

00322



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

19

FACULTAD DE CIENCIAS

GERMINACION DE CUATRO ESPECIES DEL GENERO Mammillaria (CACTACEAE) DEL VALLE DE TEHUACAN - CUICATLAN, MEXICO

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:
B I O L O G O
P R E S E N T A :
JOSE LEOPOLDO BENITEZ RODRIGUEZ



DIRECTOR DE TESIS: M. en C. MARIANA ROJAS ARECHIGA

DIVISION DE ESTUDIOS PROFESIONALES
2003
FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION DE CIENCIAS

TESIS CON FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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



REPÚBLICA NACIONAL AUTÓNOMA DE MEXICO
 UNIVERSIDAD NACIONAL
 AUTÓNOMA DE MEXICO

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:

" Germinación de cuatro especies del género Mammillaria
 (Cactaceae) del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, México "
 realizado por Benítez Rodríguez José Leopoldo

con número de cuenta 9354993-0 , quien cubrió los créditos de la carrera de:
 Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

A t e n t a m e n t e

Director de Tesis

- | | | |
|-------------|---|--------------------------|
| Propietario | M. en C. Mariana Rojas Aréchiga | <i>Mariana Rojas</i> |
| Propietario | Dra. Alma Delfina Lucía Orozco Segovía | <i>Alma Delfina</i> |
| Propietario | Dra. Margarita Collazo Ortega | <i>Margarita Collazo</i> |
| Suplente | Dra. Alicia Brechu Franco | <i>Brechu</i> |
| Suplente | Biól. Ana María Lourdes González Zertuche | <i>Ana María Lourdes</i> |

FACULTAD DE CIENCIAS
 U.N.A.M.

Consejo Departamental de Biología



**TESIS CON
 FALLA DE ORIGEN**

Juan Manuel Rodríguez
 en C. Juan Manuel Rodríguez **DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA**

A MIS PADRES

Dios mando Ángeles a la tierra para que nos cuidaran

Yo tuve la suerte de conocer a dos de esos ángeles

Yo les llamo Papa y Mama

Hoy en día cuenta con la presencia de unos de ellos mi padre

 Mi madre fue reclamada por Dios, pero créanme

 cada paso que doy y cada decisión que tomo

ella esta conmigo dándome su apoyo y un buen consejo

Gracias padres míos por enseñarme a sentir amor por la vida

A mi Madre María Teresa Rodríguez Páramo

in memoriam

De amor

Te quiero a las diez de la mañana, y a las once, y a las doce del día.

Te quiero con toda mi alma y con todo mi cuerpo, a veces, en las tardes de lluvia.

Pero a las dos de la tarde, o a las tres, cuando me pongo a pensar en nosotros dos, y tu piensas en la comida o en trabajo diario, o en las diversiones que no tienes, me pongo a odiarte sordamente, con la mitad del odio que guardo para mí.

Luego vuelvo a quererte, cuando nos acostamos y siento que estas hecha para mí, que de algún modo me lo dicen tu rodilla y tu vientre, que mis manos me convencen de ello, y que no hay otro lugar en donde yo me venga, a donde yo me vaya mejor que tu cuerpo.

Tu vienes entera a mi encuentro, y los dos desaparecemos un instante, nos metemos en la boca de Dios, hasta que yo te digo que tengo hambre o sueño.

Todos los días te quiero y te odio irremediamente.

Y hay horas y días en que me eres ajena como la mujer de otro.

Me preocupan los hombres, me preocupo yo, mi distraen mis penas.

Es probable que no piense en ti durante mucho tiempo.

Ya vez. ¿Quién podría quererte menos que yo, amor mío?

Gracias Ana María por compartir tu vida al lado mío.

Jaime Sabines

AGRADECIMIENTOS

A la M. en C. Mariana Rojas Aréchiga, a la Dra. Alma Orozco, a la Dra. Margarita Collazo, a la Dra. Alicia Brechú y a la Biól. Lourdes González por aceptar ser parte de mi jurado y por las acertadas correcciones que hicieron de mi trabajo. Gracias.

A Mariana por aceptar ser su estudiante, por apoyarme a cada momento, a escucharme cuando me sentía derrotado y darme fuerzas para seguir, por su paciencia (de veras es mucha). Muchas gracias por todo Mariana gracias a ti esta Tesis existe.

A todas aquellas personas que me ayudaron con los trabajos en el campo, a Ulises Guzmán por iniciarme en el mundo de las Cactáceas en el campo; al Sr. Everardo por estar siempre dispuesto a compartir sus experiencias y su familia por la confianza que me ofrecieron en Zapotitlán, Puebla; al Dr. Zavala y demás investigadores que laboran en la UAM Iztapalapa por aceptarme de colado en dos salidas; a los investigadores Carlos Martorell, Eduardo Peters y demás compañeros que participaron en las inolvidables salidas al Valle de Tehuacán-Cuicatlán; a Jerónimo Reyes y Salvador Arias por la ayuda en la identificación taxonómica de mis especies de estudio. Gracias a todos por confiarme sus conocimientos sobre las Cactáceas.

A los compañeros de laboratorio, a la M. en C. María Esther Sánchez Coronado por su disposición incondicional para atender cualquier duda por mínima que esta fuera y por su gran calidad humana; a la M. en C. América Plata Álvarez por su ayuda en la edición de

las gráficas de este trabajo y enseñarme a defender siempre mis puntos de vista; a Dr. Julio Ocampo, Dr. Barradas, Lupita, Daniel, Mario, Gustavo, Renato, Poncho, Alejandro, Vinisa, Teresa, Betsabé, Angélica, y Lorena. Gracias a todos por ser grandes personas y estar siempre dispuestos a escucharme.

A la Sra. Lourdes por cuidar de mi padre y mi hermano y disipar mis preocupaciones respecto a ellos. Gracias, sé que están en buenas manos.

Al Sr. Manolo, la Sra. Martha y sus hijos Víctor, Charly y Gabriela. Gracias por todo lo que me han ayudado de todo corazón, mil gracias Familia Franco.

A todos mis compañeros que durante mi paso por la Facultad de Ciencias hicieron más llevadera mi carrera como estudiante y fortalecieron mi espíritu para no dejarme caer en ningún momento. Muchas gracias lo quiero mucho, Carlos, Bernardo, Adolfo, Mónica, Héctor, David, Sara, Pedro, Alari, Roberto, Sandra, Luz, Javier y Mónica.

Al proyecto CONACYT UNAM 60011-N9607 por el financiamiento de este trabajo y por la beca que recibí durante el mismo.

ÍNDICE

RESUMEN.....	7
I. INTRODUCCIÓN.....	9
II. OBJETIVOS.....	12
III. ANTECEDENTES.....	13
GERMINACIÓN.....	13
LATENCIA.....	16
EFECTO DE LA LUZ EN LA GERMINACIÓN.....	19
EFECTO DE LA TEMPERATURA EN LA GERMINACIÓN.....	21
EFECTO DE LA LUZ Y LA TEMPERATURA EN LA GERMINACIÓN DE SEMILLAS DE CACTÁCEAS.....	23
IV. METODOLOGÍA.....	29
COLECTA DE FRUTOS.....	29
SITIO DE ESTUDIO.....	30
DESCRIPCIÓN DE LAS ESPECIES ESTUDIADAS.....	31

PROCEDIMIENTOS GENERALES.....	37
LUZ.....	37
TEMPERATURAS CONSTANTES.....	38
TEMPERATURAS EN LOS SITIOS DE ESTUDIO.....	39
TEMPERATURAS ALTERNANTES.....	39
ANÁLISIS ESTADÍSTICO.....	40
V. RESULTADOS.....	42
EFFECTO DE LA CALIDAD DE LUZ.....	42
EFFECTO DE LAS TEMPERATURAS CONSTANTES.....	44
EFFECTO DE LA TEMPERATURA EN LOS SITIOS DE COLECTA.....	46
EFFECTO DE LAS TEMPERATURAS ALTERNANTES.....	48
VELOCIDAD DE GERMINACIÓN EN LAS TEMPERATURAS CONSTANTES.....	50
VELOCIDAD DE GERMINACIÓN EN LAS TEMPERATURAS ALTERNANTES.....	55
VI. DISCUSIÓN.....	56
VII. CONCLUSIÓN.....	72
LITERATURA CITADA.....	73

RESUMEN

La provincia florística del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, México, con su gran diversidad biológica así como con su alto grado de endemismos, hacen de este Valle un núcleo de gran relevancia para su conservación y uso racional de las plantas de ornato, medicinales, alimenticias y de otros usos que en él existen.

Cada especie en cada comunidad vegetal presenta mecanismos de germinación característicos que responden al efecto de la selección natural inducida por las condiciones ambientales predominantes en cada ambiente. Los estudios de germinación permiten obtener información sobre los requerimientos de las semillas para su propagación, desarrollo y establecimiento de las plántulas en el campo.

En el presente estudio se investigó la respuesta germinativa de *Mammillaria haageana*, *M. carnea*, *M. mystax* y *M. supertexta* del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, México, a diferentes tratamientos de luz y temperatura con el objeto de obtener información sobre sus requerimientos para la germinación y ver si existe una relación de la temperatura con su distribución altitudinal. La respuesta germinativa obtenida para los cuatro tratamientos de luz (luz roja, luz roja lejana, luz blanca y oscuridad) permite agrupar a las especies en fotoblásticas positivas estrictas. Con respecto a las temperaturas constantes, las especies germinaron en un intervalo amplio de temperaturas que va de los 15 a los 35° C, variando la temperatura óptima de germinación para cada especie estudiada. Las temperaturas alternantes no incrementaron significativamente el porcentaje final de germinación con respecto a los resultados obtenidos a una temperatura constante de 25° C y tampoco promovieron la

germinación en la oscuridad. Solamente *M. mystax* germinó con bajos porcentajes en oscuridad en ambas temperaturas fluctuantes (3% a 15/30° C y 3.5% a 20/35° C).

Las especies no presentaron ningún mecanismo morfofisiológico de latencia. No existe una relación muy clara entre la capacidad germinativa a diferentes temperaturas y la distribución altitudinal para cada una de las especies.

I. INTRODUCCIÓN

Existen diversas clasificaciones de las zonas áridas (McGinnies y col. 1968 en Noy-Meir, 1973 y Schmida, 1985 en Kigel, 1995). De acuerdo con McGinnies y col. (*op cit.*) las zonas áridas se clasifican con base en su precipitación. De tal manera que tenemos regiones de extrema aridez cuando presentan una precipitación anual por debajo de 60-100 mm; regiones áridas cuando se presenta una precipitación anual que va desde 60-100 mm hasta 150-250 mm y regiones semiáridas cuando presentan una precipitación anual que va desde 150-250 mm hasta 250-500 mm. El Valle de Tehuacán-Cuicatlán, México, es considerado una zona semiárida con una precipitación media anual de 400mm.

Rzedowski (1968) define como zonas áridas todas aquellas regiones cuya provisión de agua es deficiente; su precipitación y su humedad atmosférica suelen ofrecer valores muy por debajo del promedio mundial. Rzedowski (1978) reúne a todas las comunidades de porte arbustivo propias de las zonas áridas y semiáridas bajo el nombre colectivo de matorral xerófilo. Debido a la gran diversidad vegetal que presenta este matorral, es el más vasto de todos los tipos de vegetación que se puede encontrar en México.

Cabe señalar que, comúnmente, se piensa que los desiertos o zonas áridas son áreas donde la diversidad biológica es escasa debido a la pobre precipitación pluvial; pero la realidad es que presentan una alta diversidad en cuanto a tipos de vegetación. En México aproximadamente el 60% de nuestro suelo está integrado por ambientes de clima de escasa humedad (Valiente-Banuet, 1994).

A las zonas áridas de México corresponden también los más altos niveles de endemismos. Toledo (1988) reporta que hay 687 especies endémicas en el país. Cabe señalar

que estas cifras son preliminares dado que aún faltan por realizarse muchos estudios e inventarios de flora y fauna. Se conoce por ejemplo que el Desierto Chihuahuense tiene un poco más de 1000 especies de plantas endémicas, en tanto que la flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, México, alcanza un 30% de endemismos (Valiente-Banuet, 1994).

En el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, que es el enclave de clima seco más alejado hacia el sur en México y también el más aislado, el matorral xerófilo es relativamente más mésico que el de los desiertos más al norte del país (Briones, 1994). La altitud de esta provincia florística oscila entre los 545 y 2458 m, aunque la media altitudinal son 1500 msnm (Villaseñor y col. 1990).

Briones y col. (1989) consideran que de un total de 69 especies, 45 (65.2%) se localizan en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, y de éstas, 24 (34.8%) son endémicas de la región. Al Valle de Tehuacán-Cuicatlán, se le considera como un centro de alta diversidad de cactáceas y, por consiguiente, un sitio importante de estudio.

Algunas de las especies de cactáceas de la zona se encuentran amenazadas debido particularmente a que han sido objetos de una intensa explotación principalmente por su valor como plantas de ornato, lo que ha dejado como resultado que muchas especies de plantas se encuentren amenazadas o al borde de la extinción. Así, por ejemplo, las repetidas colectas de diversos sitios en México de plantas juveniles y adultas así como de frutos y semillas de diversas especies de cactáceas, tales como *Mammillaria pectinifera*, han causado un fuerte impacto en las poblaciones de esta especie (Oldfield, 1997).

Una alternativa para la conservación de este recurso lo constituyen los estudios de propagación, para lo cual los estudios de germinación son primordiales para entender la dinámica de poblaciones y la estructura de las comunidades desérticas.

En este estudio se investigó la respuesta germinativa de cuatro especies del género *Mammillaria* (Cactaceae) del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, a diferentes tratamientos de luz y temperatura, con el objeto de obtener información de los requerimientos para su germinación y ver si existe alguna relación de la distribución altitudinal de cada especie con su respuesta a la temperatura.

Las especies estudiadas son: *Mammillaria haageana* Pfeiff., que se encuentra distribuida en el D.F. y en los estados de México, Morelos, Oaxaca, Puebla, Tlaxcala y Veracruz, *Mammillaria carnea* Zucc. ex Pfeiff., que se distribuye en los estados de Puebla, Oaxaca y Guerrero, *Mammillaria mystax* Mart., que se distribuye en los estados de Guerrero, Puebla y Oaxaca, y *Mammillaria supertexta* Mart. ex Pfeiff., especie endémica de Oaxaca (Arias-Montes y col. 1997).

II. OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL

Conocer la respuesta germinativa de cuatro especies del género *Mammillaria* (Cactaceae) del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, México, con diferente distribución altitudinal a distintos tratamientos de luz y temperatura.

OBJETIVOS PARTICULARES

- Determinar la respuesta fotoblástica de cuatro especies del género *Mammillaria* (Cactaceae) a diferentes tratamientos de luz (luz blanca, luz roja, rojo lejano y oscuridad).
- Determinar la respuesta germinativa de cuatro especies del género *Mammillaria* (Cactaceae) en un rango de temperaturas constantes de 10 a 40° C y dos temperaturas alternantes (15-30 y 20-35° C) con un termoperiodo de 14/10 h y un fotoperiodo de 12 h.
- Determinar si existe una relación entre la respuesta germinativa y la distribución altitudinal de cada especie.

II. ANTECEDENTES

GERMINACIÓN

El órgano de reproducción, diseminación y establecimiento de nuevos individuos en las plantas superiores es la semilla y ésta presenta características fisiológicas muy variadas dependiendo de las especies y de las condiciones ambientales donde crecen las plantas (Vázquez-Yanes, 1990). La semilla es producto de la fecundación del óvulo con el gameto masculino en las plantas superiores y es una estructura de reposo en la cual los procesos metabólicos se encuentran suspendidos, debido principalmente a la ausencia de agua (Bidwell, 1990). Es el principal órgano reproductivo de la mayoría de las plantas superiores (terrestres y acuáticas). Desempeña un papel importante en la renovación, persistencia y dispersión de poblaciones de plantas. En la naturaleza, la semilla es fuente importante de alimento para muchos animales y mediante la producción agrícola la semilla es esencial para el ser humano (Vázquez-Yanes y col. 1997).

Las semillas presentan una diversidad enorme de tamaños y estructuras cuando son diseminadas al medio ambiente; igualmente varían su medio de transporte, destino y las características fisiológicas que determinan el tiempo de germinación y la resistencia a los medios externos ha conducido a una evolución y diversificación (Vázquez-Yanes, 1999). La diversidad de tipos morfológicos y fisiológicos presentes en las semillas es tan grande que existen muchas diferencias entre las especies, en características como: tamaño, organización de tejidos, tipos de reservas, grado de deshidratación al momento de la diseminación,

complejidad de los mecanismos de latencia y longevidad potencial y ecológica (Vázquez-Yanes, 1999).

Por lo regular, la semilla se encuentra sumamente deshidratada y está compuesta principalmente de tejidos de reserva y rodeada por una cubierta impermeable (testa). Para que se inicie el proceso de germinación, la semilla debe estar expuesta a una serie de factores ambientales que influyan en el estado latente de la semilla y se inicie la emergencia de la radícula (Salisbury, 1992). Generalmente estos factores ambientales son: temperatura, humedad y luz (Bewley & Black, 1985; Fenner, 1985; Bradbeer, 1994; Baskin & Baskin, 1998), otros factores son ciertos gases y sustancias químicas. También existen factores propios de la semilla, como son la viabilidad y la latencia que aunque están determinados genéticamente puede ser modificados por factores ambientales (Bewley & Black, 1985). Bradbeer (1994) menciona que los requerimientos de las semillas para poder germinar varían de especie a especie y pueden influir en dicha respuesta la edad de la semilla y el efecto materno.

