas (Bidwell 1979, Bewley y Black 1994).

Cuando se inicia la germinación de una semilla, se moviliza una gran cantidad de material de reserva, como proteínas, grasas y almidón u otros carbohidratos presentes en el endospermo. Estas reservas nutren a la plántula en

crecimiento, por lo que inmediatamente después de empezar la germinación, la semilla debe activar o sintetizar enzimas digestivas como la α -amilasa y la β -amilasa, cuya síntesis se lleva a cabo en la capa de aleurona que rodea al endospermo, debido a la acción de las giberelinas (Bidwell 1979).

La giberelina necesaria para activar o iniciar la síntesis de varias enzimas es suministrada por el propio embrión. Además, durante el inicio de la germinación se elaboran auxinas en el coleóptilo del embrión; esto induce la formación de tejido vascular por el cual se mueve tanto el ácido giberélico como los nutrientes del endospermo. De esta manera, el embrión controla hormonalmente la movilización de los nutrientes del endospermo y, por lo tanto, su propio crecimiento (Bidwell 1979).

El estado de plántula es quizá el más vulnerable a lo largo del ciclo de vida de las plantas. Durante esta etapa la mortalidad generalmente es muy alta, ya que la plántula tiene poca capacidad para afrontar condiciones bióticas y abióticas desfavorables (Angevine y Chabot 1979). De esta forma, la germinación tiene un papel muy importante en el ciclo de vida de las plantas, ya que dependiendo del momento y de las condiciones en las que ocurra, va a existir un mayor o menor riesgo de mortalidad de plántulas, lo cual repercutirá de manera importante en el desarrollo subsecuente de la población (Fenner 1985, Rathcke y Lacey 1985).

Cada especie tiene requerimientos específicos para la germinación de sus semillas. Las diferentes respuestas que muestran las semillas ante la gran variedad de condiciones a las que se encuentran expuestas, pueden ser vistas como "adaptaciones", tendientes a maximizar las probabilidades de sobrevivencia y de establecimiento de la plántula en un ambiente impredecible (Fenner 1985).

Algunas de estas "adaptaciones" son los comportamientos germinativos que se presentan en la naturaleza y que posiblemente han surgido en respuesta a los riesgos de mortalidad de plántulas (Schat 1983), por lo que se requiere de algún elemento de "predicción" en la respuesta germinativa de las plantas (Mayer 1980-81). El momento en el que se lleva a cabo la germinación y el tiempo que

dura este proceso, pueden estar sometidos a fuertes presiones de selección para que ocurra cuando las condiciones ambientales favorezcan el posterior establecimiento de la plántula (Rathcke y Lacey 1985). En este sentido la latencia juega un papel de suma importancia.

1.2.1 Latencia

Después de la fertilización del óvulo, el embrión inicia su desarrollo hasta llegar un momento en el que cesa el crecimiento y la semilla comienza a desecarse. El estado en el que hay una interrupción en el crecimiento y una reducción al mínimo del metabolismo se conoce como latencia y la potencialidad de la semilla para permanecer latente por un tiempo más o menos largo, se conoce como viabilidad (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1984). Este estado de latencia puede tener diversos orígenes y la duración de la viabilidad varía entre las diferentes especies y ambientes (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1984), lo cual ha llevado a que se defina de diferentes formas. Según Bewley y Black (1994), una semilla se encuentra en estado de latencia cuando, a pesar de encontrarse en condiciones adecuadas para la germinación (agua y oxígeno suficientes y temperatura adecuada), este proceso no se lleva a cabo. La respuesta germinativa es evitada por "barreras" que en algunos casos se pueden superar, es decir, la latencia puede terminar debido a la presencia de un factor que no es necesario en sí para el proceso germinativo, pero que debe ser previo para que éste se pueda llevar a cabo. Una característica de las semillas latentes es que requieren una discontinuidad en las condiciones para que la germinación se inicie (Bewley y Black 1994).

Bewley y Black (1994) proponen una clasificación de tipos de latencia, basada principalmente en los factores propios e inherentes de la semilla que la provocan. Según esta clasificación existen tres tipos básicos de latencia:

a) *Latencia embrionaria o innata*: La semilla requiere de un proceso de post-maduración para encontrarse en condiciones de germinar, pues frecuentemente el embrión no ha concluido su desarrollo en el momento en el que la semilla es dispersada. Este tipo de latencia se puede deber a la presencia de inhibidores,

como el ácido abscísico en el interior de la semilla (en el embrión o en los cotiledones), que deben ser eliminados poco a poco para que la germinación pueda darse. La presencia de luz, la falta de humedad y las bajas temperaturas pueden acelerar el proceso de maduración del embrión, posibilitando así la germinación una vez que se presentan las condiciones adecuadas.

b) Latencia impuesta por los tegumentos de la semilla: La latencia puede estar causada por los tegumentos de la semilla, como la testa, glumas, palea, lema, pericarpio, perispermo o endospermo. Estas estructuras pueden ser un impedimento para la imbibición de la semilla, pues en muchos casos son tegumentos impermeables que impiden la entrada del agua. Asimismo, pueden dificultar el intercambio de gases, principalmente la entrada de oxígeno, que es necesario para la respiración del embrión y para los procesos de oxidación enzimática que se llevan a cabo durante la germinación. También pueden haber inhibidores en el interior de la semilla cuya eliminación puede ser evitada por los tegumentos evitando así la germinación. Los tegumentos también pueden actuar como un filtro de luz, modificando la composición lumínica requerida por el embrión, y pueden constituir una barrera mecánica para la salida de la radícula. Es importante señalar que uno o varios de estos factores pueden estar actuando a la vez imponiendo la latencia a una semilla.

c) Latencia secundaria: Este tipo de latencia se debe a la presencia de algún factor desfavorable para la germinación; la diferencia entre la latencia primaria (innata) y la secundaria es únicamente el tiempo: en el primer caso la latencia se desarrolla en una semilla en proceso de maduración y en el segundo caso la latencia se establece en una semilla ya madura.

Harper (1977) considera la latencia como la ausencia de la respuesta germinativa y describe tres tipos básicos de latencia, dependiendo de su origen:

a) Latencia innata: Se presenta inmediatamente después de que el embrión deja de crecer y es inherente al embrión. Las semillas que presentan este tipo de

latencia requieren de un cierto periodo de almacenamiento o post-maduración para poder germinar.

b) *Latencia impuesta*: La semilla se mantiene latente porque no existen las condiciones necesarias para que la latencia sea rota; hace falta la presencia de un factor o un grupo de factores determinados para que la germinación pueda llevarse a cabo.

c) *Latencia inducida*: Es aquella provocada por la presencia de algún factor no favorable para la germinación y se presenta aunque la semilla ya esté fisiológicamente madura y el suministro de agua sea adecuado. La persistencia de la latencia aún después de que el factor inhibidor ha sido eliminado es lo que distingue a la latencia inducida de la impuesta. También se conoce como latencia secundaria.

A pesar de que muchos autores han estudiado y definido a la latencia, no existe un consenso entre las diferentes definiciones. Algunos autores consideran y separan claramente los factores internos y externos que interactúan en la germinación de las semillas, haciendo una distinción entre la latencia y la germinación, y mostrando experimentalmente que, en los procesos de ruptura de la latencia y germinación, intervienen diversos factores ambientales, como la temperatura, luz y nitratos, entre otros (Simpson 1990, Derkx y Karssen 1993 en Vleeshouwers *et al.* 1995).

1.2.2 Importancia ecológica de la latencia

La latencia constituye una manera de repartir o distribuir la germinación en el tiempo y en el espacio (Fenner 1985, Bewley y Black 1994). El hecho de que la germinación de una población de semillas se lleve a cabo en diferentes tiempos y en diferentes lugares, dependiendo de los factores capaces de romper la latencia, incrementa la probabilidad de sobrevivencia de los individuos resultantes. Gracias a la latencia, la germinación va ligada a factores ambientales particulares, limitando la aparición de plántulas en épocas poco favorables para su

establecimiento (Angevine y Chabot 1979, Fenner 1985, Rathcke y Lacey 1985, Bewley y Black 1994). De esta forma, la germinación ocurre cuando existen mayores probabilidades de que la plántula se establezca y crezca hasta la reproducción (Roberts 1982). Los factores que rompen la latencia actúan como factores disparadores de la germinación y pueden actuar como indicadores de la existencia de un medio favorable para el establecimiento de las plántulas (Angevine y Chabot 1979, Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1984, Fenner 1985, Rathcke y Lacey 1985).

1.2.3 Factores que afectan la germinación

A continuación se detallan los principales factores que pueden tener un mayor efecto sobre la germinación de las semillas de algunas especies.

a) Luz.

El requerimiento de luz es un mecanismo de muchas semillas que impide la germinación; por ejemplo, para las semillas pequeñas enterradas muy profundamente que tienen cantidades mínimas de reservas almacenadas para el crecimiento de las plántulas y, si germinaran muy profundamente en el suelo, podrían agotar sus reservas antes de alcanzar la superficie. Muchas semillas no germinan bajo el dosel vegetal del bosque porque la luz que llega al suelo es insuficiente para estimular la germinación. No todas las semillas requieren de la luz para germinar; algunas no se ven afectadas por este factor y otras son incluso inhibidas por la presencia de la luz, clasificándose de esta manera en fotoblásticas positivas, fotoblásticas negativas e indiferentes (Bidwell 1979, Fenner 1985, Orozco-Segovia 1986).

Las diferentes respuestas de las semillas a la luz son distintas manifestaciones de un mismo sistema: el fitocromo. Este pigmento fotosensible responde a tres espectros de la luz: azul, rojo y rojo lejano. La luz roja promueve la germinación mientras que la luz azul y la rojo lejano la inhiben. La luz rojo lejano puede revertir el efecto estimulante de la luz roja, debido a que el fitocromo existe en el interior de la semilla en formas interconvertibles. El pigmento P_R

(fitocromo rojo) absorbe luz roja y se convierte en una forma fisiológicamente activa que puede actuar para romper la latencia. Sin embargo, el P_{RL} (fitocromo rojo lejano) puede absorber luz roja lejana para transformarse en la forma original y la germinación no ocurre (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1984, Orozco-Segovia 1986, Schmitt y Wulff 1993, Bewley y Black 1994).

El P_R tiene su pico de absorción a los 660nm y el P_{RL} a los 730nm y las curvas de absorción de ambas formas del pigmento se traslapan a los 600nm, por lo que a una determinada longitud de onda ambos fitocromos absorben radiación y se da una transformación fotoquímica simultánea y en ambas direcciones, estableciéndose así un fotoequilibrio que está dado por la relación P_{RL}/P_{Total} , simbolizada con la letra griega ϕ (phi). La terminación de la latencia y el control de la germinación en muchas semillas dependen de este fotoequilibrio. Las semillas conocidas como fotoblásticas requieren de altas proporciones de P_{RL}/P_{Total} para romper la latencia, mientras que otras semillas pueden germinar con valores extremadamente bajos. Este sistema puede “detectar” la calidad de la luz en el medio circundante, de modo que la germinación se verá restringida a zonas con cierta calidad de luz (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1984, Schmitt y Wulff 1993, Bewley y Black 1994).

Los requerimientos de luz y de temperatura están interrelacionados: bajo condiciones de temperatura alternante algunas semillas que requieren luz, germinan en la obscuridad. Asimismo, ciertos tratamientos químicos (con compuestos como nitrato de potasio, tiourea y AG) eliminan la exigencia de luz en algunas semillas (Bidwell 1979, Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1984, Orozco-Segovia y Vázquez-Yanes 1992, Salisbury y Ross 1992).

b) Temperatura.

Los cambios en el metabolismo del embrión durante el proceso de germinación se pueden ver afectados por la temperatura a la que se encuentra la semilla. Las diferentes temperaturas constantes y los termoperiodos son factores que pueden afectar la germinación. Con respecto a las temperaturas constantes, se han definido los términos de temperatura óptima, máxima y mínima para la

germinación. El óptimo se define como la temperatura a la cual se da el más alto porcentaje de germinación en el tiempo más corto. Las temperaturas mínimas y máximas para la germinación son la más baja y la más alta temperatura a la cual la germinación puede ocurrir (Cervantes 1986, Bewley y Black 1994).

Los intervalos de temperatura en los que la germinación ocurre en cada especie pueden estar determinados por varios factores, como el lugar de procedencia de las semillas, las diferencias genéticas entre individuos de la misma especie y la edad de las semillas (Cervantes 1986). Algunas especies germinan mejor a temperaturas relativamente bajas (10 a 15°C) y en otras la germinación es favorecida por temperaturas mayores (30 a 35°C) (Bewley y Black 1994). Sin embargo, en condiciones naturales las semillas pocas veces se encuentran a temperaturas constantes por periodos largos de tiempo (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1984); durante el día la temperatura fluctúa (termoperiodo) y la magnitud y la forma de estas fluctuaciones varían a lo largo del año.

Entre las diferentes características de un termoperiodo, se considera que la que afecta de una manera más significativa a la germinación es la amplitud, es decir, la diferencia entre la temperatura alta y la baja. Para algunas especies la existencia de un termoperiodo es un requerimiento indispensable para la germinación de sus semillas. En muchas otras las fluctuaciones de temperatura pueden incrementar la velocidad de germinación. En otros casos las temperaturas alternantes pueden incrementar el porcentaje final de germinación, aumentando la capacidad germinativa de las semillas (Fenner 1985, Bewley y Black 1994).

Algunas semillas requieren de un tratamiento de estratificación para poder germinar. Este consiste en mantener a las semillas hidratadas a bajas temperaturas (0° a 10°) durante un cierto periodo de tiempo. El requerimiento de un periodo de frío antes del inicio de la germinación asegura que el invierno haya pasado y que la germinación ocurra en primavera, cuando la temperatura es más

cálida y las condiciones para el crecimiento son más propicias (Bidwell 1979, Bewley y Black 1994).

C) Humedad.

El agua es un factor sin el cual la germinación no puede ocurrir. Las semillas, antes de imbibirse se encuentran extremadamente deshidratadas y normalmente sólo contienen entre el 5 y el 20% de agua de su peso total. El primer paso en la germinación de una semilla es su imbibición, que consiste en la absorción pasiva de agua del medio circundante y a partir de la cual son posibles todos los eventos posteriores que conducen a la emergencia de la radícula. De esta forma, la cantidad de humedad presente en el ambiente, así como la facilidad que la semilla tenga para absorberla y mantenerla, serán de suma importancia para determinar la velocidad y el porcentaje final de germinación (Harper y Benton 1966, Bidwell 1979).

d) Efectos de la testa.

En algunas semillas la latencia es impuesta por la presencia de la testa, cuyo efecto puede darse a nivel bioquímico, fisiológico o mecánico. Cuando las semillas presentan una latencia de testa, la germinación puede inducirse removiéndola o bien horadándola. La testa de algunas semillas es casi impermeable a la difusión de los gases y el embrión se mantiene latente por falta de oxígeno; por otra parte, la testa puede impedir la salida de algún inhibidor presente en la semilla. Si la testa constituye una barrera mecánica, entonces las semillas, durante su crecimiento, deben generar fuerza suficiente para romper la testa durante la germinación (Bidwell 1979, Bewley y Black 1994).

En muchas especies la germinación se puede ver favorecida si la testa es modificada de alguna manera. En pruebas de laboratorio se utilizan métodos como la estratificación mecánica, tratamiento con ácidos o sometimiento de las semillas a altas temperaturas. En la naturaleza se puede dar de diversas formas: las fluctuaciones de temperatura pueden aumentar la permeabilidad de las testas al agua (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1982, Moreno-Casasola y Grime 1985 en Valverde 1988); la abrasión química (escarificación) causada por el paso de

las semillas a través del tracto digestivo de ciertos animales, así como la acción microbiana sobre la semilla y la predación parcial de la testa, son también factores muy importantes. Los efectos estimulantes de la germinación por parte del fuego en ecosistemas en los que este fenómeno es común pueden estar relacionados con la ruptura de la testa de las semillas. Otro factor importante en la ruptura de la testa puede ser el tallado de las semillas con las partículas del suelo o bien la erosión de la testa causada por el viento y la lluvia (Murdoch y Ellis 1992, Bewley y Black 1994).

e) Substancias químicas.

Muchos tipos de sustancias químicas afectan la germinación de las semillas de algunas especies, ya sea desencadenándola, aumentando la velocidad o el porcentaje final de germinación, o bien inhibiendo de alguna forma el proceso germinativo (Bewley y Black 1994).

Entre los reguladores de crecimiento existen tanto promotores como inhibidores de la germinación cuando se aplican de manera exógena. En general, las giberelinas (AG3, AG7 y AG4) tienen un efecto promotor de la germinación en muchas semillas, mientras que el ácido abscísico (ABA) la inhibe (Bewley y Black 1994). Otras sustancias químicas que también promueven o facilitan la germinación son los nitratos, el etileno, el hipoclorito de sodio, algunos alcoholes, la acetona, el oxígeno, el dióxido de carbono, el azul de metileno, los sulfhidrilos y algunos productos fúngicos como el estrigol y la fusicosina. Esto parece ser importante en la ruptura de la latencia de ciertas semillas en condiciones naturales (Bewley y Black 1994). Es importante mencionar también que la acción de muchas de estas sustancias químicas sobre la germinación puede verse modificada por otros factores tales como la luz o la temperatura y que en condiciones naturales las semillas se ven sometidas a la interacción de estos y muchos otros factores ambientales que afectan conjuntamente su germinación (Roberts 1981).

f) Otros factores.

La edad de las semillas es un factor que puede afectar significativamente la germinación. Pocas semillas pueden sobrevivir durante períodos muy largos de tiempo. La mayoría permanecen vivas sólo unos pocos años, aunque la longevidad de las semillas de algunas especies puede ser de sólo unos pocos días o semanas. Guardadas a muy baja temperatura (congelación) o bajo condiciones anaerobias pueden incrementar su longevidad (Bidwell 1979).

1.2.4 Patrones y velocidad de germinación

El tiempo y la velocidad a la que se da la germinación constituyen los patrones de germinación, que están determinados por una gran cantidad de factores bióticos, abióticos y endógenos. Algunos autores opinan que los diferentes comportamientos germinativos han evolucionado en respuesta a patrones específicos de riesgos de mortalidad de las plántulas (Schat 1983). De esta forma, el tiempo de germinación debe estar bajo grandes presiones de selección para que ésta ocurra cuando las condiciones sean favorables para el posterior establecimiento de la plántula (Ratcke y Lacey 1985).

La distribución de la germinación en el tiempo puede darse si ésta ocurre a lo largo de un periodo prolongado, y esto es posible en muchas especies gracias a que muestran cierta variabilidad con respecto a la profundidad de la latencia que poseen sus semillas. Cuando esto sucede, la población de semillas muestra un patrón de germinación irregular, ya que la pérdida de la latencia ocurre en un momento distinto en cada una de ellas (Bewley y Black 1994).

Salisbury (1961 en Roberts 1972) ha reconocido cuatro patrones básicos de comportamiento germinativo en lo que se refiere a la distribución temporal de la germinación en una población determinada de semillas:

1.- *Quasi-simultánea*. La germinación de todas las semillas de la población ocurre en un período muy breve de tiempo. Se refiere a una distribución unimodal de la germinación en el tiempo, con un coeficiente de variación reducido.

2.- *Continua*. La germinación ocurre de manera relativamente constante durante un periodo largo de tiempo, sin que se den "picos" claros de germinación. Se refiere también a una distribución unimodal de la germinación pero con un coeficiente de variación muy alto.

3.- *Intermitente*. La germinación se da de manera irregular durante un cierto periodo de tiempo, mostrando varios "picos". En este caso puede hablarse de una distribución multimodal de la germinación.

