



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES

ZARAGOZA

**Germinación y desarrollo postemergente de
Pachyphytum glutinicaule Moran
(Crassulaceae) especie endémica del centro
de México**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G O

P R E S E N T A:

CHRISTIAN YAIR MEDINA SILVA

Director de Tesis: Dr. Carlos Castillejos Cruz.

Unidad de Investigación en Sistemática Vegetal y Suelo

Abril 2012



**FES
ZARAGOZA**



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.

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Nacional Autónoma de México por darme la formación profesional.

A la FES Zaragoza por todos los conocimientos y la mejor experiencia de mi vida desarrollándome como biólogo.

Al Dr. Carlos Castillejos Cruz por todo su apoyo, sus enseñanzas y sobre todo por su amistad.

A mis sinodales el Dr. Carlos Castillejos Cruz, Dr. Eloy Solano Camacho, Dra. Alejandrina Graciela Ávila Ortiz, M. en C. Balbina Vázquez Benítez y la M. en C. Sonia Rojas Chávez; por todas sus observaciones, opiniones y contribuciones para hacer mejor este trabajo.

A todos y cada uno de mis profesores, porque cada uno dejó una huella inolvidable en mi vida.

A mis padres por todo su amor y apoyo. Este trabajo es para ustedes.

DEDICATORIA

A mi Madre por todo su amor, su enorme apoyo, su infinita paciencia y por ser el pilar en mi vida.

A mi padre por todos sus consejos y por hacerme la persona que soy.

A mi hermano por su amistad y su convicción ante todo.

A la familia Medina, en especial a mi abuelita Ma. Trinidad que siempre me dio ánimos para titularme; a mis tíos y primos, ojala y siempre haya unión.

A la familia Silva, a mi abuelita Estela que siempre tuvo una sonrisa y buena cara ante la adversidad, a mi abuelo, tíos y primos.

A los "Pulkers" Saúl, Jair, Oscar, Carmen, Álvaro, Emilio e Isaac por su amistad, por todas las aventuras que hemos vivido juntos y todas las que aun nos faltan.

A mis amigos y compañeros de la carrera de biología y de la FES Zaragoza, Brenda, Sandra, Rocío, Belem, Samuel, David, Ángel, Luis Emilio, Gabriela, Viridiana, Alejandro, Rasviet, Yazmin, Claudia, Kenia, Carlos Wilson, Robert, Jaime, Yaneli, Cecelic y Edgar; por su amistad y por todos los buenos momentos que hemos pasado.

A la compañera de mi vida Diana, por todos los momentos inolvidables los cuales me han hecho crecer como persona.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES

“ZARAGOZA”

DIRECCIÓN

JEFE DE LA UNIDAD DE ADMINISTRACIÓN ESCOLAR
P R E S E N T E.

Comunico a usted que el alumno **MEDINA SILVA CHRISTIAN YAIR**, con número de cuenta **98240230**, de la carrera de Biología se le ha fijado el día **24** del mes de **abril** de 2012 a las **18:00 hrs.** para presentar examen profesional, el cual tendrá lugar en esta Facultad con el siguiente jurado:

- PRESIDENTE DRA. ALEJANDRINA GRACIELA ÁVILA ORTIZ
- VOCAL DR. CARLOS CASTILLEJOS CRUZ
- SECRETARIO DR. ELOY SOLANO CAMACHO
- SUPLENTE M. en C. BALBINA VÁZQUEZ BENÍTEZ
- SUPLENTE M. en C. SONIA ROJAS CHÁVEZ

El título de la tesis que presenta es: **Germinación y desarrollo postemergente de *Pachyphytum glutinicaule* Moran (Crassulaceae) especie endémica del centro de México.**

Opción de titulación: tesis.

Agradeceré por anticipado su aceptación y hago propia la ocasión para saludarle.

ATENTAMENTE
“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU”
México, D. F., a 27 de marzo de 2012.

Dr. VÍCTOR MANUEL MENDOZA NÚÑEZ
DIRECTOR

DE ESTUDIOS SUPERIORES
ZARAGOZA
DIRECCION

RECIBÍ
OFICINA DE EXÁMENES
PROFESIONALES Y DE GRADO

VO. BO.
Dr. CARLOS CASTILLEJOS CRUZ
JEFE DE CARRERA

CONTENIDO

	Página
RESUMEN	
I INTRODUCCIÓN	11
II ANTECEDENTES	13
2.1 Distribución y diversidad de la familia Crassulaceae.....	13
2.2 Factores que reducen las poblaciones de las crasuláceas.....	15
2.3 El género <i>Pachyphytum</i>	16
2.4 <i>Pachyphytum glutinicaule</i>	16
2.5 Propagación.....	18
2.6 Fecundación.....	19
2.7 Fruto.....	20
2.8 Semilla.....	20
2.9 El proceso de germinación.....	20
2.9.1 Etapa 1: Activación.....	21
2.9.2 Etapa 2: Digestión y translocación.....	22
2.9.3 Crecimiento del embrión.....	22

2.10 Desarrollo postemergente.....	23
2.11 Crecimiento y desarrollo	24
2.12 Latencia.....	24
2.13 Tipos de latencia y su forma de romperla.....	27
III HIPÓTESIS.....	29
IV OBJETIVOS.....	29
4.1 Objetivos Generales.....	29
4.2 Objetivos Particulares.....	29
V MATERIAL Y MÉTODO.....	20
5.1 Recolecta del material biológico.....	30
5.2 Trabajo de laboratorio.....	30
VI RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	35
6.1 Recolecta.....	35
6.2 Número de óvulos abortados y semillas producidas por fruto...37	
6.3 Morfología de la semilla.....	38
6.4 Pruebas de viabilidad.....	41
6.5 Germinación.....	43

6.6 Caracterización de las plántulas.....	53
6.7 Desarrollo postemergente.....	54
VII CONCLUSIONES.....	57
VIII LITERATURA CITADA.....	58
 CUADROS	
Cuadro 1. Germinación de semillas de <i>Pachyphytum glutinicaule</i> tratadas con ácido giberélico (G ₆).....	48
Cuadro 2. Germinación de semillas de <i>Pachyphytum glutinicaule</i> tratadas con nitrato de potasio (KNO ₃).....	49
 ÍNDICE DE FIGURAS	
Figura 1. Barranca El Dedhó, Tecozautla, Hidalgo, donde se localiza la población de <i>Pachyphytum glutinicaule</i> estudiada.....	35
Figura 2. Población de <i>Pachyphytum glutinicaule</i> localizada en la barranca El Dedhó, Tecozautla, Hidalgo.....	36
Figura 3. Morfología del fruto y semillas. A) Fruto disecado. B) Óvulos no fecundados. C) Semillas de <i>Pachyphytum glutinicaule</i>	37
Figura 4. Semilla de <i>Pachyphytum glutinicaule</i> . Se aprecia la forma y textura de las cubiertas seminales.....	38

Figura 5. Pruebas de viabilidad con 2,3,5-trifenil tetrazolio (TTC). A) Semilla con el embrión viable teñido de rojo. B) Semilla con el embrión no teñido.....	41
Figura 6. Lotes de diferentes colores de semillas de <i>Pachyphytum glutinicaule</i> . A) Lote ámbar oscuro (estas presentaron mayor viabilidad). B) Lote ámbar.....	42
Figura 7. Porcentaje de germinación acumulada para la germinación directa de <i>Pachyphytum glutinicaule</i> . Se sembraron 528 semillas de las cuales solo germinaron 81.....	43
Figura 8. Porcentaje de germinación acumulada para el tratamiento con ácido giberélico en semillas de <i>Pachyphytum glutinicaule</i>	48
Figura 9. Porcentaje de germinación acumulado para el tratamiento con nitrato de potasio en semillas de <i>Pachyphytum glutinicaule</i>	50
Figura 10. Comparación de los diferentes tratamientos germinativos, en semillas de <i>Pachyphytum glutinicaule</i>	51
Figura 11. Germinación de semillas de <i>Pachyphytum glutinicaule</i> . A) Se aprecia la corona de pelos radicales en el ápice de la radícula. B) Forma y color de los cotiledones una vez que la plántula se libera de las cubiertas seminales.....	52

Figura 12. Desarrollo postemergente de *Pachyphytum glutinicaule*. Características morfológicas típicas de las hojas (después de aproximadamente 700 días) y disposición espacial que concuerda con el modelo de Fibonacci.....53

