

00322



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO 158

FACULTAD DE CIENCIAS

ESTUDIO COMPARATIVO DE LA GERMINACION DE TRES ESPECIES DE Neobuxbaumia (CACTACEAE QUE DIFIEREN EN SU NIVEL DE RAREZA.

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE
B I O L O G A
P R E S E N T A :
CYNTHIA ALEJANDRA RAMIREZ PADILLA



FACULTAD DE CIENCIAS UNAM

DIRECTOR DE TESIS: DRA. MARIA TERESA VALVERDE VALDES

2003



FACULTAD DE CIENCIAS SECCION ESCOLAR A

TESIS CON FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis 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.

PAGINACIÓN

DISCONTINUA



DRA. MARÍA DE LOURDES ESTEVA PERALTA
Jefa de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito: Estudio comparativo de la germinación de tres especies de Neobuxbaumia (Cactaceae) que difieren en su nivel de rareza.

realizado por Ramírez Padilla Cynthia Alejandra

con número de cuenta 9426657-3 , quien cubrió los créditos de la carrera de: Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis

Propietario Dra. María Teresa Valverde Valdés *M. Teresa Valverde V.*

Propietario Dra. Margarita Collazo Ortega *M. Collazo*

Propietario Biól. Ana María Lourdes González Zertuche *A. M. L. González*

Suplente Dra. Alicia Enriqueta Brechú Franco *A. Brechú*

Suplente Biól. Marcela Ruedas Medina *M. Ruedas*

FACULTAD DE CIENCIAS
U. N. A. M.

Consejo Departamental de Biología

J. M. Rodríguez Chávez
M. en C. Juan Manuel Rodríguez Chávez



DEPARTAMENTO
DE BIOLOGÍA

*A mis padres: Lupita y Ricardo, gracias por apoyarme,
por amarme, por ayudarme a hacer realidad este sueño,
y por hacer de mí, su más grande orgullo.*

*A mis segundos padres: Anita (†) y Juanito, gracias por aquellos
momentos felices a su lado, por todo su apoyo y cariño incondicional
y por estar siempre junto a mí.*

A mis hermanos, por todos los momentos que hemos pasado juntos.

*A mi familia, gracias por el cariño, el apoyo y las palabras
de aliento que tantas veces necesite.*

Agradecimientos

Quiero agradecer de manera muy especial a Tere Valverde, por todo el cariño, paciencia, apoyo y comprensión siempre brindados, jamás imagine encontrar a una persona con tanta calidad humana.

A la Dra. Ma. Teresa Valverde Valdés por dirigir y revisar cuidadosamente esta tesis, y por estar siempre al pendiente en cada paso de la misma.

Agradezco a las sinodales: la Dra. Ma. Teresa Valverde, la Dra. Margarita Collazo, la Biól. Lourdes González, la Dra. Alicia Brechú y la Biól. Marcela Ruedas, por haber aceptado ser mis sinodales, por revisar este trabajo detalladamente y por sus valiosos comentarios que contribuyeron en el mejoramiento de esta tesis.

A la Biól. Ligia Esparza y al M. en C. Eduardo Martínez, por las muestras de confianza, apoyo y afecto brindados al tomarme en cuenta para participar y formar parte del Laboratorio Especializado de Ecología.

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

A Edgar de "Corena", por ayudarme en la sincronización tan complicada del Conviron.

Al Laboratorio de Ecofisiología, por haberme facilitado el material necesario para la realización de los experimentos de acidez.

A la M. en C. Mariana Rojas, por facilitarme el polietilenglicol necesario para los tratamientos de aridez.

A Pedro Mendoza, Mariana Hernández, Marcela Ruedas, Ligia Esparza y Tere Valverde por su agradable compañía y su valiosa ayuda durante la fase experimental de este trabajo.

Al maestro Pedro Mendoza por el apoyo y consejos brindados en el periodo en que Tere estaba fuera del país.

A mis maestros y compañeros del taller de Cactáceas por el tiempo compartido en el conocimiento de estas bellas plantas y por las muestras de afecto.

A todos los miembros del Laboratorio Especializado de Ecología, por su amena compañía, porras, comentarios y por su valiosa amistad.

A mis compañeros (as) y amigos (as) de la carrera, en especial a Xochitl, Noemí, Chayito y Elizabeth por sus muestras de afecto y sobretodo por tratar siempre de elevar mi estado de ánimo.

Obviamente agradezco a toda mi familia, en particular a mis tíos, por el cariño, la ayuda y la comprensión que siempre me han dado.

Esta tesis fue realizada gracias al apoyo económico del Programa de Becas para la Elaboración de Tesis de Licenciatura en proyectos de investigación "PROBETEL".

Agradezco al Maestro Andrés Porta y a Leticia Cid del Departamento de Becas y Servicio Social, por la manera tan amable y eficaz con que me guiaron en todos los trámites de correspondientes al servicio social y en la obtención de la beca.

A la Universidad Nacional Autónoma de México, por brindarme la oportunidad de desarrollarme académicamente.

Contenido

Presentación	1
Capítulo 1. Introducción	3
1.1 La rareza y los factores que la determinan	4
1.2 Ecología de la germinación	10
1.2.1 Morfología de la semilla	10
1.2.2 El proceso de la germinación	11
1.2.3 Latencia	13
1.2.4 Factores que afectan la germinación	15
1.3 La semilla y germinación en cactáceas	23
1.4 Objetivo e hipótesis	27
Capítulo 2. Metodología	28
2.1 Las especies estudiadas	28
2.2 Sitio de colecta de semillas	31
2.3 Colecta de semillas	32
2.4 Experimentos de germinación	32
2.5 Análisis de los resultados	38
Capítulo 3. Resultados	40
Capítulo 4. Discusión	55
Conclusiones	66
Bibliografía	67

Presentación

Existen tres especies del género *Neobuxbaumia*, perteneciente a la familia *Cactaceae*, que coinciden en su distribución en la región de Tehuacán-Cuicatlán y que difieren en su nivel de rareza. La especie que es relativamente más común a nivel general es *Neobuxbaumia mezcalaensis*, cuya área de distribución incluye tanto las regiones semiáridas de Puebla y Oaxaca, como la zona de la vertiente del Balsas, en Morelos y Guerrero; su densidad poblacional es de 1000–1680 ind/ha (Valiente-Banuet *et al.*, 1997). La siguiente especie en este gradiente de rareza es *N. tetetzo*, que se presenta de manera muy abundante en las regiones semiáridas de Puebla y Oaxaca, con densidades de 1200 a 1800 ind/ha (Valiente-Banuet y Escurra, 1991). Por último, la especie más rara es *N. macrocephala*, que se distribuye en una pequeña área de la región de Tehuacán–Cuicatlán y presenta densidades bajas, de 129 a 200 ind/ha (Bravo-Hollis, 1978; Valiente-Banuet *et al.*, 1997; Esparza, 1998; Esparza *et al.*, 2002). Este conjunto de tres especies congéneres y simpátricas que difieren en su nivel de rareza representa un sistema único para abordar el estudio de las causas que determinan la rareza. Sin embargo, pueden ser varios los factores causales de este patrón de rareza, desde características de la semilla, hasta cuestiones de crecimiento, resistencia a enfermedades, éxito reproductivo, patrones de mortalidad y sobrevivencia, variabilidad genética, etc. (Arias, 1993).

Por todo lo anterior, actualmente en el Laboratorio Especializado de Ecología de la Facultad de Ciencias se lleva a cabo el proyecto denominado "Ecología comparativa de tres especies de *Neobuxbaumia* a lo largo de un gradiente de rareza", en el cual se están realizando diversos estudios encaminados a entender qué factores influyen en los patrones de abundancia y distribución de estas tres especies. Uno de ellos se enfoca a cuestiones de demografía y análisis de la variabilidad genética de estas tres especies, y busca conocer cuál es el estado actual de sus poblaciones, en términos de crecimiento, mortalidad, natalidad y reproducción; además, se desea conocer el

nivel de variabilidad genética de estas poblaciones y analizar si se presentan procesos de endogamia o deriva génica para relacionar estas variables con el nivel de rareza de cada especie.

Otro estudio que forma parte de este mismo proyecto está enfocado a caracterizar el ambiente en donde se distribuyen estas especies, desde el tipo de suelo donde se establecen cada una de ellas, la altitud, latitud, pendiente, etc., hasta las diversas especies vegetales con las que se encuentran coexistiendo. Por último, como parte de este proyecto se deriva la presente tesis, encaminada a entender la dinámica de los primeros estadios y eventos del desarrollo de estas plantas: la germinación de las semillas. En particular, en este estudio me concentro en los aspectos que tienen que ver con las respuestas germinativas de estas tres especies ante diferentes factores ambientales, con el objeto de contribuir a entender y dilucidar aquellos factores que determinan las diferencias en su nivel de rareza. Así, se estudió la germinación de estas tres especies de *Neobuxbaumia* a nivel experimental, evaluando su respuesta germinativa bajo diferentes condiciones ambientales controladas.

Capítulo 1

Introducción

Una de las preguntas fundamentales de la ecología tiene que ver con los factores que determinan la abundancia y distribución de los organismos en la naturaleza (Krebs, 1985). Hay algunas especies relativamente comunes que son abundantes y se distribuyen en una serie de hábitats diferentes. En el otro extremo, hay especies que presentan áreas de distribución muy limitadas y forman poblaciones con bajas densidades. El estudio de los factores que determinan estas diferencias entre especies raras y especies comunes es parte esencial de la ecología. Así, tanto el área de distribución de una especie, como su abundancia y sus preferencias de hábitat, son aspectos fundamentales de su ecología y pueden estar determinados por diversos factores relacionados con sus requerimientos fisiológicos, sus posibilidades de migración, su reproducción, establecimiento y sobrevivencia, así como sus interacciones con otras especies (Krebs, 1985).

Uno de los procesos que determinan la abundancia y distribución de una especie es la germinación, pues durante este proceso hay requerimientos específicos o tolerancias a factores particulares que pueden afectar el que una especie ocupe o no un hábitat particular, o que lo ocupe con una mayor o menor abundancia. En esta tesis se aborda precisamente este tema y se analiza la forma en la que las características germinativas de tres especies de cactáceas cercanamente emparentadas pueden afectar su nivel de rareza. Para esto, se hace primero una revisión del concepto de rareza y de las causas que la determinan. Posteriormente se presentan algunos conceptos básicos sobre el proceso germinativo y su importancia ecológica y, por último, se revisan las características germinativas de las especies de la familia Cactaceae.

1.1 La Rareza y los factores que la determinan

Una especie rara es aquella cuyas poblaciones son biológicamente viables, pero muy escasas de manera natural, pudiendo estar limitadas a un área de distribución restringida o a hábitats muy específicos (NOM – 059 Ecol 94). De acuerdo con Morse (1996), la rareza es una expresión de los patrones de distribución y abundancia de una especie en un tiempo dado. Para clasificar a una especie como rara, se toman ciertos criterios, como: a) área de distribución geográfica restringida; b) alta especificidad de hábitat, y/o c) bajas densidades a nivel local. Estos tres criterios interactúan originando diversos tipos de rareza (Cuadro 1) (Rabinowitz, 1981; Gaston, 1994).

Cuadro 1. Tipología de especies raras basada en tres características: área geográfica, especificidad de hábitat y tamaño poblacional local (Tomado de Rabinowitz, 1981).

Área geográfica	Amplia		Reducida	
	Baja	Alta	Baja	Alta
Especificidad de hábitat				
Tamaño poblacional local				
Grande, especie dominante	Localmente abundante, en un área amplia, y en varios hábitats	Localmente abundante, en un área amplia y en hábitat específico	Localmente abundante en diferentes hábitats pero con restricción geográfica	Localmente abundante en hábitats específicos y con restricción geográfica
Pequeño, especie no dominante	Especie escasa, en un área amplia y en diferentes hábitats	Constantemente escasa, en un hábitat específico y en un área amplia	Escasa, con restricción geográfica pero en diferentes hábitats	Escasa, en un área restringida y en hábitats específicos.

En la actualidad, existe un gran interés y preocupación de los especialistas y conservacionistas por evaluar más cuidadosamente y salvar de la extinción a aquellas especies tanto de animales como de plantas que son catalogadas como raras. Tal interés se refleja en la creación de organizaciones como la U.I.C.N. (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza y Recursos Naturales) donde se está intentando establecer una lista de aquellas especies que son tan raras a nivel mundial que pueden correr el riesgo de extinguirse. Esta organización no sólo publica

listas de especies en peligro, sino que además está concentrando información acerca de las causas particulares del carácter raro de dichas especies y de las medidas que se deben tomar para impedir su extinción o para aumentar el tamaño de las poblaciones de las especies en peligro (Begon *et al.*, 1981).

Si bien es cierto que hasta la fecha no existe una teoría general acerca de las causas y consecuencias de la rareza, debido a que cada taxón raro posee características biológicas propias y proviene de una compleja historia evolutiva (Fiedler, 1986), algunos autores han tratado de hacer ciertas generalizaciones que ayuden a fijar criterios en la evaluación de los factores que actúan en la determinación de la rareza. Así, Fiedler (1986) propone una lista de factores que deben tomarse en cuenta para evaluar la rareza de especies de plantas vasculares.

- I. Edad del taxón
 - A. senescente
 - B. joven
 - C. intermedio
- II. Variabilidad genética
 - A. baja variabilidad
 - B. alta heterogeneidad
 - C. especie producto de hibridación
- III. Historia evolutiva
 - A. efecto de los cambios climáticos pasados
 - B. modo de especiación
- IV. Posición taxonómica
 - A. manejo del nivel taxonómico
 - B. relación sistemática
- V. Ecología
 - A. hábitat
 - B. efecto del clima presente
 - C. efecto de las condiciones edáficas
 - D. efecto de depredadores y patógenos sobre la densidad poblacional
 - E. habilidad competitiva
- VI. Biología poblacional
 - A. historia de vida
 - B. estado de la población
 - C. factores que afectan la mortalidad y el reclutamiento

VII. Biología reproductiva

- A. número de descendientes por individuo reproductivo
- B. biología de la polinización
- C. método y distancia de dispersión de semillas
- D. germinación de semillas y establecimiento

VIII. Historia de uso del suelo

- A. Alteración del hábitat por:
 - 1. fuego
 - 2. introducción de especies exóticas
 - 3. efectos de la política del manejo de la tierra

IX. Usos humanos

- A. horticultura
- B. usos tradicionales
- B. medicina e industria

De acuerdo con Begon y colaboradores (1981), la abundancia de las plantas y los animales puede estar relacionada con la frecuencia y distribución de sus áreas habitables, por lo tanto, una especie puede ser rara porque:

- a) sus áreas habitables son escasas o de extensión reducida,
- b) los lugares habitables sólo son habitables durante un tiempo muy breve,
- c) la presencia de otras especies convierte algunos lugares en inhabitables, llevando a sus poblaciones hacia la extinción por exclusión competitiva o por tasas intensas de depredación o parasitismo,
- d) la disponibilidad de recursos es reducida dentro de las áreas habitables,
- e) su limitada variación genética limita estrechamente la gama de áreas que son habitables para la especie,
- f) la baja plasticidad fenotípica de los individuos limita la gama de áreas que le resultan habitables,
- g) los competidores, los depredadores, los parásitos y/o recolectores humanos mantienen a las poblaciones por debajo del nivel establecido por los recursos disponibles en sus áreas habitables.

Cualquiera de los casos anteriores puede ser la causa de la baja abundancia de estas especies; si por alguna razón aumenta el efecto de alguno de estos factores,

se puede llevar a la disminución del tamaño de sus poblaciones y considerando que se trata de especies raras, la fase final de esta disminución puede ser su extinción. De ahí el interés de los conservacionistas por entender el fenómeno de la rareza.

Por otro lado, aunque todavía no es posible hacer una generalización con respecto a las características que presentan las especies de plantas raras, ya que de acuerdo con Fiedler (1986), cada especie posee su "idiosincrasia biológica", diversos autores han encontrado ciertas particularidades en especies de plantas con alguna restricción geográfica que podrían ser interpretadas (aunque con reservas), como características de plantas raras.

Se sabe, por ejemplo, que las especies de plantas restringidas a un tipo de sustrato rocoso o afloramiento edáfico particular, es decir, especies que sólo se encuentran sobre un tipo de suelo que presenta componentes químicos particulares, a menudo son especies genéticamente pobres que, además de tener un nicho ecológico estrecho, presentan una baja habilidad competitiva y poca capacidad colonizadora (Falk, 1992; Cain, 1940, citado por Fiedler, 1986). Si bien es cierto que algunas especies raras pueden presentar altos niveles de heterocigosis, muchos géneros y especies de plantas con distribución restringida tienen bajos niveles de variabilidad genética en comparación con aquellas especies de distribución amplia.