4.- *Periódica*. Se refiere, al igual que el caso anterior, a una distribución multimodal de la germinación pero en donde los picos de germinación se dan de manera regular mostrando una cierta periodicidad.

1.2.5 Germinación en especies de zonas áridas

En ambientes extremos, como las zonas áridas y semi-áridas, la permanencia de una especie depende de sus respuestas a los diversos estímulos del ambiente. En el caso de la fase de semilla, esta respuesta debe consistir en el disparo de la germinación durante una época favorable del año para permitir la sobrevivencia y establecimiento posterior de las plántulas (Mahmoud *et al.* 1983), por lo que el comportamiento germinativo de las semillas de especies de zonas áridas es determinante para su sobrevivencia y permanencia en estos ambientes (Mahmoud *et al.* 1983, Godínez-Alvarez 1991). En ambientes áridos y semiáridos, las semillas están expuestas a condiciones ambientales adversas antes y durante su germinación, particularmente sobre la superficie del suelo, la cual comúnmente está sujeta a fluctuaciones diarias extremas de temperatura, humedad reducida, deficiencia de nutrimentos en el suelo y, en ocasiones, un alto contenido de sales (Batanouny y Ziegler 1971, El-Sharkawi *et al.* 1989, Godínez-Alvarez 1991).

Además, puede haber problemas de latencia o inhibición de la germinación por diversas causas (testa dura, inhibidores químicos, etc.) Debido a los bajos potenciales hídricos de los suelos en ambientes áridos la velocidad a la que germinan las semillas de plantas de zonas desérticas es de gran importancia, ya

que tienen que aprovechar los reducidos y escasos periodos favorables en los cuales coinciden una temperatura adecuada y suficiente humedad para que las semillas puedan germinar (Batanouny y Ziegler 1971, Gutterman 1972).

De acuerdo con su comportamiento germinativo, las plantas que habitan zonas áridas y semiáridas se pueden dividir en anuales y perennes. La vegetación anual suele ser muy conspicua sólo en determinadas épocas del año, cuando coinciden la humedad y temperatura adecuadas y las semillas latentes presentes en el suelo germinan; el ciclo de vida es corto, de modo que crecen, florecen y fructifican rápidamente para producir semillas que se incorporan al banco de semillas (Gutterman 1991). Por otro lado, las plantas perennes, entre las que se encuentran las cactáceas, agaves, yucas, etc., que caracterizan a las zonas áridas, se pueden dividir en perennes de invierno y perennes de verano, según su época de germinación (Gutterman 1991). Generalmente no se forman bancos de semillas tan persistentes como los de las anuales, debido a que muchas veces no presentan ningún tipo de latencia (Mahmoud *et al.* 1983). La mayoría de las plantas perennes, al igual que las anuales, reaccionan ante el estímulo de la humedad presentando su máximo de germinación en época de lluvias (Beatley 1974 en Armella 1990).

Existen diferentes tipos de latencia en semillas de especies de zonas áridas. En algunas existen inhibidores químicos que deben ser lavados por una cierta cantidad de lluvia antes de que la semilla pueda germinar. En otras hay testas duras que deben ser rotas por la exposición repetida a frío y calor o humedad y sequía. Otras semillas requieren de fluctuaciones de temperatura de cierta amplitud para romper la latencia (Koller 1969, Mahmoud *et al.* 1983). En todos estos casos la ruptura de la latencia parece estar cumpliendo la función de "predecir" el momento más propicio para el establecimiento de las plántulas.

Las semillas de muchas especies de zonas áridas germinan en un amplio intervalo de temperaturas. El control de la germinación por la temperatura funciona como un indicador estacional, pues las plantas pueden identificar su ambiente germinativo (Went 1948, Koller 1969). Hay algunas semillas que

requieren de una alternancia de temperaturas para poder germinar; este tipo de condiciones se dan comúnmente en los desiertos, en donde las fluctuaciones diurnas de temperatura son muy drásticas, especialmente a nivel del suelo (Koller 1969, Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1982).

Muchas especies de ambientes desérticos presentan porcentajes de germinación más altos al utilizar temperaturas alternantes. Particularmente, en el caso de la germinación de cactáceas, Godínez-Alvarez (1991) reporta que bajo temperaturas alternantes las semillas de *Neobuxbaumia tetetzo* y *Pachycereus hollianus* no muestran un aumento significativo en la tasa de germinación respecto a la obtenida bajo temperaturas constantes. Por otra parte, en las semillas de *Opuntia edwardsii*, *O. discata* y *O. lindheimeri* no se afecta la respuesta germinativa (Potter *et al.* 1984). Nobel (1988) reporta que la temperatura óptima para la germinación de 19 especies de cactáceas varía de 17 a 34°C, con un promedio de 25°C, y que la germinación se reduce considerablemente subiendo o bajando la temperatura 9°C. Con base en lo anterior se puede decir que las temperaturas extremas no favorecen la germinación, el intervalo de respuesta a la temperatura depende de la edad de la semilla y las temperaturas alternantes promueven más la germinación que las constantes.

En algunas ocasiones, las semillas de especies de zonas áridas germinan en mayor número si se les somete a altas temperaturas antes de sembrarlas. Es posible que esto tenga el efecto de romper la testa, proceso que se daría en condiciones naturales durante la exposición de las semillas a las altas temperaturas sobre la superficie del suelo (Gutterman 1991).

Koller (1969) y Thompson y Grime (1983), sugieren que la sensibilidad de las semillas a las fluctuaciones de temperatura (la cual decrece a medida que se penetra en el suelo), puede actuar como un mecanismo de detección de la profundidad. Esto es importante porque a poca profundidad hay mayor riesgo de desecación, y a mayor profundidad el riesgo de no lograr emerger a la superficie.

Muchas semillas de zonas áridas requieren de luz para germinar. Nobel (1988) indica que en muchas especies de cactáceas la luz favorece la germinación, es decir, sus semillas son fotoblásticas positivas estrictas. Se ha observado que la luz estimula la germinación de algunas cactáceas como *Carnegiea gigantea* y *Stenocereus thurberi* (McDonough 1964), *Stenocereus griseus* (López y Sánchez 1989), *Echinocactus platyacanthus*, *Ferocactus robustus*, *F. recurvus*, *F. flavovirens*, *Cephalocereus chrysacanthus*, *Pachycereus hollianus* y *Neobuxbaumia tetetzo*, aunque las tres últimas son capaces de germinar aún en la obscuridad (Rojas-Aréchiga *et al.* 1997).

1.3 Crecimiento

El crecimiento y el desarrollo son una combinación de eventos biofísicos y bioquímicos que dan como resultado la producción integral de un organismo. El crecimiento se manifiesta como un incremento en el tamaño de un organismo. Este proceso puede medirse a través del incremento en la longitud, grosor, masa, volumen o área de la planta. El peso fresco (peso del tejido vivo y sin deshidratar) puede fluctuar debido a cambios en el estatus hídrico de la planta y, por lo tanto, es un indicador pobre del crecimiento, por lo que la medición de peso seco es más apropiada para describir este proceso (Bidwell 1979, Taiz y Zeiger 1991).

El crecimiento de las plantas no es uniforme en todas las partes del organismo, sino que se encuentra restringido a ciertas zonas especializadas. Se han reconocido dos tipos de crecimiento en las plantas, el crecimiento **primario** y el **secundario**, según la parte de la planta en la que ocurre. Tanto el crecimiento primario como el secundario están asociados a tejidos que permanecen en un estado embrionario indiferenciado, llamados **meristemos**. Hay tres tipos de meristemos: los apicales, que se presentan en la punta de las raíces y partes aéreas y dan lugar al crecimiento primario o en longitud; los meristemos laterales, que se presentan como cilindros de células meristemáticas en los tallos leñosos y raíces, dando lugar al crecimiento secundario o en grosor, que ocurre en regiones en las que ya se ha detenido el proceso de elongación; por último, los meristemos axilares o yemas, que en el caso de las cactáceas se llaman aréolas, las cuales

originan nuevas hojas, tallos, flores y espinas (Salisbury y Ross 1992, Bravo-Hollis y Scheinvar 1995). Debido a que en muchas plantas el potencial para el crecimiento primario persiste en los ápices de vástagos y raíces, se dice que son capaces de tener **crecimiento indeterminado**, es decir, que pueden crecer más o menos indefinidamente. En algunas plantas, tales como el maíz y girasol, la floración ocurre después de que la planta ha alcanzado un cierto tamaño y nivel de desarrollo y el crecimiento vegetativo cesa porque el meristemo apical se diferencia hacia la producción de estructuras reproductivas; por esta razón se dice que estas plantas presentan **crecimiento determinado** (Taiz y Zeiger 1991).

1.3.1 Cinética del crecimiento

Se han elaborado varios modelos matemáticos para describir el crecimiento de algunas plantas cultivadas, que incorporan parámetros del ambiente (luz, temperatura, agua, etc.) a un modelo de crecimiento simple para las partes individuales de la planta (raíces, hojas, tallos) (Taiz y Zeiger 1991). Cuando el crecimiento de una planta se mide de manera continua en el tiempo, frecuentemente se obtiene una curva en forma de "S" (sigmoide), como la de la Fig. 1.

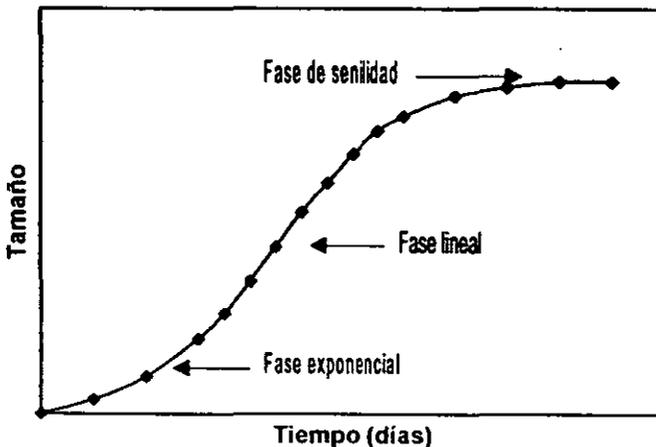


Figura 1. Curva de crecimiento sigmoide, las tres fases representan diferencias en la velocidad de crecimiento.

Las curvas de crecimiento de esta forma se pueden dividir en tres fases: 1) fase exponencial, 2) fase lineal y 3) fase de disminución de la tasa de crecimiento llamada de envejecimiento o senilidad. Durante la fase exponencial el tamaño aumenta rápidamente; después de manera lineal y por último la tasa de crecimiento disminuye hasta llegar a cero durante la senilidad. Este tipo de curvas de crecimiento puede aplicarse a células simples, a órganos de plantas o a plantas enteras. Son muchos los factores que afectan la tasa de crecimiento de las plantas para dar lugar a este tipo de cinética de crecimiento (Bidwell 1979, Taiz y Zeiger 1991, Salisbury y Ross 1992).

La tasa relativa de crecimiento de una planta, usualmente abreviada como RGR (Relative Growth Rate) es su tasa de crecimiento dividida entre su peso, esto es, la tasa de crecimiento por unidad de peso de la planta, expresada como: $(1/W) (dW/dt) = RGR = \mu$, en donde W se refiere al peso seco de la planta. El peso de la planta en cualquier tiempo $W(t)$, se puede relacionar con su peso inicial en el tiempo $t=0$, denotado como W_0 , y con su tasa de crecimiento μ (Taiz y Zeiger 1991, Salisbury y Ross 1992).

1.3.2 Factores que afectan el crecimiento de las plantas

Los principales estímulos ambientales que afectan el crecimiento de una planta son la intensidad, la calidad (color), la duración y la periodicidad de la luz; la temperatura absoluta y las fluctuaciones de temperatura; la humedad; los nutrimentos y algunos estímulos mecánicos como el viento (Bidwell 1982).

La luz es un factor imprescindible para llevar a cabo la fotosíntesis, por lo tanto, es necesaria para que la planta tenga un buen desarrollo y crecimiento. No todas las longitudes de onda de la luz pueden ser aprovechadas por la planta para fotosintetizar. La energía de la luz con longitudes de onda entre los 400 y los 700nm, es la Radiación Fotosintéticamente Activa (RFA o PAR); la radiación de la luz azul y roja (430 y 660nm respectivamente) es la que absorbe la clorofila a y el resto es reflejada dando a la vegetación su característico color verde (Taiz y Zeiger 1991).

En cuanto a los requerimientos de luz relacionados con la actividad fotosintética de las plantas, éstas se pueden dividir en tres grandes grupos según la cantidad de energía radiante que necesita su aparato fotosintético para funcionar: plantas heliófilas, umbrófilas y plásticas. Las plantas heliófilas requieren de luz solar directa para alcanzar su máxima productividad, una reducción significativa en la intensidad ocasiona una rápida caída en su capacidad para fijar la energía. Las plantas umbrófilas aprovechan niveles de irradiación mucho más bajos que las anteriores, su tasa de recambio foliar y sus incrementos de biomasa son más lentos y viven mejor en hábitats sombreados, producidos por el dosel de otras plantas. Es interesante la adaptación a la sombra que presentan las plántulas de algunas especies, que durante sus primeros estadios de vida requieren de la sombra de otras plantas, mientras que los individuos jóvenes requieren de una radiación más directa, estas plantas que aprovechan ambientes con condiciones de iluminación contrastante y pueden incrementar rápidamente su capacidad fotosintética en mayores niveles de iluminación, se les conoce como plásticas (Devlin 1982, Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1984, Salisbury y Ross 1992).

La temperatura también interviene en la fotosíntesis, pues este proceso bioquímico está regulado por la actividad de diversas enzimas que, a su vez, se encuentra regulada por la temperatura. Las bajas temperaturas tienen el efecto de reducir la tasa fotosintética al disminuir la actividad enzimática; cuando la temperatura es tan baja que hay formación de hielo dentro y fuera de las células, éstas se ven privadas de agua libre, lo cual provoca alteraciones mecánicas en los cloroplastos. Por otro lado, la exposición de las plantas a altas temperaturas puede provocar la deshidratación de las células y con ello su "muerte térmica" y marchitamiento (Devlin 1982).

La presencia de agua y su movimiento en el interior de la planta son indispensables para su crecimiento, pues ésta se utiliza en la fotosíntesis y en el transporte de sales minerales. La pérdida de agua a través de la transpiración afecta diversos procesos metabólicos, así como la tasa fotosintética, pues la eficiencia de la actividad enzimática disminuye. Esta pérdida de agua se ve

disminuida cuando se cierran los estomas, pero esto lleva a una disminución en la absorción de CO₂, con lo cual se frena la actividad fotosintética (Devlin 1982, Salisbury y Ross 1992).

La presencia de nutrimentos minerales en el suelo es muy importante para el desarrollo y crecimiento de las plantas, pues éstas los toman del suelo para sintetizar otros compuestos más complejos y poder subsistir y crecer. Los elementos necesarios para el crecimiento normal y desarrollo de las plantas se pueden clasificar en macronutrientes, que son elementos que se encuentran en grandes concentraciones en los tejidos de las plantas (C, H, O, N, P, K, Ca, S y Mg), o micronutrientes, cuyas concentraciones en los tejidos vegetales son bajas (Mo, Cu, Zn, Mn, Fe, B, Cl). Otros elementos, como el Na, Al, Si, Cl, Ga y Co, pueden ser esenciales para el crecimiento normal de algunas especies de plantas. Sin embargo, no todos estos elementos están siempre presentes en el suelo en cantidades suficientes para permitir el máximo crecimiento de las plantas, esto puede deberse a las características del suelo y/o a la competencia por éstos con otras plantas (Rincón y Huante 1989).

En muchas plantas se presentan asociaciones micorrízicas que aparentemente le permiten a la planta tener un mayor acceso a ciertos recursos edáficos que, en ausencia de la micorriza, no estarían disponibles para la planta. La micorriza es una asociación mutualista entre hongos y raíces de plantas superiores; esta interacción confiere ventajas a ambos interactuantes, ya que la planta suministra al hongo un microhábitat en sus raíces, así como una fuente de carbono procedente de la fotosíntesis, mientras que el hongo ayuda a la planta a aumentar la superficie de absorción de nutrientes minerales, principalmente de iones fosfato, y agua del suelo, lo que permite un buen crecimiento y desarrollo de la planta dándose de esta manera un flujo bidireccional de nutrientes entre ambos organismos (Azcón y Barea 1980, Harley y Smith 1983).

De acuerdo con su estructura y morfología se pueden distinguir tres tipos básicos de micorrizas: a) las **ectomicorrizas**, en las que las hifas forman una red entre las células de la corteza de la raíz sin penetrarlas, b) las **ectendomicorrizas**

que presentan hifas dentro y fuera de las células corticales de la raíz; y c) las **endomycorrizas**, en las que las hifas del hongo penetran las células corticales de la raíz de la planta. En esta última categoría se distinguen varios tipos: las micorrizas arbusculares, las de orquídeas y las ericoides, siendo las arbusculares las más comunes, pues se pueden desarrollar en casi todos los climas y en un gran número de especies de plantas (Azcón y Barea 1980, Harley y Smith 1983, Allen 1991).

Las Micorrizas Arbusculares (MA) se forman entre hongos zigomicetes y las raíces de diversos tipos de plantas (el 83% de las dicotiledóneas, el 79% de las monocotiledóneas y una gran parte de las cícadas y briofitas (Allen 1991); también se ha observado la presencia de la asociación micorrizica en algunas especies de la familia Cactaceae, tal es el caso de *Mammillaria gaumeri* y *Pterocereus gaumeri* (Barredo *et al.* 1997). Las MA se distinguen por la formación de arbuscúlos, donde se efectúa el intercambio de minerales y carbohidratos, y las vesículas, que son estructuras de almacenamiento de lípidos (Harley y Smith 1983, Safir 1987).

1.3.3 Crecimiento en Cactáceas

Las cactáceas tienen tasas de crecimiento muy bajas (Bravo-Hollis 1978, Gibson y Nobel 1986). En los primeros estadios de desarrollo la sobrevivencia de las plántulas es de vital importancia, pues de ello depende el reclutamiento de nuevos individuos a la población. Las bajas tasas de crecimiento individual hacen que las plántulas sean muy susceptibles por un tiempo prolongado, tanto a la desecación como a la depredación, con lo cual disminuyen considerablemente sus probabilidades de sobrevivencia y, por lo tanto, el reclutamiento de nuevos individuos suele ser muy bajo en estas especies (Bravo-Hollis 1978, Jordan y Nobel 1981, Hernández y Godínez-Alvarez 1994).

Algunos trabajos han reportado tasas de crecimiento para algunas cactáceas: las plántulas de *Carnegiea gigantea* crece sólo 0.33 cm de altura durante su primer año de vida (Steenbergh y Lowe 1969) y *Stenocereus thurberi*,

que crece sólo 0.07 ± 0.06 m al año, mientras que *Lophocereus schottii* tiene un crecimiento de 0.06 ± 0.12 m por año (Parker 1988). Las tasas de crecimiento han sido utilizadas para determinar la esperanza de vida, la estructura de edades de una población, así como episodios del establecimiento pasado en poblaciones con estructura irregular de edades (Jordan y Nobel 1981). Es importante señalar que la mayoría de los trabajos en los que se evalúa el crecimiento en cactáceas, se refieren a especies columnares, por lo que el crecimiento se reporta en términos de su altura y son pocos los estudios de crecimiento que consideran la tasa relativa de crecimiento (RGR) en términos de biomasa; por ejemplo, para *Neobuxbaumia tetetzo* y *Pachycereus hollianus* se reportan tasas de crecimiento de 0.1045 y 0.1747 mg respectivamente, en condiciones controladas (Godínez-Alvarez 1991).