Figura 13. Comparación del crecimiento de la plántula de *Pachyphytum glutinicaule* con el ápice del musgo *Physcomitrium pyriforme*, acorde con la serie de Fibonacci55

RESUMEN

Se estudió la germinación y desarrollo postemergente de *Pachyphytum glutinicaule* Moran (Crassulaceae), especie endémica del centro de México, la cual presenta poblaciones restringidas y problemas en la producción de semillas, germinación y establecimiento. Se recolectaron las semillas en campo de poblaciones localizadas en la barranca El Dedhó, Tecozautla, Hidalgo. Se realizó la descripción de la morfología de la inflorescencia, flor, fruto y semilla, además se realizaron pruebas de viabilidad, germinación directa y tratamientos pregerminativos. Se midió el crecimiento de la plántula mediante la evaluación del largo y ancho las hojas y la longitud del tallo, finalmente se describió la morfología de las plantas en un periodo de seis meses. La viabilidad fue de 65% aproximadamente y el porcentaje de germinación de 15%. Con tratamientos pregerminativos que consistieron en remojo con disolución de giberelinas 0.1 N el porcentaje de germinación fue de 86% y con nitrato de potasio al 10% p/v la germinación alcanzó el 64% después de 15 días. Se determinó que las semillas de la especie estudiada presentan latencia de tipo fisiológico. El desarrollo después de la germinación concuerda con el modelo de Fibonacci por lo que las hojas tienen un ángulo de 137.5° .

I INTRODUCCIÓN

La familia Crassulaceae se caracteriza por presentar individuos perennes, anuales o bienales; herbáceos, arbustivos y algunas veces epifitos. Entre las principales modificaciones morfológicas que presentan para desarrollarse en las zonas áridas y semiáridas del mundo, se encuentran la disposición de las hojas formando una roseta, hojas suculentas, cutículas gruesas, pubescencia y con frecuencia asociación con plantas nodrizas. Son consideradas plantas que se ubican dentro de la primera fase de la sucesión ecológica, es decir, son especies pioneras junto con hepáticas y musgos, este comportamiento les permite aprovechar un hábitat donde los competidores son escasos (Meyran y López, 2003).

La mayoría de las especies que pertenece a la familia Crassulaceae son plantas ornamentales debido a la belleza de sus flores, formas extrañas y persistencia de su follaje, por tal motivo, son vendidas en el mercado formal e informal donde alcanzan precios considerables en función de su rareza. Debido a su crecimiento lento, la mayoría de las especies que se comercializan son extraídas de su ambiente natural, lo cual está provocando que muchas de ellas estén en alguna categoría de riesgo; tal es el caso de *Echeveria spp.*, *Sedum spp.*, entre otras. En particular *Pachyphytum glutinicaule* es una planta de flores bellas y follaje persistente que es susceptible a la comercialización (Judd *et al.*, 2007), lo

cual ha traído como consecuencia que sus poblaciones naturales se estén reduciendo drásticamente.

Observaciones realizadas en campo confirman que la propagación sexual de la especie es limitada, de tal manera que en la naturaleza es común observar propagación vegetativa por esquejes de hoja que enraízan espontáneamente pero que tienen una baja probabilidad de establecerse debido a la escases de sustrato. Las flores presentan cinco gineceos apocárpicos donde se desarrollan aproximadamente 165 óvulos, de los cuales sólo alrededor del 45% logran completar su desarrollo hasta semilla, con lo cual su propagación sexual se ve limitada (Meyran y López, 2003). Por tal motivo, el estudio de su germinación y desarrollo postemergente es importante para establecer la manera más adecuada para su propagación, conservación de las poblaciones y mantener la variabilidad genética de la especie. Por estas razones el objetivo de este trabajo fue analizar la germinación de la especie, así como estudiar su desarrollo postemergente.

II ANTECEDENTES

2.1 Distribución y diversidad de la familia Crassulaceae

La distribución de las crasuláceas es cosmopolita e incluye todo el hemisferio norte así como el sur de África, con evidentes centros de diversidad en México, Sudáfrica, Europa y en las montañas templadas de Asia (Ham van, 1994). Las especies de esta familia contribuyen a la diversidad de las comunidades vegetales de hábitats de montañas y lugares semiáridos de regiones templadas y subtropicales. Thiede (1995), considera que América es el continente con mayor número de crasuláceas con cerca de 407 especies, y México tiene el mayor número de ellas, con 305 especies (75% de todas las especies americanas), de las cuales 89.8% son endémicas y dentro de estas resalta el género *Echeveria* con 97.1% de sus especies restringidas en su distribución a nuestro país, que probablemente representa uno de los más altos grados de endemismo dentro de las familias y géneros en México.

El grado de endemismo de las crasuláceas en México, es muy alto, al respecto se ha documentado que tres géneros son endémicos de México, lo que representa el 23% del total de esta familia; o el 30% de todos los géneros mexicanos de plantas con flores (Thiede, 1995). En general el endemismo genérico en México es estimado en cerca del 10% (Rzedowski, 1993). Según Ham van (1994,1995), México es uno de los centros de diversidad de crasuláceas, con cerca de 300 especies endémicas

distribuidas en 5 géneros: *Echeveria*, *Graptopetalum*, *Pachyphytum*, *Sedum* y *Villadia*.

Ham van (1994, 1995) y 't Hart (1995), indicaron que la mayor parte de la riqueza de especies de las crasuláceas de Norte América, se ubica a lo largo de un gradiente altitudinal casi constante, que alcanza su mayor expresión entre los 1800 a 2400 m y que baja por arriba de los 3400 m. La riqueza de especies a lo largo del gradiente latitudinal muestra un incremento pronunciado hacia latitudes tropicales y alcanza un máximo en el sur de México, en la región tropical mexicana, las crasuláceas generalmente se restringen a las montañas y tierras altas, que conjuntamente forman la "Provincia de las tierras altas Mexicanas" dentro del reino holártico "Región Madre" (Thiede 1995). Este último autor añade que, con base en los patrones de distribución de todas las especies, se pueden distinguir 11 centros regionales de endemismos en México y uno en Guatemala, considerando que el mayor centro geográfico evolutivo de las crasuláceas mexicanas tropicales tienen rasgos cercanos continuos desde el estado de Hidalgo y Querétaro hasta Oaxaca (García, 2003).

2. 2 Factores que reducen las poblaciones de las crasuláceas

El impacto negativo que tienen sobre las crasuláceas, cactáceas y otras plantas suculentas mexicanas la sobrecolecta, el saqueo, el cambio de uso del suelo, entre otros, depende sobre todo de las características individuales de las poblaciones, donde las que se ven en mayor proporción

afectadas, son las más reducidas en número y restringidas en su distribución geográfica. Fitz y Anderson (1997) consideran que, estas plantas usualmente tienen características que las hacen más susceptibles a las alteraciones, dentro de las cuales se pueden citar: tasas pequeñas de desarrollo, ciclos de vida largos y la escasa repoblación por individuos (vegetativa); estas propiedades determinan una lenta respuesta demográfica de las poblaciones después de un factor que introduce disturbio.

Sánchez-Mejorada (1982), documentó que no existen restricciones para la recolección excesiva y la destrucción del medio ecológico de las plantas suculentas, y esta situación repercute negativamente sobre las especies de Crassulaceae, en forma particular, para el género *Pachyphytum*, ninguna de sus especies están incluidas en la Norma Oficial Mexicana NOM 059-ECOL (1994), ni en el anexo 11 de suculentas mexicanas amenazadas de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN, por sus siglas en inglés) (Olfield, 1997); por lo que es conveniente proponer en los foros respectivos, que ciertas especies de este género que presentan poblaciones muy reducidas y hábitat que se está perdiendo, se ubiquen en alguno de los apéndices de esta Norma.

2.3 El género *Pachyphytum*

El género *Pachyphytum* es endémico de México (Jacobsen, 1978), se distribuye desde Tamaulipas hasta el oriente de Michoacán y del norte de

Hidalgo hasta Jalisco y Aguascalientes, en especial en la región centro de Querétaro, Guanajuato y San Luis Potosí, donde presenta mayor diversidad. Sin embargo, este género se considera poco conocido, en virtud de que se desarrolla de manera natural en laderas rocosas poco accesibles y hasta años recientes, con una mayor exploración botánica, se ha incrementado el número de especies conocidas, y se considera factible el hallazgo de algunas otras en sus áreas de distribución que no han sido exploradas exhaustivamente.