Loveless y Hamrick 1984 (citados por Falk, 1992), caracterizaron a las plantas endémicas (las cuales se restringen a un área geográfica particular) como especies generalmente con poca variación isoenzimática. Por otro lado, Lammi *et al.* (1999) estudiaron la planta rara *Lychnis viscaria*, que se encuentra distribuida en pequeñas poblaciones en Europa central, encontrando que presenta poca variabilidad genética, probablemente debido a la deriva génica, efecto de fundador o cuello de botella; además, se demostró que existe una correlación positiva entre la variabilidad genética y el tamaño poblacional.

De acuerdo con Falk (1992), el significado ecológico y evolutivo de la baja variación observada en especies con distribución restringida está lejos de aclararse. Sin embargo, si se consideran los hallazgos de la genética de poblaciones, ésta indicaría que habría una depresión endogámica grave en aquellas poblaciones extremadamente pequeñas. La depresión endogámica es particularmente importante en la medida en que afecta la adecuación de un individuo (producción de semillas, germinación, establecimiento y crecimiento de la planta) y las posibles rutas evolutivas de las especies (Charlesworth, 1987, citado por Falk, 1992).

Se sabe que las especies raras a menudo se encuentran representadas por muy pocas poblaciones y éstas, a su vez, cuentan con pocos individuos. Según Falk (1992), todas las poblaciones se encuentran sujetas a ciertas variaciones de origen abiótico o biótico que van desde el estado del tiempo hasta la abundancia de polinizadores, lo cual se ve reflejado en variaciones en la producción de semillas, germinación y establecimiento de plántulas, entre otros. Esto origina fluctuaciones en el tamaño poblacional año con año. Sin embargo, para aquellas especies con poblaciones realmente pequeñas, una combinación desfavorable de estas variaciones, causaría que la población fluctuara de manera drástica y cayera por debajo del tamaño mínimo de una población viable, trayendo consigo la desaparición de la población (Falk, 1992). Por tanto, las especies raras son particularmente susceptibles ante este tipo de sucesos y muestran una alta vulnerabilidad a cuatro tipos de eventos estocásticos como son: genéticos, demográficos, ambientales y catastróficos; éstos pueden tener efectos negativos sobre las poblaciones pequeñas, reduciéndolas aún más hasta llegar a su extinción (Shaffer, 1981 citado por Falk, 1992).

Varios ejemplos de rareza vegetal se encuentran en algunas especies de la familia *Cactaceae*. Dicha familia es endémica de América, con aproximadamente 2000 especies, y se distribuye principalmente en zonas áridas y semiáridas (Bravo-Hollis y Sheinvar, 1995). En México se reconocen alrededor de 850 especies, de las cuales

84% (equivalente a 715 especies) son endémicas de nuestro territorio mexicano (Arias, 1993). Debido al elevado número de endemismos, aunado a la sobrecolecta de especímenes y a la destrucción y modificación de los hábitats en los que viven muchas de estas especies, la familia *Cactaceae* es uno de los grupos de plantas superiores con más especies amenazadas (299 spp) incluidas en las listas de la U.I.C.N. (Arias, 1993).

Por su parte, la Norma Oficial Mexicana (NOM – 059 – ECOL – 1994), en la que se establecen las especificaciones para la protección de las especies de flora y fauna silvestres de México, incluye 257 especies de cactáceas en alguna categoría de riesgo: 24 en peligro de extinción, 96 amenazadas, 135 raras y dos especies sujetas a protección especial. Esto implica que cerca de la tercera parte de la flora cactológica del país se encuentra clasificada bajo alguna categoría de riesgo. Además, de las 257 especies de cactáceas que contempla la norma citada, 238 de ellas se encuentran sólo en México, lo que implica que el 92% de las especies de cactáceas son endémicas a nuestro país (Franco, 1997). Por otro lado, la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de fauna y flora silvestre (CITES), organización que regula en el marco internacional el comercio de plantas y animales silvestres en peligro mediante un sistema de permisos, contempla 47 especies de cactáceas mexicanas inscritas en el apéndice I. Este documento incluye a todas las especies silvestres en peligro de extinción que, por tanto, no pueden ser extraídas de sus hábitats con fines comerciales, restringiéndose su comercio a plantas propagadas y cultivadas en vivero. Por otro lado, el resto de las especies de cactáceas, que suman casi 750, se incluyen en los apéndices II (especies que actualmente no se encuentran en riesgo de extinción pero que podrían estarlo si no se vigila y controla su comercio) y III (especies que están protegidas al menos en un país) (Hunt, 1992; Franco, 1997).

1.2 Ecología de la germinación

La germinación es un evento ecológicamente importante, pues de él depende el establecimiento de un nuevo individuo. Por tanto, la semilla y el proceso de germinación ocupan una posición crítica en la historia de vida de las plantas superiores (Bewley y Black, 1994).

De acuerdo con Fenner (1985) y Vazquez-Yanes *et al.* (1997), las semillas presentan ciertos mecanismos y comportamientos de germinación ante la gran variedad de condiciones ambientales a las que están sujetas, que pudieron haber evolucionado en respuesta a los riesgos de mortalidad de plántulas, de tal forma que la probabilidad de sobrevivencia de la plántula resultante se ve maximizada en un ambiente hasta cierto punto impredecible y heterogéneo. De esta forma, cada especie tiene sus propios requerimientos y mecanismos característicos de germinación, que responden a una cierta combinación de factores que disparan la germinación bajo aquellas condiciones que le brindan a la plántula una mayor probabilidad de sobrevivencia y establecimiento. De esta manera, por ejemplo, los desiertos se caracterizan por presentar un periodo muy corto en el cual la humedad y la temperatura son adecuadas para permitir la germinación y el establecimiento de la plántula (Vazquez-Yanes *et al.*, 1997), por lo que es común que algunas plantas de desierto presenten un patrón de germinación muy rápido y sincrónico en respuesta a un aumento significativo de la humedad del medio (Ruedas *et al.*, 2000).

1.2.1 Morfología de la semilla

La semilla de las angiospermas es un óvulo fecundado ya maduro, que contiene un embrión y cierta cantidad de nutrientes almacenados; además, incluye a los tegumentos diferenciados, como la cubierta seminal protectora o testa. Las semillas

son una unidad de diseminación que, además, es capaz de resistir condiciones ambientales extremas. La semilla, es una forma de propagación, continuidad y sobrevivencia de una especie, al ser la progenie de organismos reproductivos; a la vez, es la unidad portadora de la variabilidad genética producto de la reproducción sexual de las plantas superiores (Brown, 1972; Esau, 1982; Besnier, 1988;).

La estructura básica de las semillas de las angiospermas consta de cuatro componentes: a) el embrión, que procede del cigoto formado por la unión de la célula huevo con uno de los núcleos espermáticos que formaron el tubo polínico; b) el endospermo, que procede de la unión de los núcleos polares con el segundo núcleo espermático y que puede formar la mayor parte de las reservas nutritivas de la semilla; o bien quedar reducido a una sola capa de células, o ser absorbido; c) el perispermo, formado durante el desarrollo de la nucela, que generalmente queda reducido o es absorbido poco después de iniciar su desarrollo, aunque en algunas especies es anatómicamente identificable y en otras forma la principal reserva de sustancias nutritivas; d) la cubierta seminal, constituida por el tegmen y la testa, los cuales derivan del tegumento interno y externo del óvulo, respectivamente (Besnier, 1988). Las diversas cubiertas bajo las que se encuentra el embrión (endospermo, testa, etc.) son de gran importancia para la germinación, pues funcionan como una fuente importante de hormonas, inhibidores, nutrientes, e incluso pueden fungir como barreras mecánicas a la germinación. Por esta razón es importante entender su estructura y estudiar su posible papel en el establecimiento o rompimiento de la latencia, como se verá más adelante.

1.2.2 El proceso de la germinación

La germinación comienza con la imbibición de agua por parte de la semilla y finaliza con la salida del eje embrionario, usualmente la radícula. Esto incluye numerosos eventos, como cambios estructurales subcelulares, respiración, síntesis macromolecular y elongación celular. Estos procesos transforman a un embrión

deshidratado con un metabolismo apenas detectable, en uno con metabolismo vigoroso iniciando el crecimiento (Bewley y Black, 1994).

Patrones y velocidad de germinación.

El tiempo y la velocidad a la que se da la germinación son los elementos más importantes que conforman lo que se conoce como patrón de germinación de una especie. A su vez, este patrón está determinado por una serie de factores bióticos, abióticos y endógenos (Schat, 1993). Salisbury 1961 (citado por Roberts, 1972) reconoce cuatro patrones básicos de comportamiento germinativo en lo que se refiere a la distribución temporal de la germinación en una población de semillas dada:

- a) Germinación quasi- simultánea: la germinación de todas las semillas de un lote ocurre en un período muy breve.
- b) Germinación continua: la germinación ocurre de manera relativamente constante durante un período largo, sin que se den "picos" germinativos de manera clara.
- c) Germinación intermitente: la germinación se da de manera irregular durante un cierto periodo de tiempo, mostrando varios "picos germinativos".
- d) Germinación periódica: Puede decirse que es parecida a la anterior, sólo que en este caso, los "picos de germinación" se dan de manera regular, mostrando cierta periodicidad.

La germinación de la semilla depende de una serie de factores, incluyendo aquellos que tienen que ver con el ambiente en el que se encuentra. Primero, el ambiente químico necesita ser el correcto: el agua necesita estar disponible, el oxígeno debe estar presente una vez que la semilla necesite respirar y las sustancias químicas inhibitoras deben estar ausentes. El ambiente físico también debe ser favorable: la temperatura debe ser la adecuada, así como en algunos casos la cantidad y calidad de la luz. En muchos casos estas condiciones están presentes y, sin embargo, la semilla no logra germinar. Esto ocurre cuando existen ciertos obstáculos en la

semilla que deben ser removidos para que se dé el proceso de germinación. Cuando una semilla no logra germinar a pesar de que las condiciones para la germinación sean las adecuadas, se dice que está latente

(Bewley y Black, 1994). Por otra parte, la semilla que se encuentra en estado de reposo metabólico y que se rompe con la entrada de agua, se dice que está quiescente (Vázquez-Yanes *et al.*, 1997).

1.2.3 Latencia

La latencia de la semilla se puede definir como un periodo de interrupción del desarrollo que implica una disminución en el metabolismo debido a un bloqueo químico, metabólico o estructural que impide la germinación, aún cuando las condiciones ambientales favorables para la germinación se encuentran presentes (Bewley y Black, 1994; Vleeshouwers *et al.*, 1995; Vázquez-Yanes *et al.*, 1997).

Harper (1977) describe tres tipos básicos de latencia, dependiendo de su origen:

- a) Latencia innata o primaria: en este caso la semilla se desprende de la planta madre en estado latente, es decir, la latencia es una condición inherente del embrión asociada con su falta de madurez.
- b) Latencia inducida o secundaria: se presenta en la semilla madura que después de desprenderse de la planta madre adquiere una latencia causada por la presencia de un factor desfavorable para la germinación y que aún después de eliminarse dicho factor, la semilla permanece sin germinar.
- c) Latencia impuesta o forzada: es regulada por condiciones ambientales tales como la luz, la temperatura, la humedad etc., que impiden la germinación de la semilla, pero una vez eliminados los factores limitantes, la semilla se encuentra lista para germinar.

Por otro lado, Bewley y Black (1994) reconocen dos tipos básicos de latencia relacionados con las propiedades intrínsecas de la semilla:

- 1) Latencia embrionaria: está dada por un bloqueo profundo en la germinación de la semilla en el que se involucran inhibidores químicos producidos en los cotiledones o el eje embrionario; cuando estos inhibidores son removidos, se permite la germinación y crecimiento del eje embrionario.
- 2) Latencia impuesta por los tegumentos de la semilla: en este tipo de latencia, los tejidos que envuelven al embrión, llámense testa, endospermo, pericarpio o algún órgano extrafloral, impiden la germinación de la semilla de diferentes formas:
 - a) Pueden interferir con la entrada de agua, ya que algunas semillas tienen testas o tegumentos impermeables que impiden la entrada de este líquido, retrasando la germinación por mucho tiempo.
 - b) Pueden ser una resistencia mecánica, pues muchas semillas tienen tegumentos o testas duras que impiden la emergencia de la radícula.
 - c) Pueden interferir con el intercambio de gases, impidiendo la entrada de O_2 y la salida de CO_2 , inhibiendo así la respiración del embrión.
 - d) Pueden ser una barrera para la salida de inhibidores presentes en la semilla, evitando su germinación.
 - e) Pueden ser una fuente de suministro de inhibidores químicos como el ácido abscísico (ABA), impidiendo la germinación.

La latencia es ecológicamente importante porque representa un mecanismo de optimización en la distribución de la germinación, tanto en el tiempo como en el espacio (Bewley y Black, 1994; Vleeshouwers *et al.*, 1995). Se piensa que las diferentes formas de latencia han evolucionado en respuesta a los riesgos específicos de mortalidad de plántulas en diferentes ambientes, de tal forma que la germinación se presenta en el momento o en el lugar en el que hay mayores probabilidades de sobrevivencia para la plántula resultante.

Un ejemplo de la distribución de la germinación en el tiempo se da en semillas con diferente grado de latencia y morfología provenientes de la misma planta madre (semillas polimórficas), que pueden extender su germinación a lo largo del tiempo.

Así, las nuevas plántulas que emergen a intervalos irregulares no competirán de manera intensa entre ellas y tendrán mayor probabilidad de que algunas de ellas sobrevivan(Bewley y Black, 1994).

En cuanto a la distribución de la germinación en el espacio, un ejemplo es el de las especies en las que la latencia finaliza al exponer las semillas a cierta longitud de onda del espectro lumínico, en particular a la luz roja. Así, la semilla no germinará si se encuentra debajo del dosel del bosque, ya que sus hojas verdes absorben la luz roja y sólo dejan pasar luz de longitudes de onda rojo lejano, que inhibe la germinación. Este mecanismo, regulado por dos formas interconvertibles de un pigmento llamado fitocromo, es una especie de sensor lumínico que "le indica" a la semilla el tipo de condiciones bajo las que se encuentra, que en este caso son desfavorables para el establecimiento de la plántula. Una vez que se abriera el dosel, la semilla se vería estimulada a germinar, ahora bajo condiciones más favorables para el futuro crecimiento de la plántula (Vazquez-Yanes y Orozco -Segovia, 1984). Por tanto, la latencia tiene un valor de sobrevivencia y es un mecanismo dilatorio que impide la germinación bajo condiciones que resultarían inadecuadas para el establecimiento de la plántula (Fenner, 1985; Rojas-Aréchiga y Vazquez-Yanes, 2000).

1.2.4 Factores que afectan la germinación

Una vez que las semillas han roto su latencia y se encuentran listas para germinar, hay muchos factores que afectan el éxito de la germinación y la velocidad a la que ésta se da. Las semillas enterradas en el suelo o situadas sobre él, se encuentran sometidas a una serie de factores ambientales fluctuantes que, a la larga, determinan su latencia, su germinación, su sobrevivencia o su muerte (Besnier,1988). Algunos de estos factores se describen a continuación:

a) Luz : Evenari en 1965 (citado por Bradbeer, 1988), junto con otros autores coincidieron en que la luz ejerce un cierto efecto sobre la germinación de muchas semillas. De acuerdo con Bradbeer (1988) y Bidwell (1979), se han introducido terminologías relacionadas con las respuestas de las semillas ante la presencia o ausencia de la luz, clasificándose de la siguiente manera:

- i) Semillas fotoblásticas positivas: Son aquellas en las que la germinación es inducida por la luz.
- ii) Semillas fotoblásticas negativas: Aquellas en las que la germinación es total o parcialmente inhibida por la luz.
- iii) Semillas aparentemente no fotoblásticas o indiferentes: No muestran variación alguna en la germinación cuando se exponen a la luz o se encuentran en la oscuridad.

Las principales bandas del espectro lumínico que influyen sobre la germinación son tres y corresponden a la franja de 660 nm (rojo), de 730 nm (rojo lejano) y de 400 - 500 nm (azul). Dentro de estas bandas del espectro, se sabe que en particular la franja que corresponde al rojo promueve la germinación, mientras que la del rojo lejano la inhibe (Bradbeer, 1988; Vazquez-Yanes *et al.*, 1997). Tanto el rojo como el rojo lejano son absorbidos por una cromoproteína que actúa como sensor lumínico. llamada fitocromo. Se sabe que este pigmento posee dos formas fotoconvertibles, el fitocromo inactivo (P_r) y el fitocromo activo (P_{fr}), el cual induce la germinación e interviene en los procesos de permeabilidad de las membranas, activación de enzimas y expresión genética (Vazquez-Yanes *et al.*, 1997).