Las etapas de la germinación que conducen a la emergencia de la radícula se inician con la absorción del agua y la activación metabólica del embrión (Salisbury, 1992), y es importante que estén presentes las condiciones favorables para que se desencadene dicho proceso.

De esta manera, la germinación de las semillas comprende tres etapas sucesivas que se superponen parcialmente. En una primera etapa se realiza una absorción de agua por imbibición, causando el hinchamiento de la semilla y la ruptura final de la testa, la segunda etapa se caracteriza por un inicio de la actividad enzimática y del metabolismo respiratorio, traslocación y asimilación de las reservas alimenticias en las regiones de crecimiento del embrión para que finalmente en la tercera etapa se inicie el crecimiento y la división celular

que provoca la emergencia de la radícula y posteriormente de la plúmula (Vázquez-Yanes y col. 1997).

Durante la germinación se dan una serie de eventos como la hidratación de proteínas, cambios estructurales celulares, aumento en la tasa de respiración, síntesis de ácidos nucleicos y de enzimas, alargamiento celular y posterior división celular, activación de organelos (ribosomas) y síntesis de proteínas (Bewley & Black, 1985).

Las etapas del desarrollo de la plántula varían dependiendo del tipo de germinación que presente cada especie. Hay básicamente dos tipos de germinación. 1) La germinación epigea, donde el hipocótilo se alarga y aleja a los cotiledones del suelo, las hojas cotiledonarias tienen con frecuencia color verde y realizan funciones fotosintéticas durante el crecimiento temprano de la plántula, la testa se desprende permitiendo la expansión de las hojas cotiledonarias y 2) la germinación hipogea donde el hipocótilo no se desarrolla y los cotiledones permanecen bajo el suelo o ligeramente sobre éste, aquí la única función de las hojas cotiledonarias es la de almacenamiento de reservas alimenticias y la testa de la semilla puede permanecer cubriendo los cotiledones (Bradbeer, 1994; Vázquez-Yanes y col. 1997).

Vázquez-Yanes (1999) menciona que para entender los problemas fisiológicos y comprender el comportamiento ecológico de las semillas, es importante conocer los aspectos que determinan el destino y el comportamiento de éstas cuando son diseminadas a su medio natural. Así pues, las estructuras y fisiología al momento de la diseminación, los mecanismos de latencia, la longevidad potencial y ecológica así como el almacenamiento de semillas en la conservación, son puntos importantes a tomarse en cuenta en la ecofisiología de la germinación de semillas.

LATENCIA

La presencia de un periodo de interrupción del crecimiento e inhibición del metabolismo es una característica adaptativa de supervivencia frente a condiciones ambientales desfavorables (Vázquez-Yanes, 1990). Cuando las semillas viables se encuentran en condiciones adecuadas y no germinan se dice que son latentes o que están en un estado de latencia, debido a que tales semillas pueden tener un periodo cronológicamente regulado de interrupción de crecimiento durante su ciclo vital (Vázquez-Yanes y col. 1997). Dennis/Jr (1994) argumenta que una semilla que es latente tiene el potencial de germinar (es viable), pero requiere exposición a ciertos tratamientos y condiciones ambientales para que la germinación ocurra posteriormente.

Baskin & Baskin (1998) mencionan que cambios desfavorables en las condiciones ambientales son una razón para la falta de germinación de la semilla, una segunda razón por lo que las semillas no podrían germinar es por alguna característica propia de la semilla (como unidad de dispersión).

Cuando en una semilla viable ninguna de las etapas que conducen a la emergencia de la radícula ocurre, se dice que esta quiescente, aquí la semilla se encuentra en estado de reposo, generalmente en un estado de hidratación bajo y con una baja actividad metabólica (Salisbury, 1992). Una propiedad de este tipo de semillas en estado quiescente es que pueden permanecer así durante un largo periodo de tiempo sin que su viabilidad se vea afectada y tan solo basta un pequeño estímulo (oxígeno, hidratación, adecuada temperatura) para que germinen (Rojas-Aréchiga, 1995). En cambio, el reposo de las semillas se denomina latencia cuando la semilla no germina a pesar de encontrarse en un lugar óptimo en cuanto a la temperatura y la humedad.

Vázquez-Yanes y col. (1997) mencionan que el establecimiento de la latencia está regulada por factores hereditarios que determinan los mecanismos fisiológicos endógenos de las plantas, los cuales interactúan con factores del ambiente (variaciones climáticas de la temperatura y la humedad, calidad espectral de la luz y el termoperiodo, características específicas del lugar a las que las plantas se han adaptado para establecerse y crecer). Lo anterior da por resultado que las variaciones micro y macroclimáticas, así como las condiciones hormonales y nutricionales de la planta progenitora tengan gran influencia en el establecimiento de la latencia de sus semillas durante su desarrollo, por lo cual pueden existir variaciones entre cosechas de semillas de una especie, según la época y el lugar de producción.

Se han propuesto diversas clasificaciones de latencia (Nikolaeva, 1969 en Baskin & Baskin, 1998; Roberts, 1972; Bradbeer, 1994; Dennis/Jr. 1994) pero una de las más utilizadas es la de Harper (1977) que define tres tipos de latencia: innata, inducida y forzada.

La latencia innata, primaria o endógena se presenta en el momento en que el embrión cesa de crecer (el embrión aún está dentro de la planta madre) y continúa hasta que el impedimento endógeno cesa y es en ese momento cuando la semilla puede germinar si se presentan las condiciones ambientales adecuadas. Las causas de la latencia innata son tres: 1) la presencia de un embrión inmaduro dentro de una semilla madura (Vázquez-Yanes y col. 1997), 2) la presencia en la semilla de ácido abscísico en cantidades considerables, y 3) la presencia de una testa dura e impermeable en la semilla que impide la hidratación, la germinación sólo puede ocurrir después que la testa se ha hecho permeable o se ha roto por el efecto del tránsito por el aparato digestivo de dispersores, fricción, calor intenso o deterioro producido en la testa por el tiempo (Vázquez-Yanes y col. 1997). En condiciones de laboratorio

esto se puede simular mediante el uso de ácido sulfúrico o clorhídrico en diferentes tiempos de imbibición o mediante la escarificación mecánica de la semilla.

Existen numerosas familias de plantas (e. g. *Apiaceae*, *Aquifoliaceae*, *Liliaceae*, *Magnoliaceae*) que producen semillas cuyo tegumento externo e incluso el micrópilo es impermeable a los gases y al agua (Grushvitzky, 1967 en Baskin & Baskin, 1998). Los factores involucrados en que las semillas se vuelvan gradualmente permeables pueden ser el intemperismo, la degradación microbiana, las saponinas y las fluctuaciones de temperatura. Las altas temperaturas provocadas por incendios e insolación directa por largos periodos de tiempo también pueden romper los tegumentos (Baskin y Baskin, 1998). Este tipo de latencia innata pudo haberse originado como un mecanismo de persistencia de la semilla en el suelo, a lo largo de estaciones desfavorables de crecimiento.

La latencia inducida o secundaria es cuando las semillas están en condiciones fisiológicas de germinar, pero se encuentran en un medio muy desfavorable (poco O_2 , altas concentraciones de CO_2 atmosférico, temperaturas altas), generalmente este tipo de latencia se rompe por medio de un estímulo hormonal.

La latencia impuesta, exógena o ambiental se presenta en semillas aptas para germinar en condiciones adecuadas de humedad y temperatura, pero continúan latentes por falta de luz, requerimientos especiales de temperatura, O_2 u otro factor (Vázquez-Yanes, 1999). Esta latencia es controlada por las condiciones físicas del ambiente que rodea a la semilla, se presenta en semillas que están en contacto con el suelo y que germinan sólo después de una modificación en el contenido de O_2 y régimen lumínico.

Koller (1969) menciona que la latencia de la semilla es muy importante y de gran valor adaptativo, ya que puede prevenir o retardar la germinación de las semillas hasta que el

ambiente sea favorable para el establecimiento de las plántulas. Los mecanismos de latencia conducen finalmente, a que una parte de la población de las semillas persista en el suelo, extendiéndose así en el tiempo y en el espacio la posibilidad de generar nuevos individuos de plantas (Vázquez-Yanes, 1999).

EFEECTO DE LA LUZ EN LA GERMINACIÓN

Las plantas se ven afectadas en una gran cantidad de respuestas fisiológicas por diversas características de la luz como la intensidad y composición espectral, desde la germinación de las semillas hasta todas las etapas de crecimiento de la planta. El proceso de germinación y latencia de la semilla puede estar regulado por la luz, por su intensidad y composición espectral (Fenner, 1992; Fearn, 1981).

El fotoblastismo de las semillas es el proceso desencadenador de la germinación en respuesta a las condiciones lumínicas (Orozco-Segovia & Vázquez-Yanes, 1992). Como cualquier otro mecanismo regulado por la luz, la semilla requiere de un pigmento receptor que a su vez actúe como desencadenador de los procesos fisiológicos que disparan la respuesta (Orozco-Segovia, 1986). Este pigmento es el fitocromo que está involucrado en la respuesta de las semillas a la luz (fotoblastismo). Este pigmento es sensible a la longitud de onda 600-800 nm, con picos de absorción en los 660 y 730 nm de longitud de onda, estos picos corresponden a los de la luz roja y roja lejano respectivamente (Orozco-Segovia, 1999). El fitocromo fue descrito en un experimento realizado con semillas de lechuga de la variedad Gran Rapids, en el se detectó que la luz roja (660 nm) activa el fitocromo (Pfr) y que la luz roja lejano (730 nm) lo inactiva (Pf) (Borthwick y col. 1952 en Orozco-Segovia, 1999).

Bewley & Black (1985), mencionan que la germinación en muchas especies es inhibida por la luz blanca continua, ejemplos bien conocidos son *Phacelia* sp., *Amaranthus caudatus* y ciertas variedades de lechuga. Este tipo de semillas generalmente germinan en la oscuridad. La relación entre el fotoblastismo y la germinación de diferentes especies ha sido demostrada por varios autores (Takaki & Zai, 1984; Takaki & Pegolo-Gama, 1998; Orozco-Segovia & Vázquez-Yanes, 1989).

Con lo anterior podemos dividir a las semillas en tres grandes grupos de acuerdo a sus respuestas a la luz: las fotoblásticas positivas (plantas heliófilas), fotoblásticas negativas y las indiferentes (árboles de bosques y plantas de sombra) (Côme, 1970 en Rojas-Aréchiga, 1995).

Pons (1992) argumenta que la respuesta de la semilla a la luz depende de otras condiciones ambientales como la temperatura, la humedad y factores químicos que afectan la germinación de las semillas. Los estudios que se han realizado con plantas pioneras de bosques tropicales (Orozco-Segovia y col. 1987; Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia, 1982) han tratado de explicar la naturaleza de la respuesta de la luz considerando el fotoequilibrio del fitocromo y otras características de las semillas relacionadas con la latencia de las mismas.

Los mecanismos por los cuales las semillas pueden percibir la luz y con ello detectar con precisión las condiciones ambientales para poder germinar parece ser no siempre el mismo entre las especies, pero el fotoblastismo parece tener un papel a corto plazo para detener la germinación mientras las condiciones ambientales son desfavorables (Orozco-Segovia, 1999).

En otros casos el papel ecológico que juega el fotoblastismo parece estar en combinación con otros factores (e. g. profundidad a la que están enterradas, hojarasca que cubre el suelo modificando la relación R/RL, cubierta de otras plantas que les proporcionan un dosel). Los cuales hacen que las semillas sean capaces de detectar cambios en su ambiente que

les indican la aparición de condiciones favorables para la germinación y establecimiento de las plantas.

EFFECTO DE LA TEMPERATURA EN LA GERMINACIÓN

La temperatura es un factor fundamental en el proceso de germinación de la semilla. Podemos reconocer tres temperaturas cardinales para la germinación concepto introducido por Sachs (1860) en Bewley & Black (1982): la mínima, la óptima y la máxima. Son numerosos los estudios que se han hecho sobre el papel de la temperatura en la respuesta germinativa de la semilla (Toole y col. 1955; Cohen, 1958), pero solo pocos investigadores se han centrado en el efecto exclusivo de la temperatura (Hegarty, 1973; Thompson, 1974; Thompson y col. 1977 y Thompson & Grime, 1983).

Bewley & Black (1985) ponen en claro que los efectos de la temperatura en la germinación deben ser desligados de los procesos de latencia que se dan en las mismas, ya que si las semillas latentes se exponen a ciertas temperaturas, la germinación sólo ocurrirá en un cierto intervalo y se estarán observando los intervalos de temperatura donde no hay latencia. De tal manera que cuando la latencia se remueve, la germinación puede ocurrir en un intervalo de temperatura más amplio.

Roberts (1988) reconoce tres procesos fisiológicos en semillas afectados por la temperatura. En primer lugar la temperatura junto con la humedad determina la tasa de deterioro en las semillas, segundo la temperatura afecta la tasa de pérdida de latencia en semillas secas y el patrón de cambio de latencia en semillas hidratadas y, tercero determina la tasa de germinación en semillas no latentes (Probert, 1992).

Generalmente los estudios de germinación de semillas se llevan a cabo en el laboratorio, con la ayuda de cámaras de germinación con temperaturas constantes y alternancia de temperaturas. Si bien los estudios que se hacen en el laboratorio pueden arrojar intervalos de temperatura muy amplios, éstos no siempre coinciden en condiciones naturales donde se ven reducidos por una serie de factores como la salinidad del suelo, el bajo potencial hídrico y la poca aireación (Koller, 1969).

Se ha demostrado en algunos casos que la alternancia de temperaturas puede favorecer o disparar la germinación de diversas especies (Fenner, 1992). La fluctuación de temperatura podría iniciar o acelerar la germinación en ciertas semillas y la efectividad del estímulo varía de acuerdo a la amplitud de la fluctuación y a la presencia o ausencia de luz (Thompson y col. 1977). Por su parte Vázquez-Yanes y col. (1997) proponen que tal efecto en la alternancia de temperaturas parece tener relación con la hidratación de las semillas.

Thompson & Grime (1983) mencionan que existen especies como *Chenopodium rubrum*, que no muestran una evidencia de un requerimiento de temperaturas fluctuantes y temperaturas constantes por arriba de los 30° C, aún muestran un marcado requerimiento a 22° C. Una probable explicación a este fenómeno es que la estimulación de la germinación por altas temperaturas y por temperaturas fluctuantes son interdependientes, es decir, que la amplitud de fluctuación requerida aumenta conforme la temperatura desciende.

La interacción de la temperatura (constante o alternante) afecta de manera directa la respuesta de germinación de la semilla, si bien no podemos descartar que influye en algún momento en la respuesta que pueda tener la semilla a la luz como se ve en los trabajos de Toole y col. (1955). En algunas especies, la oscuridad incrementa la amplitud de fluctuación de temperatura requerida para germinar (Thompson & Grime, 1983), en otros casos, las

fluctuaciones de temperaturas pueden romper la latencia como en *Nicotiana tabacum* y *Rumex obtusifolius* (Takaki y col. 1981).

La respuesta de la semilla a la temperatura parece tener un significado adaptativo, de esta manera el tiempo de germinación solo se dará cuando las condiciones de temperatura sean las óptimas y con esto la probabilidad de la plántula a sobrevivir se incrementa en cada hábitat (Meyer y col. 1989). La fluctuación de la temperatura es un proceso adaptativo que permite sobrevivir a las semillas bajo la hojarasca hasta que ésta sea removida o perturbada (Thompson y col. 1977), activando de esta manera los sensores ambientales de las semillas y así iniciar el proceso germinativo (Vázquez-Yanes y col. 1997).

EFFECTO DE LA LUZ Y TEMPERATURA EN LA GERMINACIÓN DE SEMILLAS DE CACTÁCEAS

La germinación de las plantas del desierto es la etapa más crítica en el ciclo de vida de las mismas, ya que en el desierto las semillas son confrontadas a una compleja gama de severas condiciones ambientales (Batanouny & Ziegler, 1971), principalmente a la escasez de humedad. Así, Williams & Arias (1978) mencionan que el balance negativo entre la precipitación y la evapotranspiración es un factor determinante en la sobrevivencia de plantas en zonas áridas.

Las plantas de ambientes desérticos pueden diferir en su ciclo de vida (anuales y perennes), formas de vida (arbustos, árboles y herbáceas), tiempo de floración y dispersión de las semillas; por lo que los requerimientos para su germinación y establecimiento son tan diversos dando como resultado una serie de estrategias adaptativas para sobreponerse a los estados más críticos durante el ciclo de vida de cada planta (Nobel, 1988).

Las diferencias que encontramos en zonas desérticas respecto a los ciclos de vida de las plantas tiene mucho que ver con las estrategias adaptativas. Así, Kigel (1995) menciona que las plantas anuales tienen periodos de floración y germinación cortos asegurando de esta manera su establecimiento ante los factores adversos que les presenta el medio, por otro lado las plantas perennes (yucas, cactáceas, agaves, etc.) producen grandes cantidades de semillas y así tienen mayores oportunidades de germinar y establecerse.

De esta manera dos obstáculos principales para la germinación de semillas de zonas desérticas son: potencial hídrico del suelo desfavorable y/o temperaturas subóptimas (extremosas), además de problemas de latencia o inhibición de la germinación por diversas causas (e. g. testa dura e inhibidores químicos) (Rojas-Aréchiga, 1995).