2.4 *Pachyphytum glutinicaule*

Pachyphytum glutinicaule es una planta suculenta que se distribuye en barrancas protegidas entre matorrales xerófilos en los estados de Querétaro e Hidalgo. Habita en paredes rocosas de origen ígneo exclusivamente, sobre laderas con exposición norte aunque es posible observarla en otras exposiciones, pero de forma muy escasa; produce tallos decumbentes o colgantes con la edad. En los matorrales xerófilos de Hidalgo se encuentra asociada con *Stenocereus dumortieri*, *Tillandsia recurvata*, *Sedum ebracteatum*, *S. humifusum*, *Echeveria minima*, *Mammillaria longimamma* así como, musgos y hepáticas (Espino y Cruz, 2009).

Esta planta alcanza 50 cm de alto y un diámetro de 1.5 cm, sus tallos se ramifican cerca de la base, son de color pardo grisáceo, glutinoso y verdoso cuando están desarrollándose. Su roseta es de 7 a 12 cm de

diámetro, con aproximadamente 25 hojas, obovadas, de 3-4 cm de longitud, 1.7-2.0 cm de ancho; grosor en sección transversal de 0.8-1.0 cm, elípticas y cóncavas en la estación seca, grisáceas, ápice obtuso, mucronado, hialino. Inflorescencias de tipo cincinnado, 15-30 cm de longitud, 3-4 mm de diámetro, indeterminada; brácteas aproximadamente 12, de 11-13 mm de longitud, 7-8 mm de ancho, 2 mm de grosor, romboides, del mismo color de las hojas, ápice, acuminado. Flores con pedicelos de 0.6-1.0 cm de longitud, 1.5-2.0 mm de diámetro, sépalos de la mitad de la longitud de la corola, adpresos, desiguales, lanceolados, de 1 cm de longitud, 4 mm de ancho en la base, color semejante al de las hojas, ápice agudo; pétalos de 1.7-2.0 cm de longitud, 0.8-1.0 cm de ancho, rosado-rojizos; estambres de 6-7 mm de longitud; carpelos de 5-6 mm de longitud. Florece de septiembre a diciembre (Espino y Cruz, 2009), sin embargo, en matorrales xerófilos de la porción suroeste de Hidalgo se ha observado que la floración es de enero a abril y la fructificación entre marzo y abril.

Las técnicas más empleadas para su propagación son las del tipo vegetativo, mediante la separación de esquejes de hoja y tallo, aunque también es susceptible de propagarse mediante semillas, sin embargo, ésta última opción, es poco eficiente si se pretende producir plantas con fines comerciales, debido a que su desarrollo es lento por la naturaleza suculenta de la planta. A pesar de lo anterior, la propagación sexual desde el punto de vista biológico es deseable, pues incrementa la variabilidad

genética que puede brindar la capacidad para que la especie soporte cambios drásticos del ambiente (Hayat, 1963; Hartmann y Kester, 1997).

2.5 Propagación

Las plantas suculentas se multiplican por dos vías distintas, la propagación sexual, mediante semillas y la vegetativa, mediante yemas, esquejes, vástagos, injertos y hojas. La propagación o multiplicación de las especies suculentas mediante el empleo de métodos convencionales presentan una alternativa viable para su aprovechamiento comercial como plantas con potencial ornamental (Reyes *et al.*, 2001). En este sentido, la propagación presenta tres aspectos diferentes: primero, para poder propagar las plantas con éxito es necesario conocer las manipulaciones mecánicas y técnicas particulares. Segundo, el éxito de la propagación requiere del conocimiento de la morfología y tipo de desarrollo de la planta. Un tercer aspecto, es el conocimiento de las distintas especies o clases de plantas y los variados métodos con los cuales es posible propagar ciertas de ellas. En gran parte, el método seleccionado debe estar relacionado con las respuestas de la especie que se propaga y la situación en la que se efectúa (Hartmann y Kester, 1997).

2.6 Fecundación

Para que se forme la semilla se requiere que un grano de polen alcance el estigma de un gineceo maduro, donde germina y produce un tubo polínico, el cual crece a través del estilo y alcanza el saco embrionario, transportando en su interior los dos gametos masculinos. En la mayoría de las plantas el tubo polínico penetra en el saco embrionario a través del micrópilo. En otras, el tubo se introduce a través de la chalaza. Tras su entrada en el saco embrionario, el tubo polínico penetra por las sinérgidas, donde destruye generalmente una de ellas. Después el extremo del tubo polínico se rompe y libera en el citoplasma del saco embrionario (o gametofito femenino) los dos núcleos espermáticos masculinos, que en ocasiones, todavía se encuentran rodeados de restos de célula vegetativa. Uno de los gametos masculinos se fusiona con la ovocélula y el otro con los núcleos polares (Raghvan, 2003). El producto de esta fecundación doble es el cigoto, que se transformará en el embrión, y la célula inicial del endospermo que producirá al endospermo. La semilla finalmente queda constituida por el embrión, sustancias de reserva y las cubiertas seminales (Laudrum y Stevenson, 1986). Cuando se forma la semilla a partir del óvulo, el ovario se transforma en el fruto, mientras que generalmente, el estilo y el estigma degeneran y atrofian, durante la formación del fruto y la semilla (Esau, 1985; Fahn, 1990; Mauseth, 2003).

2.7 Fruto

El fruto se define como un ovario maduro, más cualquier otra estructura que madure con él y forme una unidad. En él se encuentra contenida la semilla hasta que llegan a la madurez. El fruto contribuye no sólo a proteger y a proporcionar nutrientes a la semilla, sino también en su dispersión.

2.8 Semilla

Una semilla consiste de un embrión y su provisión de alimento almacenado, rodeados por las cubiertas protectoras. En la época en que se separan de la planta, la mayoría de las semillas tiene un contenido de humedad bajo, su metabolismo se encuentra a un nivel reducido y no ocurre actividad aparente de crecimiento (Mauseth, 2003).

2.9 El proceso de germinación

Para que se inicie el proceso germinativo se requieren las siguientes condiciones: la semilla debe ser viable; esto es, el embrión debe estar vivo; no debe estar en letargo, ni deben existir barreras para la germinación; por último, la semilla debe estar expuesta a las condiciones ambientales apropiadas, entre estas, disponibilidad de agua, temperatura adecuada, provisión de oxígeno, dichas exigencias pueden cambiar con el tiempo y los métodos de manejo de las semillas (Azcón-Bieto y Talón, 2008).

Hartmann y Kester, (1997) establecieron que la germinación puede dividirse en varias etapas consecutivas separadas pero que se empalman, y que a continuación se mencionan en forma resumida.

2.9.1 Etapa 1: Activación

Esta etapa inicia con la imbibición de agua por parte de la semilla lo cual suaviza las cubiertas seminales e hidrata al protoplasma, al mismo tiempo que le produce un aumento de volumen que puede propiciar la ruptura de las cubiertas. Este proceso es un fenómeno físico y puede efectuarse aun en semillas muertas. Al mismo tiempo, se reactivan las enzimas previamente almacenadas que se formaron durante el desarrollo del embrión y se sintetizan nuevas. La síntesis de las enzimas durante la germinación, requiere de moléculas de ARN que están presentes en el eje de crecimiento del embrión. Se ha formulado el concepto que la iniciación de la germinación resulta de la activación de moléculas específicas de ARNm donde la información fue transcrita durante el desarrollo de la semilla, pero la traducción se pospone hasta la imbibición de agua por la misma. Como resultado final de la fase de activación, se produce la elongación de las células y emergencia de la radícula (Sadhu, 1989; Hartmann y Kester, 1997).

2.9.2 Etapa 2: Digestión y translocación

En el endospermo, los cotiledones, ó en el perispermo se almacenan grasas, proteínas y carbohidratos. Estos compuestos son digeridos a

sustancias más simples, que son translocadas a las zonas de crecimiento del eje embrionario.

La digestión puede ser regulada por varios procesos bioquímicos y puede depender de la presencia de sustancias químicas u hormonas. En esta fase la absorción de agua y la respiración continúan con una tasa constante (Sadhu, 1989; Camacho, 1994).

2.9.3 Crecimiento del embrión

En esta fase se genera la división celular en los polos del eje embrionario, seguido por la expansión de las estructuras de la plántula. La iniciación de la división celular en los meristemos apical de vástago y subapical de la raíz es independiente de la iniciación de la elongación celular. Una vez que comienza el crecimiento en el eje embrionario, se incrementan los pesos fresco y seco de la plántula, pero disminuye el peso total de los tejidos de almacenamiento. La tasa de respiración, medida por la absorción de oxígeno, aumenta constantemente con el progreso del crecimiento. Por último, los tejidos de almacenamiento de la semilla dejan de intervenir en las actividades metabólicas, excepto en aquellas plantas en que los cotiledones salen a la superficie del suelo y se vuelven activos durante la fotosíntesis. La absorción de agua aumenta en forma constante a medida que las nuevas raíces exploran el medio de germinación y el peso fresco de la plántula aumenta.