La conversión del fitocromo inactivo (P_r) a fitocromo activo (P_{fr}) se lleva a cabo bajo el efecto de la luz roja y la reacción opuesta (P_{fr} a P_r) ocurre bajo la influencia del rojo lejano. Estas dos formas del fitocromo corresponden a cada uno de los picos de absorción de luz, es decir; el pico de absorción de P_r se encuentra a los 660 nm y el de P_{fr} a los 730 nm (Bradbeer, 1988; Bewley y Black, 1994; Vazquez-Yanes *et al.*, 1997). La absorción de ambas formas del pigmento coinciden en alrededor de los

300 nm y hasta los 730 nm, lo cual significa que a una determinada longitud de onda ambos fitocromos absorben y en ambos se da la transformación fotoquímica de manera simultánea y en ambas direcciones, estableciéndose de esta forma un fotoequilibrio que se define por la letra griega Ψ (phi) y que indica la relación P_{fr} / P_{total} (Bewley y Black, 1994). Así, la conversión de todo el P_r en P_{fr} nunca puede llevarse a cabo en un 100%, aún en la longitud de onda en la que el P_r tiene su máxima absorbancia (730 nm), puesto que P_r también puede absorber algo de radiación a esa misma longitud de onda y, por lo tanto, ocurre la fotoconversión, aunque en menor grado. Por tanto, la terminación de la latencia y el control de la germinación dependen entonces del fotoequilibrio del fitocromo en la semilla.

La importancia del control de la germinación por el valor de Ψ radica en el hecho de que en las semillas que requieren de luz para germinar, el fitocromo funciona como un mecanismo que les permite detectar diferencias en la calidad de la luz, la cual puede variar en la naturaleza, principalmente cuando cambian las proporciones de luz roja y luz roja lejana. De esta forma, la germinación de semillas fotoblásticas positivas se verá limitada a ciertas zonas con determinada calidad de luz, pues si éstas se encuentran bajo el dosel vegetal, recibirán únicamente radiación rojo lejano, ya que las hojas de los árboles transmiten sólo este tipo de luz, absorbiendo la luz roja e impidiendo así la germinación de las semillas bajo estas condiciones. Estas semillas serán capaces de germinar sólo cuando reciban luz rica en componentes rojos a partir de la apertura de un claro en la vegetación, permitiendo entonces que la germinación se lleve a cabo cuando se presenten las condiciones lumínicas adecuadas para el establecimiento y crecimiento de la plántula.

b) Temperatura: Los procesos metabólicos que ocurren durante la germinación se ven afectados en gran medida por la temperatura, la cual influye de manera significativa en la capacidad germinativa y en la velocidad de germinación de las semillas (Bewley y Black, 1994; Vazquez *et al.*, 1997).

Tanto las diferentes temperaturas constantes, como las temperaturas fluctuantes (termoperiodo) pueden afectar la germinación de las semillas. En cuanto a las temperaturas constantes, existen tres temperaturas cardinales en las que se lleva a cabo la germinación y que se conocen como temperatura óptima, máxima y mínima. Dado que se considera a la germinación como un proceso bioquímico y de crecimiento y, como tal, su velocidad depende de la temperatura a la que se lleva a cabo, existe en general una temperatura óptima en la que el porcentaje de germinación y la velocidad a la que se da es máxima. Las temperaturas máxima y mínima son las temperaturas más alta y más baja a la cual la germinación puede ocurrir (Besnier, 1988; Bewley y Black, 1994; Vazquez-Yanes *et al.*, 1997).

Se sabe que las temperaturas alternantes ejercen un gran efecto sobre la ruptura de la latencia, ya sean por sí mismas o en combinación con la luz (Besnier, 1988; Bewley y Black, 1994; Vazquez-Yanes *et al.*, 1997). Dado que la temperatura del suelo experimenta, en la mayoría de los ecosistemas, una variación cíclica a lo largo del día, principalmente en sus capas superiores, las semillas están normalmente sujetas a temperaturas alternantes, salvo que estén enterradas muy profundamente (Besnier, 1988). De esta forma, la germinación se puede dar cuando la semilla se expone a una combinación de diferentes temperaturas, teniendo generalmente un máximo efecto cuando la diferencia entre estas temperaturas es amplia (amplitud del termoperiodo), aunque también es importante la duración de la exposición a las diferentes temperaturas que componen el termoperiodo, así como el número de ciclos (Bewley y Black, 1994). Las semillas que responden a este cambio ambiental pueden presentar diversos mecanismos a partir de los cuales "detectan" esta alternancia de temperatura, como por ejemplo, la presencia de una testa impermeable que se hace permeable con los cambios de temperatura, o la existencia de un mecanismo químico endógeno que puede activar el proceso germinativo sólo cuando ocurren fluctuaciones de temperatura (Vázquez-Yanes *et al.*, 1997). En general, se cree que la temperatura fluctuante permite, por un lado, la activación de ciertas enzimas y, por otro, aumenta la permeabilidad de algunas membranas de la

semilla, lo que trae como consecuencia el desencadenamiento de la germinación (Vázquez-Yanes *et al.*, 1997).

Es importante señalar que las temperaturas bajas también ejercen cierto efecto en la germinación de la semilla. Se conoce como estratificación o *chilling* al sometimiento de las semillas hidratadas a condiciones de bajas temperaturas (0°C a 10°C) por un determinado periodo de tiempo. La latencia de la semilla hidratada se va rompiendo lentamente durante el proceso de estratificación, que en condiciones naturales ocurre durante el invierno. Esto representa un mecanismo que impide la germinación hasta después de que el invierno haya pasado, cuando se presenten temperaturas más cálidas y propicias para el crecimiento de la plántula (Bidwell, 1979; Bewley y Black, 1994). En estos casos se piensa que es necesario un periodo de baja temperatura para eliminar el efecto del ácido absísico (ABA) presente en la cubierta seminal. Las bajas temperaturas son necesarias para la activación de la síntesis de giberelinas, las cuales promueven el crecimiento (Bidwell, 1979).

c) Humedad: La disponibilidad de agua es primordial para que se inicie la germinación, pues la semilla está extremadamente deshidratada cuando se desprende de la planta madre y por tal motivo su metabolismo se encuentra aletargado. Normalmente la semilla contiene un porcentaje de humedad del 5 al 20% de su peso total y tiene que absorber una buena cantidad antes de que comience la germinación. Este proceso se inicia con la imbibición que, como ya se mencionó, consiste en una rápida absorción de agua. Después de la imbibición, la absorción de agua decrece, la germinación prosigue y empiezan los procesos irreversibles que llevan al crecimiento y desarrollo de la plántula (Bidwell, 1979).

De lo anterior se desprende que el estrés hídrico puede reducir tanto la velocidad como el porcentaje de germinación. Besnier (1988) señala que existen tres factores que determinan la rapidez de la hidratación de la semilla:

i) La diferencia del potencial hídrico entre la semilla y el sustrato. El potencial inicial de la semilla es la capacidad de las membranas y los cuerpos proteicos para absorber agua, mientras que el potencial inicial del sustrato es su resistencia a ceder el agua que retiene entre sus partículas. En un principio la diferencia de potencial es muy grande, pero a medida que la semilla se hidrata, esta diferencia disminuye debido a un aumento en la presión de turgencia de la semilla y del agotamiento del agua disponible en el suelo que está en contacto directo con la semilla. Todo esto trae consigo que disminuya la velocidad de la imbibición y se retrase la germinación de las semillas situadas sobre la superficie del suelo. Sin embargo, si las semillas están situadas en capas más profundas del suelo, éstas tendrán mayor disponibilidad de humedad para germinar y si son lo bastante grandes, podrán disponer de suficientes reservas para que las raíces puedan llegar a capas más húmedas, permitiendo así el crecimiento de la plántula.

ii) Contacto entre la semilla y el suelo. El contacto entre la semilla y el suelo depende tanto de las características del suelo como de la morfología y tamaño de las semillas. Besnier (1988) comenta que, en general, las semillas que hacen un mejor contacto con el sustrato son las más pequeñas, con testa lisa y con presencia de mucílago, mientras que las que hacen un contacto más deficiente son las semillas más grandes, con testa rugosa y carentes de mucílago. La superficie de contacto tiene especial importancia en el caso de las semillas que germinan sobre el sustrato, ya que esta superficie será siempre menor que si la semilla está enterrada (Besnier, 1988).

iii) Permeabilidad de las cubiertas. Muchas especies tienen cubiertas seminales extremadamente duras que impiden la entrada de agua, retrasando la germinación por un periodo considerable de tiempo. Esto es especialmente común en semillas de la familia *Leguminosae*, *Cannaceae*, *Convolvulaceae*, *Chenopodiaceae* y *Malvaceae* (Bewley y Black, 1994). Se dice que generalmente es la testa el factor que impide la entrada de agua. Tal impermeabilidad puede ser conferida

específicamente por las diversas partes de la testa, como la cutícula, la suberina, la pared en empalizada y la capa de osteoescleridas (Bewley y Black, 1994).

d) Edad de la semilla: De acuerdo con Vázquez-Yanes *et al.* (1997), se conoce como longevidad ecológica a la capacidad de las semillas para permanecer vivas y viables por un periodo de tiempo en el suelo, mientras que la capacidad para permanecer viables en condiciones de almacenamiento artificial se conoce como longevidad potencial.

En la actualidad se manejan diferentes clasificaciones de las semillas relacionadas con la duración potencial de su viabilidad. Una de estas clasificaciones es la que toma en cuenta la tolerancia a la desecación que divide a las semillas en semillas ortodoxas y recalcitrantes (Vazquez-Yanes *et al.*, 1997). Las semillas ortodoxas son aquellas que pueden ser desecadas hasta niveles muy bajos de humedad sin sufrir daños, es decir, sin perder su viabilidad, por lo que pueden permanecer viables por un periodo relativamente prolongado (Cuadro 2) (Bewley y Black, 1994; Vazquez *et al.*, 1997). De acuerdo con Bewley y Black (1994), por cada 1% que disminuye la humedad de la semilla y por cada 5.6°C que disminuye la temperatura del medio, la longevidad potencial o en almacenamiento de la semilla se duplica. De esta manera, tanto la temperatura del medio como el contenido de humedad en la semilla constituyen los factores más importantes que determinan la duración de la longevidad en condiciones de almacenamiento.

Cuadro 2. Ejemplos de la longevidad potencial de semillas ortodoxas (Bewley y Black, 1994).

Especie	Longevidad potencial (años) de la semilla
<i>Amaranthus retroflexus</i>	40
<i>Brassica nigra</i>	50
<i>Euphorbia maculata</i>	< 5
<i>Trifolium repens</i>	5
<i>Oenothera biennis</i>	80
<i>Verbascum blattaria</i>	100

Las semillas recalcitrantes son aquellas que no pueden ser desecadas a niveles muy bajos de humedad, puesto que les llevaría a perder su viabilidad. Por tanto, estas semillas necesitan mantener un contenido alto de humedad para permanecer viables y tienen una longevidad menor que la de las semillas ortodoxas (Cuadro 3) (Bewley y Black, 1994; Vazquez-Yanes *et al.*, 1997).

Cuadro 3. Ejemplos de la longevidad de semillas recalcitrantes (Bewley y Black, 1994).

Especie	Longevidad potencial de la semilla
<i>Avecennia marina</i>	Pocos días
<i>Quercus borealis</i>	20 meses
<i>Cocos nucifera</i>	16 meses
<i>Coffea arabica</i>	10 meses
<i>Theobroma cacao</i>	8 a 10 semanas

e) Efectos de la testa: Según Bidwell (1979) y Bewley y Black (1994), en algunas semillas la latencia es impuesta por la presencia de la testa, cuyo efecto puede darse a nivel bioquímico, fisiológico o mecánico. La exposición de la semilla a un determinado ambiente es fundamental para que se promueva la germinación al "ablandar" la testa de la semilla. En algunos casos un ataque microbiano puede ser necesario para modificar la testa, o bien la abrasión realizada por las partículas del suelo, o el efecto abrasivo de los ácidos gástricos de los animales dispersores mientras la semilla pasa por su tracto digestivo.

Se ha comprobado que las temperaturas fluctuantes y las altas temperaturas ejercen cierto efecto sobre la testa. En el caso de las temperaturas altas, se ha visto un rompimiento en la zona micropilar de la semilla que permitiría la entrada de agua, desencadenando así el proceso de germinación. También se utilizan otros procedimientos para lograr que las semillas de testa dura germinen. Uno de ellos es la escarificación mecánica, que consiste en raspar la testa de la semilla con algún material, como por ejemplo una lija. Otro procedimiento es el tratamiento con ácidos.

simulando el paso de las semillas por el tracto digestivo de ciertos animales (Bewley y Black, 1994; Vazquez-Yanes *et al.*, 1997).

f) Sustancias químicas: Diferentes tipos de sustancias químicas afectan la germinación de las semillas de algunas especies, ya sea desencadenándola o bien aumentando la velocidad o el porcentaje final de germinación. Por el contrario, también existen otras sustancias que pueden actuar como inhibidoras de la germinación (Bewley y Black, 1982 citados por Valverde, 1988).

Se ha visto que, entre los reguladores del crecimiento, las giberelinas o el ácido giberélico (GA₃, GA₄, GA₇) poseen una amplia actividad promotora de la germinación. También se ha observado un efecto de las citoquininas y el etileno, aunque estos últimos tienen un efecto mayor si se combinan con bajos niveles de luz (Bewley y Black, 1994). La germinación de la semilla también puede ser afectada por sustancias químicas orgánicas e inorgánicas que están presentes en el suelo, como los nitratos, o los iones de amonio. Ambos estimulan la germinación de muchas especies, a menudo interactuando con luz y temperatura (Bewley y Black, 1994).

1.3 La semilla y la germinación en las cactáceas

Las semillas de los cactus presentan ciertas particularidades en forma, tamaño, estructura, características del embrión y color de la testa (Rojas-Aréchiga y Vazquez-Yanes, 2000). En general, las semillas maduras de esta familia tienen las siguientes partes: testa, embrión, endospermo, perispermo (en los grupos más primitivos), arilo (el cual caracteriza a las semillas de la subfamilia *Opuntioideae*), funículo (*Opuntia*), e hilo (Elizondo *et al.*, 1994, citado por Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000). Algunas especies tienen carúncula (*Pereskia*) y un estrofiolo o rafe (*Mammillaria*). El número de semillas producidas por fruto puede ser muy grande; en algunas especies los frutos tienen más de 1000 semillas (*Pilosocereus chrysacanthus*), y en otros muy

pocas (sólo de una a cinco semillas por fruto en *Epithelantha* y *Pereskia aculeata* (Lodé, 1995; Pedroni y Sánchez, 1997, citado por Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000). Incluso dentro de la misma especie, el número de semillas por fruto varía enormemente. Se ha reportado que algunos frutos de *Epiphyllum anguliger* contenían 1500 semillas, mientras que otros contenían 5500, dependiendo de la edad de la planta, el número de flores por planta y el tamaño de ésta (Zimmer, 1996, citado por Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000).

En cuanto a las características germinativas de las cactáceas, se ha encontrado que la germinación de las semillas de algunas especies, como *Carnegiea gigantea*, se ven estimuladas por la luz (Alcorn y Kurtz, 1959). Zimmer (1969, citado por Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000) observó que otras especies de cactus germinan en la oscuridad y otras más necesitan de variaciones lumínicas para poder germinar. Por el contrario, las semillas de *Pereskia aculeata* son indiferentes a la luz bajo cierto rango de temperatura (Dau, 1974; Pedroni, 1997, citados en Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000). Por su parte, Rojas (1995) encontró que las semillas de las cactáceas columnares *Pachycereus hollianus*, *Neobuxbaumia tetetzo* y *Cephalocereus chrysacanthus*, son indiferentes a la luz, así como las semillas de *Pachycereus pringlei*, que al exponerse a radiación con diferentes longitudes de onda (blanca, roja, verde, amarilla y luz ultravioleta), así como en oscuridad, no mostraron diferencias en el porcentaje de germinación (Nolasco *et al.*, 1996), mientras que las semillas de especies globosas como *Ferocactus robustus*, *F. recurvus*, *F. flavovirens* y *Echinocactus platyacanthus* son fotoblásticas positivas (Rojas *et al.*, 1997), al igual que las semillas de *Mammillaria magnimamma* (Ruedas *et al.*, 2000) y las de *Ferocactus histrix* (del Castillo, 1986). Todo esto sugiere una posible relación entre la forma de vida y el requerimiento de luz para germinar (Rojas *et al.*, 1997).