Debido a que la precipitación en las regiones áridas es muy variable, una consecuencia que resulta de ello es que muchas plantas de estas regiones tengan un alto nivel de latencia (Koller, 1969). Por su parte, Fearn (1981) establece que las plantas perennes poseen un mecanismo importante que retarda la germinación: la presencia de sustancias químicas que actúan como inhibidores de la germinación. Experimentos con *Cereus griseus* demostraron la presencia de inhibidores endógenos en épocas de seca, los cuales proporcionan un mecanismo de latencia (Williams & Arias, 1978).

Los mecanismos de latencia que se dan en las semillas de cactáceas están íntimamente relacionadas con los factores ambientales que disparan la germinación como son el agua, luz y temperatura en combinaciones muy específicas. Rojas-Aréchiga (1995) menciona con respecto a las altas temperaturas que éstas pueden romper la latencia de muchas semillas de cactáceas, pero más a menudo la inducen (termolatencia) como es el caso de *Melocactus caesius* (Arias &

Lemus, 1984). Chawan (1971) considera a la temperatura como un factor especial en ciertas condiciones para romper la latencia de especies de zonas áridas y semáridas.

Los estudios que se han realizado, con respecto al efecto de la luz y temperatura, en la germinación de plantas de zonas áridas generalmente se han enfocado a plantas anuales y al ser las cactáceas plantas perennes los comportamientos germinativos difieren unos de otros; aunque tales estudios nos muestran información acerca de los requerimientos para la germinación de las plantas que habitan dichos ambientes (Rojas-Aréchiga, 1995).

Diversos estudios han comprobado el efecto estimulador de la luz para la germinación de *Carnegiea gigantea*, *Stenocereus thurberi*, *Ferocactus flavovirens*, *F. peninsulæ*, *Echinocactus platyacanthus* fa. *grandis*, *F. robustus*, *F. latispinus* var. *spiralis*, (Alcorn & Kurtz, 1959; McDonough, 1964; Romero-Schmidt y col. 1992; Rojas-Aréchiga y col. 1997) en las cuales se da un efecto inhibitorio de la germinación en condiciones de oscuridad. También se han reportado especies indiferentes a la luz como *Pachycereus pringlei*, *Pilosocereus chrysacanthus*, *Pachycereus hollianus* y *Neobuxbaumia tetetzo* (Nolasco y col. 1996; Rojas-Aréchiga y col. 1997).

De esta manera, podemos agrupar a las especies de cactáceas dentro de dos grupos importantes respecto a la respuesta de la semilla a la luz: fotoblásticas positivas, aquellas que requieren necesariamente de la luz para poder germinar e indiferentes a la luz, aquellas que pueden germinar en presencia o ausencia de luz (Fearn, 1981).

Martínez-Holguín (1983) menciona que la luz junto con un periodo de hidratación de la semilla influye de manera directa en la activación y regulación del fitocromo de *Stenocereus griseus*, elevando de esa manera el porcentaje de germinación. Experimentos similares con *Carnegiea gigantea* y *Stenocereus thurberi* demuestran la importancia de la luz y los periodos

de hidratación para aumentar los porcentajes de germinación de las semillas (Alcorn & Kurtz, 1959; Nolasco y col. 1997).

En otros casos, el requerimiento de luz esta limitado a un previo lavado de las semillas con un margen de temperatura bien establecido como es el caso de *Melocactus caesius* elevándose hasta un 100% el porcentaje de germinación, estas semillas recién colectadas no germinaron bajo condiciones de luz y oscuridad en diferentes intervalos de temperatura (Arias & Lemus, 1984).

Fearn (1981) hace algunas observaciones de los requerimientos de temperatura en las cactáceas: menciona que las temperaturas extremas no favorecen la germinación (debajo de 12° C y arriba de 28° C) produciendo una pobre germinación que cada especie tiene diferentes rangos de temperaturas (pe. *Frailea pumila*, 10-40° C y *Rebutia xanthocarpa* var. *salmonea*, 11.5-22.8° C) y que la respuesta germinativa a los diferentes rangos de temperatura depende de la edad de la semilla para diversas especies.

En los ambientes desérticos o semiáridos, existe una gran diferencia entre las temperaturas que prevalecen durante el día y las que imperan en la noche. Alcorn & Kurtz (1959) mencionan que la germinación se dará bajo temperaturas alternantes y esto es posible ya que aunque en el día las temperaturas sean muy altas para la germinación, en la noche la interfase que se genera entre la atmósfera y el suelo es baja de manera que la germinación pudiera ocurrir.

Los estudios realizados por Rojas-Aréchiga y col. (1998) nos muestran que las especies estudiadas tienen diferentes respuestas a diferentes intervalos de temperaturas, de tal manera que *E. platyacanthus* fa. *grandis* presentó su óptimo de germinación a una temperatura constante de 25° C y *Pachycereus hollianus* muestra su óptimo de germinación a 20° C. Algunas

otras especies como *Pachycereus pringlei*, responden a un amplio rango de temperaturas que va de -50 a 70° C sin que se tengan diferencias significativas en los porcentajes de germinación (Nolasco y col. 1996).

Nobel (1988) menciona que la germinación de semillas en cactáceas se reduce en un 50% en un promedio de 9° C por arriba o por abajo del promedio óptimo de temperatura, y que en general se necesitan niveles bajos de luz para obtener promedios más altos de germinación.

Fearn (1981) menciona que las temperaturas alternantes promueven la germinación de semillas de cactáceas, sin embargo, los trabajos realizados por Rojas-Aréchiga y col. (1998) muestran que no existe una diferencia significativa en las especies estudiadas en el proceso germinativo con respecto a los resultados obtenidos con las temperaturas constantes. Mismos resultados han obtenido Potter y col. (1984) al trabajar temperaturas alternantes con *Opuntia edwardsii* sp. nov., *O. discata* y *O. lindhermeri*.

Con lo anterior parece que cada especie de cactáceas posee diferentes valores óptimos de temperaturas donde alcanzan los porcentajes más altos de germinación, teniendo en cuenta su respuesta a la luz. En la Tabla 1. se resumen algunos requerimientos germinativos de algunas especies.

Tabla 1. Respuesta a la luz y temperatura óptima de germinación de algunas especies de cactáceas.

Especie	Respuesta a la luz	Temperatura óptima	Referencia
<i>Melocactus caesius</i>	Fotoblástica positiva	22-43° C	Arias & Lemus, 1984.
<i>Echinocactus platyacanthus</i> fa. <i>grandis</i>	Fotoblástica positiva	20-35° C.	Rojas-Aréchiga, 1995.
<i>Ferocactus robustus</i>	Fotoblástica positiva	20-35° C.	Rojas-Aréchiga, 1995.
<i>Ferocactus latispinus</i> var. <i>spiralis</i>	Fotoblástica positiva	25° C.	Rojas-Aréchiga y col. 1998.
<i>Ferocactus flavovirens</i>	Fotoblástica positiva	15-25° C.	Rojas-Aréchiga, 1995.
<i>Ferocactus histrix</i>	Fotoblástica positiva	25° C.	Del Castillo, 1986.
<i>Carnegiea gigantea</i>	Fotoblástica positiva	25° C.	Alcorn & Kurtz, 1959.
<i>Stenocereus thurberi</i>	Fotoblástica positiva	30° C.	McDonough, 1964.
<i>Opuntia tomentosa</i>	Fotoblástica positiva	24° C.	Olvera-Carrillo, 2001.
<i>Opuntia phaeacantha</i> var. <i>discata</i>	_____	25-35° C.	Potter y col. 1984.
<i>Pachycereus hollianus</i>	Indiferente	15-20° C.	Rojas-Aréchiga y col. 1998.
<i>Pereskia aculeata</i>	Indiferente	33° C.	Dau & Labouriau, 1974.
<i>Neobuxbaumia tetetzo</i>	Indiferente	15-30° C.	Rojas-Aréchiga, 1995.
<i>Pachycereus pringlei</i>	Indiferente	-50-45° C.	Nolasco y col. 1996.

III. METODOLOGÍA

COLECTA DE FRUTOS

Se colectaron frutos maduros de por lo menos 20 individuos de cada una de las especies estudiadas, *Mammillaria haageana* Pfeiff., *Mammillaria carnea* Zucc. ex Pfeiff., *Mammillaria mystax* Mart., y *Mammillaria supertexta* Mart. ex Pfeiff., en la región del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, México. Las colectas se realizaron de septiembre de 1999 a noviembre de 1999 para las especies de *M. haageana*, *M. carnea* y *M. mystax* y en agosto de 1998 para *M. supertexta* de acuerdo a la época de fructificación de cada especie (véase tabla 2). En el laboratorio se extrajeron las semillas de los frutos y se dejaron secar a temperatura ambiente en la sombra y posteriormente se almacenaron en frascos de vidrio hasta la siembra.

Tabla 2. Período de fructificación de cada una de las especies estudiadas

Especie	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Agt	Sep	Oct	Nov	Dic
<i>Mammillaria haageana</i>									o	o	o	o
<i>Mammillaria carnea</i>							o	o	o	o	o	o
<i>Mammillaria mystax</i>									o	o	o	o
<i>Mammillaria supertexta</i> *						o	o	o	o			

Datos recopilados de las fechas de colecta y salidas anteriores al campo. Los datos mostrados para la especie marcada con * fueron tomados de Arias-Montes y col. 1997.

SITIO DE ESTUDIO

La provincia florística del Valle de Tehuacán-Cuicatlán forma parte de la región xerófitica mexicana (Rzedowski, 1978) y se localiza en la parte sureste del estado de Puebla y noroeste del estado de Oaxaca, entre los 17° 39' y 18° 53' de latitud Norte y los 96° 55' y 97° 44' de longitud Oeste y abarca una superficie de 10,000 km² (Figura 1). La fisiografía de la zona presenta amplios valles y cañadas rodeados por cordones montañosos que forman paisajes caracterizados por las selvas bajas espinosas, matorrales semidesérticos y una gran variedad de agaves y cactáceas de formas columnares y globosas, de consistencia suculenta y leñosa, que en algunas partes elevadas se mezclan con encinares, oyameles y pinos. Su clima es semárido, con una temperatura promedio de 21° C y una precipitación media anual de 400 mm. Esta región presenta una canícula bien marcada a la mitad del período de lluvias. Las condiciones áridas del Valle se deben principalmente al efecto de la sombra orográfica que produce la sierra Madre Oriental (sierras de Juárez y Zongolica) (Dávila y col. 1998).

Desde el punto de vista fisiográfico, forma parte de la provincia denominada Mixteca-Oaxaqueña (Tamayo, 1962 en Villaseñor, 1990) y abarca varios Valles, entre los que destacan los de Cuicatlán, Huajuapán, Tehuacán, Tepelmeme y Zapotitlán, que a su vez forman parte de la Cuenca alta del río Papaloapan y en menor proporción de la Cuenca Alta del Río Balsas, sus límites orográficos principales son al este y noreste la Sierra Madre Oriental, aquí llamada Sierra de Zongolica, y la Sierra de Juárez al sur, los Valles que conforman a la provincia están limitados por una serie de serranías que en conjunto se conocen como Sierra Mixteca, la cual forma parte de la Sierra Madre Oriental (Villaseñor y col. 1990).

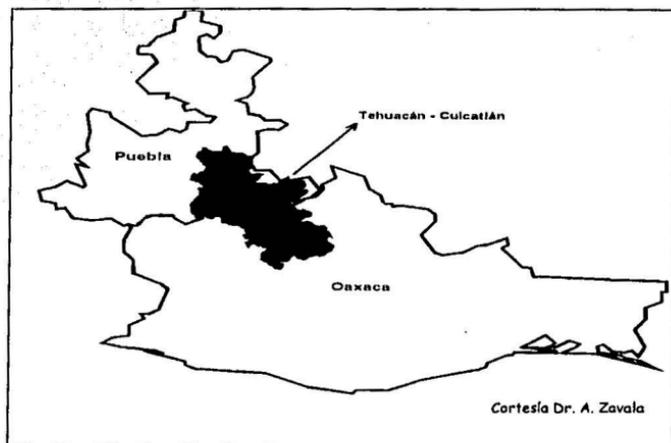


Figura 1. Localización del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, México.

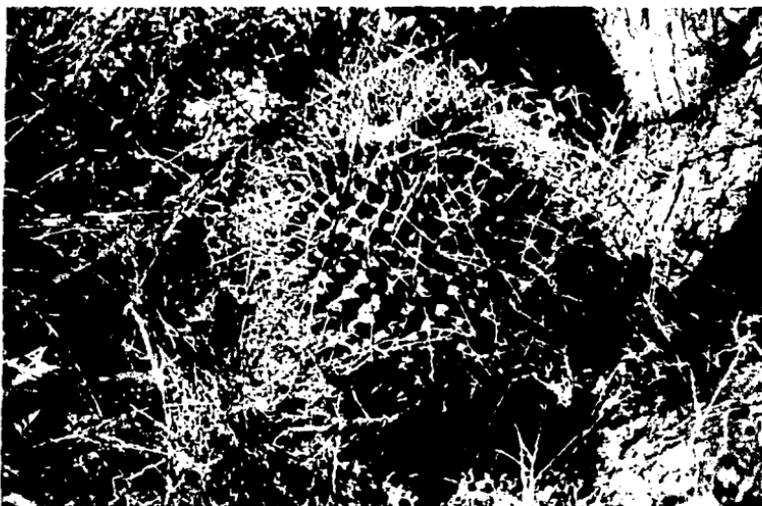
DESCRIPCIÓN DE LAS ESPECIES ESTUDIADAS

Mammillaria carnea Zucc. ex Pfeiff.

Planta simple o con brotes laterales, tallo globoso hasta cilíndrico, de unos 10 cm de altura y de 8.5 cm de diámetro, con el ápice redondeado. Tubérculos dispuestos en 8 y 13 series espiraladas. Axilas carentes de cerdas, las de la zona florífera con lana amarillenta. Areólas de circulares hasta cuadrangulares de unos 4 mm de anchura. Espinas centrales 4, dispuestas en cruz. Espinas radiales a veces ninguna, a veces 2 como cerdas. Flores infundibuliformes de 15 a 20 mm de longitud y 12 a 15 mm de diámetro. Fruto claviforme, de

20 a 25 mm de longitud y 5 mm de diámetro, rojo sin conservar los restos secos del perianto. Semillas de 1.3 mm de longitud y 0.6 mm de espesor, hilo lateral, testa reticulada, de color castaño claro (Bravo-Hollis & Sánchez-Mejorada, 1991).

La floración es entre febrero y mayo. Se encuentra distribuida en los estados de Puebla, Oaxaca y Guerrero. Se encuentra con cierta abundancia en los alrededores de Tehuacán, como en el Cerro Colorado, Calipan, Zapotitlán de las Salinas en el estado de Puebla. El gradiente altitudinal en que se distribuye es en elevaciones de 800 - 1500 msnm (Arias-Montes y col. 1997).



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

***Mammillaria haageana* Pfeiff.**

Tallo simple o a veces cespitoso desde la base, globoso hasta cilíndrico, de 6 cm de altura por 4 cm de diámetro; ápice redondeado, con el centro hundido. Tubérculos apretadamente dispuestos en 13 y 21 series espiraladas, de color verde azulado, con jugo acuoso. Axilas con lana blanca flocosa, con el tiempo desnudas. Aréolas ovales, de 2 a 3 mm de diámetro, al principio con lana blanca, después desnudas. Espinas radiales de 18 a 20, de 3 mm de longitud. Espinas centrales 2, de 6 a 8 mm de longitud, siendo la inferior la más larga, fuertemente aciculares, ligeramente encorvadas, de color castaño a negro. Flores laterales, de 12 mm de longitud. Fruto cilíndrico-claviforme, de 1 cm de longitud por 4 mm de diámetro, rojo arriba y rosado hacia la base, conservando adheridos los restos secos del perianto. Semillas encorvadas-piriformes, de 1 mm de longitud, con hilo lateral cerca de la base, de color castaño oliváceo (Bravo-Hollis & Sánchez-Mejorada, 1991).

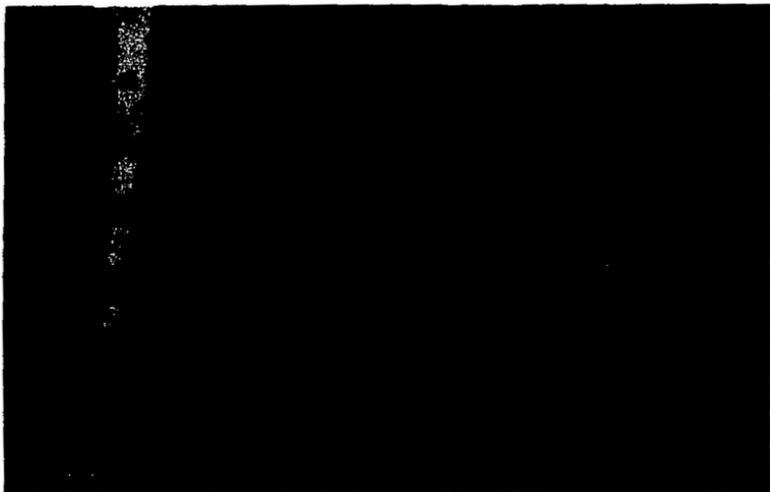
La floración es entre enero y mayo. Se encuentra distribuida en el Distrito Federal y en los estados de México, Morelos, Oaxaca, Puebla, Tlaxcala y Veracruz. El gradiente altitudinal en que se distribuye es en elevaciones de 800 - 2550 msnm (Arias-Montes y col. 1997).