Debido a las condiciones de aridez de las áreas de distribución de muchas plantas suculentas y particularmente de las cactáceas, la sobrevivencia de plántulas en un medio con baja humedad relativa puede estar determinada por la cantidad de agua que puedan almacenar en sus tejidos durante su primera estación seca. El almacenamiento de agua es favorecido por algunas de sus adaptaciones a los medios áridos, como la forma esférica de sus plántulas, que tiene el efecto de reducir la superficie por la que se puede perder agua. Sin embargo, la reducción de dicha área, limita también la captación de CO_2 y por lo tanto el crecimiento (Jordan y Nobel 1981).

En el caso de las cactáceas, se presentan algunas adaptaciones tanto morfológicas como fisiológicas para enfrentar las condiciones de baja humedad que existen en los climas áridos; la fotosíntesis y la respiración se llevan a cabo en el tallo, pues las hojas están transformadas en espinas, las vacuolas de sus células almacenan una gran cantidad de agua y su metabolismo es de tipo CAM (Metabolismo Ácido Crasuláceo), es decir, los estomas permanecen cerrados durante el día para evitar la pérdida de agua, y solamente se abren durante la noche para captar CO_2 y realizar la fotosíntesis (Taiz y Zeiger 1991, Salisbury y Ross 1992). Por otra parte, Altesor *et al.* (1992), reportan que para algunas especies de cactáceas como *Opuntia pilifera*, *Neobuxbaumia tetetzo* y *Ferocactus*

recurvus, el metabolismo de las plántulas de 10 a 20 semanas, corresponde al tipo C_3 y éste cambia durante su estado adulto al tipo CAM.

Las cactáceas presentan hábitos de crecimiento muy diversos, que han evolucionado en respuesta a las condiciones del medio más o menos árido al cual se han ido adaptando poco a poco durante un lapso de milenios (Bravo-Hollis y Sheinvar 1995). La mayoría de las plantas características de hábitats bajos en nutrientes, como las zonas áridas y semi-áridas, tienen características fisiológicas y de crecimiento particulares, incluyendo tasas de crecimiento relativamente bajas, al igual que bajas tasas de fotosíntesis y absorción de nutrientes, gran distribución de biomasa a las raíces y bajas tasas de tejido de renuevo (Grime y Hunt 1975, Grime 1991). Las plantas de hábitats fértiles también muestran algunas de estas características como parte de su respuesta plástica (plasticidad) a la baja disponibilidad de nutrientes y son capaces de responder a la adición de nutrientes a través de las respuestas contrarias. Sin embargo, se cree que las especies de ambientes con bajo contenido de nutrientes tienen una baja plasticidad morfológica (Crick y Grime 1987, Grime *et al.* 1986 en Valverde *et al.* 1997). Estas muestran una lenta tasa de absorción de nutrientes y maximizan la entrada de nutrientes a través de una proporción alta de raíz/parte aérea, más que a través de un incremento en la capacidad de absorción de la raíz. Asimismo, sus patrones de asignación de biomasa muestran poca plasticidad en respuesta a condiciones cambiantes (Chapin 1980, 1988).

Los hábitats infértiles se caracterizan por ser heterogéneos y presentar pequeños parches con alto contenido de nutrientes de manera discontinua en tiempo y espacio, tales como restos de materia orgánica en descomposición (Campbell y Grime 1989). Es necesaria cierta plasticidad morfológica y fisiológica para que las plantas sean capaces de responder a cambios en la disponibilidad de los nutrientes, es decir, cuando su hábitat es infértil o la disponibilidad de recursos es variable.

1.4 Objetivos

Objetivo general.

En este trabajo se pretende evaluar el efecto de algunos factores bióticos y abióticos sobre la germinación y crecimiento de plántulas de *Mammillaria magnimamma*, siendo estos procesos fisiológicos que influyen en la dinámica de la población.

Objetivos particulares.

a) Evaluar el efecto de diferentes tratamientos (altas temperaturas, HCl a diferentes concentraciones, luz, fluctuaciones de temperatura y temperatura constante), así como la edad de la semilla sobre la velocidad y porcentaje final de germinación.

b) Determinar el efecto de ciertos factores controlados (iluminación, humedad, nutrimentos y la asociación con hongos micorrizógenos) sobre el crecimiento de plántulas de *M. magnimamma*.

Capítulo 2. Especie y sitio de estudio

2.1 Descripción de la especie

Dentro de la familia Cactaceae, el género *Mammillaria* es uno de los que más se ha diversificado en México, cuenta con más de 150 especies y es prácticamente endémico de nuestro país (Innes 1990, Hunt 1992). *Mammillaria magnimamma* Haworth es una planta de forma globular un poco aplanada, su tallo es simple y en ocasiones crece de manera cespitosa formando colonias, mide de 8 a 20 cm de diámetro y tiene el ápice más o menos hundido (Figura 2.1). Los tubérculos están dispuestos en 8 y 13 series espiraladas. Su color es verde grisáceo oscuro y los tubérculos contienen un jugo lechoso en su interior. Las axilas tienen lana blanca, especialmente en el área floral; las aréolas son de romboides hasta casi circulares, hundidas y cuando son jóvenes presentan lana blanca (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada 1991).

Generalmente las espinas radiales están ausentes; presenta de 3 a 6 espinas centrales de longitud muy variable entre diferentes individuos y muy desiguales entre sí en la misma aréola. Las flores miden de 20 a 25 mm de longitud y diámetro y son de color rosado púrpuro. Sus frutos, o "chilitos" como se les conoce comúnmente, son claviformes, generalmente de 20 a 35 mm de longitud, de color rojo carmín y a veces conserva el perianto seco. Sus semillas son oblongas, miden aproximadamente 1.6 mm de longitud por 0.7mm de espesor, el hilo es lateral, la testa algo rugosa y son de color beige (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada 1991). El periodo de floración de esta especie es de febrero a julio y fructifica de marzo a agosto (Quijas en preparación).

Esta especie es muy variable en cuanto a su espinación y a su flor, pues existen ejemplares con flores amarillentas, rosadas o púrpuras, por lo que puede tener muchas sinonimias (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada 1991).

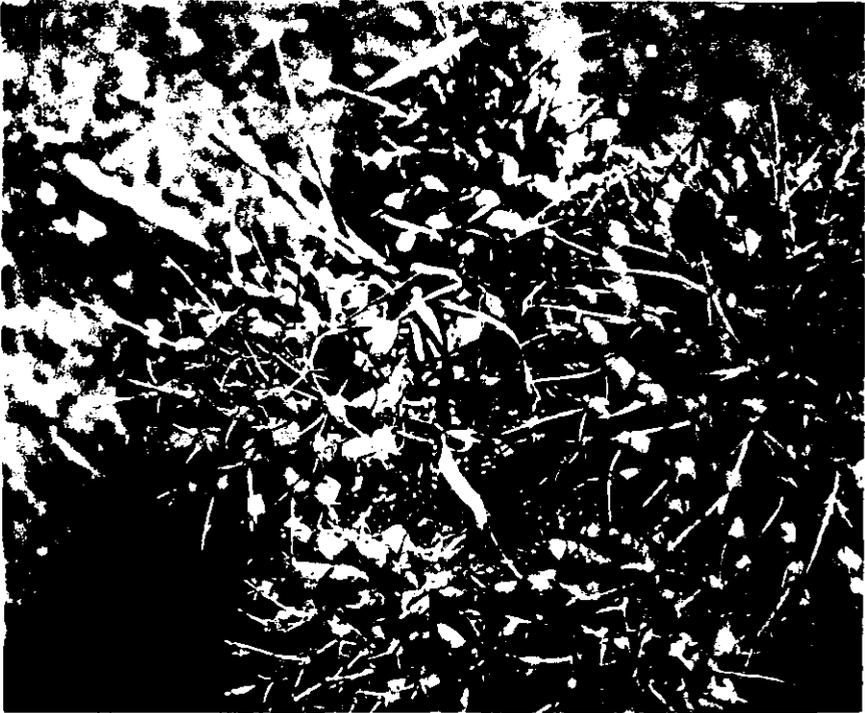


Figura 2.1. *Mammillaria magnimamma* Haworth.

El área de distribución de *M. magnimamma* incluye los estados del centro de la Altiplanicie mexicana: desde Zacatecas y San Luis Potosí en el norte, hasta México, Tlaxcala y el Distrito Federal hacia el sur; y desde Tamaulipas, Puebla y Veracruz en el este, hasta el noroeste de Michoacán y sureste de Jalisco en el poniente. Es muy abundante en los estados de México e Hidalgo. Crece principalmente en altitudes de 1700 a 2600 m s.n.m., en terrenos planos o en laderas de lomas y cerros con poca pendiente (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada 1991).

2.2 Área de estudio

La colecta de semillas se realizó en la Reserva del Pedregal de San Ángel, que está situada en la parte SW de la cuenca hidrográfica del Valle de México (Rzedowski 1994). Este ecosistema está asentado sobre el derrame de lava de la erupción del volcán Xitle y conos adyacentes que ocurrió hace aproximadamente 2500 años (Soberón *et al.* 1994).

2.2.1 Topografía

Una característica de este sitio es su gran heterogeneidad topográfica, la cual se debe a los diferentes tiempos de enfriamiento de las capas de magma, que al combinarse con los cambios en la pendiente y los accidentes del relieve, favorecieron la formación de grietas, montículos rocosos, hondonadas, hoyos, arrugas a manera de cordones, cuevas, planchas enormes de roca y fracturas que constituyen la superficie del Pedregal de San Ángel (Carrillo 1995).

2.2.2 Vegetación

La superficie original del Pedregal de San Ángel abarcaba 8000 ha y estaba ocupada por diferentes comunidades vegetales distribuidas a lo largo de un gradiente altitudinal (Rzedowski 1994). La reserva del Pedregal de San Ángel se encuentra ubicada en una de estas comunidades, que Rzedowski denominó *Senecionetum praecocis*, cuyo tipo de vegetación es un matorral xerófilo y ha sido considerada como una zona de alta riqueza florística. Esta comunidad abarcaba una superficie original de 4000 ha (la mitad del derrame) y en la actualidad se ha

reducido a 172 ha. En ella se distribuyen 301 especies de angiospermas agrupadas en 61 familias (Valiente-Banuet y de Luna 1990). Rzedowski (1994) describe la vegetación como un matorral xerófilo constituido predominantemente por un estrato herbáceo bien desarrollado, un arbustivo ligeramente menos importante y pocos elementos arbóreos.

2.2.3 Clima

La zona en la que está ubicada la Reserva se caracteriza por una estacionalidad térmica poco marcada, aunque se distingue una época relativamente fría durante diciembre, enero y febrero, seguida por una época de temperaturas más elevadas durante marzo, abril y mayo (Rzedowski 1979 en Meave *et al.* 1994); la temperatura media anual oscila entre 14-15° C con variaciones extremas que van desde los -6° C hasta los 34° C (Herrera y Almeida 1994). En contraste, el patrón de precipitación muestra una estacionalidad muy marcada; la época de lluvias se inicia en forma moderada en mayo y tiene un máximo entre junio y septiembre, en octubre la precipitación desciende notablemente y permanece con valores muy bajos de noviembre a abril (Rzedowski 1979 en Meave *et al.* 1994). La precipitación es de entre 700 y 950 mm anuales (Herrera y Almeida 1994). El clima que corresponde a esta zona es templado con un régimen de lluvias de verano (Cwbg), de acuerdo a la clasificación de Koppen (Rzedowski 1994). La combinación de las variaciones de temperatura y humedad durante el año permiten dividirlo en tres épocas para fines de la descripción de patrones fenológicos: lluvias (mayo-octubre), secas de invierno (noviembre-febrero) y secas de primavera (marzo-abril) (Meave *et al.* 1994)

2.2.4 Suelo

El suelo de la reserva ecológica del Pedregal de San Ángel se ha clasificado como basalto de olivino con microcristales (Schmitter 1994). La superficie de la lava es, en gran parte fuertemente rugosa; la erosión de la superficie expuesta a la acción del aire ha sido muy poca. Los suelos que están por encima de la capa de lava son principalmente de origen eólico y orgánico; otras fuentes de menor importancia podrían ser los productos de descomposición

de la misma lava, así como los acarreos de origen aluvial o humano. El suelo se acumula fundamentalmente en toda clase de grietas, fisuras y depresiones y su espesor no sobrepasa, en promedio, unos pocos centímetros. La profundidad promedio del suelo en la parte del derrame que corresponde a la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, es de 4.5 ± 0.27 cm y la tasa de formación de suelo es de 426.4 años/cm (Cano y Meave 1996).

Rzedowski (1994) reporta que todos los suelos sobre la lava para la zona de Ciudad Universitaria son arenoso-limosos, moderadamente ácidos (pH 6.1). La composición del suelo es de 58% de arena, 30% de limo y 12% de arcillas. Contienen una gran cantidad de materia orgánica (12.1%), de potasio (0.00119% de K) y de calcio (0.01988% de Ca), mientras que son pobres en nitrógeno (0.8% de N total, 0.00021% de NO₂, una cantidad menor de 0.00014% de NO₄), y fósforo (0.00002% de P) aprovechables, pues estos elementos se encuentran combinados con la abundante materia orgánica.

2.2.5 Perturbaciones

La reserva del Pedregal se localiza dentro de los terrenos de la UNAM a una altitud aproximada de 2300 m s.n.m. (Meave *et al.* 1994). En las últimas décadas esta zona ha estado sujeta a una gran cantidad de perturbaciones, tanto antropogénicas como naturales. Particularmente, ha tenido gran incidencia de perturbación por fuego durante la temporada de secas de primavera, que va de marzo a mayo y ha sufrido una importante reducción en el tamaño de su superficie original, que era de 80 Km² y actualmente sólo ocupa 172 has. Todo esto ha ocasionado cambios drásticos en la composición florística y a la larga puede ocasionar la desaparición de muchas especies nativas y vulnerables a las perturbaciones, tales como *Mammillaria magnimamma* y otras cactáceas. De hecho, una de las cinco especies de cactáceas que se encontraban en el Pedregal, *Mammillaria sanangelensis*, está prácticamente extinta de la zona (Carrillo 1995).

Capítulo 3. Metodología

3.1 Colecta de semillas y almacenamiento

Las semillas de *M. magnimamma* que se utilizaron en este trabajo se colectaron de frutos de diferentes individuos distribuidos en la zona posterior del Jardín Botánico. La colecta se realizó durante los meses de julio y agosto de 1996 y únicamente a partir de frutos maduros para asegurar que todas las semillas tuvieran la misma edad y no hubieran estado expuestas a condiciones ambientales posteriores a la dispersión (Grime *et al.* 1981).

Unos días después de la colecta, las semillas se separaron del fruto y se limpiaron del mucílago para evitar que se contaminaran. Se almacenaron en bolsas de papel a temperatura ambiente en el laboratorio. Un lote de semillas se sembró al cabo de un mes de la colecta y otro lote se sembró después de un año de almacenamiento.

3.2 Germinación

En las pruebas de germinación que a continuación se describen se trató de tomar en cuenta las condiciones a las que las semillas se encuentran expuestas en su medio natural antes de germinar. Por ejemplo, cuando las semillas se encuentran en el suelo en el momento en que ocurre un incendio, éstas quedan expuestas a temperaturas muy elevadas, por lo que en las pruebas de germinación las semillas se sometieron a un calentamiento a 90°C durante 4 h y 12 horas antes de sembrarlas (Figura 3.1); esto se hizo con el fin de simular las diferentes intensidades de temperaturas elevadas durante un incendio. Por otro lado, cuando los frutos son ingeridos por algunos dispersores, en este caso lagartijas, roedores y algunas aves, al pasar las semillas a través del tracto digestivo de los mismos quedan expuestas a altas concentraciones de ácidos gástricos; por ejemplo, el jugo gástrico de algunas aves domésticas fluctúa entre 1.71 y 3.5 (Sturkie 1968), para simular este efecto se sometió a las semillas, antes de la siembra, a una solución de HCl al 80% y 40%, con un pH de 0.7 y pH 1.7 respectivamente durante una hora (Godínez-Alvarez 1991; Godínez-Alvarez y Valiente-Banuet 1998).

Cuando las semillas se entierran en el suelo, se encuentran en ausencia de luz. Para simular este efecto se preparó un tratamiento en el que las semillas se mantuvieron en completa oscuridad, para lo cual se envolvieron las cajas Petri en papel aluminio. Cada caja forrada se colocó dentro de una bolsa de plástico transparente para evitar al máximo la pérdida de humedad.

Las semillas, en su medio natural, también están expuestas a las fluctuaciones de temperatura diarias. Por esta razón, la mayor parte de estos experimentos, incluyendo los lotes testigos, se realizaron en una cámara de germinación marca Conviron (modelo 1381) con temperaturas fluctuantes (30°C – 15°C, 12:12 h., la temperatura alta coincide con las horas de luz). Por último, otros dos tratamientos se mantuvieron a temperaturas constantes de 15°C y 25°C (Figura 3.1), para evaluar las diferencias de la respuesta germinativa entre la temperatura constante y fluctuante y probar si las semillas de esta especie requieren de fluctuaciones de temperatura para germinar.

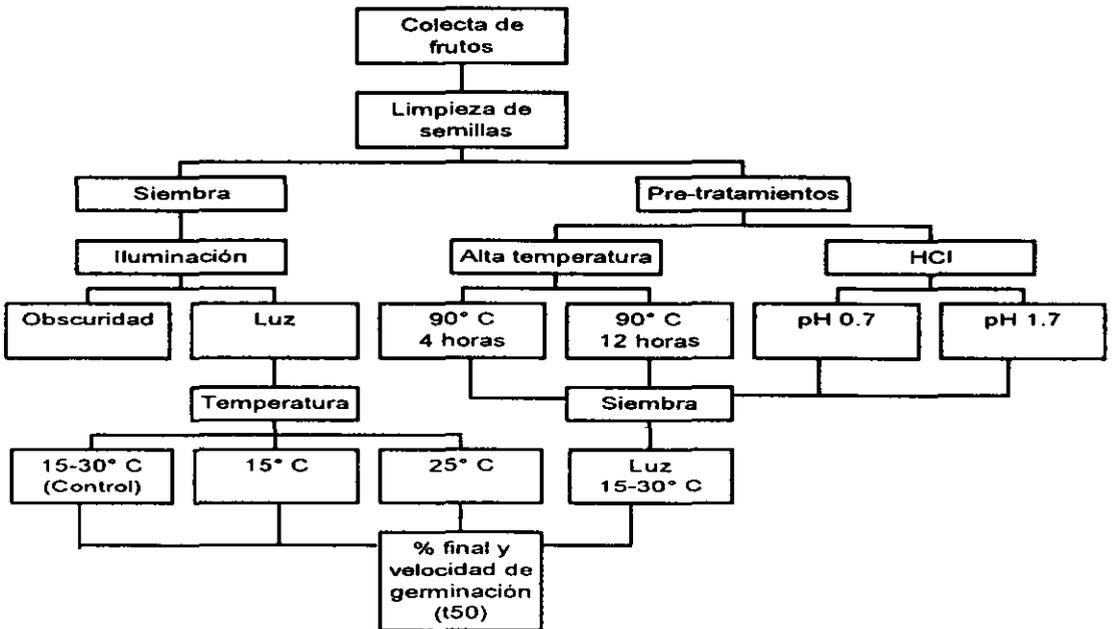


Figura 3.1. Diagrama de flujo de la metodología seguida durante los experimentos de germinación con semillas de un mes y de un año de almacenamiento.