Por otro lado, se ha visto que el ácido giberélico (GA) puede ser un sustituto de la luz en la germinación de algunas especies. Alcorn y Kurtz (1959) encontraron que la germinación de semillas de *Carnegiea gigantea* se vio favorecida cuando las semillas

se imbibieron en una solución de GA, tanto en condiciones lumínicas como en oscuridad.

En cuanto a la temperatura, las semillas de las cactáceas de manera general responden favorablemente en un intervalo de temperatura que va desde los 17°C hasta los 34°C, siendo frecuentemente la temperatura de 25°C el valor óptimo para la germinación (Nobel, 1988, citado por Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000). Por su parte, Fearn (1981) menciona que las temperaturas extremas no favorecen la germinación, puesto que las semillas presentan bajos porcentajes de germinación si se exponen a temperaturas por debajo de los 12°C y por arriba de los 28°C. Sin embargo como lo señala Rojas (1995), la respuesta óptima de temperatura varía de acuerdo con la especie. Así, por ejemplo, *Frailea pumila* germina entre los 10 y los 40°C, mientras que *Rebutia xanthocarpa* var. *salmonea* germina sólo entre los 11.5 y 22.8°C (Fearn, 1981) y *Ferocactus recurvus* alcanza porcentajes altos de germinación sólo a 25°C (Rojas et al., 1998). Thompson (1970) asegura que es tanto la especie como la edad de la semilla las que determinan la germinación a ciertos intervalos de temperatura.

Por otra parte, también se ha observado que la temperatura tiene efectos tanto en el porcentaje de germinación como en la velocidad de germinación (Mayer et al., 1963, citados por Fearn, 1974). De acuerdo con Zimmer (1970, citado por Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000) y con los resultados de Ruedas et al. (2000) para *Mammillaria magnimamma*, la velocidad de germinación es mayor a medida que incrementa la temperatura.

Se han encontrado dos tipos de latencia en cactáceas: la latencia innata y la forzada (Fearn, 1981). La latencia innata se ha observado en algunos géneros, como *Echinocactus* (Fearn, 1981), *Opuntia* (Pilcher, 1970; Potter et al., 1984; Sánchez, 1997, citados por Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000), *Stenocereus* (Williams y Arias, 1978; León de la Luz y Domínguez, 1991 citados por Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000), y *Melocactus* (Arias y Lemus, 1989, citado por Rojas-

Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000). Un ejemplo de latencia impuesta o forzada es el de las semillas de *Stenocereus griseus* (Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000).

Por último, ciertas semillas de cactáceas deben ser sometidas a algún tipo de escarificación mecánica para que puedan germinar, sobre todo aquellas que son dispersadas por el agua y que sufren el efecto de la abrasión física que ejerce el roce del suelo sobre su testa (Kemp, 1989, citado en Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000). Es posible que algunas semillas de cactus necesiten ser ingeridas por ciertos animales (aves y mamíferos) para que se inicie o incremente la germinación, ya que al estar en contacto la semilla con el jugo gástrico del animal, puede ayudar a que se dé dicho proceso (León de la Luz y Domínguez, 1991). Sin embargo, es común observar que las semillas de muchas cactáceas no tienen requerimientos muy específicos para germinar, pues no presentan mecanismos de latencia y pueden alcanzar altos porcentajes de germinación al encontrarse en un sustrato con la humedad adecuada (del Castillo, 1986; Ruedas *et al.*, 2000).

1.4 Objetivo e hipótesis

El objetivo central de esta tesis es analizar las características germinativas de tres especies del género *Neobuxbaumia* (Cactaceae) bajo diferentes condiciones ambientales controladas, con el objeto de evaluar el papel que podría estar jugando esta fase del desarrollo de la planta en la determinación de su especificidad de hábitat y nivel de rareza.

Si se considera que las tres especies estudiadas de *Neobuxbaumia* difieren en su nivel de rareza y que la germinación podría ser un factor importante en la determinación del nivel de rareza y especificidad de hábitat de cada especie, se espera entonces que la especie más rara (*Neobuxbaumia macrocephala*) tenga los porcentajes finales de germinación y las velocidades de germinación más bajos para los diferentes tratamientos en comparación con las otras dos especies de *Neobuxbaumia* estudiadas que son relativamente más comunes, particularmente si las limitaciones en la germinación están contribuyendo de alguna forma a su nivel diferencial de rareza.

Capítulo 2. Metodología

2.1 Las especies estudiadas

El género *Neobuxbaumia*, perteneciente a la familia *Cactaceae*, cuenta con ocho especies, todas ellas endémicas de México. En el Valle de Tehuacán-Cuicatlán se distribuyen tres de ellas, una de las cuales es endémica de la región (Arias *et al.* 1997).

Neobuxbaumia macrocephala (Weber):

Son plantas columnares de 7 a 15m de alto. Su tallo principal mide de 30 a 60cm de ancho. Forman tallos simples cuando jóvenes y ramifican después a diferentes alturas; producen un bajo número de ramas de 30 a 40cm de ancho. La zona fértil está diferenciada de la infértil por un cefálio rojo en la porción apical, con abundantes pelos amarillos, cerdas blancas o rasas translúcidas y espinas escasas de 3cm de largo, setosas y rojas. Las flores de color rojo púrpura forman un círculo alrededor del ápice, son cilindro-infundibuliformes, acampanuladas y miden entre 4.2 y 5.2cm de alto; poseen espinas setosas rojo-amarillentas y pelos blancos. Sus estambres miden de 6 a 8mm de largo, los filamentos son amarillos claros a rosas. El estilo mide de 2 a 2.4cm de largo y es amarillo claro a rosa. Tiene de 7 a 9 lóbulos del estigma de color amarillo claro. Los frutos miden de 1.8 a 2.2cm de largo y de 1.6 a 1.8cm de ancho. Sus areolas tienen pelos blancos. Las semillas son de color oscuro y miden 2.5mm de largo aproximadamente (Arias *et al.*, 1997).

La distribución de esta especie está restringida a la región de Tehuacán- Cuicatlán, por lo que es endémica de esta zona. Habita bosques tropicales caducifolios y matorrales xerófilos sobre suelos calizos, en elevaciones de 1600 a 2300 m.s.n.m.

(Arias *et al.*, 1997). La densidad poblacional de esta especie es de 129 a 200 ind/ha (Cuadro 4) (Valiente-Banuet *et al.*, 1997; Esparza, 1998). Esta especie florece entre marzo y julio y fructifica entre abril y agosto (Arias *et al.*, 1997). Sus polinizadores son los murciélagos y los principales dispersores de sus semillas son las aves (Valiente-Banuet *et al.*, 1997).

Neobuxbaumia mezcalaensis (Bravo) Backeb:

Son plantas columnares de 5 a 10m de alto, y de 15 a 30cm de ancho; no se ramifican. Sus tallos son verdes a ligeramente amarillentos, sus areolas miden de 5 a 6mm de largo, con espinas radiales de 0.8 a 2.4cm de largo, de color blanco hasta gris; tienen espinas centrales, de las cuales la inferior es más larga. La zona fértil se encuentra indiferenciada de la infértil. Las flores miden de 5 a 5.5cm de largo, son tubular- infundibuliforme dispuestas a lo largo del tallo, de color blanco a rojas o verdes. Sus estambres miden de 0.5 a 1cm de largo, con filamentos amarillos verdosos a rosas; el estilo mide de 2.5 a 3cm de largo, de color amarillo a rosa. Los lóbulos del estigma son de 6 a 9, miden 4cm de largo y son de color amarillo. Sus frutos miden de 3 a 4cm de largo, tienen areolas con fieltro y espinas de 3 a 6cm de largo. Sus semillas miden de 2.5 a 3mm de largo (Arias *et al.*, 1997).

Esta especie se distribuye en los estados de Colima, Guerrero, Jalisco, Michoacán, Morelos, Oaxaca y Puebla. Habita en bosques espinosos y tropicales caducifolios, sobre suelos calizos, en elevaciones de 800 a 2000 m.s.n.m. (Arias *et al.*, 1997). La densidad poblacional de esta especie es de 1000 a 1680 ind/ha (Cuadro 4) (Valiente-Banuet *et al.*, 1997). Florece entre marzo y mayo y fructifica en mayo y junio (Arias *et al.*, 1997). Sus polinizadores y dispersores posiblemente son murciélagos (Valiente-Banuet *et al.*, 1997).

Neobuxbaumia tetetzo (Weber) Backeb:

Son plantas columnares de 1.5 a 15m de alto; su tallo principal mide 30 a 60cm de ancho. Son columnares simples cuando jóvenes, después ramifican, con ramas terminales que miden de 10 a 20cm de ancho, de color verde grisáceo, con areolas de 1 a 1.5cm. de largo. La zona fértil está indiferenciada de la infértil. Sus flores miden de 4.7 a 5.5cm de largo, tubular-infundibuliforme, dispuestas alrededor de ápice, de color verde a pardo con areolas desnudas o con lana y espinas escasas. Sus estambres miden de 5 a 8mm de largo, los filamentos son blancos y el estilo va de 1.8 a 2cm de largo, de color blanco; los lóbulos del estigma van de 3 a 4mm de largo. Sus frutos miden de 3 a 4cm de largo y de 2.5 a 3cm de ancho, son ovoides de color verde a rojo; sus areolas están desnudas o con pelos y sus espinas son setosas. Sus semillas miden de 1.7 a 2mm de largo (Arias *et al.*, 1997).

Esta especie se distribuye en los estados de Oaxaca y Puebla. Habita en ecosistemas de bosque tropical caducifolio y matorral xerófilo, sobre suelos calizos, en elevaciones de 1000 a 1900 m.s.n.m. Florece entre mayo y julio y fructifica entre junio y julio (Arias *et al.*, 1997). La densidad poblacional de esta especie es de 1200 a 1800 ind/ha (Cuadro 4) (Valiente-Banuet y Ecurra, 1991). Entre sus polinizadores y dispersores se encuentran también los murciélagos y algunas aves fungen también como dispersores de las semillas (Godínez-Alvarez *et al.*, 1999).

Cuadro 4. Cuadro comparativo de las tres especies de *Neobuxbaumia* estudiadas.

Especie	Hábitat	Distribución	Abundancia ind/ha	Fenología	
				Floración	Fructificación
<i>N. mezcalaensis</i>	Bosque espinoso y bosque tropical caducifolio	Colima, Guerrero, Jalisco, Michoacán, Oaxaca y Puebla	1000 a 1680	Marzo-Junio	Mayo-Junio
<i>N. tetetzo</i>	Matorral xerófilo y bosque tropical caducifolio	Puebla y Oaxaca	1200 a 1800	Mayo-Junio	Mayo-Julio
<i>N. macrocephala</i>	Matorral xerófilo y bosque tropical caducifolio	Valle de Tehuacán-Cuicatlán	129 a 200	Marzo-Julio	Abril-Agosto

2.2 Sitio de colecta de semillas

La colecta de semillas se realizó cerca del poblado Zapotitlán Salinas, en la provincia florística del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, que se localiza en la parte sureste del estado de Puebla y noroeste de Oaxaca, entre los 17° 39' y 18° 53' latitud norte y los 96° 55' y 97° 44' de longitud oeste. La región de Tehuacán- Cuicatlán, con un poco más de 10,000 km² de superficie, posee varios valles internos separados por numerosas serranías. Su clima es semiárido, con una precipitación anual de alrededor de 400 mm y una canícula bien definida a mitad del periodo de lluvias; este último abarca de junio a septiembre. Las condiciones áridas de esta región se deben principalmente al efecto de sombra orográfica que produce la Sierra Madre Oriental y la desecación paulatina de los mantos freáticos (Villaseñor, 1990).

Aunque la vegetación de la región ha sido estudiada por varios autores, aún existe cierta controversia en la caracterización de ciertas comunidades vegetales intermedias o diferentes a las típicamente descritas. Sin embargo, en términos generales, los tipos de vegetación que se presentan en la zona son: bosque tropical caducifolio, bosque espinoso, bosque de encino, bosque de pino-encino, pastizal y matorral xerófilo (Villaseñor, 1990).

En esta región, la familia *Cactaceae* está representada por 21 géneros y 74 especies, constituyendo el 27% del número total de especies reportadas para la región (Dávila *et al.*, 1993).

2.3 Colecta de semillas

Las semillas de *N. mezcalaensis*, *N. tetetzo* y *N. macrocephala* que se utilizaron en este trabajo se obtuvieron de frutos colectados a partir de diferentes individuos en la región del Valle de Tehuacán, cerca del poblado de Zapotitlán de las Salinas. La colecta se llevó a cabo entre los meses de abril y junio de 2000. Para *N. macrocephala* se colectaron alrededor de 34 frutos de 34 individuos; para *N. tetetzo* sólo se pudieron colectar seis frutos de cinco individuos; y para *N. mezcalaensis* se colectaron 17 frutos de 14 individuos. Después de unos días posteriores a la colecta, las semillas se separaron del fruto y se almacenaron en bolsas de papel, en oscuridad y a temperatura ambiente en la ciudad de México. Los experimentos de germinación que se describen a continuación se llevaron a cabo entre 5 y 7 meses después de la colecta de las semillas.

2.4 Experimentos de Germinación

A través de estos experimentos de germinación, se trató de probar el efecto de diversos factores sobre la capacidad germinativa de las semillas. Cada factor se trató por separado. La elección de los factores con los que se trabajó estuvo relacionada con algunas de las condiciones a las que las semillas se ven sometidas en la naturaleza, como pueden ser diferentes temperaturas (antes y durante la germinación), la exposición a ácidos durante su dispersión por aves y murciélagos, o la exposición a diferentes condiciones de disponibilidad de agua. En todos los casos los tratamientos se aplicaron a cuatro repeticiones de 20 semillas cada una, sembradas en cajas de Petri de vidrio, de 10cm de diámetro. Los tratamientos de germinación incluyeron las siguientes condiciones:

a) Testigo: En este caso las semillas no fueron sometidas a ningún pre-tratamiento. Solamente se desinfectaron sumergiéndolas por cinco minutos en hipoclorito de sodio al 30%, y posteriormente en una solución de Captan al 1% por otros cinco minutos (Reyes, 1997). Posteriormente se sembraron en cajas de Petri, usando agar al 2% como sustrato, y se mantuvieron en una cámara de germinación marca Conviron, con temperaturas fluctuantes de 18–32 °C, con un fotoperiodo de 12:12 horas; la temperatura alta se mantuvo por ocho horas (además de dos horas de calentamiento y dos horas de enfriamiento), durante el periodo de luz, y la temperatura baja se mantuvo por 12 horas, durante el periodo de obscuridad. Las condiciones de intensidad lumínica de la cámara fue de 41.6 Mmol s⁻¹m⁻² (PAR). Este tratamiento fue el que se consideró como "standard" y fue contra el cual se compararon los resultados de todos los demás tratamientos. En los tratamientos que se mencionan a continuación se utilizaron estas mismas condiciones de sustrato, temperatura e iluminación, a excepción de las ocasiones en las que se indique lo contrario.

b) Pre-tratamientos con altas temperaturas: Cuando las semillas entran en contacto con el suelo, éste puede alcanzar temperaturas hasta de 60°C, por lo que algunas semillas se ven sometidas a altas temperaturas en el periodo previo a la germinación. En este tratamiento se intentó evaluar el efecto que esto tiene sobre la germinación. Antes de sembrar las semillas, se sometieron a un calentamiento de 60°C por 4 horas, mientras que otro lote de semillas se sometió al mismo pre-tratamiento por 8 horas. Posteriormente, se sembraron en las mismas condiciones que el lote testigo.

c) Pre-tratamientos con HCl: Se intentó simular las condiciones de alta acidez a las que son expuestas las semillas al pasar por el tracto digestivo de algunos dispersores, como aves y murciélagos. Según Sturkie (1968), el pH del jugo gástrico de algunas aves domésticas fluctúa entre 1.7 y 3.5. Por esta razón, se trataron las semillas con soluciones de HCl con un pH de 1.5 y de 3.0 durante una hora.