Mamillaria supertexta Mart. ex Pfeiff.

Plantas simples, ocasionalmente cespitosas. Tallos de 5 a 10 cm de alto y de 5 a 8 cm de ancho, subglobosos a cortamente cilíndricos, con jugo semilechoso. Tubérculos de 5 a 7 mm largo y de 2.9 a 3.6 mm de ancho. Axilas con lana. Aréolas de 1 mm de largo, ovales. Espinas radiales de 14 a 27, rígidas, radiadas, blancas. Espinas centrales puede no presentar o tener 4, de 1 a 5.7 mm de largo, aciculares, ascendentes, rectas, rígidas, no uncinadas. Flores campanuladas de 1 a 1.3 cm de largo. Frutos de 1.1 a 1.5 cm de largo y de 2.8 a 3.6 mm de ancho, claviformes de color rojo. Semillas 0.7 a 0.8 mm de largo, reniformes, pardo claras, testa foveolada, paredes celulares ligeramente sinuosas (Bravo-Hollis & Sánchez-Mejorada, 1991).

La floración es entre enero y mayo, su fructificación es generalmente entre junio y septiembre. Especie endémica del estado de Oaxaca, principalmente en la región del Cañón del Tomellín, Oaxaca. El gradiente altitudinal en que se distribuye es en elevaciones de 600 - 1000 msnm (Arias-Montes y col. 1997).



Mammillaria mystax Mart.

Planta simple. Tallo globoso hasta cilíndrico, redondeado o aplanado arriba, con el ápice hundido, de 15 cm de altura y 7-10 cm o más de diámetro. Tubérculos apretadamente dispuestos en 13 y 21 series espiraladas, de 10 a 15 mm de altura y 8 mm de espesor mm la base, de consistencia firme, de color verde grisáceo oscuro, provistos de jugo lechoso. Axilas con lana blanca, llevando también algunas cerdas tortuosas, muy gruesas. Aréolas circulares

hasta 3 mm de diámetro, al principio con lana blanca, después desnudas. Espinas radiales de 5 a 10, de 4 a 8 mm de longitud, las inferiores más largas que las superiores, desde aciculares hasta subuladas, a menudo tortuosas, blancas con el ápice castaño oscuro. Espinas centrales 3 o 4; 3 de ellas de 15 a 20 mm de longitud, la otra dispuesta más al centro, mucho más larga, hasta 7 cm de longitud, tortuosas, aciculares, angulosas, irregularmente entrecruzadas, de color púrpuro rosado, con la punta de color café muy oscuro. Flores campanuladas de 25 mm de longitud y 20 mm de diámetro. Fruto claviforme, de 20 a 25 mm de longitud, rojo, sin conservar los restos adheridos del perianto. Semillas piriformes, de 1.2 mm de longitud y 0.6 mm de espesor, con el hilo lateral cercano a la base; testa rugosa de color café oscuro (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991).

Su floración es de febrero hasta abril. Se encuentra distribuida en los estados de Guerrero, Oaxaca y Puebla. Se distribuye altitudinalmente entre los 1600 y 2400 msnm (Arias-Montes y col. 1997).



PROCEDIMIENTOS GENERALES

Previo a la siembra no se aplicó ningún tratamiento a las semillas (pe. lavado o escarificación). Las semillas se sembraron en cajas de petri con agar al 1% en agua destilada. El conteo de las semillas germinadas se realizó cada dos días y se consideró que la semilla había germinado al aparecer la radícula. La siembra y el posterior conteo de las semillas para los tratamientos de luz y temperatura se realizó bajo luz verde de seguridad en un cuarto oscuro y las cajas de petri se envolvieron con dos capas de papel aluminio y después se colocaron en cajas de Plexiglass negro (Rohm & Hass, México, D. F.). Se registró la germinación cada tercer día durante 30 días para los tratamientos de luz, durante 45 días en los tratamientos de alternancia de temperaturas y durante 60 días para el gradiente de temperaturas constantes.

Tomando en cuenta la distribución altitudinal para cada una de las especies estudiadas, la colecta de las semillas de las diferentes poblaciones se hizo a 1470 msnm para *Mammillaria haageana* y *M. carnea*, 1620 msnm para *M. mystax* y 600 msnm para *M. supertexta*. Estos datos se tomaron con la ayuda de un explorador GPS (Trimble Navigation, modelo 17319-03, U. S. A.).

LUZ

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

El diseño experimental empleado para evaluar la germinación bajo los tratamientos de luz es una factorial de $4 \times 4 \times 4$, donde el primer factor con 4 niveles corresponde a las

cuatro especies utilizadas en el trabajo, el segundo factor con 4 niveles representa cada uno de los tratamientos aplicados a las semillas y el tercer factor corresponde al número de réplicas obteniéndose un total de 64 unidades experimentales. Cada réplica consistió de 25 semillas.

Para el tratamiento de LB (R:FR= 1.73), las cajas de petri se introdujeron en bolsas de plástico transparente para evitar la pérdida de humedad bajo luz fluorescente (General Electric, 20 W) e incandescente (Solar, 25 W) y para la oscuridad las cajas se cubrieron con una doble envoltura de papel aluminio y se colocaron dentro de una caja de Plexiglass negra. Posteriormente, las cajas se colocaron dentro de una cámara de germinación (Lab-Line Instruments, Inc., 844, Melrose Park, Illinois, U. S. A.), con un fotoperíodo de 12 h. Para el tratamiento de LR (R: FR= 5.22), las cajas de petri se colocaron dentro de cajas de acrílico de Plexiglass rojo (No. de serie 2424, Rohm & Hass, México, D. F.), bajo luz incandescente (Solar, 25 W). Para los tratamientos de RL (R:FR= 0.05) en cajas de Plexiglass rojo y azul (No. de serie 2423, Rohm & Hass, México, D. F.), bajo luz incandescente (Solar, 25 W). Las dimensiones de estas cajas son de 34 x 44 x 10 cm y proveen la calidad de luz deseada para cada tratamiento. Estas cajas se colocaron dentro de cámaras de germinación a una temperatura constante de 25° C y con un fotoperíodo de 12 h.

TEMPERATURAS CONSTANTES

El diseño experimental empleado para evaluar la germinación a temperaturas constantes es una factorial de 4 x 7 x 3. El primer factor con 4 niveles corresponde a las diferentes especies estudiadas, el segundo factor con 7 niveles representa a cada uno de los

tratamientos de temperatura aplicados a las semillas y el tercer factor con 3 niveles corresponde a cada una de las réplicas, obteniéndose un total de 84 unidades experimentales. Cada réplica consistió de 50 semillas.

Se aplicaron 7 tratamientos de temperatura constante ($10^{\circ} C$, $15^{\circ} C$, $20^{\circ} C$, $25^{\circ} C$, $30^{\circ} C$, $35^{\circ} C$ y $40^{\circ} C$), en un gradiente de temperaturas diseñado para ese fin en el Centro de Instrumentos de la U. N. A. M., con un fotoperiodo de 12 h bajo luz blanca proporcionada por lámparas fluorescentes (General Electric, 20 W) para cada una de las especies estudiadas.

TEMPERATURAS EN LOS SITIOS DE ESTUDIO

Se registraron las temperaturas mínimas, medias y máximas en el mes de septiembre durante 15 días con la ayuda de tres Data Loggers Hobo Temp. H01-001-01 (Computer Corporation, Pocasset, MA, U. S. A.), tomando como referencia la gráfica modificada de Zavala-Hurtado (1982) del Valle de Zapotitlán-Salinas, Puebla, por ser el mes con mayor precipitación total (mm), colocados en tres sitios tomando en cuenta la distribución altitudinal para cada una de las especies de estudio.

TEMPERATURAS ALTERNANTES

Los tratamientos de temperaturas alternantes empleados fueron: Luz 15/30° C y 20/35° C. Se hizo un tratamiento a temperatura constante de 25° C a manera de control. El diseño experimental empleado para evaluar la germinación bajo temperaturas alternantes es una factorial de $4 \times 3 \times 4$, donde el primer factor con 4 niveles corresponde a las diferentes

especies estudiadas, el segundo factor representa a cada uno de los tratamientos aplicados a las semillas y el tercer factor corresponde a cada una de las réplicas, obteniéndose un total de 48 unidades experimentales. Cada réplica consistió en 50 semillas.

Tanto las temperaturas alternantes como la constante se obtuvieron con cámaras Lab-Line citadas anteriormente. El fotoperíodo de 12 h bajo luz blanca proporcionada por lámparas fluorescentes (General Electric, 20 W) y el termoperíodo de 14 h a la temperatura más baja y 10 h a la más alta.

ANÁLISIS ESTADÍSTICO

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

A los valores obtenidos como porcentajes se les hizo la transformación arcoseno. En todos los casos se hicieron análisis de varianza (Zar, 1984), con un nivel de probabilidad $P \leq 0.01$, utilizando el programa estadístico Statgraphics (versión 5.0. Statistical Graphics Corporation. Graphic Software System, Inc, Rockville, MD, U. S. A.), para demostrar si había diferencias significativas entre las respuestas obtenidas a los diferentes tratamientos. Si había diferencias significativas se realizó un análisis de comparaciones múltiples por el método de la mínima diferencia significativa (LSD). Cada réplica de la germinación acumulada en el tiempo se ajustó a un modelo exponencial sigmoide ($Y = a+b/(1 + \exp(-(x-c)/d))$) con el programa Table Curve 2D Windows (versión 3.00. AISN Software, Chicago, Illinois, U. S. A.). Para todos los ajustes se obtuvo una r^2 mayor a 0.90.

De este ajuste se obtuvieron varios parámetros y se utilizó la primera derivada máxima para determinar la velocidad de germinación para cada uno de los tratamientos de temperatura constante y alternante utilizados. Se hicieron del mismo modo análisis de varianza con el programa estadístico Statgraphics citado anteriormente. Para demostrar si había diferencias significativas entre las respuestas obtenidas a los diferentes tratamientos se realizó un análisis de comparaciones múltiples por el método de la mínima diferencia significativa (LSD).

V. RESULTADOS

EFFECTO DE LA CALIDAD DE LUZ

El análisis de varianza de dos vías realizado para los tratamientos de luz indica que hubo diferencias significativas entre los tratamientos utilizados ($F(2,46) = 11.431$; $p < 0.01$), no encontrándose diferencias significativas entre las cuatro especies ($F(3,46) = 1.973$; $p = 0.1360$), la interacción entre ambos factores demostró que no hay diferencias significativas ($F(6,46) = 2.196$; $p = 0.0667$) (Figura 2). El tratamiento de oscuridad para este análisis de varianza no se incluyó, por que ninguna de las especies germinó en oscuridad a 25° C. El porcentaje máximo de germinación se obtuvo usando LR seguida de la LB y RL respectivamente.

En los análisis de varianza de una vía realizados para cada una de las cuatro especies, no se incluyó el tratamiento de oscuridad, así *M. haageana* y *M. carnea* mostraron diferencias significativas entre los tratamientos ($F(2,10) = 9.136$, $F(2,10) = 21.053$, respectivamente, ambas con una $p < 0.01$). El análisis de comparaciones múltiples realizados con LSD mostró que no se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos de LR y LB donde se obtuvieron los mayores porcentajes de germinación. Sin embargo, ambos tratamientos mostraron diferencias significativas con el tratamiento de RL (Figura 1).

A diferencia de las dos especies anteriores el análisis de varianza de una vía para *M. mystax* y *M. supertexta* no se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos ($F(2,10) = 3.431$; $p = 0.0839$ y $F(2,10) = 0.850$; $p = 0.4627$, respectivamente). Para ambas especies, el máximo porcentaje de germinación fue obtenido en el tratamiento de LR.

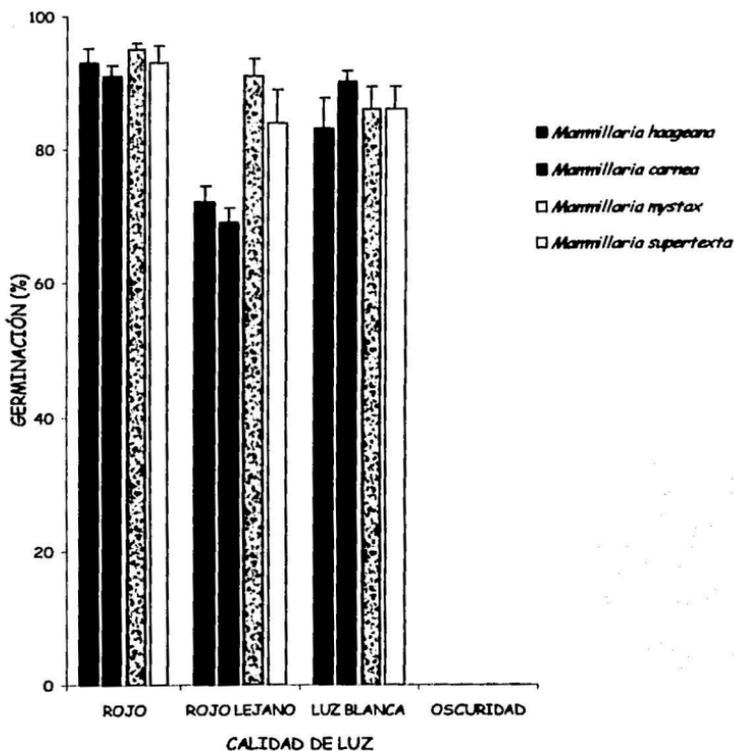


Figura 2. Porcentaje final de germinación en diferentes tratamientos de luz a una temperatura constante de 25° C con fotoperiodo de 12 h en *Mammillaria* spp. ($\bar{x} \pm e. e.$).

EFFECTO DE LAS TEMPERATURAS CONSTANTES

El análisis de varianza de dos vías realizado para los resultados obtenidos en el gradiente de temperaturas constantes mostraron diferencias significativas entre los tratamientos ($F(6,82) = 125.047$; $p < 0.01$), entre las especies ($F(3,82) = 22.563$; $p < 0.01$), y la interacción entre estos dos factores ($F(18,82) = 5.244$; $P < 0.01$) (Figura 3).

Para los análisis de varianza de una vía en *M. haageana* el efecto de la temperatura para la germinación fue significativo ($F(6,19) = 25.656$; $p < 0.01$). Esta especie presentó su óptimo de germinación en un rango de 25 a 35° C, sin diferencia significativa entre estos tres tratamientos. No hubo diferencia significativa entre los tratamientos de 15 y 20° C y 10 y 40° C respectivamente. Aunque no hubo diferencias significativas entre los tratamientos de 25, 30 y 35° C la germinación se redujo de 25 a 35° C en un 16%.

Para *M. carnea* el efecto de la temperatura para la germinación fue significativo ($F(6,19) = 66.841$; $p < 0.01$). Presentó su óptimo de germinación en un amplio rango de 20, 25 y 30° C no encontrándose diferencias significativas entre estos tres tratamientos. La respuesta germinativa disminuyó en 15° C, con diferencia significativa con los tratamientos de 20, 25 y 30° C. Hacia las temperaturas altas disminuyó drásticamente a 35° C en casi el 70% con respecto a la germinación obtenida a 30° C. Entre los tratamientos de 10 y 40° C no hubo diferencias significativas.

Para *M. mystax* el efecto de la temperatura fue significativo ($F(6,19) = 30.997$; $p < 0.01$), siendo la única especie que germinó en todos los tratamientos. Presentó su óptimo de germinación en un amplio rango de 15, 20, 25 y 30° C. Disminuyendo a 10° C en un 68% con respecto a 15° C, encontrándose diferencias significativas entre ambos tratamientos. A 35° C

disminuyó en un 24% respecto a 30° C, con diferencias significativas entre ambos tratamientos. A 40° C disminuyó radicalmente casi un 84% con respecto a 30° C, con diferencias significativas entre ambos tratamientos. No hubo diferencias significativas entre los tratamientos de 10 y 40° C.

M. supertexta mostró que hubo diferencias significativas entre los tratamientos ($F(6,19) = 23.265$; $p < 0.01$). Presentó su óptimo de germinación en 15, 20 y 25° C sin diferencia significativa entre los tres tratamientos. A 30° C disminuyó en un 27% respecto a 25° C, con diferencias significativas entre ambos tratamientos. A 35° C la germinación disminuyó drásticamente en un 70% respecto a 25° C con diferencias significativas entre estos dos tratamientos. No se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos de 10 y 40° C.