Para estos experimentos las semillas se pusieron a germinar en cajas Petri utilizando un sustrato de agar al 2%. Previamente a la siembra, las semillas se desinfectaron sumergiéndolas en una solución de hipoclorito de sodio al 5% durante 5 minutos (Valverde 1988, Godínez-Alvarez 1991). Se sembraron 20 semillas por caja formando cinco hileras de cuatro semillas cada una. La siembra se hizo con la ayuda de un pincel y en un campo estéril. Se hicieron cuatro réplicas de cada uno de los ocho tratamientos, los cuales quedaron de la siguiente manera:

Testigo (temperatura fluctuante de 15 a 30°C en presencia de luz)*
Pretratamiento con solución de HCl a pH 0.7 durante una hora.*
Pretratamiento con solución de HCl a pH 1.7 durante una hora.*
Pretratamiento con temperatura a 90°C durante 4 horas.*
Pretratamiento con temperatura a 90°C durante 12 horas.*
Temperatura constante a 15°C.
Temperatura constante a 25°C.
Obscuridad*.

(Los tratamientos marcados con * se mantuvieron en la cámara de germinación a temperatura fluctuante de 30°C a 15°C durante el día y noche respectivamente, con un fotoperiodo de 12 horas y una humedad relativa del 35 al 90%).

Las semillas se revisaron diariamente para verificar el número diario de semillas germinadas. El experimento se detuvo cuando la cantidad de semillas germinadas se mantuvo constante. El criterio que se tomó en cuenta para considerar una semilla germinada fue la protusión de la radícula (Mayer 1980-81).

Para el análisis de resultados se tomaron en cuenta el porcentaje final de germinación, así como el porcentaje acumulado diariamente para obtener la velocidad de germinación, ya que estas dos características tienen una gran importancia ecológica (Nichols y Heydecker 1968 en Valverde 1988). El experimento se realizó con semillas de dos tiempos diferentes de almacenamiento (un mes y un año); esto se hizo para analizar el posible cambio de la respuesta de las semillas ante alguno de los factores trabajados, causado por el aumento de la edad (Valverde 1988), bajo el supuesto de la posible formación de un banco de semillas de esta especie.

Los datos de germinación se analizaron considerando la germinación final y la velocidad de germinación. Para evaluar el efecto de los diferentes factores sobre la viabilidad de las semillas, se consideraron los porcentajes finales de germinación. Tomando en cuenta que la distribución de los datos porcentuales es binomial, se les hizo una conversión a arcoseno para ajustarlos a una distribución normal (Zar 1996). Con estos datos se hizo un análisis de varianza de una vía, con el objeto de evaluar las diferencias entre los tratamientos. En caso de haber diferencias, se hizo una prueba de Scheffé para detectar con mayor precisión las diferencias entre los tratamientos.

Para evaluar el efecto de los tratamientos sobre las velocidades de germinación, obtenidas a partir de la cuantificación diaria de las semillas germinadas, se calculó la variable t_{50} , es decir, el tiempo necesario para que germine el 50% de las semillas (Thompson 1970, Grime *et al.* 1981). El efecto de los diferentes tratamientos, y de la edad, sobre la velocidad de germinación se evaluó a través de un análisis de varianza que permitió detectar diferencias significativas ($p < 0.05$) con respecto a la velocidad de germinación. Por último, se hizo una prueba de Scheffé para detectar con mayor precisión las posibles diferencias entre cada tratamiento.

3.3 Crecimiento

Para evaluar el crecimiento de plántulas de *M. magnimamma*, se pusieron a germinar 100 semillas en condiciones de temperatura constante a 25°C y fotoperiodo de 12 horas. Las plántulas de un mes de edad se transplantaron a un sustrato inerte compuesto de vermiculita y arena sílica en proporción 1:1, el cual fue esterilizado en un autoclave a 100°C durante una hora por dos días consecutivos (Guadarrama 1998). Cada plántula se colocó en una maceta de plástico que contenía aproximadamente 75g de la mezcla utilizada como sustrato; la siembra se hizo con ayuda de unas pinzas de disección. Las plántulas se sometieron a 10 tratamientos con siete réplicas cada uno, según se detalla más adelante. En este momento se realizó una cosecha inicial de plántulas, para utilizarlas en el análisis de crecimiento posterior (Fig. 3.2).

El diseño del experimento fue un factorial (2x2x2) con dos niveles de frecuencia de riego (frecuente y esporádico), dos de contenido de nutrimentos (con y sin nutrimentos) y dos de exposición luminica (100% y 40%) (Fig. 3.2). Las plantas en sombra se colocaron dentro de un cubo de malla de sombra que impide el paso del 60% de la radiación solar. El riego se realizó con c.a. 40 ml de agua destilada por maceta, una vez cada semana para el caso del riego frecuente, mientras que el riego esporádico fue una vez cada quince días (Reyes 1996).

Las plantas en los tratamientos con nutrimentos fueron regadas, una vez por mes, con una solución de Peters al 2%, en lugar de utilizar agua destilada; este fertilizante está compuesto de N,P,K en proporciones 10:30:20 respectivamente (Reyes 1996).

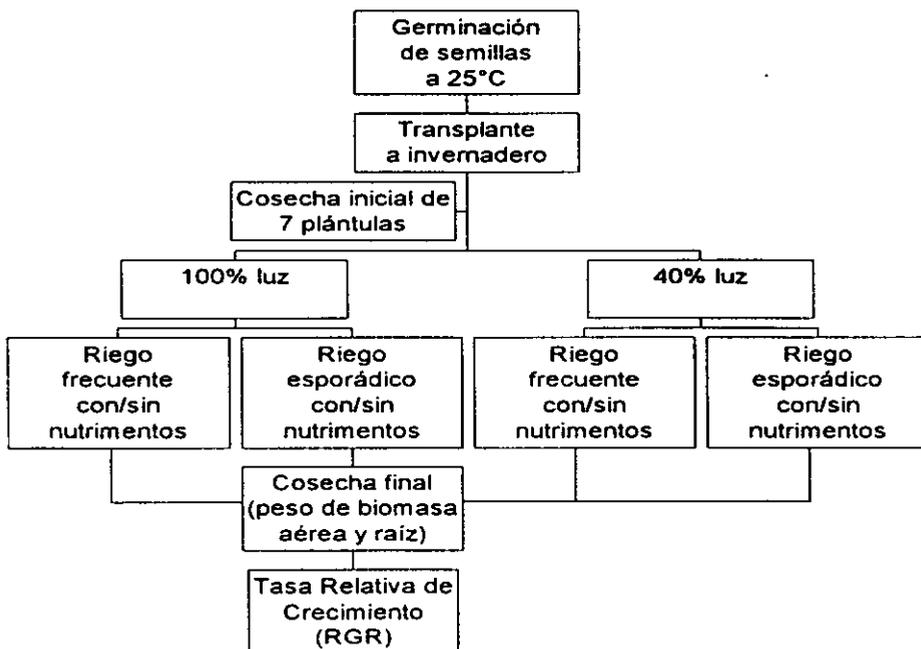


Figura 3.2. Diagrama de flujo de la metodología seguida durante el experimento de crecimiento de plántulas, bajo un diseño experimental factorial (2x2x2).

Además, se preparó un experimento complementario para evaluar el crecimiento cuando hay asociación de las raíces con hongos micorrizógenos, en estos tratamientos se aplicó riego frecuente únicamente con agua destilada y se mantuvieron expuestos al 100% de la intensidad lumínica. Los 10 tratamientos quedaron conformados de la siguiente manera:

a)

	Expuestas	(100% luz)	Sombra	(40% luz)
Riego frecuente	Con Nutrimentos n=7	Sin Nutrimentos n=7	Con Nutrimentos n=7	Sin Nutrimentos n=7
Riego esporádico	Con Nutrimentos n=7	Sin Nutrimentos n=7	Con Nutrimentos n=7	Sin Nutrimentos n=7

- b) * Con micorizas (n=7)
* Sin micorizas (n=7)

Para preparar el experimento de micorizas se colectaron muestras de raíces de la especie y suelo donde se encuentran creciendo varios individuos de *M. magnimamma* en el Pedregal, las cuales fueron revisadas para asegurar la presencia de la asociación micorrízica. Del suelo se obtuvieron las esporas mediante la técnica de separación por gradiente de sacarosa y centrifugación de Daniels y Skipper (1983), se encontraron esporas de cinco morfoespecies y se han determinado esporas de los géneros *Glomus* sp., *Acaulospora* sp. y *Gigaspora* sp. (Schenck y Pérez 1990). Las raíces se aclararon y tiñeron con azul de tripano siguiendo la técnica de Phillips y Hayman (1973), se observó la presencia de hifas y otras estructuras fúngicas en el 69.31% de las raíces de *M. magnimamma* revisadas. El inóculo consistió en el suelo del Pedregal que contiene propágulos de los hongos micorrizógenos (esporas y raíces colonizadas). Para los tratamientos sin micorizas se esterilizó el suelo en un autoclave a 100°C durante una hora dos días consecutivos (Guadarrama 1998).

Las plántulas se mantuvieron en el invernadero de la Facultad de Ciencias a una temperatura promedio de $27^{\circ}\text{C} \pm 7^{\circ}\text{C}$ y una humedad relativa del 63%, durante el periodo de junio a noviembre de 1997. Una vez que se asignaron tratamientos, las macetas se etiquetaron diferenciando estos últimos por medio de cucharitas de plástico de diferente color. Por cada tratamiento se transplantaron siete plántulas.

Para evaluar el efecto de los factores experimentales sobre la tasa de crecimiento, se cosecharon las plántulas al cabo de seis meses. Los tejidos de la parte aérea y de la raíz fueron cuidadosamente separados y se secaron a 80°C durante 48 horas para obtener el peso seco del sistema radical y de la parte aérea; esto mismo se hizo en un inicio con las siete plántulas de un mes de edad que se habían cosechado. A partir de esto se obtuvo la diferencia en peso seco entre las plántulas de un mes y seis meses de edad para calcular la Tasa Relativa de Crecimiento (RGR) y la tasa de crecimiento de la raíz en relación a la de la parte aérea (K_p), así como la proporción del peso seco del sistema radical respecto al vástago (R/S) (Hunt 1990 en Valverde 1997).

La tasa relativa de crecimiento (RGR, g/g/día) se calculó como

$$\text{RGR} = \frac{\ln W_2 - \ln W_1}{t_2 - t_1}$$

donde W_2 = biomasa seca (g) final de la planta.

W_1 = biomasa seca (g) de las plántulas cosechadas de un mes de edad al empezar el experimento.

t = tiempo en días.

En el caso de W_1 , se calculó un solo valor, determinado como la media de la biomasa seca de las siete plántulas cosechadas inicialmente (Evans 1972, Hunt 1990 en Valverde 1997).

La tasa relativa de crecimiento fue calculada por separado para las raíces y parte aérea, con el objeto de obtener Kp (Campbell y Grime 1989), que se define como

$$Kp = \frac{\text{RGR raíz}}{\text{RGR parte aérea}}$$

Por último, se calculó R/S, según la fórmula:

$$\frac{\text{Peso seco raíz}}{\text{Peso seco parte aérea}}$$

Para evaluar el efecto de los diferentes factores experimentales (nivel de exposición, frecuencia de riego y presencia de nutrimentos) sobre los diferentes parámetros de crecimiento analizados (RGR, Kp y R/S) se realizaron análisis de varianza múltiple (MANOVA) a partir de los cuales fue posible evaluar la significancia del efecto de cada factor por separado, así como de la interacción entre factores. En los casos en los que se encontró un efecto significativo de algún factor en particular sobre la variable de respuesta, se aplicaron pruebas de Scheffé para discernir entre qué tratamientos en particular se encontraban las diferencias significativas.

En el caso del experimento de micorrizas, se rehidrataron las raíces de las plantas inoculadas y no inoculadas y se tiñeron utilizando la técnica de Phillips y Hayman (1973). Posteriormente se observaron al microscopio óptico para determinar la presencia o ausencia de estructuras fúngicas colonizando las raíces de *M. magnimamma*.

En cuanto a los resultados del experimento con micorrizas, las raíces obtenidas no fueron suficientes para estandarizar el número de observaciones para cada planta, pues éstas son muy pequeñas y muy pocas. Debido a esto, la intensidad de la colonización solamente se evaluó de manera cualitativa (presencia/ausencia). No obstante, los resultados obtenidos para los parámetros de crecimiento se analizaron mediante una prueba de t.

Capítulo 4. Resultados

En esta sección se presentan primero los resultados de los experimentos de germinación de semillas de un mes y un año de almacenamiento analizando el efecto de cada factor por separado; posteriormente se presentan los resultados de crecimiento de plántulas sometidas a un experimento multifactorial con tres variables ambientales.

4.1 Germinación

De los 25 frutos que se colectaron de varios individuos de *Mammillaria magnimamma* se obtuvo un total de 2,337 semillas. Cada fruto tenía en promedio 93 ± 37 semillas ($\bar{x} \pm E.E.$).

En los experimentos realizados se observó que, en general, la germinación de las semillas, fue alta. Para las semillas de un mes de almacenamiento, el único tratamiento que presentó un porcentaje significativamente menor al resto, fue el de las semillas que se mantuvieron en completa oscuridad; en los demás tratamientos se observaron porcentajes superiores al 83%. Sin embargo, se puede observar que la velocidad a la que germinaron las semillas sí varió significativamente con los diferentes tratamientos utilizados. Aunque de acuerdo con esto, el patrón de germinación que presentan es quasi-simultáneo, es decir, casi todas las semillas germinan en un lapso corto de tiempo y se observa un solo pico de germinación.

En las pruebas con semillas de un año de almacenamiento, se presentaron diferencias significativas en la respuesta germinativa, tanto en los porcentajes finales, como en las velocidades de germinación. Cabe señalar que para el caso del tratamiento en completa oscuridad, solamente se evaluó el porcentaje final de germinación, dado que las cajas Petri se mantuvieron envueltas en papel aluminio y únicamente se descubrieron al final del experimento, por lo que no fue posible evaluar la velocidad de germinación para dicho tratamiento.

A continuación se presentan los resultados de manera particular para cada factor analizado, comparando cada tratamiento con el testigo.

a) pH

Las semillas de ambos tiempos de almacenamiento alcanzaron porcentajes finales de germinación superiores al 83% cuando se les sometió a un proceso de escarificación por HCl a diferentes concentraciones (Fig. 4.1). La Tabla 4.1 muestra que los porcentajes obtenidos a los diferentes pH no fueron significativamente diferentes entre ellos y tampoco difirieron del testigo. También se observó que las semillas almacenadas por un mes y un año tuvieron porcentajes de germinación estadísticamente equivalentes.

En cuanto a la velocidad de germinación (t_{50}), ésta tampoco se vio afectada significativamente por las diferentes concentraciones de HCl y el comportamiento de semillas jóvenes y viejas fue muy similar (Fig. 4.1, Tabla 4.1).

Tabla 4.1. Porcentaje y velocidad de germinación promedio \pm D.E. en semillas de un mes y un año de almacenamiento con pretratamientos a diferentes concentraciones de HCl. Las letras iguales indican que no hay diferencias entre los tratamientos.

Tratamiento	1 MES		1 AÑO	
	% final	t_{50}	% final	t_{50}
Testigo	95 \pm 4.1 a	6.15 \pm 1.4 a	91.25 \pm 2.5 a	8.75 \pm 3.2 a
pH 0.7	83.75 \pm 6.3 a	5.75 \pm 1.3 a	88.75 \pm 9.4 a	5.05 \pm 0.5 a
pH 1.7	86.25 \pm 8.5 a	7.7 \pm 2 a	92.5 \pm 5 a	8.85 \pm 3.6 a
F	3.8331	1.7904	0.4462	2.6580
p	0.0624	0.2215	0.6534	0.1238

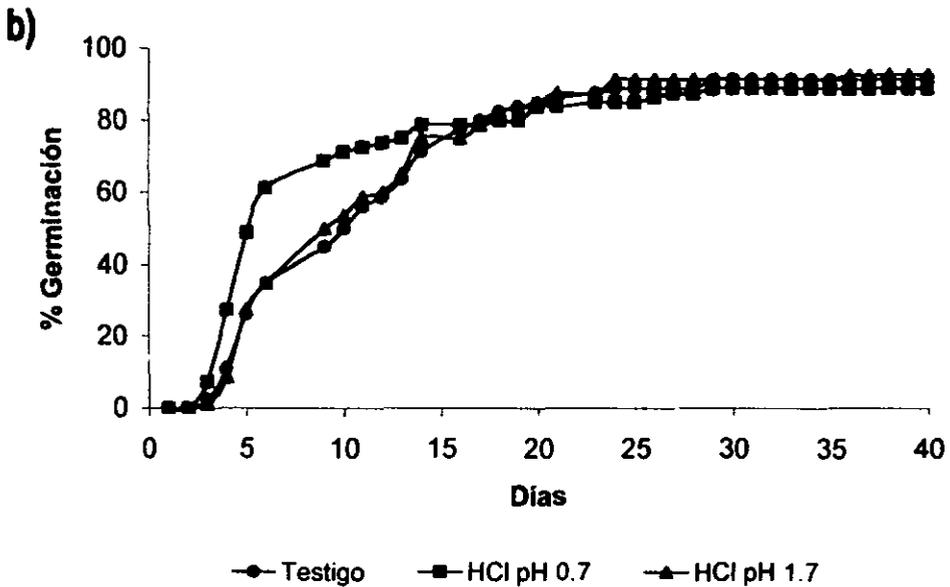
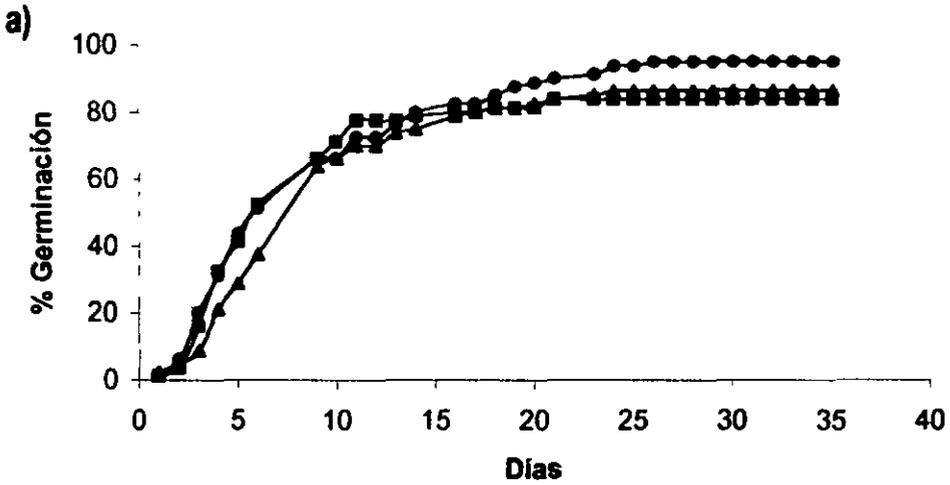


Figura 4.1. Porcentaje de germinación en semillas de *Mammillaria magnimamma* de (a) un mes y (b) un año de almacenamiento, sometidas a diferentes pretratamientos de ácido clorhídrico.

b) Pretratamiento de alta temperatura.

Con respecto a las semillas que se sometieron a un calentamiento a 90°C por diferente tiempo previo a la siembra, en la Fig. 4.2 se observa que las semillas almacenadas durante un mes tuvieron una germinación alta, mostrando un porcentaje final superior al 88%. Los diferentes tiempos de exposición a alta temperatura no afectaron de manera significativa la respuesta germinativa. Sin embargo, para las semillas de un año de almacenamiento se observaron porcentajes finales diferentes en los tres tratamientos, pues con el de cuatro horas se alcanzó sólo el 63% de germinación y en el de 12 horas sólo el 32.5%.