Posteriormente se sometieron a las soluciones desinfectantes y se sembraron en las mismas condiciones que el lote testigo.

d) Tratamiento bajo diferentes temperaturas constantes: Se pusieron a germinar semillas en dos cámaras de germinación a temperaturas constantes, una a 17°C y la otra a 27°C, con el fin de probar, al comparar con los resultados del lote testigo, si las semillas de las tres especies requieren o no de fluctuaciones de temperatura para germinar; asimismo, se pretendía conocer la manera en la que la temperatura afecta la germinación de cada una de las especies. Las condiciones de intensidad lumínica para la cámara de germinación a 17°C fue de 15.95 $\text{Mmol s}^{-1}\text{m}^{-2}$ (PAR), mientras que para la cámara a 27°C fue de 22.37 $\text{Mmol s}^{-1}\text{m}^{-2}$ (PAR). Antes de la siembra, las semillas se sometieron a las soluciones desinfectantes antes mencionadas.

e) Oscuridad: Después de la fase de dispersión, algunas semillas quedan enterradas en el suelo, en ausencia de luz. Con el objeto de investigar en qué medida este factor puede constituir una limitante para la germinación, se sembraron semillas en cajas de Petri envueltas en papel de aluminio y se pusieron a germinar en las mismas condiciones que el lote testigo.

f) Simulación de diferentes niveles de aridez: Se pusieron a germinar semillas en diversas soluciones de Polietilenglicol (PEG 6000), con el fin de simular diferentes grados de aridez dados por diversos potenciales hídricos del sustrato. Los potenciales hídricos que se utilizaron fueron de -0.1 Mpa, -0.4 Mpa y -1.0 Mpa, simulando las condiciones de humedad que se presentan en diferentes suelos (o en diferentes épocas) en la región de Tehuacán. Medina (2000) reportó potenciales hídricos que van desde -0.34 hasta -0.78 Mpa en la zona de Coxcatlán, cerca de Tehuacán. La cantidad de PEG 6000 que se agregó por cada litro de agua destilada en cada caso se calculó siguiendo los lineamientos de Michel & Kaufmann (1973). Las semillas se sembraron en cajas de Petri, sobre un sustrato de tela de gasa, colocado sobre 10 ml de las diferentes soluciones de PEG 6000. Este tratamiento, además, contó con su propio testigo, en donde las semillas se sembraron sobre el

mismo tipo de sustrato de tela de gasa, sobre 10 ml de agua destilada. La tela de gasa se utilizó para evitar que las semillas se sumergieran en el líquido y su respiración se viera impedida. Una vez sembradas las semillas, las cajas de Petri se envolvieron en plástico adherente para evitar al máximo la evaporación del agua. Cabe señalar que no fue posible aplicar el tratamiento de -0.4 Mpa a *N. mezcalaensis*, debido a la falta de semillas. Así, para esta especie sólo se aplicaron los dos tratamientos extremos, de -0.1 y -1.0 Mpa.

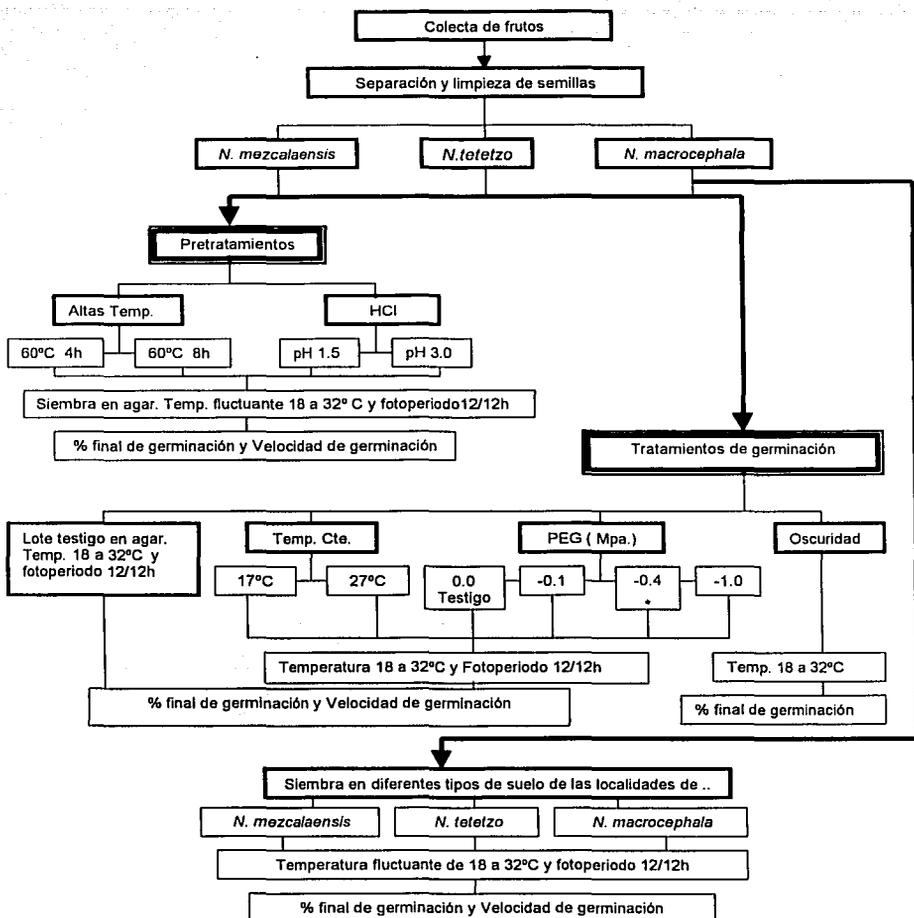
g) Germinación de semillas de *N. macrocephala* en suelos provenientes de diferentes localidades: Este experimento se realizó sólo con semillas de *N. macrocephala*, pues el año de la colecta fue de muy baja producción de semillas en *N. tetetzo* y *N. mezcalaensis*, por lo que las semillas colectadas se agotaron durante los experimentos previos. De cualquier forma, se decidió llevar a cabo este experimento con semillas de *N. macrocephala* (la especie más rara), con el fin de observar si la germinación de esta especie difiere según el tipo de suelo que se utilice como sustrato. Así, se colectó suelo de las diferentes localidades en que se distribuyen cada una de las tres especies, los cuales difieren en el tamaño de sus partículas (textura), lo que a su vez podría generar diferente disponibilidad de agua. En cada caja de Petri se colocaron 54 g de suelo tamizado, y se añadieron 20 ml de agua destilada. Las semillas se sembraron directamente sobre la superficie del suelo húmedo. Las cajas de Petri se envolvieron con plástico adherente para evitar la pérdida de humedad.

El diagrama de flujo de la metodología utilizada en los experimentos de germinación se detalla en la Figura 1. Como se mencionó con anterioridad, para cada tratamiento se sembraron 20 semillas en cajas de Petri, haciendo cuatro réplicas por tratamiento, por especie.

Cabe señalar, que tanto los tratamientos con diferentes condiciones de aridez como los de suelos de diferentes localidades, que fueron los últimos que se utilizaron, se tuvieron que sacar de la cámara Conviron después de la primera semana, debido a

fallas en este equipo. Así, a partir de la segunda semana las cajas de Petri se pasaron a una cámara de ambientes controlados a una temperatura constante de 25°C y con un fotoperiodo de 12:12 horas. Se asume que este cambio de condiciones no tuvo un efecto muy grande en los resultados, pues como se verá más adelante, ambas condiciones de temperatura producen un comportamiento germinativo similar.

Los experimentos se revisaron diariamente para verificar el número de semillas germinadas. El experimento se detuvo cuando ya no se observaron nuevas semillas germinadas en un periodo de cinco días. El criterio que se tomó en cuenta para considerar una semilla germinada fue la protrusión de la radícula. En el único tratamiento que no se revisaron las semillas diariamente fue en el de oscuridad, pues las cajas de Petri estaban envueltas en papel de aluminio. De esta forma, sólo fue posible contabilizar la germinación final en este tratamiento.



**N. mezcalaensis* no se sometió a este tratamiento por falta de semillas.

Figura 1. Diagrama de flujo de la metodología

2.5 Análisis de los resultados.

Para evaluar el efecto de los tratamientos, se tomaron en cuenta dos variables de respuesta: el porcentaje final de germinación y el coeficiente de velocidad de germinación de Kotowski. Este último se calcula como:

$$CV = (\sum n_i / \sum (n_i t_i)) 100$$

donde CV = coeficiente de velocidad, n_i = número de semillas germinadas el día i , t_i = número de días después de la siembra (González-Zertuche y Orozco-Segovia, 1996). Esta medida evalúa la velocidad de germinación en una escala de valores que va de 0 a 100; mientras más cerca esté de 100, el valor del coeficiente indica una mayor velocidad de germinación. Esto puede constatarse de manera gráfica al comparar visualmente las pendientes del porcentaje acumulado de germinación, las cuales conforme son más pronunciadas, indican que la velocidad de germinación es mayor.

Cabe señalar que se realizó otro análisis de velocidad de germinación con el índice de "Maguire" (González-Zertuche y Orozco-Segovia, 1996) con el fin de elegir el indicador que mejor describiera la velocidad de germinación. Sin embargo, este indicador resultó ser poco claro, pues no mostró en forma detallada las características y las diferencias en la velocidad de germinación entre especies y/o entre tratamientos. Por esta razón, se optó por usar únicamente el coeficiente de velocidad de Kotowski, cuyos resultados se reportan en la siguiente sección.

Con respecto al análisis estadístico de los datos, los porcentajes finales de germinación se transformaron para normalizarlos antes de llevar a cabo los análisis de varianza que se detallan más adelante. Tomando en cuenta que la distribución de los datos porcentuales es binomial, se hizo una transformación arcoseno para ajustarlos a una distribución normal (Zar, 1996). Con estos datos se realizó un

análisis de varianza de dos vías, en donde se evaluó el efecto de los tratamientos, de las especies, y de la interacción entre ambos factores sobre la variable de respuesta (porcentaje final de germinación). Cuando el ANOVA detectó un efecto significativo de cualquiera de estos factores, se hizo una prueba de Tukey para detectar con mayor precisión las diferencias entre las especies y los tratamientos.

El coeficiente de velocidad de Kolowski se calculó para cada una de las repeticiones por tratamiento, y también se llevó a cabo un ANOVA de dos vías para evaluar la significancia del efecto de la especie, del tratamiento y de la interacción entre ambos sobre esta variable. Una prueba de Tukey posterior a los ANOVAS permitió distinguir diferencias entre tratamientos o especies particulares.

Capítulo 3. Resultados

En los experimentos realizados se observó que, en general, la germinación de las semillas de las tres especies de *Neobuxbaumia* estudiadas fue alta, ya que para la mayoría de los experimentos se presentaron porcentajes finales de germinación superiores al 71%, siendo *N. tetetzo* la especie que mayor porcentaje de germinación obtuvo y *N. macrocephala* la que presentó siempre una germinación más baja. En los experimentos de simulación de diferentes niveles de aridez y aquellos que se realizaron con suelos de diferentes localidades, los porcentajes de germinación fueron cercanos al 50%. En el caso de los experimentos de aridez, también *N. tetetzo* fue la especie que presentó un mayor porcentaje de germinación.

En seguida se presentan los resultados de los porcentajes finales de germinación de todos los tratamientos antes descritos, así como los coeficientes de velocidad, con sus correspondientes análisis estadísticos. Para cada tratamiento, se comparan los resultados con los del lote testigo. Los resultados de las pruebas de Tukey para los porcentajes finales de germinación, se muestran en las tablas de porcentaje final de germinación a través de letras. Los tratamientos que no mostraron diferencias significativas entre ellos comparten la misma letra. Asimismo, para el coeficiente de velocidad de germinación, los resultados de las pruebas de Tukey posteriores a los ANOVAs se muestran en la forma de letras en subíndices y superíndices en las tablas de resultados. Puesto que la agrupación de tratamientos en los resultados de estas pruebas fue relativamente compleja, en las tablas se muestran de manera simplificada, de tal forma que las especies que no mostraron diferencias significativas (dentro del mismo tratamiento) comparten la misma letra en el superíndice, mientras que los tratamientos que no mostraron diferencias significativas entre ellos (dentro de una misma especie), comparten la misma letra en el subíndice.

a) Pre-tratamientos con altas temperaturas

Las semillas de las tres especies obtuvieron porcentajes finales de germinación superiores al 70% cuando fueron sometidas a 60°C durante diferentes periodos de tiempo y no mostraron diferencias con respecto al resultado del lote testigo. De acuerdo al análisis de varianza, no hubo un efecto significativo del tratamiento sobre el porcentaje de germinación (Cuadro 5). Sin embargo, sí hubo una diferencia significativa entre las especies. En general, *N. macrocephala* presentó porcentajes de germinación más bajos que las otras dos especies, mientras que *N. tetetzo* alcanzó los porcentajes más altos de germinación.

En cuanto a la velocidad de germinación y de acuerdo al análisis de varianza, sí se encontraron diferencias significativas tanto entre las especies como entre los tratamientos, observándose que *N. tetetzo* presentó las velocidades más altas. Por otro lado, únicamente en *N. tetetzo* se observó que la velocidad de germinación en el pretratamiento de 8 hrs. fue mayor que la de los otros dos tratamientos, lo cual indica que la exposición a altas temperaturas por tiempos prolongados ayuda a las semillas de esta especie a germinar más rápido. En general, se puede decir que el patrón de germinación fue quasi-simultáneo ya que únicamente se presentó un solo pico germinativo (Cuadro 5, Fig.2).

Cuadro 5. Porcentajes finales y coeficiente de velocidad de germinación para pre-tratamientos a altas temperaturas. En la sección del porcentaje final de germinación, las letras iguales indican que no se encontraron diferencias entre los tratamientos y especies según la prueba de Tukey. En la sección que se refiere a los coeficientes de velocidad de germinación, diferentes superíndices indican diferencias entre especies, mientras que diferentes subíndices indican diferencias entre tratamientos. La parte inferior del cuadro presenta los resultados generales de los ANOVAs, indicando la significancia del efecto de la especie, el tratamiento, y la interacción entre ambos.

Especie	Porcentaje final de germinación			Coeficiente de Velocidad de Germinación		
	Testigo	60° C por 8 hrs.	60° C por 4 hrs.	Testigo	60° C por 8 hrs.	60° C por 4 hrs.
<i>N. mezcalaensis</i>	92.5 ab	87.5 ab	88.8 ab	28.68 ^{ab} _x	29.25 ^a _x	30.87 ^a _x
<i>N. tetetzo.</i>	96.3 a	93.8 ab	95.0 ab	32.23 ^a _x	38.52 ^b _y	36.29 ^b _x
<i>N. macrocephala.</i>	77.5 ab	73.8 ab	71.3 b	25.10 ^b _x	28.11 ^a _x	26.49 ^a _x
Especie	F= 13.29 P= 0.000096		F= 55.30 P=0.000000			
Tratamiento	F= 0.497 P= 0.991478		F= 7.65 P= 0.0023			
Esp x Trat.	F= 0.066 P= 0.991		F= 2.05 P= 0.1149			

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

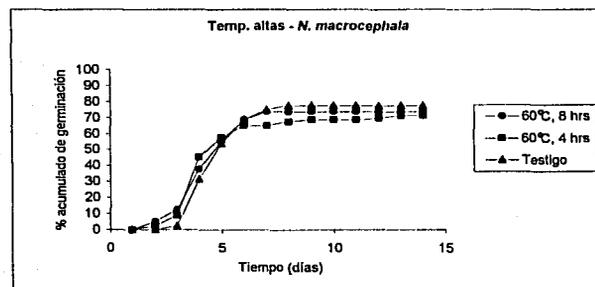
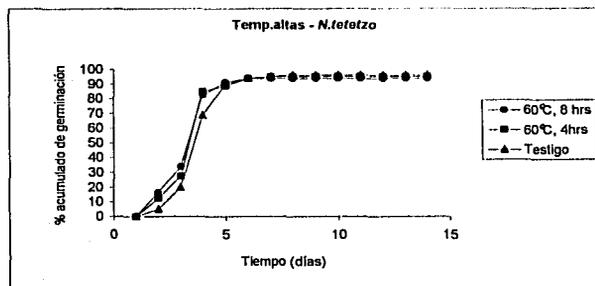
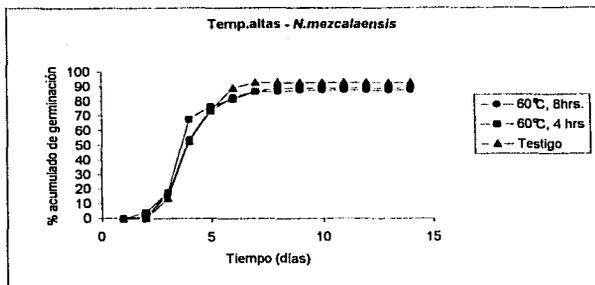


Figura 2. Comportamiento germinativo de las semillas de las tres especies de *Neobuxbaumia* estudiadas con diferentes pretratamientos con altas temperaturas y para el lote testigo

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

b) Pre-tratamientos con HCl

En estos experimentos las semillas presentaron un porcentaje final de germinación superior al 72%. De acuerdo con los resultados presentados en el Cuadro 6, los porcentajes de germinación no fueron significativamente distintos entre los tratamientos. Por lo tanto, podría decirse que al menos después de 7 meses, las semillas de estas especies no requieren de pasar por el tracto digestivo de sus dispersores para germinar. Sin embargo, se observaron diferencias significativas entre las tres especies, presentando *N. tetetzo* el porcentaje de germinación más elevado en los tres tratamientos, seguida de *N. mezcalaensis* y por último por *N. macrocephala*, la cual presentó los porcentajes más bajos de germinación.