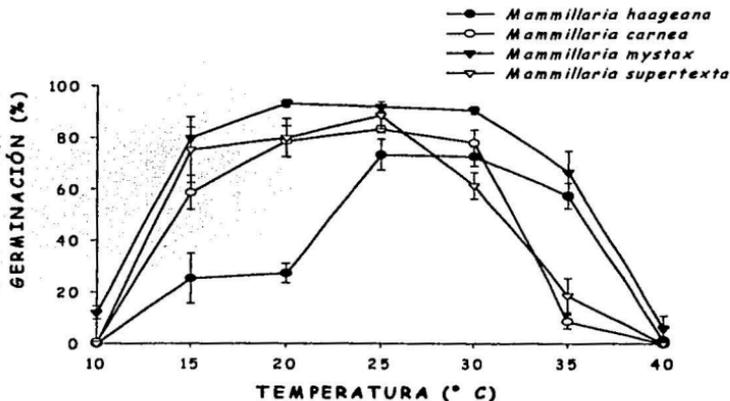


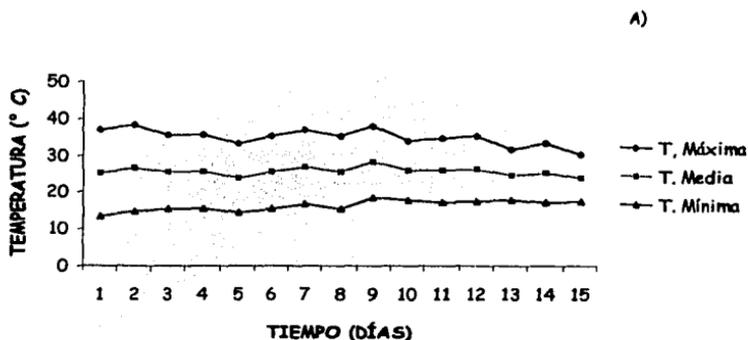
Figura 3. Germinación máxima para cada una de las temperaturas constantes de *Mammillaria*

spp. ($\bar{x} \pm e. e.$).

EFECTO DE LA TEMPERATURA EN LOS SITIOS DE COLECTA DE LAS SEMILLAS

El análisis de varianza de dos vías realizado para los resultados obtenidos con los Data Loggers mostró que se encontraron diferencias significativas entre las temperaturas ($F(2,133) = 907.333$; $p < 0.01$), entre los sitios de estudio ($F(2,133) = 168.035$; $p < 0.01$), y la interacción entre estos dos factores ($F(4,133) = 16.460$; $p < 0.01$) (Figura 4).

El análisis de comparaciones múltiples realizado con LSD mostró que no se encontraron diferencias significativas en las temperaturas máximas de los sitios 1 y 3, en la temperatura media del sitio 3 respecto a la temperatura máxima del sitio 2, y entre la temperatura media del sitio 2 respecto a la temperatura mínima del sitio 3.



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

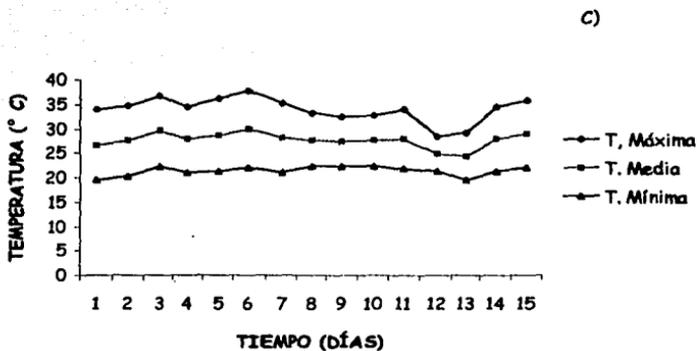
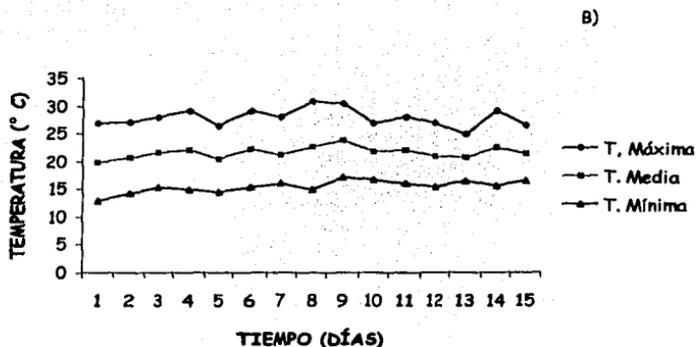


Figura 4. Temperaturas máxima, media y mínima de: A) Sitio 1; 1470 m. s. n. m. B) Sitio 2; 1620 m. s. n. m. C) Sitio 3; 600 m. s. n. m.

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**

EFFECTO DE LAS TEMPERATURAS ALTERNANTES

En el análisis de varianza de dos vías para evaluar el efecto de dos temperaturas alternantes y una temperatura constante (15/30° C, 20/35° C y 25° C) en luz mostraron diferencias significativas entre los tratamientos ($F(2,46) = 42.038$; $p < 0.01$), entre las especies ($F(3,46) = 24.791$; $p < 0.01$) y la interacción entre estos dos factores también fue significativa ($F(6,46) = 10.360$; $p < 0.01$). Solo para *M. mystax*, el tratamiento en oscuridad en ambas temperaturas alternantes indujo una pobre germinación (3 y 3.5%) en 15/30° C y 20/35° C, respectivamente (Figura 5). De esta manera, los tratamientos de oscuridad no fueron incluidos en el análisis de varianza de una vía para ninguna de las especies de estudio.

Para *M. haageana* y *M. mystax* ninguna diferencia significativa se encontró entre los tratamientos ($F(2,10) = 0.937$; $p = 0.4308$ y $F(2,10) = 2.670$; $p = 0.1294$, respectivamente. El máximo porcentaje de germinación para *M. haageana* se obtuvo a 25° C y para *M. mystax* a 20/35° C. La temperatura de 15/30° C a la luz disminuyó el porcentaje de germinación respecto a la temperatura control de 25° C para ambas especies.

Para *M. carnea*, el análisis estadístico mostró diferencias significativas entre los tratamientos ($F(2,10) = 8.833$; $p < 0.01$). El análisis de comparaciones múltiple con LSD indicó que hubo diferencias significativas entre 25° C y 15/30° C. El máximo porcentaje de germinación para esta especie se obtuvo a 25° C. Aunque el ANOVA no mostró diferencias significativas entre 25° C y 20/35° C disminuyó alrededor del 22%, lo mismo ocurre en los tratamientos de 20/35° C y 15/30° C que aunque el ANOVA no mostró diferencias significativa la germinación disminuyó 21%.

Para *M. supertexta*, el análisis estadístico mostró diferencias significativas entre los tratamientos ($F(2,10) = 74.461$; $p < 0.01$) y el análisis de comparaciones múltiples con LSD denotó una diferencia significativa entre $25^{\circ}C$ y $15/30^{\circ}C$ y entre $15/30^{\circ}C$ y $20/35^{\circ}C$. El máximo porcentaje de germinación se obtuvo a $25^{\circ}C$ y $20/35^{\circ}C$ sin diferencias significativas entre ellos.

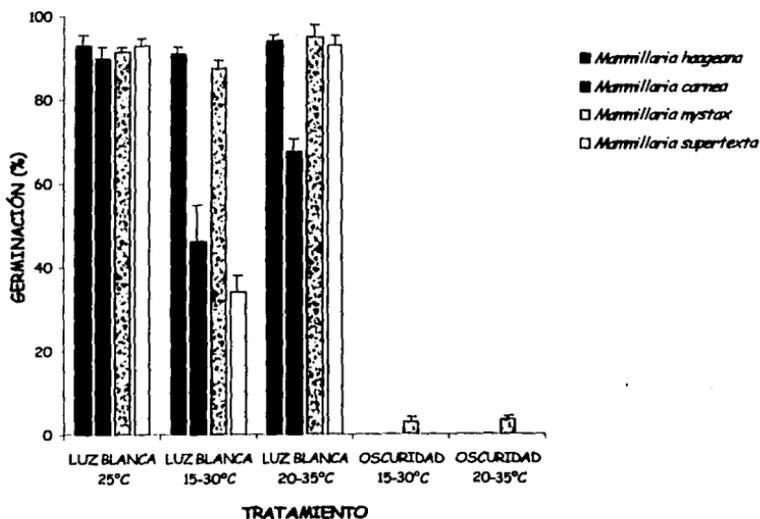


Figura 5. Porcentaje final de germinación en dos tratamientos de luz a dos temperaturas fluctuantes ($15/30^{\circ}C$ y $20/35^{\circ}C$) y una temperatura constante ($25^{\circ}C$) con un fotoperíodo de 12 h en *Mammillaria* spp. ($\bar{x} \pm e. e.$).

VELOCIDAD DE GERMINACIÓN EN LAS TEMPERATURAS CONSTANTES

El análisis de varianza de dos vías mostró que se encontraron diferencias significativas en la velocidad de germinación entre las cuatro especies ($F(3,82) = 22.416$; $p < 0.01$), también se encontraron diferencias significativas para cada una de las temperaturas utilizadas ($F(6,82) = 25.433$; $p < 0.01$) y la interacción entre ambos factores también fue significativa ($F(18,82) = 3.541$; $p < 0.01$).

Para *M. haageana* ($F(6,19) = 5.282$; $p < 0.058$) y *M. mystax* ($F(6,19) = 9.773$; $p < 0.0003$) se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos, la mayor velocidad de germinación se obtuvo a $30^{\circ} C$ y la menor en $40^{\circ} C$, para ambas especies (Figuras 6 y 7). Para *M. haageana* no hubo diferencias significativas entre los tratamientos de $15, 20, 35, 40^{\circ} C$; $25, 30^{\circ} C$ y $35, 25^{\circ} C$ respectivamente. En el caso de *M. mystax* no hubo diferencia significativa entre los tratamientos de $20, 25, 30^{\circ} C$; $10, 35, 40^{\circ} C$ y $10, 15, 35^{\circ} C$ respectivamente.

En *M. carnea* se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos ($F(6,19) = 42.054$; $p < 0.01$), la mayor velocidad de germinación se obtuvo a $25^{\circ} C$ y la menor en $35^{\circ} C$. No hubo diferencia significativa entre los tratamientos de $10, 35^{\circ} C$ ni entre 20 y $30^{\circ} C$ respectivamente (Figura 8).

En *M. supertexta* no se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos ($F(6,19) = 2.195$; $p = 0.1106$), la máxima velocidad de germinación se dio a $25^{\circ} C$ y la menor a $15^{\circ} C$ (Figura 9).

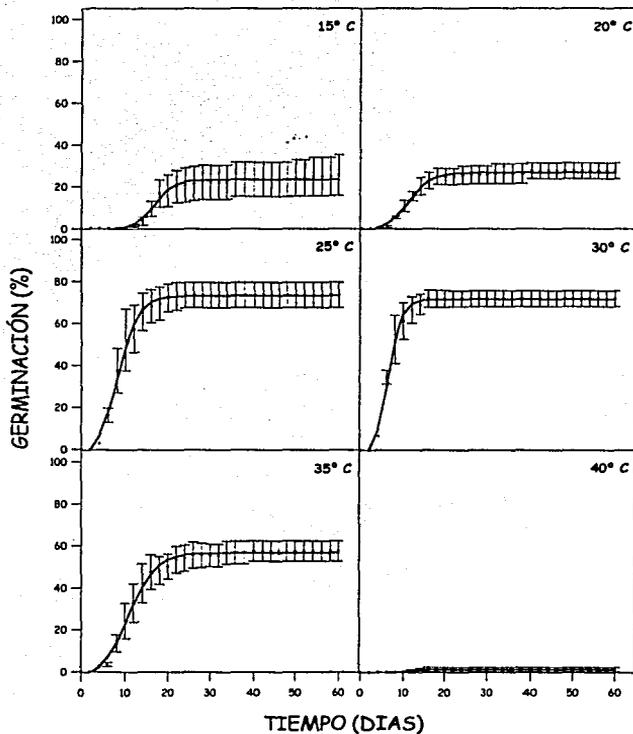


Figura 6. Porcentaje de germinación acumulada en el tiempo a diferentes temperaturas constantes para *Mammillaria haageana* ($x \pm e. e.$).

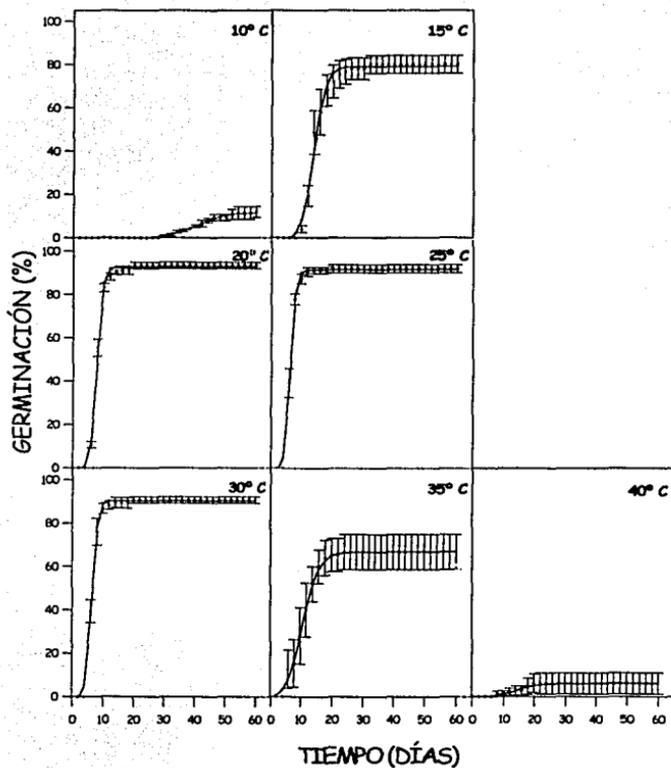


Figura 7. Porcentaje de germinación acumulada en el tiempo a diferentes temperaturas constantes para *Mammillaria mystax* ($x \pm e. e.$).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

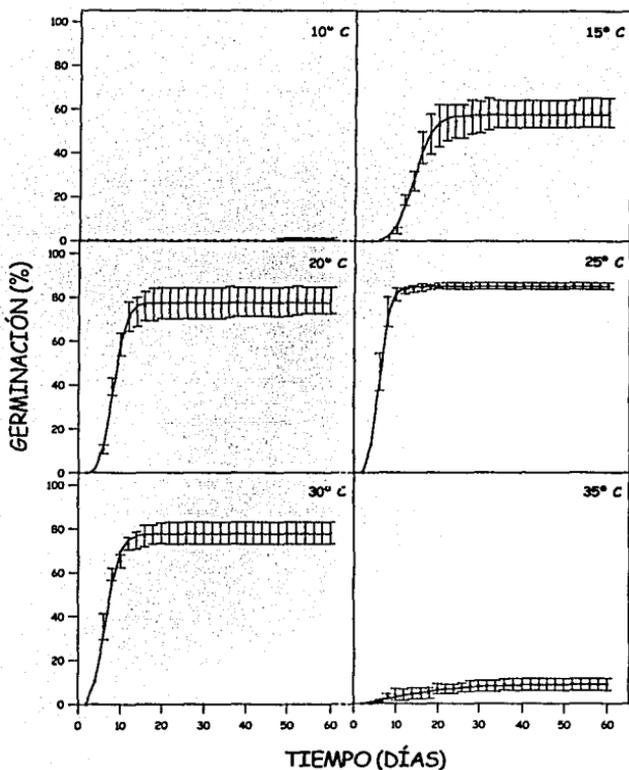


Figura 8. Porcentaje de germinación acumulada en el tiempo a diferentes temperaturas constantes para *Mammillaria carnea* ($x \pm e. e.$).

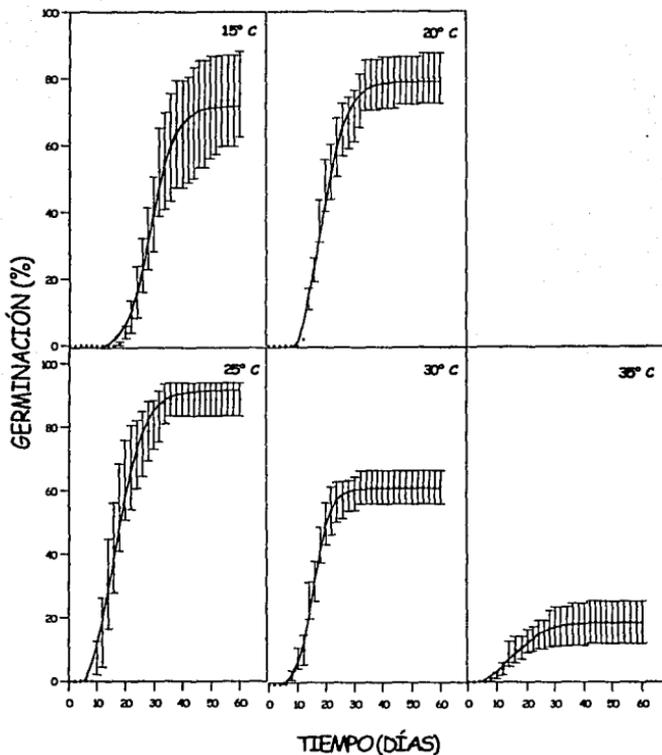


Figura 9. Porcentaje de germinación acumulada en el tiempo a diferentes temperaturas constantes para *Mammillaria supertexta* ($x \pm e. e.$).

VELOCIDAD DE GERMINACIÓN EN LAS TEMPERATURAS ALTERNANTES

Se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos ($F(4,78) = 10.077$; $p < 0.01$) sobre la velocidad de germinación al igual que entre las especies ($F(3,78) = 10.048$; $p < 0.01$). La interacción entre ambos factores también fue significativa ($F(12,78) = 5.417$; $p < 0.01$).

El análisis de varianza de una vía con el tratamiento en oscuridad (15/30 y 20/35° C) tan solo se realizó en la especie de *M. mystax* por ser la única que presentó germinación en estos tratamientos.