En la Tabla 4.2 se muestra que, para las semillas almacenadas por un mes las altas temperaturas previas a la siembra no tuvieron un efecto sobre el porcentaje final de germinación, aunque el análisis correspondiente mostró que la velocidad de germinación (t_{50}) sí se vio afectada por los pretratamientos, siendo la respuesta germinativa significativamente más lenta para el tratamiento de 12 horas. Para las semillas de un año tanto el porcentaje final como la velocidad de germinación fueron diferentes en los tres tratamientos; cabe señalar que en las semillas que se calentaron durante 12 horas no fue posible evaluar t_{50} debido a que no se alcanzó este porcentaje. Conforme aumenta la edad de las semillas, las temperaturas altas, principalmente por tiempos prolongados, afectan tanto la velocidad de germinación como la viabilidad de las semillas.

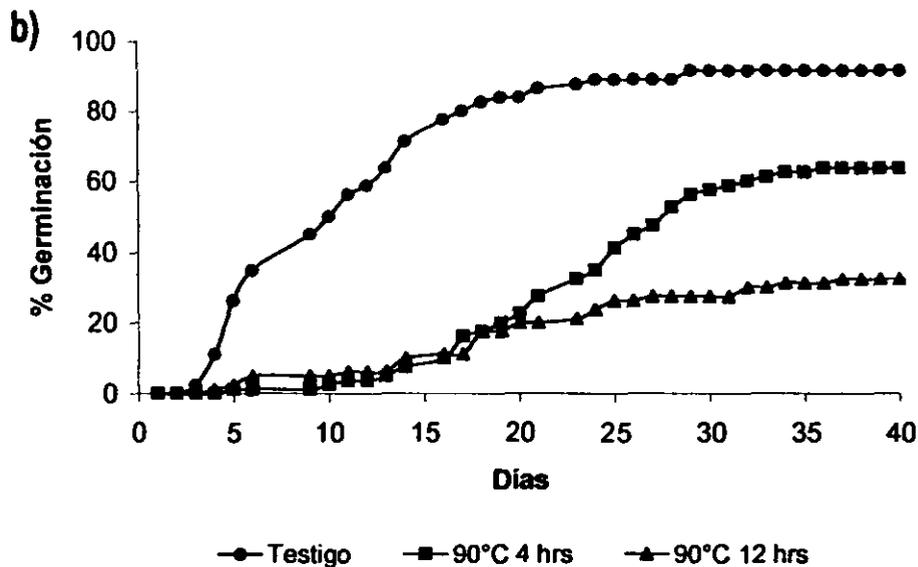
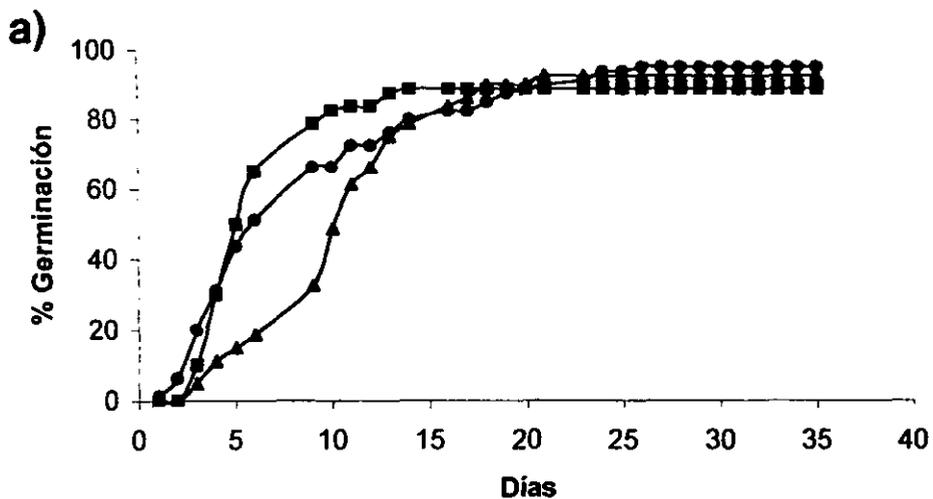


Figura 4.2. Porcentaje de germinación en semillas de *M. magnimamma* almacenadas durante (a) un mes y (b) un año, expuestas a pretratamientos de alta temperatura por diferente tiempo.

Tabla 4.2. Porcentaje y velocidad de germinación en semillas de un mes y un año de almacenamiento cuando se someten a altas temperaturas ($\bar{x} \pm D.E.$). Las letras diferentes indican diferencias entre los tratamientos, de acuerdo con las pruebas estadísticas.

Tratamiento	1 MES				1 AÑO				
	% final		t_{50}		% final		t_{50}		
Testigo	95	± 4.1	a	6.15 ± 1.4	a	91.25 ± 2.5	a	8.75 ± 3.2	a
90°C 4 hrs	88.7 ± 13.1		a	5.75 ± 1.7	a	63.75 ± 7.5	b	28 ± 2.6	b
90°C 12 hrs	92.5 ± 5		a	10.72 ± 1.3	b	32.5 ± 9.5	c	---	
F	0.0767		13.1630		84.5235		139.5055		
p	0.9267		<0.002		<0.0001		<0.0001		

c) Temperatura constante.

En la Figura 4.3 se observa que, cuando las semillas se pusieron a germinar a temperaturas constantes, los porcentajes que se alcanzaron en los dos tiempos de almacenamiento fluctuaron entre 83 y 91%. No se encontraron diferencias significativas en la respuesta germinativa cuando las semillas se mantuvieron en diferentes temperaturas constantes y tampoco difirieron del lote testigo (temperatura fluctuante). La germinación fue alta y aunque se mantuvo la respuesta quasi-simultánea, se pueden observar diferencias en el tiempo que las semillas requirieron para germinar. En la Tabla 4.3 se observa que la germinación no se vio afectada, ni con los diferentes tratamientos de temperatura constante ni con los tiempos de almacenamiento. Sin embargo, en las semillas de un mes t_{50} fue significativamente diferente para los tres tratamientos. Cuando las semillas se mantuvieron a 25°C la germinación se lleva a cabo con mayor rapidez; por el contrario, a 15°C la respuesta germinativa se vio retrasada; en el tratamiento testigo, bajo temperatura fluctuante, el tiempo requerido para germinar se encontró entre los dos anteriores. Por último, en las semillas almacenadas por un año, el tiempo de germinación (t_{50}) se vio significativamente afectado solamente cuando las semillas se mantuvieron a 15°C.

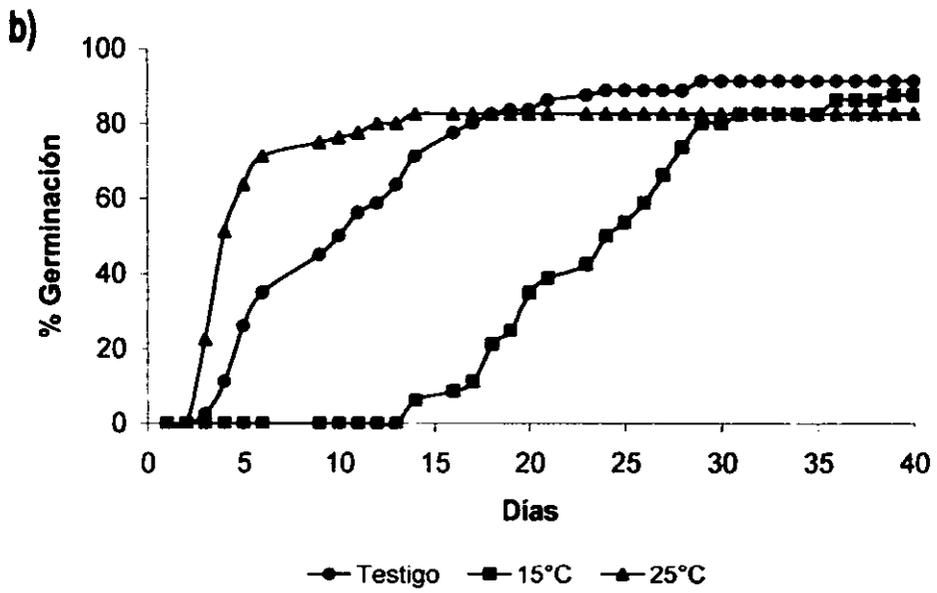
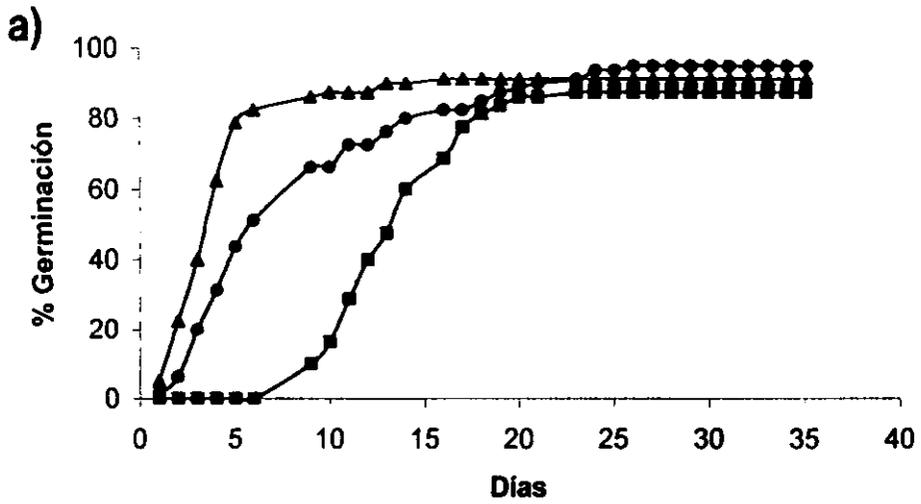


Figura 4.3. Porcentaje de germinación en semillas de *M. magnimamma* de (a) un mes y (b) un año de almacenamiento, bajo diferentes temperaturas constantes.

Tabla 4.3. Porcentaje y velocidad de germinación (t_{50}) en semillas almacenadas durante un mes y un año bajo tratamientos de temperatura constante ($\bar{x} \pm D.E.$). Las diferentes letras indican diferencias significativas ($p < 0.05$) entre los tratamientos.

Tratamiento	1 MES		1 AÑO	
	% final	t_{50}	% final	t_{50}
Testigo	95 \pm 4.1 a	6.15 \pm 1.4 a	91.25 \pm 2.5 a	8.75 \pm 3.2 a
15°C	87.5 \pm 8.6 a	13.25 \pm 1.2 b	91.25 \pm 6.3 a	23.5 \pm 2.5 b
25°C	91.2 \pm 7.5 a	3.4 \pm 0.4 c	83.75 \pm 4.8 a	4.12 \pm 0.7 a
F	1.0340	82.4824	1.9068	69.7641
p	0.3942	<0.0001	0.2039	<0.0001

d) Obscuridad.

Como ya se mencionó anteriormente, para el tratamiento en ausencia de luz solamente se pudo evaluar el porcentaje final de germinación. La Tabla 4.4 muestra que los porcentajes de germinación para las semillas de un mes de almacenamiento son significativamente menores ($p < 0.05$) que los del tratamiento control. Esto sugiere que las semillas tienen un marcado fotoblastismo positivo. En la prueba con semillas guardadas por un año en obscuridad, se obtuvo un 62% de germinación; aunque este porcentaje fue significativamente menor que el porcentaje obtenido en el tratamiento con luz, es importante notar que se alcanzó un porcentaje mayor que con semillas de un mes de edad. Esto podría indicar que el fotoblastismo positivo se va perdiendo al pasar el tiempo, y el requerimiento de luz se vuelve menos importante en semillas de mayor edad.

Tabla 4.4. Porcentaje de germinación en ausencia de luz para semillas de *M. Magnimamma* almacenadas durante un mes y un año ($\bar{x} \pm D.E.$). La prueba de t detectó diferencias significativas entre el tratamiento en obscuridad y el tratamiento control; éstas se indican por medio de letras diferentes.

Tratamiento	1 MES % final	1 AÑO % final
Testigo	95 \pm 4.1 a	91.25 \pm 2.5 a
Obscuridad	15 \pm 7.1 b	62.5 \pm 16.5 b
t	19.59	3.4286
p	0.0003	0.04

4.2 Crecimiento de Plántulas

De manera general, se pudo observar que las tasas de crecimiento individual (RGR) de las plántulas de *Mammillaria magnimamma* bajo diferentes condiciones fueron muy bajas (Tabla 4.5).

El diseño del experimento se realizó de tal manera que se pudiera evaluar el efecto de los diferentes factores a nivel individual y también en sus interacciones. Los resultados del MANOVA indican que existió un efecto significativo ($p < 0.05$) de la luz y los nutrimentos sobre la tasa de crecimiento relativo de las plantas (Tabla 4.5). Por otro lado, el suministro de agua en diferentes frecuencias no tuvo un efecto importante sobre las tasas de crecimiento de las plántulas.

Las comparaciones múltiples realizadas con la prueba de Scheffé indicaron que, el valor más alto de la tasa de crecimiento se presentó cuando las plántulas se mantuvieron expuestas a una intensidad lumínica del 100%, con riego frecuente y en un sustrato con nutrimentos (Tabla 4.5, Fig. 4.4a). Como tendencia general, se observó que las plántulas con RGR más rápidas crecieron en los tratamientos con un régimen rico en nutrimentos, sin afectar de manera importante la frecuencia con la que se regaron. La disminución en la intensidad lumínica provocó una ligera disminución en la tasa relativa de crecimiento, sobre todo en las plantas que crecieron en presencia de nutrimentos.

Los resultados estadísticos de la Tabla 4.5 muestran que los factores que de manera independiente tuvieron un efecto significativo en la tasa relativa de crecimiento de las plántulas, fueron la luz y los nutrimentos. También se observa que cuando interactúan la luz y el riego, éstos no afectan de manera importante el crecimiento obtenido con los diferentes tratamientos; lo mismo sucede cuando el riego y los nutrimentos actúan de manera conjunta. Sin embargo, cuando hay interacción de la luz con los nutrimentos, los valores de RGR de los diferentes tratamientos se pueden modificar significativamente. Es importante mencionar que cuando interactúan los tres factores, los cambios en la tasa de crecimiento no son significativamente importantes.

Tabla 4.5. Tasa relativa de crecimiento promedio (RGR-g/g/día) de plántulas de *Mammillaria magnimamma* bajo diferentes condiciones de riego, nutrientes e intensidad luminica ($x \pm D.E.$). El MANOVA detectó un efecto significativo (*) de la luz y los nutrientes. Las diferentes letras indican diferencias entre los tratamientos, de acuerdo a la prueba de Scheffé.

	INTENSIDAD LUMINICA 100%		INTENSIDAD LUMINICA 40%	
	CON NUTRIMENTOS	SIN NUTRIMENTOS	CON NUTRIMENTOS	SIN NUTRIMENTOS
Riego Frecuente	0.0269 \pm 0.003 a	0.0142 \pm 0.004 c	0.0187 \pm 0.0006 abc	0.0154 \pm 0.002 c
Riego Esporádico	0.0232 \pm 0.002 ab	0.171 \pm 0.003 bc	0.0185 \pm 0.001 bc	0.0154 \pm 0.001 c
Resultados estadísticos	(MANOVA)			
Efecto de:	F	p		
Luz (1)	12.970*	0.0009*		
Riego (2)	0.064	0.801		
Nutrientes (3)	44.890*	0.0001*		
1-2	0.023	0.880		
1-3	11.087*	0.002*		
2-3	3.501	0.069		
1-2-3	3.004	0.091		

Por otro lado, también se evaluó el efecto de los diferentes factores de manera independiente, así como la interacción entre ellos, sobre la tasa relativa de crecimiento de la parte aérea y de la raíz.

En cuanto a la velocidad de crecimiento de la parte hipógea, los resultados de la prueba correspondiente indican que, al igual que en el crecimiento total, las tasas de crecimiento fueron significativamente mayores ($p < 0.05$) en las plantas con 100% de luz, nutrientes y riego frecuente. En la Tabla 4.6 es posible observar que uno de los factores más importantes sobre el crecimiento de la raíz fue la presencia de nutrientes. En la Fig. 4.4b se puede apreciar que no se detectaron diferencias importantes entre el resto de los tratamientos. De modo que los factores que de manera independiente afectan el crecimiento de la raíz,

son la luz y los nutrientes. En cuanto al riego, se observó que no tiene efectos importantes, ya que cuando interactúa el riego con la luz o con los nutrientes la tasa de crecimiento de las raíces no cambia. Sin embargo, cuando se combina el riego con la luz y con los nutrientes, el efecto que tienen sobre las tasas de crecimiento es importante, del mismo modo que cuando interactúan solamente la luz y los nutrientes.

Tabla 4.6. Tasa relativa de crecimiento (RGR) del sistema radical de plántulas de *M. magnimamma* bajo diferentes condiciones ($\bar{x} \pm D.E.$). Los resultados estadísticos (MANOVA) detectaron efectos significativos (*) ($p < 0.05$) de los factores y sus interacciones. La prueba de Scheffé detectó diferencias entre los tratamientos que se indican con diferentes letras.

	INTENSIDAD LUMINICA 100%		INTENSIDAD LUMINICA 40%	
	CON NUTRIMENTOS	SIN NUTRIMENTOS	CON NUTRIMENTOS	SIN NUTRIMENTOS
Riego Frecuente	0.0269 \pm 0.004 a	0.0166 \pm 0.003 b	0.0161 \pm 0.001 ab	0.0164 \pm 0.002 b
Riego Esporádico	0.0214 \pm 0.003 ab	0.0192 \pm 0.003 b	0.0195 \pm 0.003 ab	0.0162 \pm 0.004 b
Resultados Efecto de:	estadísticos F	(MANOVA) p		
Luz (1)	12.630*	0.001*		
Riego (2)	00.240	0.961		
Nutrientos (3)	11.850*	0.001*		
1-2	1.790	0.188		
1-3	4.485*	0.041*		
2-3	0.930	0.341		
1-2-3	6.706*	0.013*		

son la luz y los nutrimentos. En cuanto al riego, se observó que no tiene efectos importantes, ya que cuando interactúa el riego con la luz o con los nutrimentos la tasa de crecimiento de las raíces no cambia. Sin embargo, cuando se combina el riego con la luz y con los nutrimentos, el efecto que tienen sobre las tasas de crecimiento es importante, del mismo modo que cuando interactúan solamente la luz y los nutrimentos.

Tabla 4.6. Tasa relativa de crecimiento (RGR) del sistema radical de plántulas de *M. magnimamma* bajo diferentes condiciones ($\bar{x} \pm D.E.$). Los resultados estadísticos (MANOVA) detectaron efectos significativos (*) ($p < 0.05$) de los factores y sus interacciones. La prueba de Scheffé detectó diferencias entre los tratamientos que se indican con diferentes letras.

	INTENSIDAD LUMINICA 100%		INTENSIDAD LUMINICA 40%	
	CON NUTRIMENTOS	SIN NUTRIMENTOS	CON NUTRIMENTOS	SIN NUTRIMENTOS
Riego Frecuente	0.0269 \pm 0.004 a	0.0166 \pm 0.003 b	0.0161 \pm 0.001 ab	0.0164 \pm 0.002 b
Riego Esporádico	0.0214 \pm 0.003 ab	0.0192 \pm 0.003 b	0.0195 \pm 0.003 ab	0.0162 \pm 0.004 b
Resultados Efecto de:	estadísticos F	(MANOVA) p		
Luz (1)	12.630*	0.001*		
Riego (2)	00.240	0.961		
Nutrimentos (3)	11.850*	0.001*		
1-2	1.790	0.188		
1-3	4.485*	0.041*		
2-3	0.930	0.341		
1-2-3	6.706*	0.013*		

Con respecto a la tasa de crecimiento de la parte aérea, la Tabla 4.7 y la Fig. 4.4c muestran que se presentó el mismo comportamiento que en el caso de la raíz. La tasa de crecimiento de la parte aérea fue mayor en condiciones de exposición total a la luz, suministro de nutrimentos y riego frecuente. Los factores que tuvieron una influencia significativa fueron los nutrimentos ($p < 0.0001$) y la luz ($p < 0.004$) ya sea de manera independiente o conjunta, mientras que la frecuencia de riego no tuvo un efecto significativo.