En lo que se refiere al coeficiente de velocidad de germinación, el análisis de varianza detectó diferencias significativas en esta variable, tanto entre especies como entre tratamientos. *N. tetetzo* presentó los coeficientes de velocidad más altos para los tres tratamientos, y únicamente en *N. mezcalaensis* se observó un decremento significativo en la velocidad de germinación como producto de los tratamientos de acidez (Cuadro 6, Fig. 3).

Cuadro 6. Porcentajes finales y coeficiente de velocidad de germinación para el pre-tratamiento de HCl. En la sección del porcentaje final de germinación, las letras iguales indican que no hay diferencias significativas entre los tratamientos y especies según la prueba de Tukey. En la sección de los coeficientes de velocidad de germinación, diferentes superíndices indican diferencias entre especies, y diferentes subíndices indican diferencias entre tratamientos según la prueba de Tukey. La parte inferior del cuadro presenta los resultados de los ANOVAs, indicando la significancia del efecto de la especie, el tratamiento y la interacción entre ambos.

Especie	Porcentaje final de germinación			Coeficiente de Velocidad de Germinación		
	Testigo	HCl 1.5	HCl 3.0	Testigo	HCl 1.5	HCl 3.0
<i>N. mezcalaensis.</i>	92.5 ^{ac}	83.8 ^{acb}	90.0 ^{acb}	28.67 ^{a^b_x}	19.61 ^{a^y}	22.13 ^{a^y}
<i>N. totetzo.</i>	96.3 ^a	92.5 ^{ac}	96.3 ^a	32.22 ^{a^x}	30.50 ^{b^x}	32.27 ^{b^x}
<i>N. macrocephala.</i>	77.5 ^{bc}	78.8 ^{bc}	72.5 ^b	25.10 ^{b^x}	26.37 ^{b^x}	26.35 ^{a^x}
Especie	F=19.26 P= 0.000006		F=48.07 P=0.0000001			
Tratamiento	F=1.50 P= 0.240		F=6.87 P=0.003			
Esp x Trat.	F= 0.732 P= 0.578		F=7.23 P=0.0004			

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**

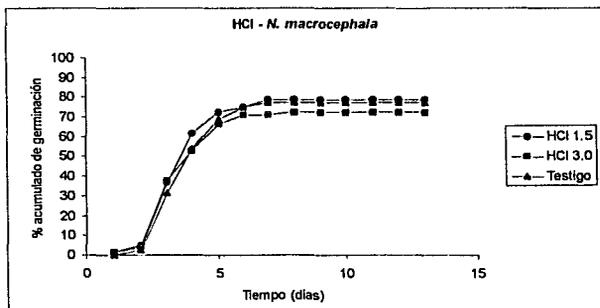
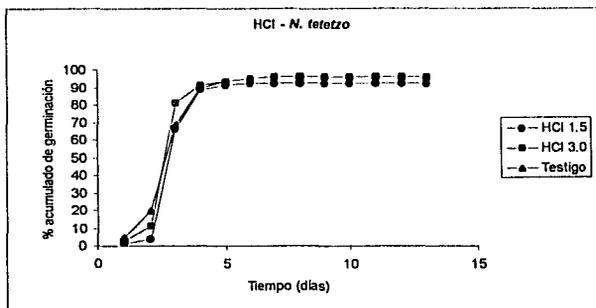
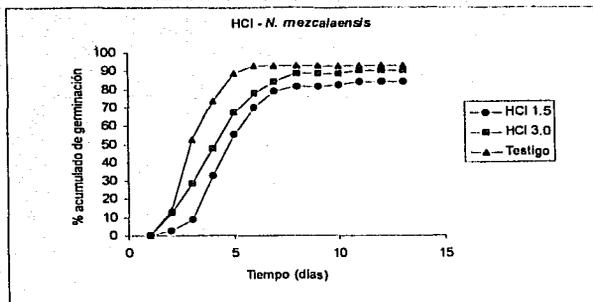


Figura 3. Porcentaje acumulado de germinación en los pretratamientos de HCl con pH de 1.5 y 3.0 respectivamente y el lote testigo para las tres especies de *Neobuxbaumia* analizadas.

c) Temperaturas constantes

Según los resultados del Cuadro 7, los porcentajes finales de germinación no fueron significativamente distintos entre los tratamientos, pero de nuevo se observaron diferencias significativas entre las especies, siendo *N. tetetzo* la especie con mayores porcentajes de germinación en los tres tratamientos, mientras que *N. macrocephala* presenta los menores porcentajes germinativos.

En cuanto a los coeficientes de velocidad de germinación, el análisis de varianza detectó diferencias significativas tanto entre las especies como entre los tratamientos, al igual que en la interacción entre ambas variables. El coeficiente de velocidad de germinación fue significativamente mayor en el tratamiento de 27°C para *N. macrocephala*. Para las otras dos especies, el tratamiento de 27°C fue similar al testigo, mientras que el tratamiento de 17°C dio lugar a velocidades de germinación significativamente menores (Cuadro 7 Fig. 4).

Cuadro 7. Porcentaje final y Coeficiente de velocidad de germinación para temperaturas constantes. En la sección del porcentaje final de germinación, las letras iguales indican que no hay diferencias significativas entre los tratamientos y especies según la prueba de Tukey. En la sección de los coeficientes de velocidad de germinación, diferentes superíndices indican diferencias entre especies, y diferentes subíndices indican diferencias entre tratamientos según la prueba de Tukey. La parte inferior de la tabla presenta los resultados de los ANOVAs, indicando la significancia del efecto de la especie, el tratamiento y la interacción entre ambos.

Especie	Porcentaje final de germinación			Coeficiente de Velocidad de Germinación		
	Testigo	Temp. Cte. 17°C	Temp. Cte. 27°C	Testigo	Temp.Cte. 17°C	Temp.Cte. 27°C.
<i>N. mezcalaensis</i> .	92.5 abc	96.3 ab	93.8 ab	28.68 ^{a0} x	19.69 ^a y	34.05 ^a x
<i>N. tetetzo</i> .	96.3 ab	95.0 abc	98.8 a	32.23 ^a x	25.47 ^a y	32.41 ^a x
<i>N. macrocephala</i> .	77.5 bc	73.8 c	80.0 bc	25.10 ^b x	21.80 ^a x	32.21 ^a y
Especie	F= 20.61	P= 0.000004		F= 5.97	P= 0.0070	
Tratamiento	F=0.61	P=0.547093		F= 47.78	P= 0.0000	
Esp x Tral.	F= 0.457	P=0.766200		F= 3.28	P = 0.0257	

TESIS CON
 FALLA DE ORIGEN

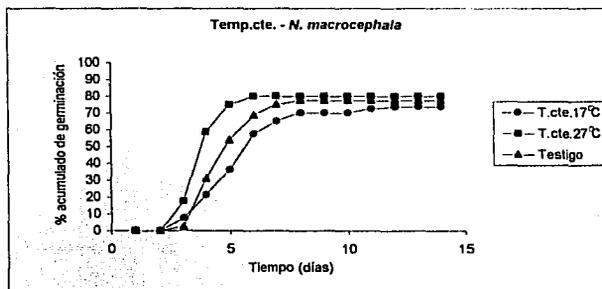
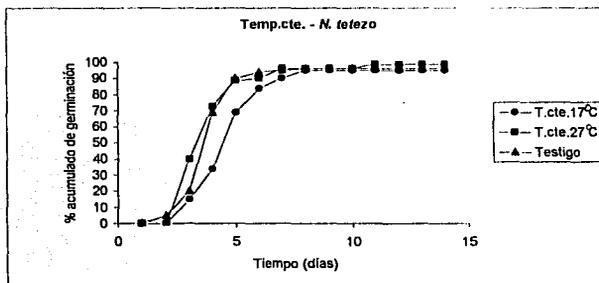
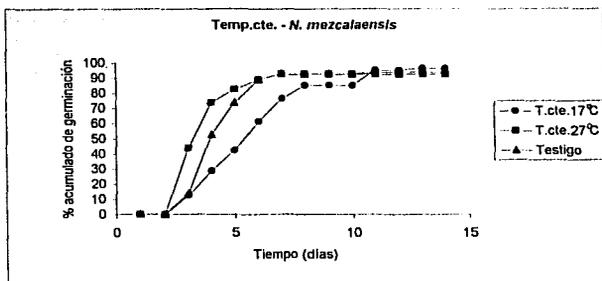


Figura 4. Porcentaje acumulado de germinación bajo diferentes condiciones de temperatura para las tres especies de *Neobuxbaumia* estudiadas.

TESIS CON
 FALLA DE ORIGEN

d) Oscuridad

En este experimento, las semillas que estuvieron en oscuridad mostraron un porcentaje de germinación mayor al 40 %. De acuerdo con los resultados de los análisis de varianza, los porcentajes de germinación fueron significativamente diferentes entre las especies, así como entre los tratamientos (Cuadro 8). *N. mezcalaensis* alcanzó un mayor porcentaje de germinación en presencia de luz que en la oscuridad. En cuanto a *N. tetetzo* y *N. macrocephala*, su porcentaje de germinación no se vio afectado de manera drástica cuando se mantuvieron en la oscuridad. Cabe recordar que para este tratamiento no fue posible evaluar la velocidad de germinación, pues las cajas de petri se mantuvieron cerradas hasta finalizar el experimento.

Tabla 8. Porcentaje final de germinación en condiciones de luz y oscuridad; las distintas letras indican las diferencias entre los tratamientos y especies. La parte inferior de la tabla presenta los resultados generales del ANOVA, indicando la significancia del efecto de la especie, el tratamiento y la interacción entre ambos.

Especie	Porcentaje final de germinación	
	Testigo	Oscuridad
<i>N. mezcalaensis</i>	92.5 ab	45.0 c
<i>N. tetetzo</i>	96.3 a	87.5 ab
<i>N. macrocephala</i>	77.5 b	76.3 bc
Especie	F=10.614	P=0.0009
Tratamiento	F=19.57	P=0.0003
Esp x Trat.	F=8.162	P=0.003

e) Simulación de diferentes niveles de aridez

Los porcentajes de germinación en este experimento fueron significativamente diferentes tanto entre las especies como entre los tratamientos (Cuadro 9), mostrando que para un potencial hídrico de -0.4 Mpa se obtuvo un menor porcentaje de germinación en todas las especies, en comparación con el tratamiento de potencial hídrico de -0.1 Mpa y con el testigo. Esto señala que efectivamente, la humedad es necesaria en todo tipo de semillas y que una limitación en este recurso puede disminuir drásticamente la germinación. Además, en todos los tratamientos *N. tetetzo* tuvo un mayor porcentaje de germinación que *N. macrocephala* y *N. mezcalaensis*. Cabe señalar que en el experimento que simuló un potencial hídrico de -1.0 Mpa no hubo respuesta germinativa en ninguna de las tres especies al cabo de un mes, lo cual indica que a potenciales hídricos tan negativos ya no es posible la germinación.

En cuanto al coeficiente de velocidad germinación, el análisis de varianza señaló que no existen diferencias significativas entre las especies, pero sí entre los tratamientos; conforme los valores del potencial hídrico se van haciendo más negativos, la velocidad de germinación disminuyó en las tres especies (Cuadro 9. Fig. 6).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Cuadro 9. Porcentaje final de germinación y coeficiente de velocidad a diferentes concentraciones de PEG. En la sección del porcentaje final de germinación, las letras iguales indican que no hay diferencias significativas entre los tratamientos y especies según la prueba de Tukey. En la sección de los coeficientes de velocidad de germinación, diferentes superíndices indican diferencias entre especies, y diferentes subíndices indican diferencias entre tratamientos según la prueba de Tukey. La parte inferior de la tabla presenta los resultados de los ANOVAs, indicando la significancia del efecto de la especie, el tratamiento y la interacción entre ambos.

Especie	Porcentaje final de germinación			Coeficiente de Velocidad de Germinación		
	Testigo	- 0.1 Mpa.	- 0.4 Mpa.	Testigo	- 0.1 Mpa.	- 0.4 Mpa.
<i>N. mezcalaensis.</i>	71.3 ab	58.8 b	-----	22.52 ^a _x	14.49 ^a _y	-----
<i>N. tetelzo.</i>	90.0 a	82.5 ab	65.0 b	23.30 ^a _x	18.50 ^b _y	10.97 ^a _z
<i>N. macrocephala.</i>	78.8 ab	76.3 ab	57.5 b	20.72 ^a _x	18.37 ^b _x	10.54 ^a _y
Especie	F=7.86	P=0.002		F=1.71	P=0.198	
Tratamiento	F=10.57	P=0.0004		F=160.18	P=0.00000	
Esp x Trat.	F=1.23	P=0.32100		F=11.12	P=0.000018	

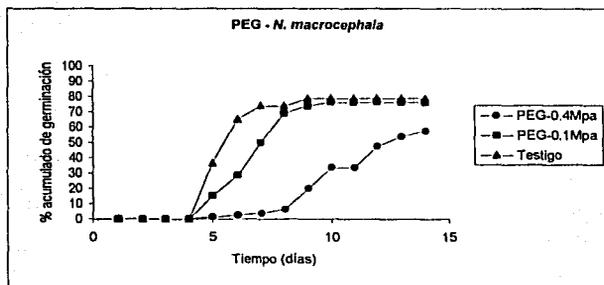
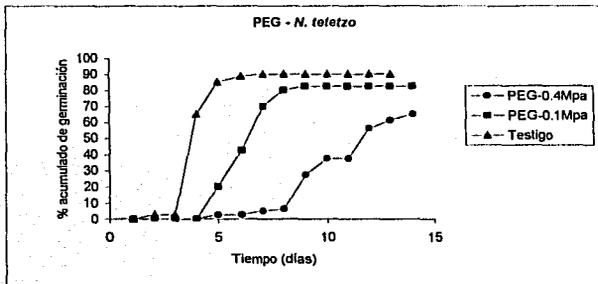
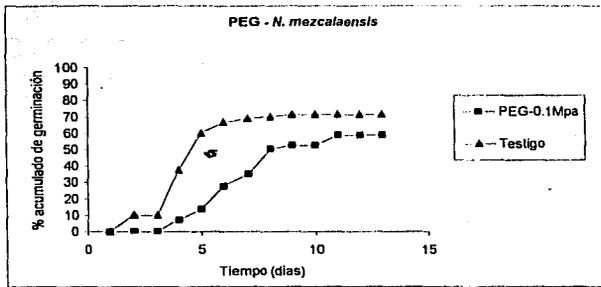


Figura 6 . Gráficas del porcentaje acumulado de germinación a diferentes potenciales hídricos para las tres especies de *Neobuxbaumia* estudiadas.

f) Germinación de *N. macrocephala* en suelos de diferentes localidades

Para este experimento se observó que, de acuerdo con los resultados del análisis de varianza, los porcentajes de germinación de las semillas de *N. macrocephala* no difirieron significativamente con relación al tipo de sustrato utilizado (i.e., proveniente de localidades en donde domina cada una de las tres especies). Sin embargo, se puede observar que hay una tendencia de las semillas de *N. macrocephala* a germinar mejor en el suelo proveniente de su propia localidad que en el de las otras dos especies (Cuadro 10).

En cuanto al coeficiente de velocidad de germinación, el análisis de varianza no detectó diferencias entre los resultados obtenidos con diferente tipo de suelo (Cuadro 10, Figura 7).

Cuadro 10. Porcentaje final de germinación y Coeficiente de velocidad de germinación de semillas de *N. macrocephala* en suelos provenientes de diferentes localidades (donde domina cada una de las especies estudiadas). La parte inferior de la tabla se refiere al resultado del ANOVA.