Para *M. haageana* ($F(2,10) = 3.295$; $p = 0.0904$) y *M. carnea* ($F(2,10) = 8.063$; $p = 0.0121$) no hubo diferencias significativas entre los tratamientos, aunque la mayor velocidad de germinación se obtuvo a 25° C y la menor a 15/30° C para ambas especies. Para *M. carnea* entre los tratamientos de 15/30° C y 20/35° C no hubo diferencia significativa, pero estos dos últimos mostraron una diferencia con el tratamiento de 25° C.

Para *M. mystax* hubo diferencias significativas entre los tratamientos ($F(4,18) = 6.589$; $p < 0.01$). La mayor velocidad de germinación se obtuvo a 25° C y la menor a 15/30° C en oscuridad. No hubo diferencias significativas entre los tratamientos de las temperaturas alternantes, pero sí de todos estos con respecto al tratamiento de 25° C.

Para *M. supertexta* hubo diferencias significativas entre los tratamientos ($F(2,10) = 15.327$; $p < 0.01$). Al igual que para las dos primeras especies, la mayor velocidad se obtuvo a 25° C y la menor a 15/30° C. Los tratamientos de 25° C y 20/35° C, no mostraron diferencias significativas entre ellos pero sí con respecto al tratamiento de 15/30° C.

VI. DISCUSIÓN

EFFECTO DE LA LUZ EN LA GERMINACIÓN

Los resultados obtenidos en este estudio apoyan la hipótesis de Rojas-Aréchiga (1997), la cual sugiere que el requerimiento de luz pudiera estar asociado con la forma de vida, es decir, las cactáceas globosas o barriliformes son estrictamente fotoblásticas positivas (véase tabla 1). Aunque el agua es el factor más determinante para disparar la germinación en ambientes desérticos, la luz puede representar un papel crucial en la inducción de la germinación, así como otros factores como la temperatura y la salinidad. En este estudio, la luz resultó ser un factor determinante para la germinación de las cactáceas estudiadas.

El fotoblastismo positivo en las especies estudiadas coincide con los resultados obtenidos para otras especies de *Mammillaria*, tales como *Mammillaria fuauxiana*, *M. ingens*, *M. longimamma*, *M. ritteriana* (Zimmer, 1969a,b, 1998), *M. magnimamma* (Ruedas y col. 2000); para especies barriliformes, como *Echinocactus platyacanthus*, *Ferocactus peninsulae*, *F. wislizenii*, *F. histrix*, *F. flavovirens*, *F. robustus* y *F. recurvus* (Del Castillo, 1986; Romero-Schmidt y col. 1992; Rojas-Aréchiga y col. 1997; Bowers, 2000) y para especies globosas, tales como *Melocactus curvispinus* ssp. *caesius* y *Parodia maassii* (Arias & Lemus, 1984; Zimmer, 1998).

Aunque las cuatro especies obtuvieron su máximo porcentaje de germinación en el tratamiento de LR y LB, fueron capaces de germinar en presencia de RL (véase figura 1), esto sugiere que aunque las semillas queden enterradas unos pocos milímetros debajo de la superficie del suelo pueden ser capaces de completar su germinación, ya que por debajo de la superficie del suelo la humedad puede estar disponible por un periodo de tiempo mayor y de

este modo aumentar las probabilidades de sobrevivencia y establecimiento de las plántulas. El fotoblastismo positivo de las semillas de las especies de estudio es un mecanismo de latencia para evitar la germinación en capas profundas del suelo (Bewley & Black, 1985), lo que reduciría las posibilidades de éxito de las plántulas. Este mecanismo de percepción de luz que tienen las semillas les permite detectar las condiciones luminosas para germinar o bien para incorporarse a un banco de semillas (Fenner, 1992; Kigel, 1995).

Thompson y col. (1993) demuestran que la duración de la semilla en un banco se relaciona directamente con la masa de la semilla, esto es, que mientras más pequeñas sean las semillas, más probabilidades tendrán de permanecer en el suelo, ya que pueden pasar desapercibidas más fácilmente para algunos de sus depredadores (roedores, lagartijas) y tener más probabilidades de incorporarse al suelo. Sin embargo, las semillas de las especies de estudio son semillas pequeñas que si bien pueden escapar a la depredación por roedores y lagartijas pueden ser depredadas por hormigas (Reichman, 1984; Rojas-Aréchiga & Batis, 2001).

Las semillas de las especies estudiadas son semillas pequeñas con pocas reservas, que fácilmente pueden enterrarse, de tal manera que si fueran fotoblásticas indiferentes, pudieran germinar bajo la superficie del suelo, pero posiblemente no podrían emerger para lograr su establecimiento. En la zona de estudio el suelo es muy somero y pedregoso y pueden corresponder a cambisoles cálcicos, xerosoles cálcicos y litosoles (Zavala-Hurtado, 1982). Según Bliss & Smith (1985) y Mandoli y col. (1990) en los suelos arenosos la luz penetra más fácilmente a través del suelo que en los de tipo arcilloso y limoso. Asimismo, Woolley & Stoller (1978) mencionan que la calidad y cantidad de luz que penetra en el suelo depende del color y tamaño de las partículas que lo conforman. Del mismo modo, Mandoli y col. (1990) aseguran que

a través de la arena húmeda, la luz penetra con más facilidad que si estuviera seca. Esto podría relacionarse con los periodos de fructificación de las especies estudiadas (véase tabla 2), los cuales coinciden con la época de mayor precipitación en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán (julio-septiembre) (Zavala-Hurtado, 1982), de tal manera que las condiciones en la superficie del suelo podrían ser las propicias para que la luz penetrara con mayor facilidad en el suelo y así tener las condiciones necesarias para que las semillas pudieran iniciar la germinación y su posterior establecimiento.

Orozco-Segovia & Vázquez-Yanes (1992) mencionan que en bosques tropicales la luz filtrada por la hojarasca en el suelo y el dosel regulan la germinación y crecimiento de diversas especies. En el caso de las zonas áridas, la germinación de cactáceas suele ocurrir bajo la copa de arbustos y árboles denominados plantas nodrizas. La planta nodriza puede modificar el microambiente manteniendo buenos niveles hídricos y reduciendo la radiación solar (Franco & Nobel, 1989; Nobel, 1989; Valiente-Banuet y col. 1991). Este tipo de establecimiento de individuos bajo la sombra de plantas perennes, más que raro, es un fenómeno extremadamente común en zonas áridas (Valiente-Banuet, 1994). El nodricismo puede ser biótico (arbusto, árbol u otra cactácea) o abiótico (rocas). La nodriza biótica reduce principalmente la radiación solar disminuyendo de esta manera la temperatura y por otro lado, la nodriza abiótica proporciona un microambiente con mayor humedad y menor temperatura. De esta manera, el nodricismo es el principal mecanismo por el cual las plantas de ambientes desérticos atenúan la radiación solar contribuyendo al establecimiento de otras.

De los resultados obtenidos de los experimentos de luz podemos concluir que las cactáceas estudiadas son fotoblásticas positivas estrictas, sin embargo, son capaces de

germinar bajo rojo lejano, lo que va de acuerdo a lo reportado para otras especies de cactáceas que comparten la misma forma de vida.

EL EFECTO DE LAS TEMPERATURAS CONSTANTES

Las cactáceas tienen un amplio rango de respuesta a la temperatura, así como la mayoría de las especies de hábitats tropicales (Rojas-Aréchiga & Vázquez-Yanes, 2000). Para semillas de cactáceas, rangos de temperatura favorables se encuentran entre los 17 y 34° C, con valores óptimos frecuentemente en 25° C (Nobel, 1988). Esto se demuestra en numerosos trabajos (Alcorn & Kurtz, 1959; Kwack & Zimmer, 1978; Martínez-Holguín, 1983; Del Castillo, 1986; López-Gómez & Sánchez-Romero, 1989; Sánchez-Venegas, 1997). Estos resultados no consideran el criterio del $G_{t_{50}}$ de germinación (Went, 1957), criterio popularizado por Thompson (1973), ya que la mayoría de los trabajos realizados con cactáceas no se especifica el uso del tal criterio, de tal manera, tomando en cuenta lo anterior, podemos mencionar que las especies estudiadas tienen un amplio rango de respuesta a la temperatura que va de los 10 a los 40° C (véase figura 2).

Para las especies de estudio los resultados fueron muy variados, en el rango de temperaturas constantes utilizadas (de 10 a 40° C). Únicamente para *M. supertexta* se pudo establecer la temperatura mínima y máxima de germinación y una temperatura óptima de 25° C (véase figura 8). Para *M. haageana* tan sólo se pudo establecer la temperatura mínima por debajo de los 15° C, con una temperatura óptima que va de los 25 a los 30° C (véase figura 5). Para *M. carnea* se estableció la temperatura máxima por arriba de los 35° C y una temperatura óptima que va de los 20 a los 30° C (véase figura 7). En el caso de *M. mystax* no

se pudieron establecer las temperaturas mínima y máxima, ya que aún a 10 y 40° C se obtuvieron porcentajes de germinación del 12% y 6%, respectivamente con una temperatura óptima que va de los 20 a los 30° C (véase figura 6).

En este caso, para poder determinar las temperaturas mínimas y máximas con mayor precisión sería necesario ampliar el gradiente de temperatura utilizado, es decir, por debajo de los 10° C y por arriba de los 40° C. Aún así, el rango de temperaturas utilizado permite obtener la temperatura óptima, aunque sería más preciso utilizar un rango de temperaturas con intervalos más pequeños (e. g. cada 1 o 2 grados). Por lo que respecta a la temperatura óptima para cada especie, éstas caen en un intervalo de 20, 25 ó 30° C.

La conclusión a la que llega Nobel (1988) en la cual menciona que las temperaturas extremas (mínima y máxima) para cactáceas se encuentran entre los 17 y 34° C, parece no coincidir con los resultados obtenidos para algunas especies de estudio, ya que por lo que respecta a las temperaturas mínimas, *M. carnea*, *M. mystax* y *M. supertexta* obtuvieron porcentajes altos de germinación a 15° C, y a temperaturas máximas coincide con los resultados obtenidos para *M. haageana* y *M. mystax* donde de igual manera se obtuvieron porcentajes altos de germinación a 35° C. Posiblemente esta diferencia en cuanto a la respuesta a diferentes rangos de temperatura se deba a que las especies estudiadas pertenecen al Valle de Tehuacán-Cuicatlán que es una zona semiárida tropical, mientras que las especies revisadas por Nobel (1988) pertenecen a desiertos subtropicales (Rojas-Aréchiga y col. 1998).

El hecho de que las especies de estudio tuvieran una alta germinación por arriba del 50% a 30° C, incorpora a éstas dentro de las especies consideradas como termófilas (Boeken & Gutterman, 1990). Aún así, las temperaturas altas utilizadas no favorecieron la germinación,

teniendo una diferencia significativa con respecto a las temperaturas óptimas para cada especie. Posiblemente las semillas que no germinaron a 35 y 40° C murieron al exponerse a esas temperaturas, ya que al encontrarse hidratadas las semillas, las proteínas, sobre todo las relacionadas con las membranas celulares, pueden desnaturalizarse y ser letales para la misma; o bien, inhibir la germinación. Por otro lado, pudieran haber presentado termolabilidad (Peña y col. 1988). Sin embargo, algunas semillas son capaces de tolerar estas temperaturas por lapsos breves de tiempo durante el día e incluso requerirlas para aumentar su capacidad germinativa, sobre todo aquellas que tienen tegumentos que restringen el crecimiento del embrión (Vázquez-Yanes y col. 1997). Koller y col. (1962) menciona al respecto que hay enzimas en las semillas que detectan las diferencias de temperatura.

Para las cactáceas, en algunos casos se obtienen altos porcentajes de germinación utilizando altas temperaturas como en *Frailea pumila* que germina más del 50% a 39.5° C (Fearn, 1974), *Pachycereus pecten-aboriginum* que a 45° C se obtienen más del 70% (Nolasco y col. 1996). Asimismo, para *Ferocactus latispinus* var. *spiralis* se obtienen porcentajes altos de germinación a 40° C (Cota-Sánchez, 1984), así como *Cephalocereus chrysacanthus* germina en altos porcentajes a 35°C (Rojas-Aréchiga y col. 1998) y la temperatura óptima para *Pereskia aculeata* es de 33° C (Dau & Labouriau, 1974).

Analizando la respuesta germinativa a las temperaturas bajas, encontramos que *M. carnea* y *M. mystax* son capaces de germinar aunque sea a porcentajes bajos a la temperatura más baja empleada (10° C), con bajos porcentajes de germinación del 0.66% y 12% respectivamente. Las otras especies no germinaron a esta temperatura. De tal forma que la especie que presenta un intervalo de respuesta más amplio a la temperatura es *M. mystax*.

Los trabajos realizados por Zimmer (1969 a, b) con especies de cactáceas en un rango de temperatura de 10-30° C, demuestran que algunas especies muestran su óptimo de germinación a bajas temperaturas como *Rebutia minuscula*. Por otro lado, Baskin & Baskin (1977), reportan que para las semillas de *Opuntia compressa* se obtienen porcentajes de germinación más altos con estratificación. Estos resultados pueden explicarse porque ambas especies habitan en zonas más frías, particularmente *O. compressa* en bosques y *R. minuscula* en desiertos subtropicales. El efecto de la estratificación por lo general esta ligado a un cambio en el balance hormonal inducido por las bajas temperaturas.

EFFECTO EN LA VELOCIDAD DE GERMINACIÓN

En cuanto a la velocidad de germinación es claro observar que ésta se ve afectada por la temperatura, lo que se refleja en las pendientes de las curvas de porcentaje de germinación acumulada contra el tiempo. La velocidad de germinación es de vital importancia para plantas de zonas áridas y semidridas, ya que una germinación rápida a una determinada temperatura puede asegurar que las semillas germinen antes de que se evapore el agua en el suelo.

Las cactáceas por lo general no tienen periodos de germinación tan rápidos como otras plantas de zonas áridas, como la especie *Blepharis persica* cuyas semillas germinan 50 minutos después de la imbibición (Gutterman, 1972) y *Salsola kali* que germina 29 minutos después de ser imbibida (Rhoads y col. 1967 en Gutterman, 1972). Se ha encontrado que algunas cactáceas completan su germinación en un lapso de 3 a 7 días (Fearn, 1974; Del Castillo, 1986; Maiti y col. 1994; Alvarez-Aguirre & Montaña, 1997), lo que sugiere que la disponibilidad de

agua en el suelo debe mantenerse posiblemente por un periodo de tiempo mayor a 15 días para que completen su germinación e inicien su establecimiento.

Rojas-Aréchiga (1995) menciona que la velocidad de germinación aumenta con las temperaturas altas y disminuye hacia las temperaturas bajas. Esto parece coincidir con los resultados obtenidos para las especies de estudio, ya que la velocidad de germinación aumenta en las temperaturas de 20, 25 y 30° C. Koller (1962) menciona al respecto que las altas temperaturas activan más rápidamente las enzimas, favorecen cambios en la permeabilidad de la membrana y aceleran los procesos involucrados en la germinación. Por lo que respecta a la velocidad de germinación en las temperaturas bajas (10 y 15° C) ésta disminuye en las cuatro especies estudiadas.

EFFECTO DE LA ALTERNANCIA DE TEMPERATURA

Generalmente, en la mayoría de los trabajos realizados con temperaturas alternantes, se menciona que éstas pueden disparar o acelerar la germinación de diversas especies pertenecientes a diferentes hábitats (Thompson, 1974; Thompson y col. 1977; Thompson & Grime, 1983; Fenner, 1985; Ghersa y col. 1992; Probert, 1992). También en diversos trabajos realizados con plantas de zonas áridas (Hammouda & Bakr, 1969; Mahmoud y col. 1983, 1984; Kigel, 1995) y con cactáceas (Fearn, 1974, 1981; Nobel, 1988) se ha demostrado que el uso de las temperaturas alternantes favorece o induce la germinación. Sin embargo, en las especies estudiadas, las temperaturas alternantes utilizadas bajo luz blanca (15/30° C y 20/35° C) no favorecieron la germinación con respecto a los resultados obtenidos en las temperaturas constantes, lo que coincide con los resultados obtenidos para otras especies que comparten el

mismo hábitat (Rojas-Aréchiga y col. 1998) y de otros hábitats tales como *R. minuscula*, *Parodia maassii*, *Oreocereus celsianus* y *Mammillaria zeilmanniana* (Rojas-Aréchiga & Vázquez-Yanes, 2000); *Opuntia* sp., *O. phaeantha* var. *discata* y *O. lindheimeri* (Potter y col. 1984), *Neobuxbaumia tetetzo* y *Ferocactus flavovirens* (Rojas-Aréchiga y col. 1998). Para *Ferocactus latispinus*, *Echinocactus platyacanthus* y *Opuntia puberula* tampoco se obtuvieron porcentajes de germinación mayores con respecto a los obtenidos bajo temperatura constante, en este caso particular, pudiera ser debido a que la temperatura constante utilizada fue muy baja (17° C) (Godínez-Alvarez & Valiente-Banuet, 1998).

Rojas-Aréchiga & Vázquez-Yanes (2000) mencionan que el efecto de temperaturas alternantes en la germinación de semillas de cactáceas no es muy claro debido a que en la mayoría de las investigaciones solamente se ha trabajado con temperaturas constantes y en aquellos trabajos en los que se han incorporado las temperaturas alternantes, los resultados no han mostrado diferencias significativas en la germinación con respecto a las temperaturas constantes.