2.10 Desarrollo postemergente

El desarrollo postemergente se analiza a partir del momento en el que la semilla germina y emerge el embrión, esto es producto de la rápida multiplicación de las células en los dos polos de crecimiento del eje embrionario, esta multiplicación celular posteriormente implica una diferenciación, de tal manera, que el embrión se transforma poco a poco en una plántula; al emerger las hojas conocidos como cotiledones, se inicia la síntesis de la clorofila y se prosigue el desarrollo, lo cual genera la transformación de la plántula a una planta en estado juvenil. El periodo que va desde que el embrión emerge de la semilla, y se transforma en plántula hasta poco antes de que se inicie la formación del botón floral se conoce como periodo de transición ó vegetativo y durante este, la planta presenta un crecimiento logarítmico y se manifiesta una resistencia a enfermedades o a algunos factores ambientales como las fluctuaciones de temperatura y humedad. Durante el estado vegetativo, la planta responde al estímulo de los factores del medio manifestando un crecimiento activo, que puede ser cuantificado al medir longitudes de entrenudos, pecíolos, laminas y en general del tallo o por la acumulación de biomasa cuantificada como peso seco.

El desarrollo postemergente representa un periodo crítico de transición en el ciclo de vida de las plantas, por ejemplo; movilizar reservas almacenadas en un evento postgerminativo, necesario para cubrir los

requerimientos que se generan durante el crecimiento hasta que inicia su actividad fotosintética y presenta los primeros nomófilos u hojas verdaderas (Botha *et al.*, 1992).

2.11 Crecimiento y desarrollo

Por lo general, la cinética del crecimiento de una planta sigue una curva sigmoidea, en la que se distinguen tres partes: un periodo temprano de corta duración en donde el crecimiento es lento, lo cual corresponde al estadio de plántula; un periodo central de crecimiento rápido, que corresponde al periodo vegetativo de la planta, y un periodo final en el que el crecimiento se desacelera hasta hacerse nulo, y que corresponde a la floración y maduración del fruto (Rojas, 1993).

2.12 Latencia

Latencia, letargo o dormancia, se define como un estado de crecimiento y metabolismo suspendidos. Generalmente ocurre como respuesta a las condiciones ambientales, aunque frecuentemente depende de las características intrínsecas de cada especie. Este fenómeno es de gran importancia biológica, ya que una semilla latente tiene alta resistencia al frío o la sequía, y permite que permanezca viable por largos periodos. Sin embargo, los factores internos pueden ocasionar que aun bajo condiciones favorables la semilla no germine debido a sustancias inhibidoras cuya concentración está determinada genéticamente (Plummer y Bell, 1995).

La latencia se da generalmente en especies de áreas con climas estacionalmente severos, y le permite al organismo sobrevivir como una semilla cuando podría morir como una plántula, durante un invierno muy frío o una estación seca prolongada. La latencia se rompe cuando las semillas son expuestas a mayor luz y temperatura. Algunas especies son más sensibles a los cambios de luz, otras a la temperatura (Vásquez-Yañes y Orozco-Segovia, 1984). Algunos autores coinciden en que el ácido giberélico puede sustituir en forma parcial o completa los requerimientos de luz en la semilla durante el proceso germinativo (Amen, 1968; Taylorson y Hendricks, 1974).

En la naturaleza, la latencia conduce a una germinación retardada e irregular, la cual bajo condiciones naturales, relativamente no controladas debe asegurar que por lo menos algunas de la plántulas que emergieron de la semilla sobrevivan.

La latencia o letargo es resultado de condiciones internas de la semilla, distintas a la falta de viabilidad, que impiden la germinación. La semilla con letargo es aquella que no llega a germinar aunque haya absorbido agua y este expuesta a condiciones favorables de temperatura y de concentración de oxígeno (Hartmann y Kester, 1997).

Muchas pruebas experimentales apoyan el concepto de que el control del letargo y la germinación se hacen por medio de hormonas endógenas específicas estimuladoras del crecimiento, como las giberelinas,

citocininas y el etileno, así como de sustancias inhibidoras del mismo, principalmente el ácido abscísico (ABA) (Hartmann y Kester, 1997).

El letargo se debe a la formación en la semilla de inhibidores químicos, a la carencia de las sustancias estimulantes necesarias o a la resistencia mecánica de las cubiertas seminales a la entrada del agua y del oxígeno. Cuando ocurren las condiciones para romper el letargo, el embrión empieza a producir las giberelinas y las citocininas necesarias para contrarrestar la acción de los inhibidores e iniciar este proceso. En esta etapa, la imbibición del agua es el factor desencadenante. Un periodo de baja temperatura parece ser necesario para metabolizar el ABA presente en las semillas. En realidad puede ser que las giberelinas no se formen sino más tarde bajo la influencia de temperatura más cálida, pero su síntesis no tiene lugar a menos que la semilla haya experimentado un periodo de baja temperatura (Bidwell, 1990). Para que esto ocurra, el periodo frío lo debe recibir la semilla en condiciones de humedad y no en seco.

Las giberelinas corresponden a una clase de sustancias implicadas de manera más directa en el control y estímulo de la germinación. Aunque existen muchas variaciones moleculares de la giberelina, la de más amplio uso experimental y comercial es el ácido giberélico (GA₃). Estos compuestos se presentan en concentraciones relativamente altas en las semillas en desarrollo, pero de ordinario se reduce a una concentración

menor en las semillas maduras en letargo, en particular en dicotiledóneas. Los tratamientos con GA₃ pueden superar el letargo fisiológico en varias especies y estimular la germinación de semillas con embriones en letargo (Hartmann y Kester, 1997).

El ABA es un inhibidor del crecimiento y su acción primaria parece ser la de inhibir la acción de las giberelinas y estimular el letargo. Esta sustancia inhibidora induce el letargo en plantas perennes y en árboles, y causa o mantiene el letargo en muchas semillas. Se ha especulado que las dos sustancias tienen posiblemente un precursor común, de ser así, parece improbable que estén ambos al mismo tiempo presentes en altas concentraciones en un tejido, pues su interacción, directa podría tener gran significado (Bidwell, 1990).

2.13 Tipos de latencia y su forma de romperla

Latencia mecánica; ocurre en especies que tienen cubiertas seminales gruesas y duras pero permeables. Estas permiten la libre absorción de agua y el libre paso del oxígeno, de manera que el embrión puede comenzar a desarrollarse y diferenciarse, pero son lo suficientemente duras para evitar que la radícula del embrión rompa la testa y emerja. En este caso para lograr la germinación, las cubiertas deben ablandarse por efecto del remojo en agua o la acción de hongos, alternancia de frío y calor o que las cubiertas seminales sean corroídas por un ácido en el tracto digestivo de un animal.

Latencia química; es causada por la presencia de sustancias químicas localizadas en las cubiertas seminales que inhiben la germinación del embrión. La forma de eliminar este tipo de latencia se realiza mediante el lavado con agua corriente o con procesos de postmaduración como la estratificación, que irán transformando o eliminando las sustancias inhibidoras.

Latencia física, es una de las más comunes en especies que se desarrolla en el trópico seco, estas semillas tienen cubiertas seminales duras y algunas veces las cutículas gruesas impiden completamente la imbibición de agua y con frecuencia el intercambio de gases, este tipo particular de latencia ocurre más frecuentemente en especies adaptadas a estaciones secas y húmedas en forma alternativa. Para romper esta latencia se procede a escarificar la semilla ya sea por medios mecánicos o químicos.

III HIPÓTESIS

Debido a las condiciones extremas del ambiente donde se desarrolla *Pachyphytum glutinicaule* su número de semillas será bajo, al igual que su viabilidad y porcentaje de germinación, además la morfología de las semillas determinará su capacidad de dispersión y germinación, la cual deberá ser directa sin pasar por un estado de latencia.

IV OBJETIVOS

4.1 Objetivo General

- Analizar el proceso de germinación de *Pachyphytum glutinicaule* y su desarrollo postemergente.