Especie	Porcentaje final de germinación			Coeficiente de Velocidad de Germinación		
	Suelo	Suelo	Suelo	Suelo	Suelo	Suelo
	<i>Tetetzto</i>	<i>Mezcalen.</i>	<i>Macro.</i>	<i>Tetetzto</i>	<i>Mezcalen.</i>	<i>Macro.</i>
<i>N. macrocephala</i>	47.5	47.5	60.0	20.70	23.58	24.81
	F = 0.806	P = 0.476		F = 1.26	P = 0.327	

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

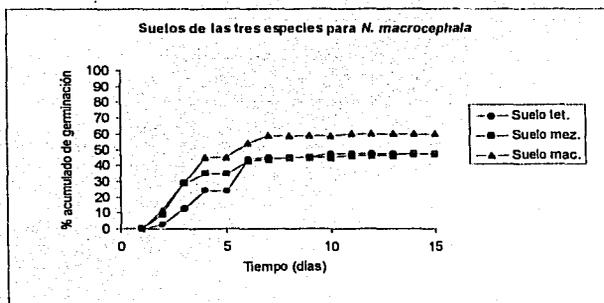


Figura 7. Porcentaje acumulado de germinación de semillas de *N. macrocephala* en suelos provenientes de localidades en las que domina cada una de las tres especies de *Neobuxbaumia* estudiadas.

TESIS CON
 FALLA DE ORIGEN

Capítulo 4. Discusión

Una vez que la semilla ha pasado por las etapas de maduración, dispersión y latencia, está lista para germinar una vez que se presenten las condiciones apropiadas. La semilla debe ser capaz de reconocer el momento y el sitio potencialmente seguro para germinar en aquellas condiciones que resulten más favorables para el establecimiento de la plántula. Así, la selección natural ha ido moldeando las características germinativas de cada especie, llevando a que cada una de ellas responda a una cierta combinación de factores que permiten disparar la germinación y asegurar el establecimiento de la plántula (Fenner, 1985).

La germinación de las plantas de zonas desérticas es una de las fases más críticas de su ciclo de vida, ya que en el desierto, las semillas y plántulas están expuestas a una compleja variedad de condiciones ambientales muy severas (Batanouny y Ziegler, 1971), tales como la radiación solar directa, temperaturas extremas, alta evaporación de la humedad del suelo y el efecto de depredadores, lo cual afecta la dinámica de la germinación y el establecimiento que, a su vez, influyen de manera importante en la regulación poblacional (Godínez *et al.*, 1999). En este sentido, vemos entonces que el éxito de la germinación puede verse reflejado a nivel poblacional, pues tiene efectos sobre la abundancia y la distribución de las especies. Así, las características germinativas podrían contribuir a explicar los diferentes niveles de rareza observados en las tres especies de *Neobuxbaumia* estudiadas, en términos de sus densidades poblacionales, de sus áreas de distribución y de alguna manera en su especificidad de hábitat.

De las tres especies que se estudiaron en este trabajo, *N. macrocephala* es la que presenta abundancias menores y una distribución más restringida. Esto podría ser producto de diversos rasgos de su historia de vida, desde sus características de germinación y establecimiento, hasta cuestiones relacionadas con su capacidad competitiva, su reproducción y su relación con herbívoros. Los objetivos de este

trabajo buscaban explorar hasta qué punto las características germinativas de las tres especies estudiadas podrían explicar su nivel diferencial de rareza. Los resultados sugieren que, en efecto, la etapa germinativa podría ser una de las fases del ciclo de vida que está relacionada con su nivel de rareza, pues consistentemente los porcentajes de germinación de la especie más rara (*N. macrocephala*) fueron menores que los de las otras dos especies.

Curiosamente, la especie que inicialmente se consideró la más común en el sistema de estudio, *N. mezcalaensis*, no fue la que presentó porcentajes de germinación ni velocidades de germinación más altas, sino que, en general, mostró una respuesta germinativa similar a la de *N. tetetzo*. Además, a diferencia de esta última, presentó una disminución en su porcentaje de germinación en condiciones de oscuridad, fue la más afectada por las diferentes condiciones de aridez probadas, y su velocidad de germinación se vio disminuida por los tratamientos de acidez. Todo esto muestra que las semillas de *N. mezcalaensis* requieren de condiciones más específicas que las de *N. tetetzo* para germinar, y se ven más afectadas de manera más severa por las condiciones ambientales. Ahora, en una evaluación más cuidadosa del nivel de rareza de las tres especies en estudio, se ha visto que las abundancias de *N. mezcalaensis* y *N. tetetzo* en la región de Tehuacán-Cuicatlán son similares, aunque en efecto, *N. mezcalaensis* parece tener un área de distribución ligeramente más extensa, abarcando la cuenca del río Balsas (Ruedas, en preparación). Por otro lado, el alto éxito germinativo de *N. tetetzo* permite sugerir que la limitación en su área de distribución estaría relacionada con otros aspectos de su historia de vida, y no con la germinación de semillas. A continuación se presenta un análisis más detallado de los resultados obtenidos en cada uno de los tratamientos de germinación utilizados en este trabajo.

a) Pre-tratamientos con temperaturas altas

De acuerdo con Capon y Van Asdall (1967), algunas semillas de zonas áridas alcanzan mayores porcentajes de germinación si se les somete a altas temperaturas antes de ser sembradas. De manera natural, las semillas de zonas desérticas, después de su dispersión y antes de su germinación, se ven expuestas a altas temperaturas, lo cual puede contribuir a una maduración más rápida del embrión. Sin embargo, los resultados de esta tesis muestran que la germinación de las semillas de las tres especies estudiadas no se vio afectada por la exposición a temperaturas altas antes de la siembra. Probablemente las semillas que llegan al suelo y quedan expuestas a altas temperaturas por tiempos prolongados ya están maduras y pueden germinar en cuanto se presenten las condiciones adecuadas de humedad, lo cual en condiciones naturales ocurre típicamente poco después de la dispersión de las semillas, en los meses de verano.

La única diferencia estadísticamente significativa que se presentó en este experimento fue en el porcentaje de germinación entre *N. tetetzo* y *N. macrocephala*, que mostraron los porcentajes más altos y más bajos de germinación respectivamente. Sin embargo, no se detectó un efecto del factor experimental (i.e., altas temperaturas) sobre el porcentaje de germinación de ninguna de las tres especies.

N. tetetzo presentó una velocidad de germinación mayor cuando sus semillas fueron sometidas a 60°C por 8 horas antes de la siembra. Esto podría estar relacionado con un aumento en la permeabilidad de las membranas como producto del pretratamiento (Bewley y Black, 1994).

b) Pre-tratamientos con HCl

Algunas semillas dispersadas por aves u otros animales requieren de pasar por el tracto digestivo de sus dispersores para romper la latencia, pues la acidez de los jugos gástricos funciona como un elemento de abrasión que erosiona la testa (León de la luz y Domínguez, 1991). Se deseaba explorar si este es el caso de las tres especies estudiadas. En este caso se observó que los diferentes pretratamientos con ácido clorhídrico no afectaron de manera significativa los porcentajes de germinación de ninguna de las tres especies. En este sentido Ruedas *et al.* (2000) señalan que las semillas de *Mammillaria magnimama* no requieren de un pretratamiento de inmersión de ácidos para germinar, y por su parte, Godínez y Valiente (1998) reportan que la germinación de semillas de siete especies de cactáceas, entre ellas *N. tetetzo*, no se vio afectada después de la inmersión en HCl por una hora. Estos resultados prueban que, si bien las semillas de *N. tetetzo*, *N. mezcalaensis* y *N. macrocephala* no requieren de un pretratamiento ácido para germinar, tampoco se ven afectadas negativamente por dicho pretratamiento. Por tanto, es posible que la principal función de las aves y murciélagos que ingieren los frutos de estas especies es la transportación de las semillas, la cual se da frecuentemente hacia sitios seguros para la germinación, bajo las copas de plantas nodrizas (Godínez, 2000) que sirven de percha a los dispersores.

En lo que respecta a la velocidad de germinación, la única especie que se vio afectada por los pretratamientos con HCl fue *N. mezcalaensis*, lo cual sugiere que en condiciones naturales el proceso de ingestión de las semillas por aves o murciélagos reduciría la velocidad a la que éstas pueden germinar.

c) Temperatura constante

Los tratamientos con las diferentes temperaturas constantes probadas en este trabajo no afectaron significativamente los porcentajes de germinación de las tres especies al compararse con los del lote testigo. Esto mismo se ha observado en otras especies de cactáceas. Por ejemplo, Ruedas *et al.* (2000) encontraron que las semillas de *Mammillaria magnimamma* alcanzaron porcentajes de germinación equivalentes al someterse a temperaturas constantes de 15° y 25° C. Lo mismo obtuvieron Rojas *et al.* (1998) en tres especies de cactáceas columnares, entre ellas, *N. fetetzo*, que germinaron en un amplio rango de temperaturas constantes desde los 10 a los 40°C; aunque los porcentajes de germinación fueron mayores entre los 15 y 30°C. Por su parte, Nolasco *et al.* (1996) reportaron que la germinación de las semillas de *Pachycereus pringlei* no se vio afectada cuando se expusieron a temperaturas constantes de - 50°C, 12°C, 15°C, 26°C, 37°C, y 45°C por 22 días. De esta manera, las semillas de las tres especies de *Neobuxbaumia* estudiadas, presentaron la misma capacidad germinativa en varias condiciones de temperatura. Sin embargo, al igual que en los tratamientos anteriores, se observó una clara diferencia en los porcentajes finales de germinación entre especies, indicando muy probablemente que estas diferencias pueden ser debidas a características propias de cada especie (Fearn, 1981).

En cuanto a la velocidad de germinación, en general se ha encontrado que ésta tiende a aumentar a altas temperaturas y disminuir a bajas temperaturas (Koller, 1962, citado por Rojas, 1995). En el presente trabajo, tanto *N. mezcalaensis* como *N. fetetzo* disminuyeron su velocidad de germinación en el tratamiento de 17°C, mientras que *N. macrocephala* aumentó su velocidad de germinación a 27°C, coincidiendo con este patrón. Aún así, las diferencias en la velocidad de germinación entre tratamientos no fueron muy grandes y es difícil especular acerca de su significado ecológico. Más que nada, es posible que reflejen diferencias en la velocidad de los procesos metabólicos involucrados en la germinación.

d) Oscuridad

De acuerdo con Rojas (1998), entre las cactáceas parece existir una relación entre la forma de vida y la respuesta germinativa de las semillas a la luz. Por ejemplo, se ha encontrado que las cactáceas globosas requieren de luz para germinar (i.e., son fotoblásticas positivas), mientras que las cactáceas columnares son indiferentes a la luz. Esto se aplica para dos de las tres especies de *Neobuxbaumia* estudiadas, *N. tetetzo* y *N. macrocephala*, que no mostraron diferencia alguna en el porcentaje de germinación entre el lote en oscuridad y el lote testigo. Sin embargo, contrario a lo esperado, las semillas de *N. mezcalaensis* necesitan de luz para alcanzar altos porcentajes de germinación. Fenner (1985) sugiere que existe una relación entre el tamaño de las semillas y su requerimiento de luz para germinar. Aparentemente las semillas pequeñas requieren de luz, mientras que las semillas de mayor tamaño no la necesitan. Esto tiene implicaciones ecológicas importantes, pues el tamaño de la semilla es un indicativo de la cantidad de nutrientes que posee y el tiempo durante el cual la plántula puede depender de estas reservas (Fenner, 1985). Si una semilla pequeña se encuentra enterrada, sus probabilidades de emerger como plántula y sobrevivir serán mucho menores que las de una semilla grande, que puede sostener el crecimiento de la plántula por un tiempo más prolongado hasta lograr emerger a la superficie. De esta forma, se piensa que la selección natural ha favorecido la presencia de fotoblastismo positivo en semillas pequeñas, evitando su germinación cuando éstas se encuentran enterradas (Bewley y Black, 1994).

Sin embargo, en este caso los resultados son contrarios a lo esperado pues las semillas de *N. mezcalaensis* son notablemente más grandes (0.0060g) en comparación con las semillas de *N. tetetzo* (0.0012g) y de *N. macrocephala* (0.0009g). Aún así, es posible que esta característica germinativa (i.e., el requerimiento de luz para germinar) le permita a esta especie colonizar con más éxito un mayor número de micrositos, impidiendo la germinación de las semillas cuando éstas se encuentran enterradas y las plántulas tienen pocas probabilidades

de sobrevivencia. Por su parte, las semillas de *N. tetetzo* y *N. macrocephala* germinarán aun enterradas, llevando quizá a una mayor mortalidad de plántulas que en el caso de *N. mezcalaensis*.

e) Simulación de diferentes niveles de aridez

Los resultados de este experimento muestran que, a medida que los potenciales hídricos se van haciendo más negativos, los porcentajes de germinación decrecen en las tres especies de *Neobuxbaumia*, indicando que efectivamente el potencial hídrico es un factor determinante que afecta la germinación (El-Sharkawi y Farghali, 1988).

Flores y Briones (2001) investigaron los efectos del potencial hídrico sobre la germinación de varias especies del Valle de Tehuacán, entre ellas *Pachycereus hollianus* y *N. tetetzo*, mostrando un resultado diferente al reportado en esta tesis: para *N. tetetzo* encontraron que a medida que se hicieron más negativos los potenciales hídricos, la germinabilidad aumentó, alcanzando porcentajes de germinación de 7%, 15%, 47%, 70% y 78% bajo potenciales hídricos de 0 Mpa, -0.12Mpa, -0.2 Mpa, -0.41Mpa, y -0.66Mpa respectivamente. Sin embargo, debe tomarse en cuenta que esos resultados se obtuvieron utilizando una metodología distinta a la que se usó en esta tesis. Flores y Briones (2001) utilizaron suelo de la zona donde crecen estas especies para poner a germinar sus semillas y obtuvieron los diferentes potenciales hídricos al agregar diferentes cantidades de agua. Además, cubrieron a las semillas con una capa transparente de polietileno para mantener constantes los potenciales hídricos experimentales, lo que muy probablemente tuvo efectos sobre la oxigenación de las semillas.

En el experimento de Flores y Briones (2001), el lote testigo (0 Mpa) se logró saturando el suelo con agua hasta llegar a su capacidad hídrica de campo, la cual representa un suelo casi anegado; de esta manera, es posible explicarnos el bajo porcentaje de germinación que dichos autores obtuvieron en este tratamiento para

Pachycereus hollianus (0%) y *N. tetetzo* (7%). Sin embargo, a pesar de lo anterior, podemos ver que tanto en los resultados de esta tesis como en los de Flores y Briones (2001) es posible la germinación de varias especies de cactáceas en un amplio intervalo de condiciones de disponibilidad de agua, en potenciales hídricos desde 0 Mpa hasta casi -0.7 Mpa. Bajo potenciales hídricos aún más negativos (-1 Mpa), ya no se observó germinación, indicando que la baja disponibilidad de agua es la limitante más importante para la germinación de estas semillas.

De Villalobos y Peláez (2001) estudiaron la germinación de *Prosopis cadenia*, una leguminosa perenne de Argentina central, sometiendo sus semillas a diferentes potenciales hídricos, desde 0 Mpa hasta -1 Mpa, utilizando PEG 6000. Los autores encontraron que la germinación de esta especie también se ve limitada a potenciales hídricos de -1 Mpa. Por su parte, Flores y Briones (2001) también germinaron semillas de *Cerciduum praecox*, *Prosopis laevigata*, *Beaucarnea gracilis* y *Yucca periculosa* a distintos potenciales hídricos (-0.12 Mpa, -0.2 Mpa, -0.4 Mpa y -0.66 Mpa), mostrando que tanto *C. Praecox* como *P. Laevigata* tienen una alta germinabilidad en todos los tratamientos, pero sobre todo a -0.4 Mpa, alcanzando ambas especies 100% de germinación en este caso. Por otro lado, la germinación de *B. gracilis* y *Y. periculosa* se ve limitada a -0.66 Mpa, obteniendo porcentajes tan solo de 3 y 29% respectivamente.

En cuanto a la velocidad de germinación, los resultados de esta tesis coinciden con los de Flores y Briones (2001) y los de De Villalobos y Peláez (2001) pues la germinación ocurrió a menor velocidad conforme decrecieron los potenciales hídricos.