Tabla 4.7. Tasa relativa de crecimiento (RGR) de la parte aérea de plántulas de *M. magnimamma* ($\bar{x} \pm D.E.$). El MANOVA detectó efectos significativos (*) de la luz y los nutrimentos. Las diferentes letras indican diferencias entre los tratamientos de acuerdo a la prueba de Scheffé.

	INTENSIDAD LUMINICA 100%		INTENSIDAD LUMINICA 40%	
	CON NUTRIMENTOS	SIN NUTRIMENTOS	CON NUTRIMENTOS	SIN NUTRIMENTOS
Riego Frecuente	0.0269 \pm 0.003 a	0.0132 \pm 0.005 c	0.0192 \pm 0.001 abc	0.0150 \pm 0.003 c
Riego Esporádico	0.0235 \pm 0.002 ab	0.0161 \pm 0.004 c	0.0181 \pm 0.001 bc	0.0150 \pm 0.001 c
Resultados estadísticos	(MANOVA)			
Efecto de:	F	p		
Luz (1)	9.186*	0.004*		
Riego (2)	0.136	0.714		
Nutrimentos (3)	47.140*	0.0001*		
1-2	0.028	0.871		
1-3	11.097*	0.002*		
2-3	3.201	0.081		
1-2-3	1.619	0.211		

Respecto a la velocidad de crecimiento de la parte hipógea en relación a la parte aérea (Kp), el MANOVA mostró que los diferentes factores no influyen de manera significativa ($p < 0.05$) sobre la tasa de crecimiento diferencial del sistema radical o del tallo (Tabla 4.8, Fig. 4.4d). Se observa que no hay diferencias en el efecto de los factores, ni cuando actúan de manera independiente, ni cuando se conjuntan con el resto de los factores.

Tabla 4.8. Velocidad de crecimiento en la raíz con respecto al tallo (Kp) ($\bar{x} \pm D.E.$). Las letras iguales indican que no existen diferencias ($p < 0.05$) entre los tratamientos, de acuerdo a los resultados de los análisis estadísticos.

	INTENSIDAD LUMINICA 100%		INTENSIDAD LUMINICA 40%	
	CON NUTRIMENTOS	SIN NUTRIMENTOS	CON NUTRIMENTOS	SIN NUTRIMENTOS
Riego Frecuente	0.9975 \pm 0.06 a	1.6676 \pm 1.3 a	0.8422 \pm 0.13 a	1.1213 \pm 0.22 a
Riego Esporádico	0.9085 \pm 0.08 a	1.2358 \pm 0.33 a	1.0777 \pm 0.13 a	1.0788 \pm 0.27 a
Resultados estadísticos	(MANOVA)			
Efecto de:	F	p		
Luz (1)	0.934	0.338		
Riego (2)	0.212	0.647		
Nutrientes (3)	3.225	0.080		
1-2	1.006	0.322		
1-3	1.016	0.319		
2-3	0.761	0.389		
1-2-3	0.008	0.928		

El patrón de distribución de biomasa de la parte subterránea o de la aérea se muestra por la proporción raíz/vástago (R/S) presentada en la Tabla 4.9 y en la Fig. 4.4e. En esta especie se observa que aunque los nutrimentos tienen un efecto significativo sobre la proporción R/S, solamente ocurre cuando actúan de manera independiente, pues cuando se conjunta con la intensidad lumínica y/o el riego no se presentaron diferencias significativas entre las proporciones R/S de los tratamientos que se regaron con agua destilada o con fertilizante. De modo que los distintos factores no tienen un efecto importante sobre la asignación diferencial de recursos a la producción de biomasa de la parte hipógea o aérea.

Tabla 4.9. Proporción de biomasa asignada al sistema radical respecto al vástago (R/S) ($\bar{x} \pm D.E.$). Los resultados estadísticos detectaron un efecto significativo (*) de los nutrimentos.

	INTENSIDAD LUMINICA 100%		INTENSIDAD LUMINICA 40%	
	CON NUTRIMENTOS	SIN NUTRIMENTOS	CON NUTRIMENTOS	SIN NUTRIMENTOS
Riego Frecuente	0.2623 \pm 0.07 a	0.4799 \pm 0.27 a	0.1654 \pm 0.0 a	0.3438 \pm 0.13 a
Riego Esporádico	0.1925 \pm 0.06 a	0.5039 \pm 0.37 a	0.3323 \pm 0.1 a	0.3719 \pm 0.30 a
Resultados Efecto de:	estadísticos	(MANOVA)		
Luz (1)	F	p		
Riego (2)	0.580	0.451		
Nutrimentos (3)	0.255	0.616		
1-2	6.393*	0.015*		
1-3	0.664	0.420		
2-3	1.107	0.299		
1-2-3	0.023	0.880		
	0.620	0.436		

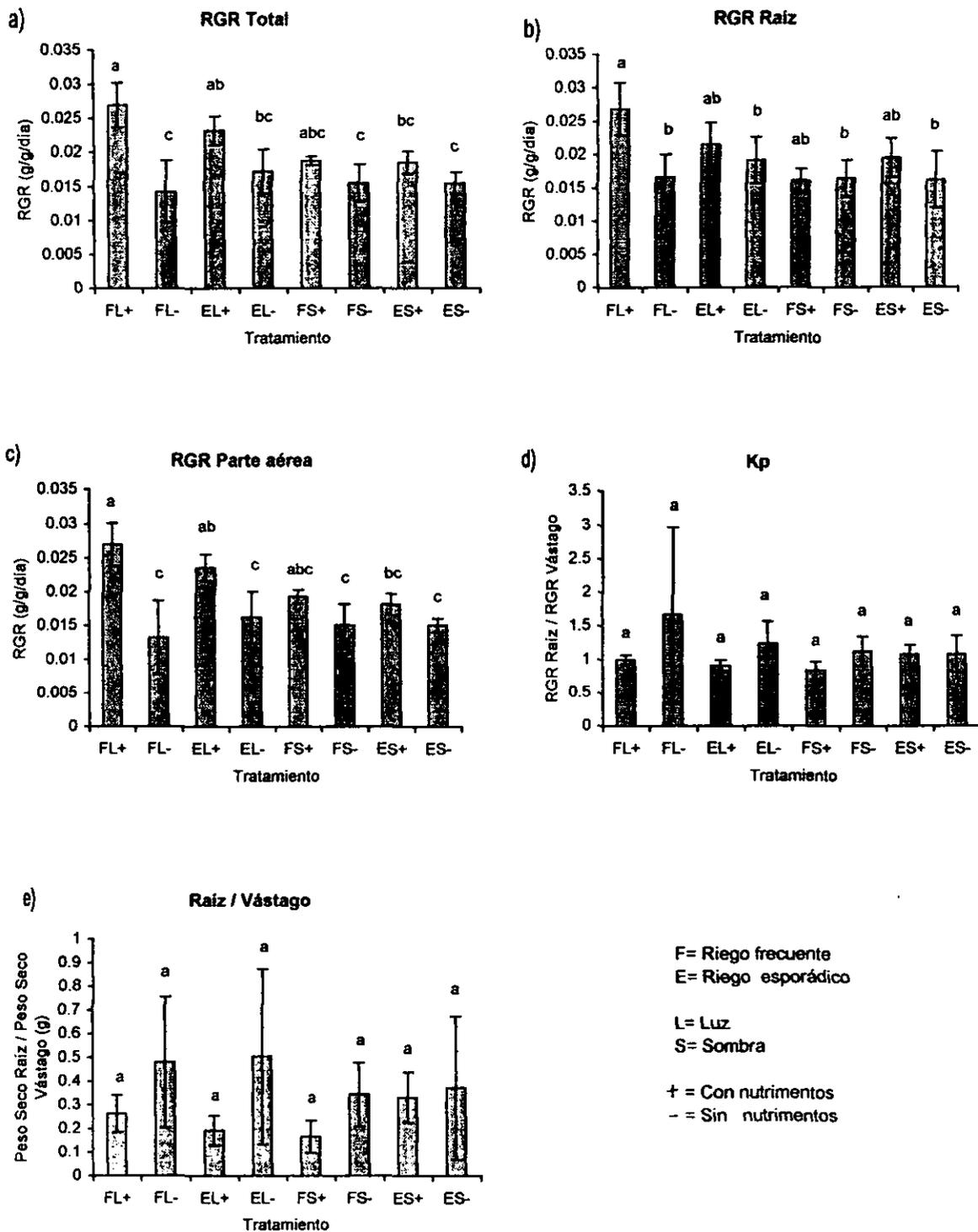


Figura 4.4. Parámetros de crecimiento evaluados en plántulas de *Mammillaria magnimamma* ($\bar{X} \pm D.E.$). Las letras de las columnas indican diferencias significativas entre los tratamientos.

Respecto al experimento con micorrizas, se presentaron algunos contratiempos, por lo que la evaluación de la presencia o ausencia de colonización por hongos micorrizógenos, se hizo sólo de manera cualitativa (presencia/ausencia). Aparentemente hubo contaminación de esporas micorrízicas en el lote "sin micorrizas", de tal manera que en ambos tratamientos se observó la asociación. Sin embargo, cabe señalar que en las plantas del tratamiento "sin micorrizas" la intensidad de dicha colonización fue menor (de acuerdo a una apreciación cualitativa al microscopio) que en el tratamiento "con micorrizas". A pesar de ello, la prueba de t indicó que no existieron diferencias significativas entre los dos lotes en ninguno de los parámetros de crecimiento analizados (Tabla 4.10, Fig.4.5). Nótese, sin embargo, que los valores de RGR fueron ligeramente más altos en el lote originalmente clasificado como "sin micorrizas" (Tabla 4.10), y fue también en este lote en donde se obtuvieron valores de Kp y de R/S ligeramente mayores que en el lote "con micorrizas".

Tabla 4.10. Parámetros de crecimiento para el experimento de asociación micorrízica ($\bar{X} \pm D.E.$). La prueba de t indicó que no existen diferencias significativas entre ambos tratamientos.

Parámetros de crecimiento	Con micorrizas	Sin micorrizas	t	p
RGR Total	0.0247 ± 0.001 a	0.0283 ± 0.002 a	2.49	0.067
RGR Raíz	0.0226 ± 0.001 a	0.0277 ± 0.003 a	2.20	0.092
RGR Tallo	0.0250 ± 0.001 a	0.0283 ± 0.002 a	2.43	0.071
Kp	0.9043 ± 0.013 a	0.9795 ± 0.090 a	1.63	0.177
R/S	0.1765 ± 0.006 a	0.2657 ± 0.001 a	1.65	0.173

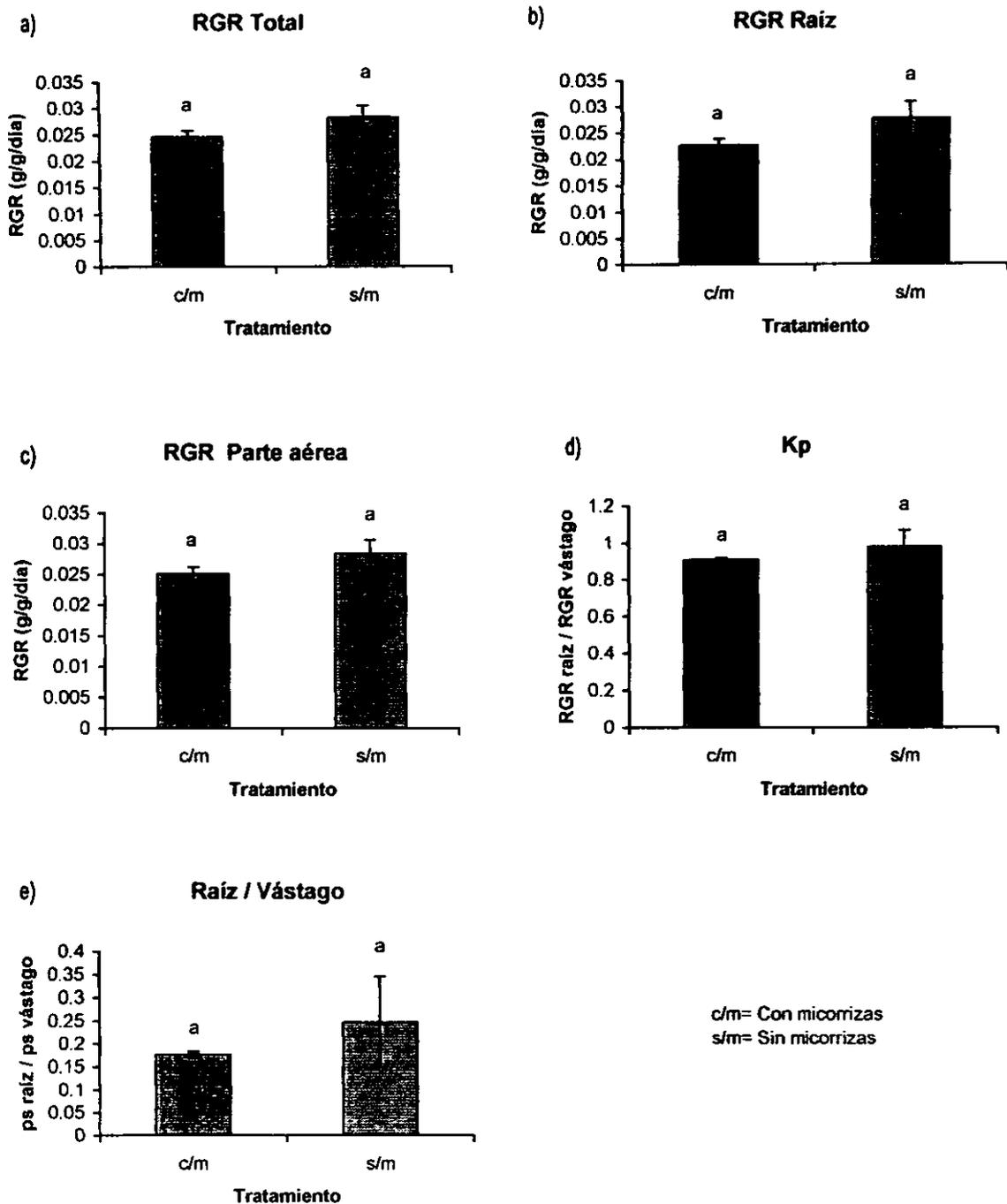


Figura 4.5. Parámetros de crecimiento evaluados en plántulas de *M. magnimamma* ($\bar{X} \pm D.E.$). Las letras iguales de las columnas indican que no existen diferencias significativas entre los tratamientos.

Capítulo 5. Discusión

La germinación es un proceso muy importante en el ciclo de vida de las plantas, pues marca la transición de un estado en el que el embrión latente se encuentra relativamente seguro dentro de la testa, a una forma metabólicamente activa y vulnerable, la plántula (Bewley y Black 1994). La etapa del ciclo de vida que comprende germinación y establecimiento se considera de alto riesgo para la sobrevivencia y permanencia de una especie dentro de una comunidad. Es en esta etapa donde la respuesta de la especie a diferentes tratamientos se espera que sea más sensible y también cuando la influencia de los diferentes factores ambientales puede ser más fácilmente detectada (Rincón y Huante 1989). En su medio natural las semillas se encuentran sometidas a una gran cantidad de factores bióticos y abióticos que afectan de manera determinante su germinación; la interacción entre varios de ellos es lo que determina en un momento dado su respuesta germinativa (Roberts 1981).

Las condiciones que se evaluaron durante los experimentos de este trabajo, son solo una pequeña representación de lo que pudiera suceder en la naturaleza, pues la forma en que los diversos factores bióticos y abióticos interactúan entre sí es muy compleja. De hecho, es recomendable que los experimentos de laboratorio se complementen con experimentos de campo; sin embargo, el trabajo de laboratorio permite evaluar de manera más clara el efecto de diferentes factores por separado en condiciones controladas, sobre la respuesta germinativa.

5.1 Germinación

Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia (1984) sugieren que las características fisiológicas de latencia, viabilidad y germinación de las semillas, reflejan la naturaleza del ambiente en el que ocurre el establecimiento de las plantas que las producen. Especialmente en hábitats desérticos, las semillas tienen que enfrentar condiciones ambientales adversas antes y durante su germinación, tales como fluctuaciones extremas de temperatura, baja humedad edáfica y deficiencia de

nutrimentos en el suelo, especialmente de los que afectan el metabolismo de las plántulas en desarrollo (El-Sharkawi 1989, Gutterman 1990).

a) Porcentaje de germinación

Bravo-Hollis (1978) afirma que muchas especies de cactáceas producen una gran cantidad de semillas, de las cuales muy pocas llegan a germinar y a establecerse como plántulas. Esto puede deberse a diversas causas, como las condiciones desfavorables para la germinación a que quedan expuestas al ser diseminadas, la falta de un microclima que proteja el desarrollo de las plántulas y los altos niveles de depredación por hormigas, aves, mamíferos y algunos reptiles. Sin embargo, las semillas muestran una diversidad enorme de características adaptativas que les permiten sobrevivir, al menos en número suficiente para asegurar la perpetuación de las especies, a los factores destructivos del tiempo y del medio ambiente, incluidos las interacciones con parásitos y predadores, aunque el número de semillas vivas se va reduciendo con el transcurso del tiempo desde el momento en que son diseminadas (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1984).

En el caso de *Mammillaria magnimamma*, cada fruto produce un promedio de 93 ± 37 semillas, la mayor parte de las cuales son viables. En la mayoría de los tratamientos se alcanzaron porcentajes de germinación superiores al 80%. Los resultados que se obtuvieron muestran que el efecto sobre la germinación de la mayoría de los tratamientos aplicados no fue importante. Esto sugiere que las semillas de *M. magnimamma* son muy plásticas, pues son capaces de germinar bajo condiciones muy diversas.

HCl.

Pudimos observar que los diferentes pretratamientos con ácido clorhídrico no afectaron de manera importante los porcentajes de germinación de *M. magnimamma*. De manera similar, Godínez-Alvarez (1991) y Godínez-Alvarez y Valiente-Banuet (1998) reportan que los porcentajes de germinación obtenidos con semillas de siete especies de cactáceas no se vieron afectados después de la inmersión en HCl durante una hora. A su vez, las semillas de *Carnegiea gigantea*

y *Stenocereus thurberi* alcanzan porcentajes del 100 y 94%, respectivamente, después de una inmersión en HCl durante tres horas (Mc Donough 1964). Esto sugiere que, cuando algunos animales ingieren los frutos de estas especies, los ácidos gástricos a los que quedan expuestas las semillas no afectan al embrión y éstas pueden germinar después de ser dispersadas. Por otro lado, en algunas especies, tales como *Pachycereus pringlei* y *P. hollianus*, la exposición de sus semillas a los ácidos gástricos puede favorecer una mayor germinación, como lo reportan Nolasco *et al.* (1996) y Godínez-Alvarez y Valiente-Banuet (1998). Sin embargo, los resultados de este trabajo indican que las semillas de *M. magnimamma* no requieren de la escarificación causada por el paso a través del tracto digestivo de sus dispersores, por lo que el principal papel de éstos puede ser solamente el transporte de las semillas, pues son capaces de germinar con sólo tener la humedad suficiente.