Rojas-Aréchiga (1995) menciona que el uso de temperaturas bajas al momento de utilizar temperaturas alternantes puede ser un factor que propicie que no se favorezca la germinación. Para tres especies del género *Opuntia*, las temperaturas alternantes utilizadas de 10/25° C, 15/25° C, 10/30° C y 15/30° C no favorecieron la germinación respecto a las temperaturas constantes de 15, 20, 25, 30 y 35° C (Potter y col. 1984), posiblemente por el tiempo de exposición a la temperatura más baja.

Lo anterior nos permite plantear que para entender el comportamiento de las especies estudiadas puedan existir otros factores que interactúan con las temperaturas fluctuantes (15/30° C y 20/35° C) de tal manera que éstas no favorezcan la germinación.

Como primer factor esperaríamos que las temperaturas bajas (15 y 20° C) fueran las causantes de que no se favoreciera la germinación. Como es el caso de *M. carnea*, donde el porcentaje de germinación obtenido a una temperatura fluctuante de 15/30° C es de 46%. Comparado con los porcentajes de germinación obtenidos en el gradiente de temperaturas constantes, tenemos que a 15° C (58.6 %) es menor el porcentaje de germinación respecto a la temperatura de 30° C (78%), donde se incrementa considerablemente la germinación. Del mismo modo ocurre para *M. haageana* donde los porcentajes de germinación obtenidos en las temperaturas constantes de 15 y 20° C (25.3 y 27.3%, respectivamente) son menores respecto a los de 30 y 35° C (72.6 y 57.3%, respectivamente). De esta manera las temperaturas bajas tienen mayor incidencia al utilizar temperaturas fluctuantes para estas especies.

Por otro lado, pudiera ser que las temperaturas altas (30 y 35° C) fueran las causantes de que no se incrementaran los porcentajes de germinación respecto a las temperaturas constantes, como es el caso de *M. carnea*, *M. mystax* y *M. supertexta*, donde los porcentajes de germinación obtenidos a una temperatura fluctuante de 20/35° C son de 67.5, 95 y 93% respectivamente, éstos son altos, sin embargo, al momento de observar los porcentajes de germinación en el gradiente de temperaturas constantes a 35° C para cada una de las especies antes mencionadas éstos son considerablemente menores respecto a los porcentajes de germinación obtenidos a una temperatura constante de 20° C (véase Figura 2).

Por último, la causa de que no se favorezca la germinación pudiera ser el intervalo en la fluctuación de temperatura. Como en el caso de *M. supertexta* donde al momento de utilizar una temperatura fluctuante de 15/30° C se obtiene un porcentaje de germinación del 34%, mientras que en las temperaturas constante de 15 y 30° C se obtienen porcentajes de germinación altos del 75.3 y 61.3%, respectivamente. Hay que tomar en cuenta que al ser esta

especie endémica del Valle, su respuesta se ve más restringida geográficamente, posiblemente la fluctuación que se da al nivel del suelo es totalmente diferente a la propuesta en nuestro experimento, en este caso posiblemente si disminuyéramos la fluctuación de temperatura de 15 a 10° C (por ejemplo, 15/25° C), la respuesta germinativa pudiera verse incrementada.

Las causas antes mencionadas no explican del todo el por qué no se favorece la germinación con el uso de temperaturas fluctuantes, lo cual pone de manifiesto que las especies no necesariamente tienen que responder favorablemente a las fluctuaciones de temperaturas. Aún cuando la fluctuación registrada en el sitio de estudio (14.7° C) es muy similar a la utilizada en el laboratorio (15° C), es muy posible que existan otros factores que puedan explicar este efecto y que no se tomaron en cuenta en esta investigación.

Con respecto a los experimentos de temperatura alternante en la oscuridad, *M. mystax* germinó a muy bajos porcentajes de germinación (3% a 15/30° C y 3.5% a 20/35° C). Ninguna de las otras tres especies germinó en las temperaturas fluctuantes a la oscuridad. Estos resultados concuerdan con los obtenidos para *Echinocactus platyacanthus* fa. *grandis*, *Ferocactus robustus*, *F. recurvus*, *F. flavovirens* (Rojas-Aréchiga y col. 1997), *Stenocereus stellatus* (Rojas-Aréchiga y col. 2001) y *Opuntia tomentosa* (Olvera-Carrillo, 2001), lo cual pudiera sugerir que en un grupo importante de cactáceas el uso de temperaturas fluctuantes no sustituye el efecto de la luz en la germinación, tomando en cuenta que el efecto en la germinación de temperaturas fluctuantes en la oscuridad ha sido escasamente investigado en las cactáceas.

Dentro del Valle de Tehuacán-Cuicatlán se tuvieron tres sitios de estudio diferentes escogidos de acuerdo a su altitud. De esta manera en el sitio 1 (1470 msnm) donde podemos encontrar a dos especies: *M. haageana* y *M. carnea*, las temperaturas mínimas y máximas

(medias) oscilan entre los 14 y 34.8° C (véase figura 3), es decir, tenemos una fluctuación de temperatura de casi 21° C, 6° C más que la experimental. Para el caso de *M. haageana* los porcentajes de germinación que se obtuvieron a 15 y 20° C resultaron ser más bajos respecto a las temperaturas de 25, 30 y 35° C, con diferencias significativas entre ambos grupos de temperaturas, las temperaturas óptimas en esta especie se obtuvieron entre 25 y 35° C. En *M. carnea* el porcentaje de germinación a 15° C fue más bajo que a 30° C y en el caso de 20° C fue mayor el porcentaje de germinación que a 35° C. Las temperaturas óptimas en esta especie se obtuvieron entre 20 y 30° C.

En el sitio 2 (1620 msnm) donde se encuentra *M. mystax*, las temperaturas mínimas y máximas (medias) oscilan entre los 15.3 y 27.7°C (véase figura 3), es decir, tenemos una fluctuación de temperatura de 12.4° C, casi 3° C menos que la experimental. Esta especie fue la que presenta una mayor capacidad germinativa en las temperaturas utilizadas y muestra el más amplio rango de respuesta a temperaturas constantes. Como se vio anteriormente, germina por arriba del 70% a 35° C, de tal manera que se podría sugerir que los microclimas que genera la nodriza que está en contacto con esta especie (grandes macizos de rocas y arbustos, obs. pers.) disminuyen las altas temperaturas que se dan a nivel del suelo. Posiblemente esta especie se encuentra adaptada a tales condiciones y que aunque sea una especie fotoblástica positiva, puede responder a bajas condiciones luminosas y a las temperaturas bajas. Esta especie mostró bajos porcentajes de germinación (menor al 5%) en la alternancia de temperaturas en oscuridad, lo que sugiere que la fluctuación de temperatura, sustituyó en parte el requerimiento de luz para la germinación.

Para el sitio 3 (600 msnm), donde se encuentra *M. supertexta*, las temperaturas mínimas y máximas (medias) se encuentran entre los 21.3 y 33.8° C (véase figura 3), la

fluctuación que se da en este sitio es de 12.5° C. Los porcentajes de germinación que se obtuvieron a 15, 20 y 30° C resultaron ser más altos respecto a la temperatura de 35° C, con diferencias significativas entre ambos grupos de temperaturas, la temperatura óptima de esta especie se dio a 25° C.

Los trabajos realizados por McAuliffe (1984), Franco & Nobel (1989), Flores-Martínez y col. (1994), Valiente-Banuet y col. (1991), muestran que la nodriza tiene un efecto positivo en el establecimiento de diversas especies de cactáceas. De esta manera, la germinación y sobrevivencia de las cactáceas ocurre bajo la copa de arbustos y árboles porque éstas tienen la capacidad para modificar el microambiente por debajo de su copa y favorecer al proceso germinativo y al establecimiento. De la misma manera, los trabajos realizados por Peters & Martorell (1999), con *Mammillaria pectinifera* refuerzan la idea de que los microclimas que generan las rocas proveen a la planta de un microambiente con menor temperatura y mayor humedad, factores que afectan significativamente el establecimiento de dicha especie.

EFEECTO DEL GRADIENTE ALTITUDINAL

Probert (1992) y Thompson (1973) mencionan que la distribución geográfica y ecológica de especies y ecotipos podrían estar determinadas por los límites de la temperatura para que ocurra la germinación. Bajo condiciones naturales, los cambios estacionales de temperatura modifican estos límites.

Así, Abulfatih (1995) menciona que la distribución de 7 especies de *Acacia* a lo largo de un gradiente altitudinal está determinada por la temperatura a la cual germinan. En el presente trabajo las especies se distribuyeron a lo largo de un gradiente altitudinal que va desde los

600 msnm para *Mammillaria supertexta*, 1470 msnm para *M. haageana* y *M. carnea* hasta los 1620 msnm para *M. mystax*. Según Pendry & Proctor (1996) y Buot & Okitsu (1999) la temperatura varía de uno a dos grados centígrados por cada 100 m de altitud, por lo que se considera que la temperatura es uno de los factores principales que limitan la distribución geográfica de las especies vegetales (Thompson, 1973).

De esta manera, tomando en cuenta la distribución altitudinal de *M. mystax* (1620 msnm) donde la temperatura ambiente es relativamente baja (21.5° C) durante el mes de máxima precipitación, encontramos porcentajes bajos de germinación a temperaturas altas de 35 y 40° C, lo que coincide con los trabajos anteriores. Por otro lado, *M. supertexta* especie que se encuentra en elevaciones más bajas (600 msnm), donde la temperatura ambiente es relativamente más alta (27.6° C), esperaríamos encontrar porcentajes altos de germinación en un rango de 25 a 35° C, esto ocurre parcialmente ya que el pico máximo de germinación se da a una temperatura de 25° C. Para esta especie que es endémica del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, otras variables como tipo de suelo y humedad afectan posiblemente su respuesta germinativa y de alguna manera pudiera explicar por que esta especie se encuentra confinada a una altitud y hábitat específicos.

En los estudios realizados por Reyes-Ortega (2001) con la especie de *Wigandia urens*, se observa la capacidad germinativa de diferentes poblaciones en un gradiente altitudinal bien establecido (1260-2700 msnm), donde la población que se encuentra a 1660 msnm presenta mayor capacidad germinativa a diferentes temperaturas que la población distribuida a 1260.

Para el caso de las 4 especies de estudio la capacidad germinativa de la especie ubicada a 1620 msnm (*M. mystax*), es mayor a 30° C y denota diferencias significativas con la especie ubicada a 600 msnm (*M. supertexta*), al igual que con las especies ubicadas a 1470 msnm (*M.*

haageana y *M. carnea*). *M. carnea* presenta una capacidad germinativa muy semejante a *M. supertexta* a 25° C, sin diferencias significativas, aun cuando las condiciones de temperatura (promedio) que se presentan en ambos sitios presentan diferencias significativas.

Para obtener un trabajo más fino al respecto y poder observar si realmente existe una relación entre la capacidad germinativa y la distribución altitudinal, el estudio tendría que ser con diferentes poblaciones de cada una de las especies en un gradiente altitudinal bien delimitado para cada una de ellas y así poder observar con claridad si existen diferencias entre las especies, o bien, trabajar con una población de una sola especie en un gradiente altitudinal bien establecido.

Es importante recordar que a lo largo de un gradiente altitudinal las condiciones ambientales difieren entre sí por efecto del viento, la humedad, el tipo de suelo, los nutrimentos, la luz y la temperatura los cuales ejercen gran influencia sobre el crecimiento y desarrollo de las plantas limitando su distribución geográfica. Los sitios de estudio se caracterizan por presentar diferencias ambientales entre ellos, principalmente entre las especies que se encontraban distribuidas a 600 y 1620 msnm, la zona con menor altitud presenta una mayor vegetación mientras que la zona de mayor altitud la cual es muy parecida a la zona de las especies distribuidas a 1470 msnm.

Las temperaturas que se presentan en los sitios de estudio indican que existe un gradiente en la temperatura como consecuencia de la altitud, principalmente estas diferencias en el gradiente se observan al analizar las temperaturas mínimas, máximas y medias que se midieron en los diferentes sitios de colecta (véase figura 3.).

Dado lo anterior podemos sugerir que los resultados obtenidos en la respuesta a la germinación de las especies de estudio respecto al gradiente altitudinal en que se distribuyen,

requiere llevar a cabo más estudios a profundidad respecto al ecotipo y variaciones taxonómicas encontradas en cada especie del género *Mammillaria*.

VII. CONCLUSIONES

- Las cuatro especies de *Mammillaria* son fotoblásticas positivas estrictas en su respuesta a la luz.
- Las especies estudiadas presentan un amplio intervalo de respuesta germinativa a la temperatura, aunque solo se pudieron establecer las temperaturas mínimas para *Mammillaria haageana* y *M. supertexta*, y las temperaturas máximas para *M. carnea* y *M. supertexta*.
- La respuesta óptima de germinación varía para todas las especies, entre 20 y 25° C, lo que coincide con los resultados obtenidos para otras especies de cactáceas.
- La velocidad de germinación es dependiente de la temperatura.
- Las temperaturas alternantes utilizadas no favorecieron significativamente el proceso germinativo respecto a los resultados obtenidos a la temperatura constante.
- Las especies estudiadas no presentaron latencia morfofisiológica.
- No existe una relación muy clara entre la capacidad germinativa y el gradiente altitudinal en el que se distribuyen las especies.

LITERATURA CITADA

1. Abulfatih, H. A. (1995). Seed germination in *Acacia* species and their relation to altitudinal gradient in south-western Saudi Arabia. *Journal of Arid Environments*, 31: 171-178.
2. Alcorn, S. M. & Kurtz, E. B. (1959). Some factors affecting the germination of seed of the saguaro cactus (*Carnegiea gigantea*). *American Journal of Botany*, 46: 526-529.
3. Alvarez-Aguirre, M. G. & Montaña, C. (1997). Germinación y supervivencia de cinco especies de cactáceas del Valle de Tehuacán: Implicaciones para su conservación. *Acta Botánica Mexicana*. 40: 43-58.
4. Arias, I. & Lemus, L. (1984). Interaction of light, temperature and plant hormones in the germination of seeds of *Melocactus caesius* Went (Cactaceae). *Acta Científica Venezolana*, 35: 151-155.
5. Arias-Montes, S., Gama, L. S & Guzmán-Cruz, U. (1997). Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. México: U. N. A. M. 146 pp.
6. Baskin, J. M. & Baskin, C. C. (1977). Seed and seedling ecology of *Opuntia compressa* in Tennessee cedar glades. *Journal of the Tennessee Academy Science*, 52: 118-122.
7. Baskin, C.C. & Baskin, J. M. (1998). *Seeds Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. U. S. A.: Academic Press. 665 pp.
8. Batanouny, K. H. y H. Ziegler. 1971. Eco-physiological studies of *Opuntia compressa* in Tennessee cedar glades. *J. Tennessee. Acad. Sci.* 52(4): 118-122.
9. Bewley, D. J. & Black, M. (1982). *Physiology and Biochemistry of seeds in relation to germination*. Vol. 2. Viability, Dormancy and Environmental Control. Springer-Verlag, Berlín. pp. 276-339.

10. Bewley, D. J. & Black, M. (1985). *Seeds-Physiology of Development and Germination*. U. S. A., New York: Plenum Press. 367 pp.
11. Bidwell, R.G.S. (1990). *Fisiología Vegetal*. México: A. G. T. 784 pp.
12. Bliss, D. & Smith, H. (1985). Penetration of light into soil and its role in the control of seed germination. *Plant, Cell and Environment*, 8:475-483.
13. Boeken, B. & Gutterman, Y. (1990). The effect of temperature on seed germination in three common bulbous plants of different habitats in the Central Negev Desert of Israel. *Journal of Arid Environments*, 18: 175-184.
14. Bowers, J. E. (2000). Does *Ferocactus wislizenii* (Cactaceae) have a between-year seed bank?. *Journal of Arid Environments*, 45: 197-205.
15. Bradbeer, J.W. (1994). *Seed Dormancy and Germination*. Great Britain: Chapman and Hall. 146 pp.
16. Bravo-Hollis, H. & Sánchez-Mejorada, H. (1991). *Las Cactáceas de México. (III)*. México: U. N. A. M. 643 pp.
17. Briones, V.O.L. (1994). Origen de los desiertos mexicanos. *Ciencia*, 45: 263-279.
18. Briones, V. O., Ezcurra, E., García-Oliva, F., López-Portillo, G., Riemann, G. H., Rosas, M. & Valiente-Banuet, A. (1989). Patrones geográficos de diversidad y termoregulación de las cactáceas columnares de México. Simposio sobre la Diversidad Biológica en México. Oaxtepec, Mor., México.
19. Buot, I. E. & Okitsu, S. (1999). Leaf size zonation pattern off woody species along an altitudinal gradient on Mt. Pulog, Philippines. *Plant Ecology*, 145: 197-208.
20. Cohen, D. (1958). The mechanism of germination stimulation by alternating temperatures. *Bulletin of Research Council of Israel*, 6: 111-117.