4.2 Objetivos Particulares

- Determinar el número de óvulos no fecundados y el número de semillas producidas, así como sus adaptaciones morfológicas para la dispersión.
- Evaluar la viabilidad de las semillas.
- Calcular el porcentaje de germinación bajo condiciones de laboratorio.
- Evaluar la latencia de las semillas.

V MATERIAL Y MÉTODO

5.1 Recolecta del material biológico

Se realizaron tres salidas al campo, a la cañada El Dedhó donde se distribuye *Pachyphytum glutinicaule* en el municipio de Tecozautla, Hidalgo. Se ubicaron poblaciones abundantes (más de 100 individuos), se recolectaron frutos maduros, los cuales fueron colocados dentro de bolsas de papel marcadas con la localidad fecha y georreferencia. De manera adicional para tener una referencia del ambiente donde se desarrolla la población, se tomaron los datos ecológicos tales como, tipo de vegetación, especies dominantes, componentes florísticos asociados, tipo de suelo, exposición y tipo de roca; así como datos relevantes de la población entre los cuales se encuentran la especie, fenología (floración, fructificación), abundancia (número de individuos en el área), ubicación geográfica con altitud y georreferencia.

5.2 Trabajo de laboratorio

Los frutos (ocho) fueron colocados en bolsas de papel y se dejaron secar durante diez días, para que se abrieran espontáneamente y liberaran las semillas. Las semillas se recogieron y analizaron para describir su morfología, color, forma y textura de las cubiertas seminales con base en la terminología botánica especializada publicada en Moreno (1984); finalmente se midieron con una regla micrométrica para determinar el

largo y ancho. Aquellas que no fueron liberadas del folículo, se obtuvieron mediante la disección del fruto con la ayuda de unas pinzas, agujas de disección y un microscopio estereoscópico. Finalmente, se almacenaron en bolsas de papel de estraza, y se anotaron los siguientes datos: número de semillas por fruto, número de óvulos no fecundados (los cuales se consideraron así en función de su forma irregular, tamaño pequeño y color pálido en comparación con las semillas desarrolladas) por lotes de 100 semillas. Las adaptaciones morfológicas de las semillas y sus síndromes de dispersión fueron determinados mediante el uso de literatura botánica especializada

Se realizó una prueba de viabilidad mediante la técnica de 2,3,5-trifenil tetrazolio (TTC), para ello se tomaron lotes de 50 semillas que fueron desinfectadas con una disolución de hipoclorito de sodio comercial al 10%, enjuagadas con agua destilada y sumergidas en la disolución de TTC durante 24 horas a una temperatura de 35 °C. Tomando como viables aquellos embriones que estaban completamente teñidos o aquellos que presentaban más del 50% de tinción en el eje embrionario. La viabilidad se calculó como el porcentaje de semillas vivas o teñidas de rojo de entre el total de semillas estudiadas multiplicado por 100.

Un lote de 50 semillas se colocó en una cama de germinación elaborada con una caja petri, algodón y papel filtro misma que fue colocada en condiciones de temperatura constante y una iluminación de aproximadamente 16 horas de luz. Las semillas se humedecieron junto

con el sustrato con agua corriente y se revisó diariamente por un periodo de 30 días para contabilizar el número de semillas germinadas (semillas donde se presentó emergencia de la radícula) y se construyó una grafica de porcentaje de germinación acumulada; los resultados de esta prueba se compararon con los de la prueba de viabilidad para establecer si las semillas presentan o no latencia.

Debido a que las semillas presentaron latencia, se realizaron tratamientos pregerminativos con remojo en disoluciones de nitrato de potasio (10% p/v) y ácido giberélico (0.1N), según las recomendaciones de Camacho (1994). Para esta fase se prepararon 18 cajas petri con algodón y papel filtro mismas que fueron repartidas en tres tratamientos según el siguiente esquema: seis cajas por tratamiento con doce semillas cada una. El primer tratamiento consistió en remojo con agua destilada, para el segundo se empleó una disolución de nitrato de potasio y finalmente el tercer tratamiento consistió en remojar las semillas con disolución de giberelinas.

Las cajas petri se colocaron en condiciones de laboratorio con una temperatura constante (aproximadamente 25°C) y una iluminación de aproximadamente 16 horas de luz y ocho de oscuridad. Se contabilizó el número de semillas germinadas y se construyeron graficas de porcentaje de germinación acumulada. Las plántulas obtenidas se trasplantaron en una charola de germinación que contenía sustrato, que consistió en tierra negra, tepojal, tierra de la localidad en proporción 1:1:1

Una vez determinada la viabilidad y eliminada la latencia que se presentó, se conformaron lotes de 72 semillas bajo condiciones adecuadas de luz, temperatura y humedad, para inducir la germinación; para ello, todos los utensilios y materiales se desinfectaron con una disolución de cloro comercial al 10% y se enjuagaron con agua destilada. Debido al tamaño diminuto de las semillas estas fueron esparcidas sobre el sustrato humedecido y desinfectado. El sustrato de germinación, se preparó en la misma proporción y con los mismos constituyentes indicados anteriormente, el sustrato se esterilizó en un horno de microondas a una temperatura cercana a los 120 °C durante 25 min. Se procuró que el sustrato tuviera poca materia orgánica como raíces, hojas y tallos, además de un pH de 6.0 a 6.5 (Hartmann y Kester, 1997).

En una charola de germinación con 260 espacios se colocó el sustrato, en el cual se hicieron surcos con una aguja de disección y se procedió a sembrar cuatro semillas por cada espacio con la ayuda de una pinza de disección, se procuró que las semillas quedaran sobre el sustrato sin cubrirlas y sin encimarlas. La charola fue colocada en un sitio donde la temperatura se mantuvo en un intervalo de 20-25°C y una filtración de luz de 10% (Reyes, 1997). La charola fue observada diariamente con una lupa para registrar el número de semillas germinadas y con estos datos se construyó una gráfica de germinación acumulada. Una vez que las semillas germinaron y emergieron las plántulas, se procedió a medir el tamaño del tallo y cotiledones hasta la aparición de las primeras hojas

verdaderas y describir la disposición de las mismas; además el ángulo en el que se disponen las hojas se obtuvo a partir de la fórmula de la serie de Fibonacci.

VI RESULTADOS Y DISCUSIÓN

6.1 Recolecta

Se recolectaron frutos y semillas de *Pachyphytum glutinicaule* en la barranca El Dedhó, municipio de Tecozautla, Hidalgo a una altitud de 1806 m y coordenadas geográficas 20°30'40" N, 99°37'14" W, a principios del mes de abril de 2010. La zona presenta una vegetación de matorral xerófilo. La población elegida consistió de aproximadamente 350 ejemplares, mismos que se encontraban en una pared con exposición norte y abundancia de líquenes, musgos y hepáticas lo cual produce un efecto de camuflaje importante que impide en muchos casos diferenciar adecuadamente la especie trabajada (figura 1).



Figura 1. Barranca El Dedhó, Tecozautla, Hidalgo, donde se localiza la población de *Pachyphytum glutinicaule* estudiada.

Las plantas de *Phachyphytum* de la localidad elegida, presentaba un número aproximado de 266 individuos, de los cuales, 23 se encontraban en estadio reproductivo, ocho con flores abiertas; 186 en estadio vegetativo, 49 eran juveniles y 42 hojas desprendidas a las cuales se les observó el desarrollo de raíces adventicias que les permiten individualizarse y propagarse vegetativamente (figura 2). El número de plantas que se originaron por la germinación de semillas es muy bajo debido posiblemente a la escasez de suelo y a la pendiente pronunciada de casi 80° de la ladera de la barranca. También se observó que lo estrecho de la barranca impide el flujo de corrientes de aire y propicia la baja presencia de organismos polinizadores.



Figura 2. Población de *Phachyphytum glutinicaule* localizada en la barranca El Dedhó, Tecozautla, Hidalgo.

6.2 Número de óvulos abortados y semillas producidas por fruto

Pachyphytum glutinicaule presenta cinco gineceos apocárpicos que se desarrollan en cápsulas de 7-10 mm de largo, 0.4-0.5 mm de ancho, cilíndricas con el ápice cónico, con una cicatriz longitudinal muy marcada por donde se abren espontáneamente para liberar las semillas. En promedio cada fruto contiene 165 óvulos, de los cuales únicamente el 45% se desarrolla hasta semilla. El total de óvulos y semillas contabilizados fue de 1335 provenientes de ocho frutos (figura 3).