Temperaturas constantes.

Es común que las plantas nativas de una región particular muestren requerimientos de temperatura característicos, ya que se encuentran adaptadas a las condiciones de temperatura que prevalecen en su ambiente (Bewley y Black 1994). 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 sea máxima en cada hábitat (Meyer *et al.* 1989). Generalmente, las semillas de especies de zonas áridas germinan en un intervalo amplio de temperaturas que varía de 17 a 34°C, con un promedio de 25°C (Nobel 1988).

En el presente estudio, los porcentajes de germinación obtenidos con semillas que se mantuvieron a temperaturas constantes (15 y 25°C) fueron altos y las diferencias respecto al porcentaje que se alcanzó en el tratamiento control, el cual se mantuvo a temperatura fluctuante, no fueron significativos. Esto indica que las semillas de *M. magnimamma* presentan tolerancia a las variaciones de temperatura, al igual que otras especies de esta familia.

Por ejemplo, *Echinocactus platyacanthus*, *Ferocactus robustus*, *F. flavovirens*, *Cephalocereus chrysacanthus*, *Neobuxbaumia tetetzo* y *Pachycereus hollianus* germinan en un intervalo de temperaturas de 10 a 40°C, alcanzando porcentajes mayores entre 15 y 30°C sin que las fluctuaciones de temperatura afecten de manera importante la respuesta germinativa (Rojas-Aréchiga *et al.* 1998).

Una forma de control de la germinación por temperatura se presenta en semillas cuya germinación se induce sólo por una alternancia de temperaturas, pues en el desierto las fluctuaciones diurnas de temperatura son muy drásticas y más aún a nivel de la superficie del suelo (Koller 1969, Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1982). Fearn (1981) reporta que las temperaturas alternantes promueven más la germinación que las constantes y Godínez-Alvarez (1991) encontró que en tres de las ocho especies de cactáceas con las que trabajó, la fluctuación de la temperatura produjo una respuesta germinativa más alta que bajo temperatura constante. En este trabajo, los porcentajes de semillas que germinaron en temperaturas fluctuantes y constantes fueron muy similares, de modo que el factor temperatura no parece ser importante para la germinación de las semillas de *M. magnimamma*. Esta plasticidad para responder a las diferentes temperaturas, posiblemente favorece la amplia distribución de la especie, principalmente en zonas donde hay fluctuaciones diarias de temperatura importantes; por ejemplo en el Pedregal de San Ángel, las fluctuaciones diarias de la temperatura ambiente van de los 15 a los 30°C (Castillo com. pers.) 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. Esto puede ser importante en semillas que respondan a la luz, como se verá más adelante.

Altas temperaturas.

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 ven expuestas a altas temperaturas, lo que probablemente acelera la maduración del embrión (Capon y Van Asdall 1967).

Los resultados observados en semillas de *M. magnimamma* sugieren que, cuando las semillas permanecen en el suelo y quedan expuestas a un incendio (simulado por los pretratamientos de altas temperaturas), la respuesta germinativa de las semillas jóvenes (un mes de almacenamiento) no se ve afectada. Sin embargo, cuando las semillas han sido almacenadas por un año y posteriormente se ven expuestas a temperaturas elevadas, los porcentajes de germinación disminuyen, principalmente cuando el periodo de exposición es largo, como en el caso del tratamiento de 90°C durante 12 horas. Fearn (1981) hace algunas observaciones sobre el efecto de la temperatura en la germinación de cactáceas y sugiere que el intervalo de respuesta a la temperatura depende de la edad de la semilla. En este trabajo, probablemente con los tratamientos que simulaban las temperaturas a las que las semillas quedan expuestas durante un incendio, los porcentajes de germinación disminuyeron debido a que la viabilidad del embrión se vio afectada y no porque se induzca algún tipo de latencia secundaria. En este sentido, (Berrie 1987) reporta que, con respecto al efecto de las altas temperaturas, estas pueden romper la latencia de muchos tipos de semillas, aunque más frecuentemente la inducen, pero esta latencia puede ser rota por una exposición a la luz.

Luz.

Muchas plantas perennes de zonas desérticas, como las cactáceas, no presentan ningún tipo de latencia (Gutterman 1990). En este tipo de ambientes la luz no es un factor limitante; sin embargo, muchas veces las semillas que permanecen enterradas requieren de cierta cantidad y calidad de luz para poder germinar (Fenner 1985, Rojas-Aréchiga *et al.* 1997). Este requerimiento de luz puede ser eliminado o aminorado por las fluctuaciones de temperatura que se

presentan, ya que pueden inducir la germinación en la oscuridad; esto se debe a que los cambios en la temperatura pueden interferir con la forma activa del fitocromo (Pfr) (Pons 1992, Probert 1992).

En este caso, aunque las semillas de *M. magnimamma* sometidas a completa oscuridad se mantuvieron a temperatura fluctuante, el porcentaje de semillas que logró germinar fue muy bajo, por lo que se puede decir que las semillas de esta especie muestran un fotoblastismo positivo.

Se ha sugerido que, en algunas cactáceas, existe una relación entre la forma de vida y el fotoblastismo, de modo que las semillas de algunas especies columnares son indiferentes a la luz, mientras que las semillas de algunas especies toneliformes y globosas son fotoblásticas positivas bajo temperaturas constantes y fluctuantes (Rojas-Aréchiga *et al.* 1997). Quizá los requerimientos de luz están relacionados con la distribución vertical de la temperatura durante el día, de tal manera que los cactus toneliformes, al igual que los globosos, están más expuestos a las variaciones de temperaturas altas y bajas que se dan a nivel del suelo, respecto a los columnares, por lo que *M. magnimamma* muestra el mismo comportamiento fotoblástico que siguen las especies globosas.

En ambientes desérticos, donde la luz no es un factor limitante, los suelos arenosos pueden modificar el flujo de fotones y la calidad de la luz subterránea (relación R:RL), de acuerdo al color y al tamaño de los granos de arena y la humedad del suelo (Tester y Morris 1987 en Rojas-Aréchiga *et al.* 1997). Las especies indiferentes a la luz, tales como las semillas de algunos cactus columnares, pueden germinar si están enterradas más profundamente que las semillas de cactus toneliformes. Esto tiene como consecuencia que estén mejor protegidas de los depredadores y que tengan mayor disponibilidad de humedad gracias a las capas de suelo. Además, las especies columnares tienen semillas más grandes y pesadas que los cactus toneliformes con fotoblastismo positivo, lo cual sugiere que tienen una mayor cantidad de reservas. Así, las plántulas provenientes de semillas enterradas pueden tener una mejor oportunidad de

alcanzar la superficie del suelo que aquellas que emergen de semillas más pequeñas (Rojas-Aréchiga, *et al.* 1997).

La mayoría de las semillas que requieren de luz para germinar, son pequeñas, tal como las de *M. magnimamma*. Sin embargo, es importante notar que en esta especie los requerimientos de luz van disminuyendo conforme aumenta la edad de las semillas. Esto coincide con lo reportado por Rooden *et al.* (1970, en Orozco-Segovia 1986), quienes indican que una de las modificaciones más frecuentes después de un tiempo de almacenamiento en seco es la pérdida del requerimiento de luz.

b) Velocidad de germinación

Las plantas de rápida germinación tienden a formar bancos de muy poca duración, que sólo existen durante la época de fructificación (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1984). Este es el caso de muchas cactáceas y otras plantas perennes características de zonas áridas, cuyas semillas generalmente no forman bancos de semillas persistentes (Gutterman 1991). Las semillas de *M. magnimamma* presentan un patrón de germinación quasi-simultáneo, es decir, la mayoría de las semillas germinan en un periodo corto de tiempo, observándose un solo pico de germinación (Salisbury 1961, en Roberts 1972). De acuerdo con las observaciones fenológicas de la especie, la fructificación ocurre entre los meses de marzo y agosto, presentando un pico en junio y julio (Quijas en preparación), cuando la disponibilidad de agua es alta; seguramente esto posibilita una germinación rápida y aumenta las posibilidades de establecimiento durante la época en la que aún hay suficiente humedad.

Aunque la especie en estudio presentó un comportamiento germinativo quasi-simultáneo, la respuesta germinativa se vio retrasada con los tratamientos de temperaturas extremas, es decir, 15°C constantes y pretratamientos de 90°C. Generalmente las temperaturas altas y bajas reducen el porcentaje final de germinación, especialmente a potenciales hídricos bajos (Christiansen 1967 en El-Sharkawi *et al.* 1989). En los tratamientos de HCl no se afectó el

comportamiento germinativo, por lo que las diferencias de velocidad que se presentaron entre estos tratamientos no son significativamente importantes.

5.2 Crecimiento

Harper *et al.* (1965) sugieren que para que el establecimiento de las plántulas se lleve a cabo se requiere de una serie de condiciones ambientales que les asegure un sitio seguro para establecerse y crecer. De acuerdo con los resultados obtenidos con *M. magnimamma* en el experimento de invernadero, se observa que los valores de RGR son bajos y las condiciones que más favorecieron el crecimiento de las plántulas fueron la intensidad lumínica al 100% y la presencia de nutrimentos.

En general las cactáceas tienen un crecimiento lento, existen datos para algunas especies de esta familia, por ejemplo Steenberg y Lowe (1969) reportan que las plántulas globulares de *Carnegiea gigantea* crecen sólo 0.33 cm de altura durante su primer año en el campo. Las plántulas de *Ferocactus acanthodes* crecen cerca de 1.5 cm de altura en un año en condiciones de temperatura e iluminación similares a las del campo (Jordan y Nobel 1981); en el caso de *Mammillaria magnimamma* se observó un crecimiento de 0.6 cm de diámetro en sus primeros cinco meses bajo diferentes condiciones de iluminación, riego y nutrimentos (Quijas en preparación). La tasa de crecimiento de las plántulas de *M. magnimamma* es muy baja, los resultados del experimento de crecimiento muestran que se puede ver modificada por efecto de la variación de factores como la intensidad lumínica y la presencia de nutrimentos. Sin embargo, se observó que la frecuencia del riego no afectó de manera importante las tasas de crecimiento de *M. magnimamma*. Cabe señalar que mucha gente que cultiva este tipo de plantas para fines ornamentales, opina que esta especie es de las que tienen tasas de crecimiento más altas entre las cactáceas. Aunque también es importante mencionar que generalmente en tales condiciones de cultivo, se manipulan y controlan factores como temperatura, humedad, iluminación, adición de hormonas para el enraizamiento y crecimiento entre otros, de modo se tiene un ambiente "óptimo" que favorezca el desarrollo adecuado de la planta.

Para el caso de los experimentos realizados, es importante señalar que en condiciones de invernadero, la intensidad de luz que penetra es ligeramente menor que la del ambiente exterior; del mismo modo, la humedad es mayor dentro que fuera del invernadero, de modo que es probable que cuando se combinó la intensidad lumínica al 100% con el riego, la disponibilidad de agua permitió un buen crecimiento. En *M. magnimamma* es posible que la apertura diurna de los estomas durante la etapa de plántula que Altesor *et al.* (1992) plantean para algunas cactáceas, no resulte tan grave en términos de la pérdida de agua, pues las semillas de esta especie germinan generalmente cuando el agua es relativamente abundante (época de lluvias), de manera que la baja disponibilidad de humedad podría afectar solamente a las plántulas que permanecen totalmente expuestas a la radiación solar, como se observó en el experimento de sobrevivencia de plántulas en campo (Quijas en preparación). En este sentido, Godínez-Alvarez (1991) también reporta que, para *Neobuxbaumia tetetzo* y *Pachycereus hollianus*, las plántulas con los pesos secos más altos se desarrollaron bajo condiciones de sombra en invernadero.

Por otra parte, de acuerdo a los resultados obtenidos con *M. magnimamma* en los experimentos de sobrevivencia en campo (Quijas en preparación), se observa que la mortalidad de las plántulas en el campo es muy alta; sin embargo, las que lograron sobrevivir fueron principalmente las que estaban en sitios sombreados: de 480 plántulas, sólo 31 sobrevivieron después de dos meses, de modo que lo que sucede durante el crecimiento temprano es muy importante, pues constituye un filtro para el reclutamiento de nuevos individuos en la población.

Ahora bien, es importante señalar que los resultados obtenidos por Quijas en cuanto a la intensidad de radiación solar que reciben las plántulas, se contraponen con los obtenidos en este trabajo. Dicha contradicción de resultados, puede deberse a que en el campo las condiciones microclimáticas presentes en los sitios sombreados, favorecen la retención de humedad que la planta requiere para sobrevivir y crecer; sin embargo, en el invernadero esa humedad se le suministraba a las plántulas por medio del riego frecuente.

Por otra parte, también es importante mencionar que la RGR indica la velocidad a la que crece una planta, y probablemente en el invernadero las plántulas pueden crecer más rápido que en el campo, aunque no necesariamente asegure su reclutamiento. En contraste, las plántulas que sobrevivieron en el campo, probablemente estén creciendo más lentamente, pero quizá con más posibilidades de lograr establecerse, pues la sombra de algún arbusto o roca (nodriza), tiene un efecto positivo sobre la sobrevivencia y establecimiento de las plántulas (Valiente-Banuet y Ezcurra 1991); sin embargo, también implica un costo sobre la tasa de crecimiento, pues la sombra disminuye la radiación fotosintéticamente activa (PAR). El factor luz está estrechamente relacionado con la temperatura y, por consecuencia, con la evaporación del agua. En este sentido, después de las primeras semanas de crecimiento de las plántulas, se desarrollan la pubescencia y espinas, las cuales producen auto-sombra, ayudando a generar medios pasivos de control de la temperatura (Altesor *et al.* 1992).

Además, la apertura estomática diurna característica del metabolismo C_3 en plántulas de cactáceas, puede funcionar como un mecanismo de termorregulación y que además permite una buena captación de CO_2 , que es utilizado en el crecimiento. La alta velocidad de crecimiento que caracteriza a las plantas C_3 posiblemente puede compensar los bajos niveles de PAR bajo el dosel, permitiendo que las plántulas enraizen y superen el periodo crítico de establecimiento, incrementando de esta manera sus probabilidades de sobrevivencia (Altesor *et al.* 1992).

En algunas ocasiones los largos periodos de sequía limitan el establecimiento de muchas especies desérticas a ciertos años favorables, en el caso de *Ferocactus acanthodes*, la forma esférica de las plántulas maximiza el volumen por unidad de área de superficie y por lo tanto favorece la sobrevivencia cuando la humedad del suelo es baja. Sin embargo, la proporción volumen/superficie relativamente pequeña para las plántulas, hace que esta etapa sea la más vulnerable a la sequía (Jordan y Nobel 1981).

En otras cactáceas como *Stenocereus thurberi* y *Lophocereus schottii*, se reportan tasas de crecimiento longitudinal de 0.07 ± 0.06 m/año y 0.06 ± 0.12 m/año respectivamente, en individuos menores a un metro de altura (Parker 1988). Los cambios en la geometría de la superficie aumentan el potencial de intercepción de radiación fotosintéticamente activa (PAR) y la capacidad de absorción de CO₂ (Geller y Nobel 1986 en Parker 1988).

Las estimaciones de la tasa relativa de crecimiento en las plántulas, permiten evaluar la capacidad o velocidad a la que una plántula captura y transforma los nutrimentos en biomasa (Grime y Hunt 1975). Las posibilidades de establecimiento, permanencia y crecimiento de una plántula dentro de una comunidad, dependen de su capacidad para responder a cambios en el ambiente mediante la asignación diferencial de recursos (crecimiento y/o reproducción) (Abrahams 1982 en Rincón y Huante 1989).

En este sentido, el suelo juega un papel muy importante en el crecimiento de las plántulas, ya que en él se encuentran 14 de los 16 nutrimentos esenciales para el desarrollo de las plantas (Donahue *et al.* 1981). Si el suministro de estos nutrimentos es insuficiente para mantener el continuo crecimiento meristemático, la planta presenta una variedad de síntomas visibles de deficiencia de nutrimentos. El meristemo muere o permanece latente y la planta no es capaz de responder si hay una mejora en la disponibilidad de nutrimentos, sobre todo en las plantas cultivadas (Chapin 1980).

Observamos que la presencia de nutrimentos es el principal factor que afecta las tasas de crecimiento de *M. magnimamma*, pues en todos los casos se obtuvieron valores más altos cuando se les adicionó fertilizante. En el Pedregal de San Ángel, la acumulación de suelo es muy baja y éste es pobre en nitrógeno y fósforo disponibles (Rzedowski 1994, Schmitter 1994, Cano-Santana y Meave 1996), de modo que la disponibilidad de los nutrimentos en el ecosistema es muy heterogénea a nivel espacial. El hecho de que probablemente los nutrimentos se encuentren en "parches" en el Pedregal de San Ángel, quizá repercute en el

patrón de distribución agregado que presenta *M. magnimamma* (Trejo en preparación).

La demanda del vástago es muy importante en determinar la capacidad de absorción de la raíz. Tomando en cuenta que en las plantas existe una alta coordinación en la formación de diferentes estructuras, entonces se espera que en donde se presenta mayor y más rápido crecimiento (mayor vigor), éste debe de ser subsidiado efectivamente por una alta capacidad de absorción de la raíz (Cervantes 1986). En este caso, la proporción de biomasa asignada hacia la producción de raíz no fue distinta de la biomasa de la parte aérea y este parámetro no mostró variabilidad entre los tratamientos. Aún en los casos en que los nutrimentos eran limitados, la raíz no mostró crecimiento diferencial. Esto puede deberse a una incapacidad de estas plantas de responder de manera plástica, que es común en plantas que han evolucionado en ambientes estresantes (Grime 1991). Es importante mencionar que las diferencias tan pequeñas que existen entre los distintos tratamientos, se puede deber a que los valores de crecimiento son tan pequeños, que las diferencias son mínimas y no es posible detectarlas de manera tan precisa a nivel estadístico.

Finalmente, hay que mencionar que el experimento de crecimiento utilizando hongos micorrizógenos arbusculares (HMA), se realizó como complemento para entender la dinámica del crecimiento de *M. magnimamma* en las primeras etapas del ciclo de vida. Desafortunadamente el tratamiento "sin micorrizas" también presentó colonización por HMA. Esto pudo deberse a que la distancia entre los tratamientos "con" y "sin" micorrizas no fue lo suficientemente grande para evitar la "contaminación". Debido a esto no se pudo evaluar de manera tan precisa el efecto de los HMA.

Aunque se esperaba que la tasa de crecimiento fuera mayor en las plántulas inoculadas, aparentemente no hay diferencias entre el lote "con micorrizas" y los tratamientos con nutrimentos. Sin embargo, el hecho de que las plántulas de *M. magnimamma* inoculadas con HMA presentaron incrementos mínimos en el peso seco total y en la tasa de crecimiento, podría indicar que

estos hongos tienen altas demandas de carbono, lo que repercutió negativamente en el crecimiento de las plantas hospederas. Harley y Smith (1983) han mencionado que el bajo incremento en peso seco que presentan en general las plantas inoculadas experimentalmente está relacionado con las altas cantidades de carbono que estos endófitos demandan a su hospedero. Por otro lado, es importante señalar que el efecto aparentemente no significativo del inoculo con HMA sobre el crecimiento de las plántulas, quizá no dependa de la etapa del ciclo de vida, sino de las características del suelo en el que crece una especie. Por ejemplo, se ha reportado la presencia de la asociación micorrízica en *Mammillaria gaumeri* y en *Pterocereus gaumeri*. Estas especies se encuentran colonizadas en todas sus etapas de desarrollo (plántula, juvenil y adulto) y los hongos colonizadores pertenecen a los géneros *Glomus*, *Acaulospora*, *Sclerocystis* y *Gigaspora* (Barredo *et al.* 1997). Para poder comprender el efecto de las micorrizas sobre el desarrollo de este tipo de plantas, es necesario realizar más trabajos experimentales de laboratorio y de campo, modificando algunos puntos de la metodología utilizada anteriormente para obtener una información más confiable.