21. Cota Sánchez, J. H. (1984). Influencia de la luz, temperatura y sustancias químicas sobre la germinación de semillas de *Ferocactus latispinus* (Haw.) Br. & Rose (Cactaceae). Tesis de Licenciatura. ENCB - I. P. N. México, D. F.
22. Chawan, D. D. (1971). Role of high temperature pretreatments on seed germination of desert species of *Sida* (Malvaceae). *CEcologia*, 6: 343-349.
23. Dau, L. & Labouriau, L. G. (1974). Temperature control of seed germination in *Pereskia aculeata* Mill. *Anais Academia Brasileira de Ciencias*, 46: 311-322.
24. Dávila, P., Arizmendi, M. del C., Valiente-Banuet, A., Medina, R. & Villaseñor, J. L. (1998). Diversidad biológica en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán. In: Club Rotario/Tehuacán Manantiales (Eds.), Tehuacán-Horizontes del Tiempo, pp. 27-41. Puebla: Club Rotario. 598 pp.
25. Del Castillo, R. F. (1986). Semillas, germinación y establecimiento de *Ferocactus histrix*. *Cactáceas Suculentas Mexicanas*, 31: 5-11.
26. Dennis, Jr. F. G. (1994). Dormancy - what we know (and don't know). *Hort Science*, 29: 1249-1255.
27. Fearn, B. (1974). An investigation into the effect of temperature on the seed germination of nine species of cacti using thermal gradient bars. *Cactus and Succulent Journal (U. S. A.)*, 46: 215-219.
28. Fearn, B. (1981). Seed germination: The modern approach. *Cactus and Succulent Journal (G. B.)*, 43: 13-16.
29. Fenner, M. (1985). *Seed Ecology*. London: Chapman and Hall. 151 pp.
30. Fenner, M. (ed.). (1992). *Seeds-The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. C.A.B. International. Oxon, U.K. 373 pp.

31. Flores-Martínez, A., Ezcurra, E. & Sánchez-Colón, S. (1994). Effect of *Neobuxbaumia tetetzo* on growth and fecundity of its nurse plant *Mimosa luisana*. *Journal of Ecology*, 32: 325-330.
32. Franco, A. C. & Nobel, P. S. (1989). Effect of nurse on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology*, 77: 870-886.
33. Ghersa, C. M., Benech-Arnold, R. L. & Martínez-Ghersa, M. A. (1992). The role of fluctuating temperatures in germination and establishment of *Sorghum halepense*. Regulation of germination at increasing depths. *Functional Ecology*, 6: 460-468.
34. Godínez-Alvarez, H. & Valiente-Banuet, A. (1998). Germination and early seedling growth of Tehuacán Valley cacti species: the role of soils and seed ingestion by dispersers on seedling growth. *Journal of Arid Environment*, 30: 21-31.
35. Gutterman, Y. (1972). Delayed seed dispersal and rapid germination as survival mechanisms of the desert plant *Blepharis persica* (Burm.) Kuntze. *Ecología (Berlín)*, 10: 145-149.
36. Hammouda, M. A. & Bakr, Z. Y. (1969). Some aspects of germination of desert seeds. *Phyton*, 13(3-4): 183-201.
37. Harper, J. L. (1977). *Population Biology of Plants*. London: Academic Press. 892 pp.
38. Hegarty, T. W. (1973). Temperature relations of germination in the field. En: Heydecker, W. (ed.). *Seed Ecology*. The Butterworth Group, England. 578 pp.
39. Kigel, J. (1995). Seed germination in arid and semiarid regions. En: Kigel, J. & Galili, G. (Eds.), *Seed Development and Germination*, pp. 645-699. New York: Marcel Decker, Inc. 853 pp.
40. Koller, D., Mayer, A. M., Poljakoff-Mayber, A. & Klein, S. (1962). Seed germination. *Annual Review Plant Physiology*, 13: 437-464.

41. Koller, D. (1969). The physiology of dormancy and survival of plants in desert environments. Symposium of the Society of Experimental Biology, 23: 449-469.
42. Kwack, B. H. & Zimmer, K. (1978). Germination of aged seeds of *Maihuenia poeppigii*. *Gartenbauwissenschaft*, 43: 188-191.
43. López-Gómez, R. & Sánchez-Romero, P. (1989). Germinación de dos variedades de pitaya *Stenocereus griseus* (Haworth) Buxbaum. *Cactáceas Suculentas Mexicanas*, 34: 35-40.
44. Mahmoud, A., El-Sheikh, A. M. & Abdul Baset, S. (1983). Germination of *Artemisia abyssinica* Sch. Bip. *Journal of College Sciences of King Saud University*, 14: 253-272.
45. Mahmoud, A., El-Sheikh, A. M. & Abdul Baset, S. (1984). Germination ecology of *Rhazya stricta* Decne. *Journal of College Sciences of King Saud University*, 15: 5-21.
46. Maiti, R. K., Hernández-Piñero, J. L. & Valdéz-Marroquín, M. (1994). Seed ultrastructure and germination of some species of Cactaceae. *Phyton*, 55: 97-105.
47. Mandoli, D. F., Ford, G. A., Waldron, L. J., Nemson, J. A. & Briggs, W. R. (1990). Some spectral properties of several soil types: implications for photomorphogenesis. *Plant, Cell and Environment*, 13: 287-294.
48. Martínez-Holguín, E. (1983). Germinación de semillas de *Stenocereus griseus* (Haw) Buxbaum (Pitayo de mayo). *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*, 28: 51-57.
49. McAuliffe, J. R. (1984). Sahuaro-nurse tree associations in the Sonoran Desert: competitive effects of sahuaros. *Oecologia*, 64: 319-321.
50. McDonough, W. (1964). Germination responses of *Carnegiea gigantea* and *Lemaireocereus thurberi*. *Ecology*, 45: 155-159.

51. Meyer, S. E., McArthur, E. D. & Jorgensen, G. L. (1989). Variation in germination response to temperature in rubber rabbibrush (*Chrysothamnus nauseosus*) Asteraceae and its ecological implications. *American Journal of Botany*, 76: 981-991.
52. Nobel, P.S. (1988). *Environmental Biology of Agaves and Cacti*. U. S. A.: Cambridge University Press. 270 pp.
53. Nobel, P.S. (1989). Temperature, water availability, and nutrient levels at various soil depths-consequences for shallow-rooted desert succulents, including nurse plant effects. *American Journal of Botany*, 76: 1486-1492.
54. Nolasco, H., Vega-Villasante, F. & Díaz-Rondero, A. (1997). Seed germination of *Stenocereus thurberi* (Cactaceae) under different solar irradiation levels. *Journal of Arid Environments*, 36: 123-132.
55. Nolasco, H., Vega-Villasante, F., Romero-Schmidt, H. L. & Díaz-Rondero, A. (1996). The effect of salinity, acidity, light and temperature on the germination of seed of cardón (*Pachycereus pringlei* (S. Wats.) Britton & Rose, Cactaceae). *Journal of Arid Environments*, 33: 87-94.
56. Noy-Meir, I. (1973). Desert ecosystems: environment and producers. *Annual Review of Ecologia*, 4: 25-51 pp.
57. Oldfield, S. (1997). *Cactus and Succulent Plants - Status Survey and Conservation Action Plan*. UICN/SSC Cactus and Succulent Specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK. 212 pp.
58. Olvera-Carrillo, Y. (2001). Estudio ecofisiológico de la germinación, sobrevivencia y crecimiento de *Opuntia tomentosa* S. D. en la Reserva del Pedregal de San Angel. Tesis de Licenciatura. UNAM. México, D. F. 95 pp.

59. Orozco-Segovia, A. (1986). Fisiología ecológica del fotoblastismo en semillas de cuatro especies del género *Piper* L. Tesis de Doctorado. UNAM. México, D. F. 112 pp.
60. Orozco-Segovia, A. (1989). Fisiología y ecología del fitocromo: su función en las semillas. Boletín de la Sociedad Botánica de México, 49: 71-84.
61. Orozco-Segovia, A., Vázquez-Yanes, C., Coates-Estrada, R. & Pérez-Nasser, N. (1987). Ecophysiological characteristics of the seed of the tropical forest pioneer *Urera caracasana* (Urticaceae). Tree Physiol, 3: 375-386.
62. Orozco-Segovia, A. & C. Vázquez-Yanes, C. (1989). Light effect on seed germination in *Piper* L. Acta (Ecologica/Ecologia Plantarum), 10: 123-146.
63. Orozco-Segovia, A. & C. Vázquez-Yanes, C. (1992). Los sentidos de las plantas: La sensibilidad de las semillas a la luz. Ciencia, 43: 399-411.
64. Orozco-Segovia, A. (1999). Procesos ecofisiológicos que intervienen en la germinación de semillas de especies tropicales. Papel de los fitocromos. En: Orellana, R; Escamilla, J. A y Larqué-Saavedra, A. (Eds.). Ecofisiología Vegetal de la Conservación de Recursos Genéticos, pp. 59-66 . México: CICY. 222 pp.
65. Pendry, C.A. & Proctor, J. (1996). The cause of altitudinal zonation of rain forest on bukit belalong, Brunei. Journal of Ecology, 84: 407-418.
66. Peña, J., Aparicio-Trejo, P. & Sánchez-Díaz, M. (1988). Dormancy mechanism and the effect of scarification in the germination of *Halimium halimifolium* seed. Journal of Plant Physiology, 132: 54-58.
67. Peters, e. & Martorell, C. (1999). El nodricismo abiótico y su importancia en la conservación. En: Vázquez-Dávila, M. A. (Ed.). Cactáceas y otras Plantas Suculentas. II Congreso Mexicano y I Congreso Latinoamericano y del Caribe. Oaxaca, México. 152 pp.

68. Pons, T.L. (1992). Seed responses to light. En: Fenner, M. (Ed.). *Seeds-The ecology of progeration in plant communities*, pp. 259-84. Wallingford: C. A. B. International. 373 pp.
69. Potter, R. L., Petersen, J. L. & Ueckert, D. N. (1984). Germination responses of *Opuntia* spp. to temperature, scarification and other seed treatments. *Weed Science*, 32: 106-110.
70. Probert, R.J. (1992). The role of temperature in germination ecophysiology. En: Fenner, M. (Ed.), *Seeds - The ecology of regeneration in plant communities*, pp. 285-325. Wallingford: C-A-B. International. 373 pp.
71. Reichman, J. (1984). Spatial and temporal variation of seed distributions in Sonoran desert soils. *Journal of Biogeography*, 11: 1-11.
72. Reyes-Ortega, I. 2001. Modelo de la respuesta germinativa de diferentes poblaciones de *Wigandia urens* (Ruíz et Pav.) Kunth en un gradiente de temperaturas constantes. Tesis de Maestría en Ciencias. U. N. A. M. México. 60 pp.
73. Roberts, E. H. (1972). Dormancy: A factor affecting seed survival in the soil. En: Roberts, E. H. (Ed.), *Viability of Seeds*, pp. 321-359. London: Chapman & Hall. 448 pp.
74. Roberts, E. H. (1988). Temperature and seed germination. En: Long, S. P. and Woodward, F. I. (Eds.), *Plant and Temperature. Symposia of the Society of Experimental Biology, Company of Biologists Ltd, Cambridge*, pp. 109-132.
75. Rojas-Aréchiga, M. (1995). Estudios sobre la Germinación de Cactáceas del Valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla. Tesis de Maestría en Ciencias. U. N. A. M. México. 125 pp.
76. Rojas-Aréchiga, M., Orozco-Segovia, A., & Vázquez-Yanes, C. (1997). Effect of light of germination of seven species of cacti from the Zapotitlán Valley in Puebla, México. *Journal of Arid Environments*, 36: 571-578.

77. Rojas-Aréchiga, M., Vázquez-Yanes, C., & Orozco-Segovia, A. (1998). Seed response to temperature of Mexican cacti species from two life forms: an ecophysiological interpretation. *Plant Ecology*, 135: 207-214.
78. Rojas-Aréchiga, M. & Vázquez-Yanes, C. (2000). Cactus seed germination: a review. *Journal of Arid Environments*, 44: 85-104.
79. Rojas-Aréchiga, M. & Batis, A. (2001). Las semillas de cactáceas ¿forman bancos en el suelo?. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*, 46 (4): 76-82.
80. Romero-Schmidt, H. L., Vega-Villasante, F., Nolasco, H. & Montañó, C. (1992). The effect of darkness, freezing, acidity and salinity on seed germination of *Ferocactus peninsulae* (Cactaceae). *Journal of Arid Enviroments*, 23: 389-395.
81. Ruedas, M., Valverde, T. & Castillo-Arguero, S. (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.
82. Rzedowski, J. (1968). Las principales zonas áridas de México y su vegetación. *Bios*, 1:4-24.
83. Rzedowski, J. (1978). *Vegetación de México*. México. Limusa. 432 pp.
84. Salisbury, B. F. & Ross, W. C. (1992). *Plant Physiology*. Belmont, California: Wadsworth Publishing Company. 682 pp.
85. Sánchez-Venegas, G. (1997). Germinación, viabilidad y características distintivas de la semilla de *Opuntia joconostle* Weber, forma cuaresmero. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*, 42: 16-21.
86. Takaki, M. & Pegolo-Gama, L. H. (1998). The role of the seed coat phytochrome-controlled seed germination in *Lactuca sativa* L. cv. Grand Rapids. *Seed Science and Technology*, 26: 355-362.

87. Takaki, M., Kendrick, R. E. & Dietrich, S. M. C. (1981). Interaction of light and temperature on the germination of *Rumex obtusifolius* L. *Planta*, 152: 209-214.
88. Takaki, M. & Zaia, V. M. (1984). Effect of light and temperature on the germination of lettuce seeds. *Planta*, 160. 190-192.
89. Thompson, P. A. (1973). Geographical adaptation of seeds. En: Heydecker, W. (Ed.), *Seed Ecology*, pp. 31-58. London: The Butterworth Group. 578 pp.
90. Thompson, P. A. (1974). Effects of fluctuating temperatures on germination. *Journal of Experimental Botany*, 25 (85): 164-175.
91. Thompson, K., Grime, J. P. & Mason, G. (1977). Seed germination in response to diurnal fluctuations of temperature. *Nature*, 67: 147-149.
92. Thompson, K. & Grime, J. P. (1983). A comparative study of germination responses to diurnally-fluctuating temperatures. *Journal Applied of Ecology*, 20: 141-156.
93. Thompson, K., Band, S. R. & Hodgson, J. G. (1993). Seed size and shape predict persistence in soil. *Functional Ecology*, 7: 236-241.
94. Toledo, V. M. (1988). La diversidad biológica de México. *Ciencia y Desarrollo*, 81: 17-30.
95. Toole, E. H., Toole, V. K. H., Borthwick, A. & Hendricks, S. B. (1955). Interaction of temperature and light in germination of seeds. *Plant Physiology*, 81: 17-30.
96. Valiente-Banuet, A. (1994). La ecología y los desiertos de México. UNAM. pp. 39-42.
97. Valiente-Banuet, A., Vite, F. & Zavala-Hurtado, A. (1991). Interaction between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse shrub *Mimosa luisana*. *Journal of Vegetation Science*, 2: 11-14.

98. Vázquez-Yanes, C & Orozco-Segovia, A. (1982). Seed germination of a tropical rain forest pioneer tree (*Heliocarpus donnell-smithii*) in response to diurnal fluctuations of temperature. *Physiologia Plantarum*, 56: 296-298.
99. Vázquez-Yanes, C. (1990). Ecología y conservación de semillas. *Ciencias*, No. especial, 4: 30-33.
100. Vázquez-Yanes, C., Orozco-Segovia, A., Rojas-Aréchiga, M., Sánchez-Coronado, M. E., & Cervantes, V. (1997). La Reproducción de las plantas: semillas y meristemos. México: Fondo de Cultura Económica. 167 pp.
101. Vázquez-Yanes, C. (1999). Ecología fisiológica de las semillas y su relación con la conservación. En: Orellana, R., Escamilla, J. A. & Larqué-Saavedra, A. (Eds.), *Ecofisiología Vegetal de la Conservación de Recursos Genéticos*, pp. 51-57. México. CICY. 222 pp.
102. Villaseñor, J. L., Dávila, P. & Chiang, F. (1990). Fitogeografía del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 50: 135-149.
103. Went, F. W. (1957). Experimental control of plant growth. *Chronica Botanica Waltham*. M. A.
104. Williams, P. M., Arias, I. (1978). Physio-ecological studies of plant species from the arid and semiarid regions of Venezuela. I. The role of endogenous inhibitors in the germination of the seeds of *Cereus griseus* (Haw.) Br. & R. (Cactaceae). *Acta Científica Venezolana*, 29: 93-97.
105. Wooley, J. T. & Stoller, E. W. (1978). Light penetration and light induced seed germination in soil. *Plant Physiology*, 61: 597-600.
106. Zar, J.H. (1984). *Biostatistical analysis*. New Jersey: Prentice Hall, 718 pp.

107. Zavala-Hurtado, J. A. 1982. Estudios ecológicos en el Valle semiárido de Zapotitlán, Puebla. I. Clasificación numérica de la vegetación basada en atributos binarios de presencia o ausencia de especies. *Biótica*, 7 (1): 99-120.
108. Zimmer, K. (1969a). Über die Keimung von Kakteensamen (III). Die Bedeutung des lichtetes. *Kakteen und andere Sukkulente*, 20: 144-147.
109. Zimmer, K. (1969b). Über die Keimung von Kakteensamen (Schluß). Die Bedeutung des lichtetes und Zusammenfassung. *Kakteen und andere Sukkulente*, 20: 178-180.
110. Zimmer, K. (1998). Zur Keimung von Kakteensaatgut. *Schumannia*, 2: 75-84. Zimmer, K. (1998). Zur Keimung von Kakteensaatgut. *Schumannia*, 2: 75-84.