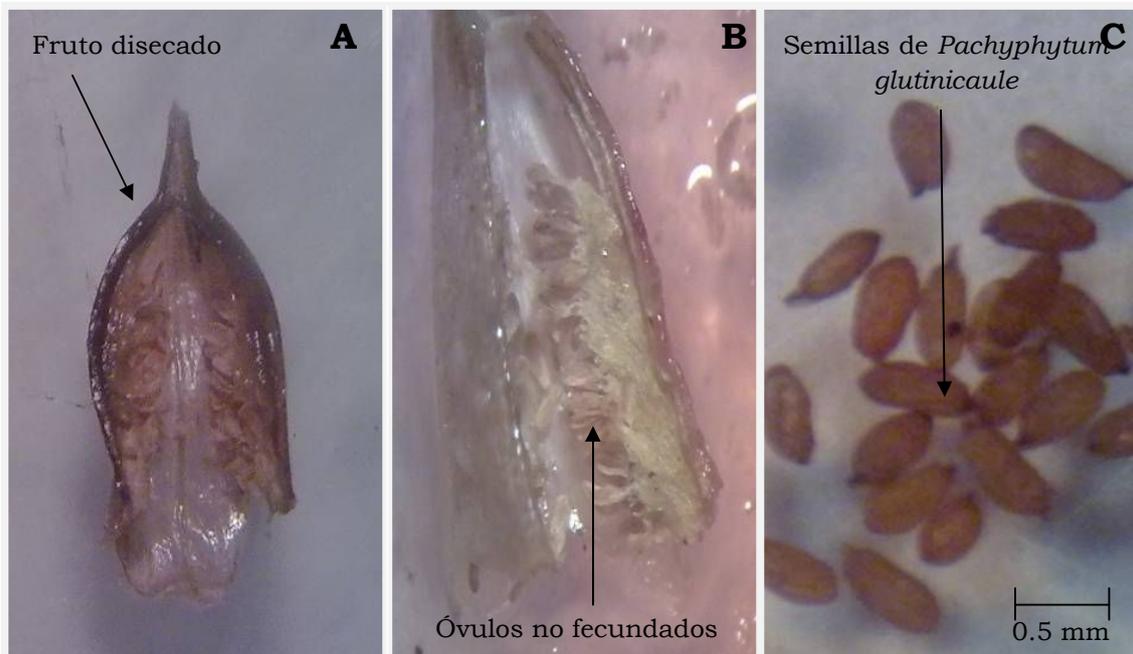


Figura 3. Morfología del fruto y semillas. A) Fruto disecado. B) Óvulos no fecundados. C) Semillas de *Pachyphytum glutinicaule*.

6.3 Morfología de la semilla

Las semillas son pequeñas de 0.5 mm de largo por 0.25 mm de ancho, son botuliformes con el ápice apiculado en la región del micrópilo, de color ámbar o ámbar oscuro, algo lustrosas, la cubierta seminal, muricada a ligeramente pustulada (figura 4).

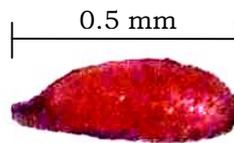


Figura 4. Semilla de *Pachyphytum glutinicaule*. Se aprecia la forma y textura de las cubiertas seminales.

De acuerdo con Bell (1991), la morfología exterior de las semillas es extremadamente variable. A esta variabilidad contribuyen tres factores importantes como son, la familia botánica, los tipos de cubiertas exteriores, el tamaño y la forma. Del mismo modo, estas características son factores esenciales para la dispersión y aunados al tipo de ambiente donde se desarrollan las plantas; han sido importantes para adoptar un síndrome de dispersión adecuado a cada necesidad (Oakwood *et al.*, 1993). Por ejemplo, en ambientes abiertos y áridos las semillas deben ser ligeras y pequeñas o con estructuras que les permitan sostenerse en el aire (Bansal

y Sen, 1981). En pastizales, las semillas o los frutos por lo general son pequeños y pueden presentar estructuras adherentes como espinas, pelos, picos o ganchos para pegarse en los cuerpos de los animales y así ser dispersadas (Morton y Baynes, 1985; Jurado *et al.*, 1991). En ambientes con vegetación muy abundante y cerrada, las semillas frecuentemente están dentro de frutos carnosos que funcionan como recompensa para los dispersores; bajo estas condiciones las semillas son ingeridas junto con el fruto y pasan a través del tracto digestivo del animal, por lo cual el endocarpio en algunos casos o la cubierta de la semilla en otros, debe ser dura o impermeable al agua para que la semilla no germine inmediatamente a menos que estén sujetas a una acción ablandadora por jugos digestivos, o que la pared exterior se elimine artificialmente o se rompa (Foster y Hanson, 1985).

En este contexto, las semillas de *Pachyphytum glutinicaule* al ser pequeñas y ligeras pueden adaptarse a los ambientes áridos y abiertos según lo indicado por Bansal y Sen (1981). Para Reyes (1997), las semillas de las crasuláceas son pequeñas y no sobrepasan los tres milímetros de longitud, como es el caso de la especie estudiada; sin embargo, el mismo autor indica que semillas tan pequeñas no presentan latencia, afirmación que se opone a lo encontrado durante esta investigación donde se establece que en el caso de *Pachyphytum glutinicaule* se presenta una latencia de tipo fisiológico.

Para que las semillas de tamaño pequeño puedan persistir en el suelo en climas desérticos, deben tener ciertas características fisiológicas que les permitan mantenerse viables bajo condiciones extremas, así como poseer adaptaciones morfológicas y fisiológicas (Bowers, 2000). Algunas de estas son: tamaño pequeño, longevidad ecológica y el requerimiento de luz y periodos de postmaduración para poder germinar.

Muchas semillas pequeñas que usualmente requieren de la luz para germinar (Bewley y Black, 1985), tienen un mecanismo de latencia para evitar la germinación si llegan a enterrarse muy profundamente. Los mecanismos de percepción de la luz que poseen las semillas les permiten detectar las condiciones lumínicas para germinar, o bien, para incorporarse a un banco de semillas.

Otra característica importante que se relaciona con el tamaño de la semilla es el fotoblastismo, como lo demostraron Hommouda y Bark, (1969) y Milberg *et al.* (2000) para 54 especies pertenecientes a diversas familias, dichos investigadores concluyeron que la respuesta a la luz decrece al incrementar la masa de la semilla. Por otra parte, Thompson *et al.* (1993) observaron que la duración de las semillas en un banco, depende de la masa, esto es, a menor peso mayor persistencia en el suelo. Esto último puede explicarse si se piensa que las semillas más pequeñas pueden pasar desapercibidas más fácilmente a sus principales depredadores (roedores y aves) y con el tiempo pueden enterrarse en el

suelo con mayor facilidad que las semillas grandes. Sin embargo, las semillas relativamente pequeñas, pueden tener la desventaja de ser fuertemente colectadas por diferentes especies de hormigas (Reichman, 1984; Inouye, 1991), esta ultima situación probablemente se pueda presentar en las poblaciones de *Pachyphtum glutinicaule*.

6.4 Pruebas de viabilidad

A partir de la prueba con TTC se determinó que la viabilidad de la especie es de 65 a 80% (figura 5), estos valores posiblemente estén relacionados con el hecho de que muchas semillas presenten embrión en estado inmaduro durante la dispersión y a que no permanecen mucho tiempo en el suelo debido a la depredación por parte de gorgojos y hormigas.