El comportamiento de los organismos en términos fisiológicos refleja las propiedades funcionales del individuo; en este caso los resultados encontrados en este trabajo están reflejando las características fisiológicas de *M. magnimamma*, que a su vez nos hablan de su plasticidad fenotípica. El comportamiento ecológico se refiere a la capacidad de sobrevivencia del individuo en la comunidad en donde se ve sometido a diversas variables ambientales como humedad, temperatura, luz, etc. y a factores bióticos como la depredación y la competencia intra e interespecifica por los recursos. La respuesta de la especie a todos estos factores es lo que finalmente nos da como resultado su distribución y abundancia en la comunidad.

Por último, hay que reiterar la gran importancia de las etapas de germinación y crecimiento de plántulas, pues de la capacidad de una especie para sobrevivir en estas primeras fases de su ciclo de vida, dependerá el "futuro" de la población, ya que los individuos que logren reclutarse serán los que a largo

plazo podrán aportar nuevos individuos a la población por medio de las semillas que produzcan durante su edad reproductiva. En este caso, se puede sugerir que *Mammillaria magnimamma* no tiene problemas en cuanto a la dinámica de colonización, pues sus semillas germinan fácilmente. Sin embargo, la sobrevivencia y crecimiento de sus plántulas sí representa un período de máxima vulnerabilidad y puede estar actuando como un filtro que permite el reclutamiento sólo de algunos pocos individuos; esto, a su vez, también repercute en el desarrollo y la dinámica de la población en su conjunto.

Conclusiones

1.- Las semillas de *Mammillaria magnimamma* tienen una viabilidad alta y una gran plasticidad, siendo capaces de germinar bajo condiciones muy diversas.

2.- El tipo de latencia que presentan es impuesta y, aunque son fotoblásticas positivas, los requerimientos de luz disminuyen conforme aumenta la edad de las semillas.

3.- El patrón de germinación que presentan es quasi-simultáneo, de modo que en condiciones naturales es posible que germinen poco tiempo después de la fructificación, cuando la humedad es alta y se ve favorecido el establecimiento de las plántulas.

4.- La viabilidad de las semillas no se ve afectada cuando estas son sometidas a pretratamientos de ácido clorhídrico.

5.- El porcentaje final de germinación no se ve afectado por la temperatura, aunque la velocidad de germinación sí. Los pretratamientos con altas temperaturas afectaron la germinación sólo de las semillas de un año de edad.

6.- Las tasas de crecimiento individual son muy bajas y se ven significativamente afectadas por la intensidad lumínica y la presencia de nutrimentos. *M. magnimamma* presenta una plasticidad muy baja en términos de su patrón de asignación de biomasa a la parte aérea y a la raíz.

7.- Las conclusiones de este trabajo permiten sugerir que las semillas de *M. magnimamma*, al no tener un mecanismo de latencia complejo, quizá no permanezcan mucho tiempo en el suelo, por lo que es posible que la exposición a un evento de perturbación, como un incendio, no afecte significativamente su regeneración en esta etapa del ciclo de vida. Sin embargo, debido a sus bajas tasas de crecimiento, la sobrevivencia de las plántulas sí se puede ver afectada, lo cual tendría efectos negativos sobre el reclutamiento de nuevos individuos a la población.

Referencias bibliográficas

- Allen, M.F. 1991. **The ecology of mycorrhizae**. Cambridge University Press, Londres. 184p.
- Altesor, A., E. Ezcurra y C. Silva. 1992. Changes in the photosynthetic metabolism during the early ontogeny of four cactus species. **Acta Oec.** **13(6)**: 777-785.
- Angevine, M.W. y B.F. Chabot. 1979. Seed germination syndromes in higher plants. pp. 188-206. En: **Topics in plant population biology**. Soldbrig, V.T., S. Jain, G.B. Johnson y P. Raven (Eds). Columbia University Press. N.Y.
- Armella Villalpando, M.A. 1990. **Depredación predisposición de semillas en la Barranca de Metztlán**. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F.
- Azcón C. y J. Barea. 1980. Micorrizas. **Investigación y ciencia** **27**:37-46.
- Barredo, F., L. Varela, M. Arce, y R. Orellana. 1997. **Estudio de la asociación micorrízica en dos cactáceas nativas del estado de Yucatán**. Resúmenes I Congreso Nacional Sobre Cactáceas. Sociedad Mexicana de Cactología. México. p.25.
- Batanouny, K.H. y H. Ziegler. 1971. Eco-physiological studies on desert plants. Germination of *Zygophyllum coccineum* L. Seeds under different conditions. **Oecologia (Berl.)** **8**: 52-63.
- Berrie, A.M.M. 1987. Germination and dormancy. En: Wilkins, M.B. (ed.), **Advanced Plant Physiology**. Longman Scientific and Technical. England. 514pp.
- Bewley, J.D. y M. Black. 1994. **Seeds. Physiology of development and germination**. Plenum Press, N.Y. y Londres. 445pp.
- Bidwell, R.G.S. 1979. **Fisiología vegetal**. AGT Editor. México. 784pp.
- Bravo-Hollis, H. 1978. **Las Cactáceas de México**. Vol. I. UNAM, México. 743pp.
- Bravo-Hollis, H. y H. Sánchez-Mejorada. 1991. **Las Cactáceas de México**. Vol. III. UNAM, México. 643pp.
- Bravo-Hollis, H. y L. Sheinvar. 1995. **El interesante mundo de las cactáceas**. CONACyT y FCE. 223pp.
- Campbell, B.D. y J.P. Grime. 1989. A comparative study of plant responsiveness to the duration of episodes of mineral nutrient enrichment. **New Phytol.** **112**: 261-2267.

- Cano-Santana, Z. y J. Meave. 1996. Sucesión primaria en derrames volcánicos: el caso del Xitle. **Ciencias** 41: 58-68.
- Capon, B. y W. Van Asdall. 1967. Heat pretreatment as a means of increasing germination of desert annual seeds. **Ecology** 48(2): 305-306.
- Carrillo Trueba, C. 1995. **El Pedregal de San Ángel**. U.N.A.M. 176pp.
- Cervantes, M.V. 1986. **Aspectos ecofisiológicos de la germinación y de las primeras etapas de crecimiento de algunas especies pioneras de la selva tropical**. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F.
- Chapin, F.S. 1980. The mineral nutrition of wild plants. **Ann. Rev. Ecol. Syst.** 11:233-260.
- Chapin, F.S. 1988. Ecological aspects of plant mineral nutrition. **Adv. Mineral Nutrition** 3: 161-191.
- Crick, J.C. y J.P. Grime. 1987. Morphological plasticity and mineral nutrient capture in two herbaceous species of contrasted ecology. **New Phytol.** 107: 403-414.
- Daniels, B.A. y H.D. Skipper. 1983. Methods for the recovery and quantitative estimation of propagules from soil. En: Schenck, N.C. (ed.) **Methods and principles of mycorrhiza research**. St. Paul Minnesota. U.S.A. pp. 29-37.
- Devlin, R.M. 1982. **Fisiología vegetal**. Omega, Barcelona. 517pp.
- Donahue, R.L., R.W. Miller y J.C. Shickluna. 1981. **Introducción a los suelos y al crecimiento de las plantas**. Prentice-Hall Internacional. Colombia.
- 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.
- Evans, G.C. 1972. **The Quantitative Analysis of Plant Growth**. Oxford, Blackwell.
- 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.
- Fearn, B. 1981. Seed germination: The modern approach. **Cactus & Succ. J. (G.B.)** 43(1): 13-16.
- Fenner, M. 1985. **Seed ecology**. Chapman & Hall. Gran Bretaña. 151 p.
- Gibson, A.C. y P.S. Nobel. 1986. **The Cactus Primer**. Harvard University Press. U.S.A. 286 pp.

Godínez-Alvarez, H.O. 1991. **Propagación de cactáceas por semilla: una experiencia para su cultivo y conservación.** Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM.

Godínez-Alvarez, H.O. y A. Valiente-Banuet. 1998. Germination and early seedling growth of Tehuacan Valley cacti species: the role of soils and seed ingestion by dispersers on seedling growth. **J. Arid Environ.** **39**:21-31.

Guadarrama Chavez, M.P. 1998. **Influencia de la colonización micorrízica en el crecimiento de plántulas de especies arbóreas de una selva tropical bajo condiciones de competencia.** Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM.

Grime, J.P. y R. Hunt. 1975. Relative growth rate: its range and adaptive significance in a local flora. **J. Ecol.** **63**: 393-422.

Grime, J.P., G. Mason, A. Curtis, J. Rodman, S. Vaad, M. Mowforth, A. Neal y F. Schaw. 1981. A comparative study of germination characteristics in a local flora. **J. Ecol.** **60**: 1017-1059.

Grime, J.P. 1991. Nutrition, environment and plant ecology: an overview. En: Porter, J.R. y D.W. Lawlor (eds.). **Plant Growth.** Cambridge University Press, SEB Seminar Series 43. pp.249-267.

Gutterman, Y. 1972. Delayed seed dispersal and rapid germination as survival mechanisms of the desert plant *Blepharis persica* (Burm.) Kuntze. **Oecologia (Berl.)** **10**: 145-149.

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.

Gutterman, Y. 1990. Do germination mechanisms differ in plants originating in deserts receiving winter or summer rain? **Israel J. Bot.** **39**: 355-372.

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.

Harley, J.L. y S.E. Smith. 1983. **Mycorrhizal Symbiosis.** Academic Press, Londres. 483pp.

Harper, J.L., J.T. Williams y G.R. Sagar. 1965. The behaviour of seeds in soil. I. The heterogeneity of soil surface and its role in determining the establishment of plants from seed. **J. Ecol.** **53**: 273-286.

Harper, J.L. y R.A. Benton. 1966. The behaviour of seed in soil. II. The germination of seeds on the surface of a water supplying substrate. **J. Ecol.** **54**: 151-166.

Harper, J.L. 1977. **Population Biology of Plants**. Academic Press. Londres. 892pp.

Hernández, H.M. y H. Godínez-Alvarez. 1994. Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. **Acta Bot. Mex.** **26**: 33-52.

Herrera, A. y L. Almeida. 1994. Relaciones fitogeográficas de la flora vascular de la reserva del Pedregal de San Ángel. En: Rojo, A. (compilador). **Reserva ecológica "El Pedregal" de San Ángel: ecología, historia natural y manejo**. UNAM, México. pp. 83-90.

Hunt, D. 1992. **CITES Cactaceae checklist**. Royal Botanical Gardens Kew. U.K. 190pp.

Innes, C. 1990. **Cacti**. Collins, Portugal. 160pp.

Jordan, P. y P. Nobel. 1981. Seedling establishment of *Ferocactus acanthodes* in relation to drought. **Ecology** **62 (4)**: 901-906.

Koller, D. 1969. The physiology of dormancy and survival of plants in desert environments. **Symp. Soc. Exp. Biol.** **23**: 449-469.

López, R. y P. Sánchez. 1989. Germinación de dos variedades de pitaya *Stenocereus griseus* (Haworth) Buxbaum. **Cact. Suc. Mex.** **XXXIV**: 35-40.

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.

Mayer, 1980-81. Germination research. The state of the art. **Israel J. Bot.** **29**: 1-3.

McDonough, W. 1964. Germination responses of *Carnegiea gigantea* and *Lemaireocereus thurberi*. **Ecology** **54(1)**: 155-159.

Meave, J., J. Carabias, V. Arriaga, y A. Valiente-Banuet. 1994. Observaciones fenológicas en el Pedregal de San Ángel. En: Rojo, A. (compilador). **Reserva ecológica "El Pedregal" de San Ángel: ecología, historia natural y manejo**. UNAM. México. pp. 91-105.

Meyer, S.E., E.D. MacArthur 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.

Murdoch, A.J. y R.H. Ellis. 1992. Longevity, viability and dormancy. En: Fenner, M. (ed.), **Seeds. The Ecology of Regeneration in Plants Communities**. CAB International, Wallingford, U.K. pp.193-229.

Nobel, P.S. 1988. **Environmental Biology of Agaves and Cacti**. Cambridge University Press. U.S.A. 270pp.

Nolasco, H., F. Vega-Villasante, H.L. Romero-Schmidt, y A. Diaz-Rondero. 1996. The effects of salinity, acidity, light and temperature on the germination of seeds of cardón (*Pachycereus pringlei* (S. Wats) Britton & Rose, Cactaceae). **J. Arid Environ.** **33**:87-94.

Orozco-Segovia, A. 1986. **Fisiología ecológica del fotoblastismo en semillas de cuatro especies del género Piper L.** Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F.

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.

Parker, K. 1988. Growth rates of *Stenocereus thurberi* and *Lophocereus schottii* in Southern Arizona. **Bot. Gaz.** **149** (3): 335-346.

Phillips, J.M. y D.S. Hayman, 1973. Improve procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. **Trans. Brit. Mycol. Soc.** **55**:158-161.

Pons, T.L. 1992. Seed responses to light. En: Fenner, M. (ed.), **Seeds. The Ecology of Regeneration in Plant Communities**. CAB International. Wallingford, U.K. pp. 259-284.

Potter, R.L., J.L. Petersen y D.N. Veckert. 1984. Germination responses of *Opuntia* spp. to temperature, scarification and other seed treatments. **Weed Science** **32**: 106-110.

Probert, R.L. 1992. The role of temperature in germination ecophysiology. En: Fenner, M. (ed.), **Seeds. The Ecology of Regeneration in Plant Communities**. CAB International. Wallingford, U.K. pp. 285-325.

Quijas Fonseca, S. **Análisis demográfico por edades de *Mammillaria magnimamma* en la Reserva del Pedregal de San Ángel.** Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, (en preparación).

Rathcke, B. y E. Lacey. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. **Ann. Rev. Ecol. Syst.** **16**:179-214.

Reyes, J. 1996. Métodos para la propagación convencional de las cactáceas. En: Izquierdo, J. y G. Palomino. **Técnicas convencionales y biotecnológicas para la propagación de plantas de zonas áridas**. Serie: Zonas áridas y semiáridas # 9, FAO/PUMA. Santiago, Chile. pp.48-53.

Rincón, E. y P. Huante. 1989. Nutrición mineral. **Bol. Soc. Bot. México** 49:7-17.

Roberts, E.H. 1972. Dormancy: a factor affecting seed survival in the soil. En: Roberts, E.H. (ed.) **Viability of seeds**. Chapman & Hill. Cap. II. pp. 321-359.

Roberts, E.H. 1981. The interaction of environmental factors controlling loss of dormancy in seeds. **Ann. Appl. Biol.** 98: 552-555.

Rojas-Aréchiga, M. 1995. **Estudios sobre la germinación de cactáceas del Valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla**. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, UNAM.

Rojas-Aréchiga, M., A. Orozco-Segovia, y C. Vázquez-Yanes. 1997. Effect of light on germination of seven species of cacti from the Zapotitlán Valley in Puebla, México. **J. Arid Environ.** 36: 571-578.

Rojas-Aréchiga, M., C. Vázquez-Yanes, y A. Orozco-Segovia. 1998. Seed response to temperature of Mexican cacti species from two life forms: an ecophysiological interpretation. **Plant Ecology** 135:207-214.

Rzedowski, J. 1994. Vegetación del Pedregal de San Ángel. En: Rojo, A. (compilador). **Reserva ecológica "El Pedregal" de San Ángel: ecología, historia natural y manejo**. UNAM, México. pp. 9-65.

Safir, G.R. 1987. **Ecophysiology of VA mycorrhizal plants**. Boca raton, Florida. 224pp.

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.

Salisbury, J. y C. Ross. 1992. **Fisiología vegetal**. Iberoamericana. México. 758pp.

Schat, H. 1983. Germination Ecology of some dune slack pioneers. **Acta Bot. Neerl.** 32(3): 203-212.

Schenck, N.C. e Y. Pérez. 1990. **Manual for identification of VA mycorrhizal fungi**. U.S.A. 286pp.

Schmitt, J. y R.D. Wulff. 1993. Light spectral quality, phytochrome and plant competition. **TREE** 8(2): 47-51.

Schmitter, E. 1994. Investigación petrológica en las lavas del Pedregal de San Ángel. En: Rojo, A. (compilador), **Reserva ecológica "El Pedregal" de San Ángel: ecología, historia natural y manejo**. UNAM, México. pp. 107-122.

Simpson, G.M. 1990. **Seed dormancy in grasses**. Cambridge University Press. Cambridge.

Soberón, J., M.C. Rosas y C. Jiménez. 1994. Ecología hipotética de la reserva del Pedregal de San Ángel. En: Rojo, A. (compilador), **Reserva ecológica "El Pedregal" de San Ángel: ecología, historia natural y manejo**. UNAM, México. pp.129-148.

Steenbergh, W.F. y C.H. Lowe. 1969. Critical factors during the first years of life of the saguaro (*Cereus giganteus*) at Saguaro National Monument, Arizona. **Ecology** **50(5)**: 825-834.

Sturkie, P. 1968. **Fisiología aviar**. Ed. Acribia. Zaragoza, España. pp.239-244.

Taiz, L. y E. Zeiger. 1991. **Plant physiology**. The Benjamin/Cummings Publishing Company. Inc. California. 565pp.

Thompson, P.A. 1970. Characterization of the germination response to temperature of species and ecotypes. **Nature** **225**: 827-831.

Thompson, P.A. 1973. Germination of celery (*Apium graaviolens* L.) in response to fluctuating temperatures. **J. Exp. Bot.** **25(84)**: 156-163.

Thompson, K. Y J.P. Grime. 1983. A comparative study of germination responses to diurnally-fluctuating temperatures. **J. Applied Ecol.** **20**: 141-156.

Trejo Núñez, M.L. 1998. **Abundancia y patrón de distribución espacial de *Mammillaria magnimamma* en el Pedregal de San Ángel**. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. (en preparación).

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.

Valiente-Banuet, A. y E. de Luna García. 1994. Una lista florística actualizada para la reserva del Pedregal de San Ángel, México, D.F. En: Rojo, Ariel (compilador), **Reserva ecológica "El Pedregal" de San Ángel: ecología, historia natural y manejo**. UNAM, México. pp. 67-82.

Valverde Valdés, M.T. 1988. **Germinación de algunas especies pioneras de dunas costeras del Golfo de México**. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM.

Valverde, T., I. Pisanty, y E. Rincón. 1997. Growth response of six tropical dune plant species to different nutrient regimes. **J. Coast. Res.** **13(2)**:497-505.

Vázquez-Yanes, C. y A. Orozco-Segovia. 1982. Longevidad, latencia y germinación de semillas de *Vervesina greenmanii*: efecto de la calidad de la luz. **Turrialba 32(4)**: 457-462.

Vázquez-Yanes, C. y A. Orozco-Segovia. 1984. Fisiología ecológica de las semillas de árboles de la selva tropical. **Ciencias 35**: 191-201.

Vleeshouwers, L.M., H.J. Bouwmeester y C.M. Karssen. 1995. Redefining seed dormancy: an attempt to integrate physiology and ecology. **J. Ecol. 83**: 1031-1037.

Went, F.W. 1948. Ecology of desert plants. Observations on germination in the Joshua Tree National Monument, California. **Ecology 29(3)**:242-253.

Zar, J.H. 1996. **Biostatistical analysis**. Prentice Hall, New Jersey, U.S.A. 718pp.

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