En este trabajo, las semillas de *N. mezcalaensis* mostraron un porcentaje germinativo y una velocidad de germinación mucho menores que los de las otras dos especies bajo un potencial hídrico de -0.1 Mpa, lo cual sugiere que esta especie es más vulnerable y sensible a pequeños cambios en la disponibilidad de agua en comparación con las otras dos especies. De nuevo, al igual que con los resultados

del experimento de oscuridad, estamos encontrando que la especie relativamente más común de las tres es la que presenta una mayor "sensibilidad" ante las condiciones ambientales. Esta mayor sensibilidad podría conferirle a esta especie una mayor capacidad para germinar sólo cuando las probabilidades de establecimiento de las plántulas son mayores, dando lugar a una dinámica de establecimiento y reclutamiento más exitosa que la de las otras dos especies. Sin embargo, es posible notar que el porcentaje de germinación que alcanzó *N. mezcalaensis* en el lote testigo de este experimento fue también menor que el de los lotes testigos que se sembraron con un sustrato de agar. De esta forma, es posible que el montaje experimental utilizado para este experimento (i.e., gasa sumergida en agua) haya resultado poco favorable para *N. mezcalaensis*, afectando la capacidad de intercambio gaseoso de las semillas.

En cuanto a la velocidad de germinación, se observó que *N. macrocephala* sólo se vio afectada a potenciales hídricos de -0.4Mpa, cuando su velocidad de germinación disminuyó significativamente. Por otro lado en *N. tetelzo* la velocidad de germinación se vio afectada desde potenciales hídricos -0.1Mpa. Mientras que en *N. mezcalaensis* su velocidad se ve afectada drásticamente desde potenciales de -0.1Mpa. Otra vez, la especie más común presenta una mayor sensibilidad a las condiciones ambientales.

f) Germinación de *N. macrocephala* en suelos de diferentes localidades

A pesar de que los resultados mostraron una tendencia de las semillas de *N. macrocephala* a germinar mejor sobre el suelo proveniente de su misma localidad, esta tendencia no fue significativa, sugiriendo que los suelos de las tres localidades elegidas no ejercen un efecto significativo sobre la germinación de *N. macrocephala*.

Los resultados de Ruedas-Medina (en preparación) quien analizó la composición física y química de dichos suelos, muestran que no existen diferencias significativas

entre ellos en lo que respecta a su porcentaje de humedad ($F = 1.83$, $P = 0.202$). Sin embargo, el suelo de la localidad donde habita *N. mezcalaensis* tiene un porcentaje de humedad ligeramente mayor (0.75) en comparación con el suelo de la localidad de *N. macrocephala* (0.63) y de *N. tetetzo* (0.61). Por otro lado, Ruedas-Medina también encontró que los tres suelos están compuestos en mayor proporción por arcilla (Cuadro 11).

Cuadro 11. Composición porcentual de los suelos de tres localidades donde habitan cada una de las tres especies de *Neobuxbaumia* estudiadas.

Suelo de la localidad	% de arena	% de limo	% de arcilla
<i>N. mezcalaensis</i>	14.72	33.04	52.02
<i>N. tetetzo</i>	17.90	33.36	48.74
<i>N. macrocephala</i>	13.2	27.9	58.9

Estos datos muestran que el suelo de la localidad de *N. macrocephala* tiene un mayor porcentaje de arcilla en comparación con el de las otras dos localidades. En general, los suelos más arcillosos son capaces de retener una mayor cantidad de humedad y nutrientes en la superficie en comparación con los suelos arenosos que permiten una mayor infiltración de agua hacia capas más profundas del suelo (Parker, 1991). De esta manera, es posible explicar, aunque con reservas, la ligera preferencia de las semillas de *N. macrocephala* a germinar sobre suelo de su propia localidad. Al encontrarse la semilla sobre un sustrato con un alto componente arcilloso, estará rodeada de un ambiente con mayor contenido de humedad y nutrientes en comparación con lo que ocurriría en suelos más arenosos. Como lo señalan Bewley y Black (1994), los nitratos o los iones de amonio, en interacción con la luz y temperatura, podrían estimular en un momento dado la germinación y el posterior establecimiento de la plántula.

El papel de la textura del suelo (i.e., el porcentaje de arena, limo y arcilla) se considera fundamental en la "preferencia" que pueden mostrar algunas cactáceas para distribirse en tipos particulares de suelos (Parker, 1991). Sin embargo, es muy

posible que esta "preferencia" tenga que ver con eventos que ocurren en etapas posteriores del ciclo de vida de las plantas, y no tanto con la germinación.

En particular, es la fase de plántula la que es sumamente vulnerable y sensible a diferencias en la capacidad de retención de agua de los suelos (Parker, 1991) y las características que presentan las diferentes especies durante esta etapa de desarrollo pueden ser fundamentales para explicarnos las diferencias que presentan en su nivel de rareza.

Conclusiones

- 1.- *N. macrocephala*, la especie más rara, presentó los porcentajes más bajos de germinación.
- 2.- *N. tetetzo* presentó porcentajes de germinación superiores a *N. macrocephala* y similares a *N. mezcalaensis*, lo cual se ve reflejado de alguna manera en su alta densidad poblacional.
- 3.- Los pre-tratamientos de altas temperaturas no afectan la germinación de ninguna de las tres especies de *Neobuxbaumia* estudiadas.
- 4.- Ninguna de las tres especies de *Neobuxbaumia* requiere de fluctuaciones de temperatura para germinar.
- 5.- Las diferentes condiciones de temperatura afectaron primordialmente la velocidad de germinación.
- 6.- Ninguna de las tres especies requiere de pre-tratamientos de acidez para germinar.
- 7.- *N. mezcalaensis* fue la única especie que presentó sensibilidad a la luz (fotoblastismo positivo).
- 8.- *N. mezcalaensis* fue la especie más sensible a diferencias en el potencial hídrico.
- 9.- Las semillas de *N. macrocephala* no mostraron diferencias importantes en su comportamiento germinativo al sembrarse en distintos tipos de suelo.
- 10.- El menor porcentaje de germinación de *N. macrocephala* y la mayor sensibilidad de *N. mezcalaensis* son aspectos que pueden contribuir a explicar sus diferencias en su nivel de rareza.

Bibliografía

- Alcorn, S. M. y E. B. Kurtz, 1959. Some factors affecting the germination of seed of the saguaro cactus (*Carnegiea gigantea*). *American Journal of Botany* **46(7)**: 526-529.
- Arias, M. S. 1993. Cactáceas: Conservación y diversidad en México. En: Gio, A.R. y López O. E. (eds). *Diversidad Biológica en México*. Vol. Esp. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.* **44**: 109-115.
- Arias, M. S., S. Gama y L. Guzmán. 1997. *Flora del Valle de Tehuacán – Cuicatlán*. Fascículo 14. Cactaceae. A.L. Juss. Instituto de Biología. UNAM. México D.F.
- 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.
- Begon, M., J. L. Harper y C. R. Townsend. 1981. *Ecología: Individuos, Poblaciones y Comunidades*. Omega. Barcelona. 886 pp.
- Besnier, B. F. 1988. *Semillas. Biología y Tecnología*. Mundt prensa. España. 637 pp.
- Bewley, J. D. y M. Black. 1994. *Seeds. Physiology of development and germination*. Plenum Press. Nueva York. 445pp.
- Bidwell, R.G.S. 1979. *Plant Physiology*. Macmillan Publishing Co., Inc. Nueva York. 726 pp.
- Bradbeer, J.W. 1988. *Seed Dormancy and Germination*. Blackie and Son limited. London. 146pp.
- Bravo-Hollis, H. 1978. *Las Cactáceas de México*. Vol. I. UNAM, México. 743pp.
- Bravo-Hollis, H. y L. Sheinvar. 1995. *El interesante mundo de las cactáceas*. CONACyT y FCE. México D.F. 223pp.
- Brown, R. 1972. Germination. En: Steward, F.C. (ed). *Plant Physiology*. pp. 3-47. Academic Press. Vol. VIC.
- Capon, B. y W. Van Asdall. 1967. Heat pretreatment as a means of increasing germination of desert annual seeds. *Ecology* **48(2)**: 305-306.

- Dávila, A.P., R.J.L. Villaseñor, R. Medina, R. Ramírez, A. Salinas, J. Sánchez- Ken, y P. Tenorio. 1993. *Listados florísticos de México X. Flora del Valle de Tehuacan- Cuicatlán*. Instituto de Biología, UNAM. México.
- De Villalobos, A.E. y D.V. Peláez. 2001. Influences of temperature and water stress on germination and establishment of *Prosopis caldenia* Burk. *Journal of Arid Environments* 49: 321-328.
- Del Castillo, R.F. 1986. Semillas, germinación y establecimiento de *Ferocactus histrix*. *Cact. Suc. Mex.* XXXI: 5-11.
- Esau, K. 1982. *Anatomía de las plantas con semilla*. Hemisferio Sur. Argentina. 512 pp.
- Esparza, O. L. 1998. *Estudio Poblacional de Neobuxbaumia macrocephala: análisis matricial*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. D.F.
- Esparza, O. L., T. Valverde y E. Vilchis. 2002. Demographic analysis of rare columnar cactus (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan-Valley, México. *Biological Conservation* 103: 349-359.
- Falk, D.A. 1992. From Conservation Biology to Conservation Practice: Strategies for Protecting Plant Diversity. En: Fiedler, P.L. and K.J. Subodh (eds). *Conservation Biology: The theory and practice of nature conservation preservation and management*. pp.397-427. Chapman and Hall.
- Fearn, B. 1974. An investigación into the effect of temperature on the seed germination of nine species of cacti using thermal gradient bars. *Cactus and Succulent journal (U.S.)* XLVI: 215-219.
- Fearn, B. 1981. Seed germination: The modern approach. *Cactus and Succulent journal (G.B.)* 43 (1): 13-16.
- Fenner, M. 1985. *Seed ecology*. Chapman & Hall. Gran Bretaña. 151pp.
- Fiedler, P.L. 1986. Concepts of rarity in vascular plant species, with special reference to the genus *Calochortus* Pursh (Liliaceae). *Taxon* 35: 502-518.
- Flores, J. y O. Briones. 2001. Plant life-form and germination in a Mexican inter-tropical desert: effects of soil water potential and temperature. *Journal of Arid Environments* 47: 485-497.

- Franco, M.I.S. 1997. Legislación y Conservación. En: *Cactáceas y Suculentas mexicanas*. pp. 101-111. CVS, SEMARNAP, CONABIO, UNAM. México. D.F.
- Gaston, K. J. 1994. *Rarity*. Chapman & Hall. Londres. 250 pp.
- Godínez, A. H.O. y A. Valiente, B. 1998. Germination and early seedling growth of Tehuacan Valley cacti species: the role of soils and seed ingestion by dispersers on seedling growth. *Journal of Arid Environments* 39: 21-31.
- Godínez, A. H., A. Valiente y L. Valiente. 1999. Biotic interactions and the population dynamics of the long-lived columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo* in the Tehuacan Valley, Mexico. *Canadian Journal of Botany* 77: 203-208.
- Godínez, A. H. O. 2000. **Dispersión Biótica de Semillas de *Neobuxbaumia tetetzo* (Coulter) Backeberg en el Valle de Tehuacan, Puebla**. Tesis de Doctorado. Instituto de Ecología. UNAM. México. D.F.
- González-Zertuche, L. Y A. Orozco. 1996. Métodos de análisis de datos en la germinación de semillas, un ejemplo: *Manfreda brachystachya*. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 58: 15-30.
- Harper, J.L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press. Londres. 892 pp.
- Hunt. 1992. CITES. *Cactaceae checklist*. Royal Botanic Gardens Kew.
- Krebs, C. 1995. *Ecología: estudio de la distribución y la abundancia*. Editorial Harla. México. D.F. 753pp.
- Lammi, A., P. Siikamäki, yK. Mustajärvi, 1999. Genetic diversity, population size, and fitness in central and peripheral populations of a rare plant *Lychnis viscaria*. *Conservation Biology* 13 (5): 1069-1078.
- León de la Luz, J.L. y C.R. Domínguez 1991. Evaluación de la reproducción por semilla de la pitaya agria (*Stenocereus gummosus*) en Baja California Sur. México. *Acta Botánica Mexicana* 14: 75-87.
- Medina-Sánchez, J. 2000. **Determinación del vigor y el estado reproductivo de *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) a lo largo de una cronosecuencia edáfica en un abanico aluvial en Coxcatlán, Valle de Tehuacan**. Tesis de Licenciatura, ENEP. Iztacala. UNAM. México D.F.

- Michel, B. E. y R. Kaufmann. 1973. The osmotic Potential of Polyethylene Glycol 6000. *Plant Physiology* 51: 914-916.
- Morse, L. E. 1996. Plant Rarity and Endangerment in North America. En: Falk, D.A., C.I. Millar y M. Olwell (eds.), *Restoring Diversity. Strategies for reintroduction of endangered plants*. pp.7-21. Island Press. Washington, D.C.
- Nolasco, H., F. Vega, H.L. Romero, y R. Díaz. 1996. The effects of salinity, acidity, light and temperature on the germination of sedes of cardon (*Pachycereus pringlei* (S. Wats) Britton & Rose, Cactaceae). *Journal of Arid Environments*. 33:87-94.
- Norma Oficial Mexicana. 1994. (NOM-059-ECOL-1994). Norma Oficial Mexicana que determina las especies y subespecies de flora y fauna silvestres terrestres y acuáticas, en peligro de extinción, amenazadas, raras y sujetas a protección especial.
- Parker, K. 1991. Topography, substrate and vegetation patterns in the northern Sonoran desert. *Journal of Biogeography* 18: 151-163.
- Rabinowitz, D. 1981. Seven forms of rarity. In: Syngé, H. (ed.). *The Biological Aspect of Rare Plant Conservations*. 205-217 pp. John Wiley & Sons L td.
- Reyes, J. 1997. Cultivo y Propagación como plantas de ornato. En: *Cactáceas y Suculentas mexicanas*. pp. 69-77. CVS, SEMARNAP, CONABIO, UNAM. México. D.F.
- Roberts, E. H. 1972. Dormancy: a factor affecting seed survival in the soil. En: Roberts, E.H. (ed). *Viability of seeds*. pp. 321-359. Chapman & Hill.
- Rojas, A. M. 1995. **Estudios sobre la germinación de cactáceas del valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla**. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM. México. D.F.
- Rojas, A.M., y A. Orozco-Segovia, C. Vázquez-Yanes. 1997. Effect of light on germination of seven species of cacti from the Zapotitlán Valley in Puebla, México. *Journal of Arid Environments* 36: 571-578.
- Rojas, A. 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.

- Rojas-Aréchiga, M. y C. Vázquez-Yanes. 2000. Cactus Seed germination: a review. *Journal of Arid Environments* 44: 85-104.
- Ruedas, M. M., T. Valverde, S. Castillo. 2000. Respuesta germinativa y crecimiento de plántulas de *Mammillaria magnimamma* (Cactaceae) bajo diferentes condiciones ambientales. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 66: 25-35.
- Schat, H. 1983. Germination ecology of some dune slack pioneers. *Acta Bot. Neerl.* 32 (3): 203-212.
- Sturkie, P. 1968. *Fisiología aviar*. Acribia, Zaragoza, España. pp. 239-244.
- Thompson, P.A. 1970. Characterization of the Germination Response to Temperature of Species and Ecotypes. *Nature* 225: 827-831.
- Vallente- 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 Tehuacán Valley, México. *Journal of Ecology* 79: 961-971.
- Vallente- Banuet, A., A. Rojas, M. del C. Arizmendi y P. Dávila. 1997. Pollination biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalaensis*) and (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, Central México. *American Journal of Botany* 84 (4): 452-455.
- Valverde, V. M. T. 1988. *Germinación de algunas especies pioneras de dunas costeras del Golfo de México*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México. D.F.
- Vázquez-Yanes, C. y A. Orozco-Segovia. 1984. Fisiología ecológica de las semillas de árboles de la selva tropical. *Ciencias* 35: 191-201.
- Vázquez-Yanes, C., A. Orozco, M. Rojas, M. Sánchez y V. Cervantes. 1997. *La Reproducción de las plantas: Semillas y Meristemos*. SEP. FCE. CONACyT. México. D.F. 167pp.
- Villaseñor, J.L., P. Dávila y F. Chiang. 1990. Fitogeografía del Valle de Tehuacan-Cuicatlán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 50: 135-149.
- Vleeshouwers, L.M., H.J. Bouwmeester y C.M. Karssen. 1995. Redefining seed dormancy: an attempt to integrate physiology and ecology. *Journal of Ecology* 83: 1031-1037.
- Zar, J.H. 1996. *Biostatistical análisis*. Prentice may. New Jersey. U.S.A. 718 pp.