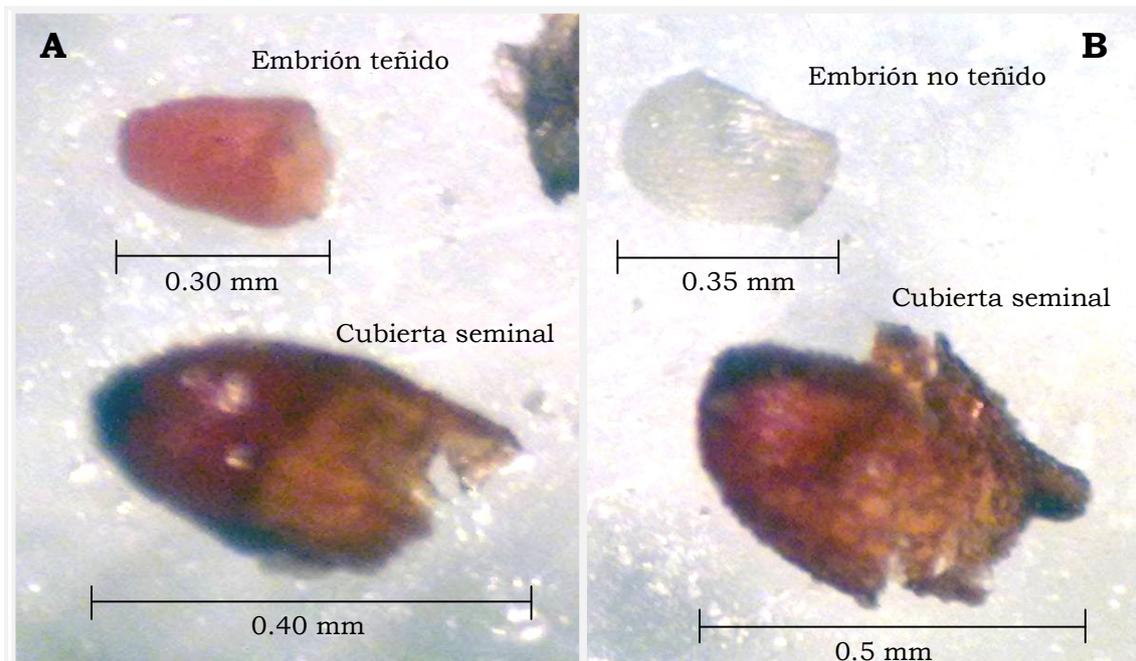


Figura 5. Pruebas de viabilidad con 2,3,5-trifenil tetrazolio (TTC). A) Semilla con el embrión viable teñido de rojo. B) Semilla con el embrión no teñido.

Es importante resaltar que en general las pruebas de viabilidad indican que el embrión está vivo y sólo constituyen una referencia que puede indicar que la semilla tiene capacidad para la germinación. En el caso de la especie estudiada, se encontró que el tamaño de la semilla no es tan importante para establecer la viabilidad, como ocurre en otras especies. Para *Pachyphytum glutinicaule* se observó que el color de la semilla, es un buen indicativo de la viabilidad, es decir, las semillas de color ámbar claro son menos viables que las semillas ámbar oscuro o pardas, lo anterior probablemente se deba a que la coloración oscura es producto de la maduración de la semilla (figura 6).



Figura 6. Lotes de diferentes colores de semillas de *Pachyphytum glutinicaule*. A) Lote ámbar oscuro (estas presentaron mayor viabilidad). B) Lote ámbar.

6.5 Germinación

Después de 33 días de siembra el porcentaje de germinación fue muy bajo, sólo el 12%, esto indicó que debía existir algún tipo de latencia en la especie. Meyran y López (2003), documentaron que las crasuláceas que tienen especies con semillas pequeñas no presentan latencia. En la figura 7 se muestra la gráfica de porcentaje de germinación acumulada con respecto al tiempo, se observa que después de transcurridos 120 días, el porcentaje de germinación no es mayor al 16%.

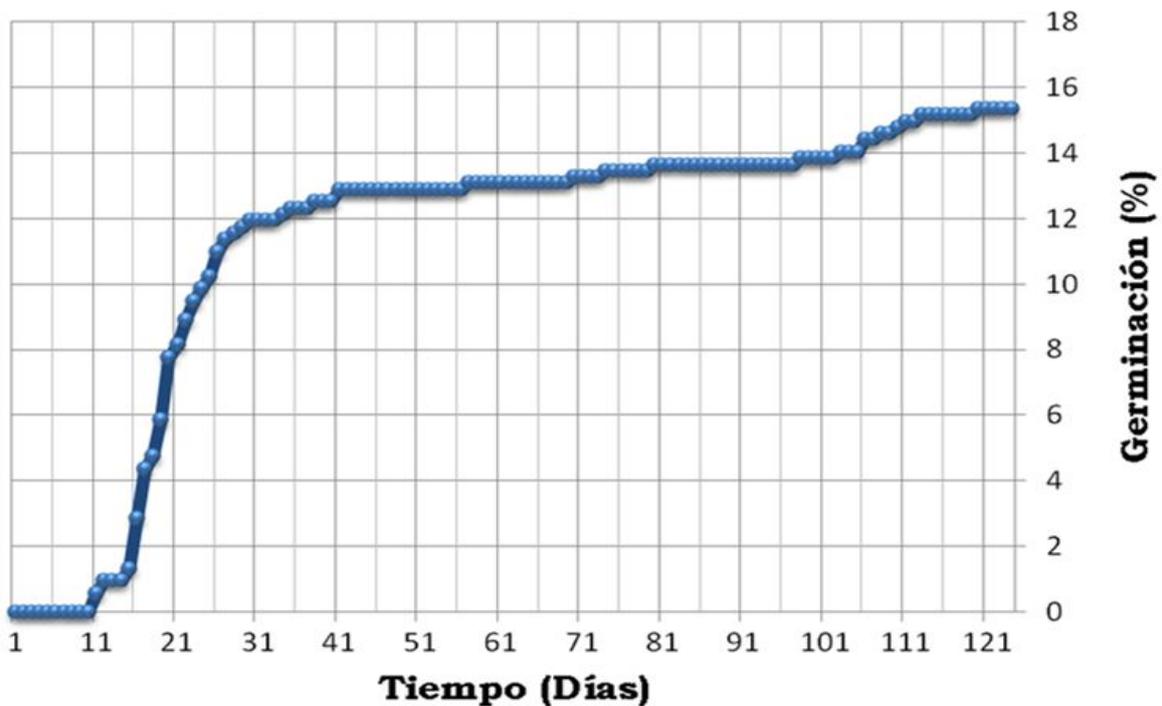


Figura 7. Porcentaje de germinación acumulada para la germinación directa de *Pachyphytum glutinicaule*. Se sembraron 528 semillas de las cuales solo germinaron 81.

Al comparar los resultados de viabilidad con los de porcentaje de germinación se concluyó que la especie estudiada debe presentar latencia fisiológica, misma que se manifiesta como una imposibilidad para germinar debido a la presencia de inhibidores en las sustancias de reserva que nutren al embrión. Es importante mencionar que la latencia se interpreta como la reducción de la actividad y metabolismo de las plantas y corresponde a un estado de inactividad debido a las bajas temperaturas, deshidratación, así como a otros factores tanto físicos como químicos. En la naturaleza su efecto es preservar la semilla y regular la germinación, en general el proceso de latencia es hacer coincidir la germinación de las semillas con los periodos del año en los cuales las condiciones del ambiente son las más favorables para la supervivencia y establecimiento de las plántulas, este mecanismo de control de la germinación es fundamental para las especies que se desarrollan en ambientes donde las condiciones de temperatura, iluminación, humedad, entre otras, son extremas (Lobo *et al.*, 2010).

Para romper la latencia de las semillas estudiadas se aplicaron tratamientos pregerminativos, debido al tamaño pequeño y cubiertas seminales delgadas se decidió aplicar remojo en ácido giberélico y remojo con nitrato de potasio, según lo recomendado por Hartmann y Kester (1997).

Según Atwater (1980), la latencia fisiológica se caracteriza por que a pesar de que el embrión físicamente está estructurado maduro y completo, la semilla no germina, principalmente como resultado de un balance hormonal inadecuado, ineficacia para el intercambio gaseoso o presencia de compuestos químicos inhibidores en las cubiertas seminales o sustancias de reserva. Para romper este tipo de latencia se han desarrollado varias estrategias, la primera consiste en provocar modificaciones hormonales en el embrión que permitan la reducción de la concentración de los inhibidores, esto se logra con la aplicación de fitohormonas promotoras de la germinación, como el ácido giberélico. Este remojo puede ser eficaz para algunas especies pero no en todos los casos. En este aspecto, se ha documentado ampliamente que durante el reposo, el metabolismo de las semillas es muy bajo y el balance entre inhibidores y promotores se inclina a favor de los primeros. Este balance puede ser afectado por la presencia de sustancias exógenas de crecimiento. Por esta razón, el uso de ácido giberélico ha probado ser efectivo para la ruptura del reposo, al inclinar el balance de reguladores hacia la inducción de la germinación (Amen, 1968; Bayley, 1986).

Sin embargo, el uso de giberelinas para interrumpir el reposo, en muchas ocasiones puede inducir la aparición de una serie de anomalías en las plántulas. Entre las más comunes se encuentran, el alargamiento de los cotiledones, la contorsión del epicótilo, falta de clorofila y retención de la cubierta seminal (Gaspar *et al.*, 1975). El

aumento encontrado en la altura de las plántulas debido al uso de ácido giberélico, es un efecto frecuentemente citado en la literatura, ya que esta sustancia produce una elongación considerable de las células (Gaspar *et al.*, 1975; Mayer y Poljakoof-Nayber, 1975). No obstante, es posible que esta mayor altura sea debida a que las semillas tratadas con ácido giberélico inician su germinación en forma homogénea pocos días después de haber sido tratadas, mientras que, aquellas que no fueron sometidas al tratamiento, germinan en forma más errática varios días después, tanto en las cámaras de germinación como en el invernadero. Este atraso en la germinación puede deberse a la presencia de inhibidores endógenos que influyen apreciablemente en el desarrollo y crecimiento del eje embrionario, produciendo plántulas más pequeñas (Montero *et al.*, 1990).

Es probable que el inhibidor de la germinación de ocurrencia natural más importante sea el ácido abscísico (ABA), este tiende a incrementarse con la maduración del fruto y puede estar involucrado en la prevención de la viviparidad y en la inducción del letargo (Hartmann y Kester, 1997).

El remojo en disoluciones salinas como nitrato de potasio y de sodio, también han dado buenos resultados para romper la latencia fisiológica, así lo reveló Hernández (2006) para *Ditaxis heterantha*, en este contexto, se ha documentado que el nitrato de potasio (KNO₃) se ha usado para estimular la germinación en diferentes especies vegetales tal como lo señala la International Seed Testing Association (ISTA, 1976).

Al respecto del fundamento del uso de nitratos, no existe un único criterio que explique su acción, sin embargo, Roberts (1972), citado por Bewley y Black (1982) sostiene que el reposo depende de cambios en el metabolismo de la respiración, así, el estímulo para la germinación por sustanciasceptoras de hidrogeno, como nitratos y nitritos ocurre debido a la reoxidación de $NAPDH_2$, que induce la operación del ciclo de las pentosas fosfato. En el mismo contexto, Copeland (1976), manifestó que la mayoría de las semillas en las que el KNO_3 actúa como estimulante de la germinación, también son afectadas por la luz, de manera que sostiene que el efecto es el de aumentar la sensibilidad a la luz (Herrera, 1994).

Después de la aplicación de los tratamientos pregerminativos se observó que el porcentaje de germinación se incrementó sustancialmente, en la figura 8, se presenta la gráfica de germinación producida después del remojo con ácido giberélico. Se aprecia que después de 15 días el porcentaje de germinación fue de 86.1%, lo cual indica que para la germinación de *Pachyphytum glutinicaule* este tratamiento es el más recomendable (cuadro 1).

Cuadro 1. Germinación de semillas de *Pachyphytum glutinicaule* tratadas con ácido giberélico (G₆).

TRATAMIENTO CON ÁCIDO GIBERÉLICO							TOTAL DE SEMILLAS GERMINADAS	NÚMERO DE SEMILLAS GERMINADAS POR DIA	PORCENTAJE DE ACUMULACIÓN
	Caja 7	Caja 8	Caja 9	Caja 10	Caja 11	Caja 12			
Número de semillas por caja	12	11	10	10	9	9	61		
DIA 1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
DIA 2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
DIA 3	4	1	0	1	0	0	6	23	0.26153846
DIA 4	1	1	1	2	0	2	7	14	0.369230769
DIA 5	0	0	1	0	0	0	1	10	0.507692308
DIA 6	0	1	0	0	1	0	2	9	0.615384615
DIA 7	0	0	0	0	0	0	0	5	0.692307692
DIA 8	0	3	0	1	1	2	7	12	0.769230769
DIA 9	1	0	0	1	1	1	4	6	0.8
DIA 10	0	0	1	0	0	0	1	2	0.815384615
DIA 11	2	1	0	1	0	1	5	5	0.815384615
DIA 12	0	0	0	0	0	0	0	0	0.815384615
DIA 13	0	0	0	0	0	0	0	0	0.815384615
DIA 14	0	0	0	0	0	0	0	0	0.815384615
DIA 15	0	2	1	1	1	1	6	9	0.861538462
TOTAL	8	9	4	7	4	7	39	95	
							44.4444444	75.3968254	0.861538462

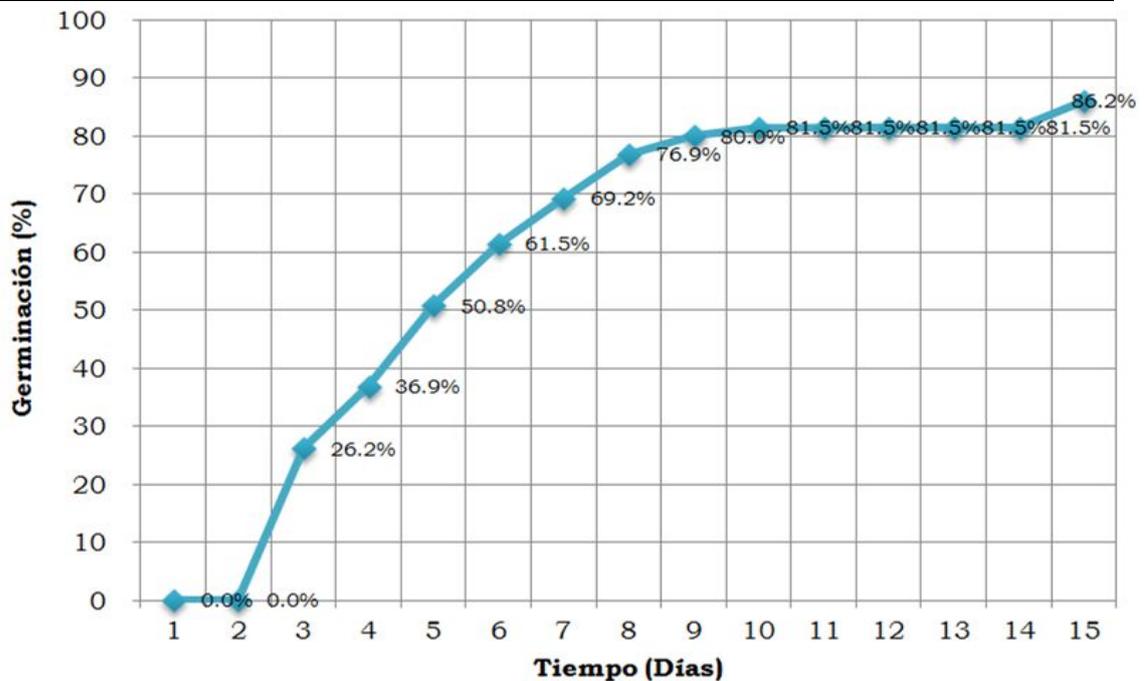


Figura 8. Porcentaje de germinación acumulada para el tratamiento con ácido giberélico en semillas de *Pachyphytum glutinicaule*.

En la figura 9 se muestran los resultados obtenidos con el tratamiento de remojo en nitrato de potasio; después de transcurridos 15 días el porcentaje de germinación fue de 63.9%, lo cual indica que el remojo con nitrato de potasio es efectivo para acelerar la germinación (cuadro 2).

Cuadro 2. Germinación de semillas de *Pachyphytum glutinicaule* tratadas con nitrato de potasio (KNO₃).

TRATAMIENTO CON NITRATO DE POTASIO							TOTAL DE SEMILLAS GERMINADAS	NÚMERO DE SEMILLAS GERMINADAS POR DIA	PORCENTAJE DE ACUMULACION
	Caja 1	Caja 2	Caja 3	Caja 4	Caja 5	Caja 6			
Número de semillas por caja	10	10	10	12	11	12	65		
DIA 1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
DIA 2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
DIA 3	4	1	2	3	3	4	6	23	0.098360656
DIA 4	0	3	2	1	1	0	7	14	0.213114754
DIA 5	1	1	0	1	3	3	1	10	0.229508197
DIA 6	0	0	2	3	0	2	2	9	0.262295082
DIA 7	1	0	0	3	0	1	0	5	0.262295082
DIA 8	2	1	0	1	1	0	7	12	0.37704918
DIA 9	0	0	2	0	0	0	4	6	0.442622951
DIA 10	0	0	0	0	0	1	1	2	0.459016393
DIA 11	0	0	0	0	0	0	5	5	0.540983607
DIA 12	0	0	0	0	0	0	0	0	0.540983607
DIA 13	0	0	0	0	0	0	0	0	0.540983607
DIA 14	0	0	0	0	0	0	0	0	0.540983607
DIA 15	2	0	0	0	1	0	6	9	0.639344262
TOTAL	10	6	8	12	9	11	39	95	
							30.95238095	75.3968254	0.639344262

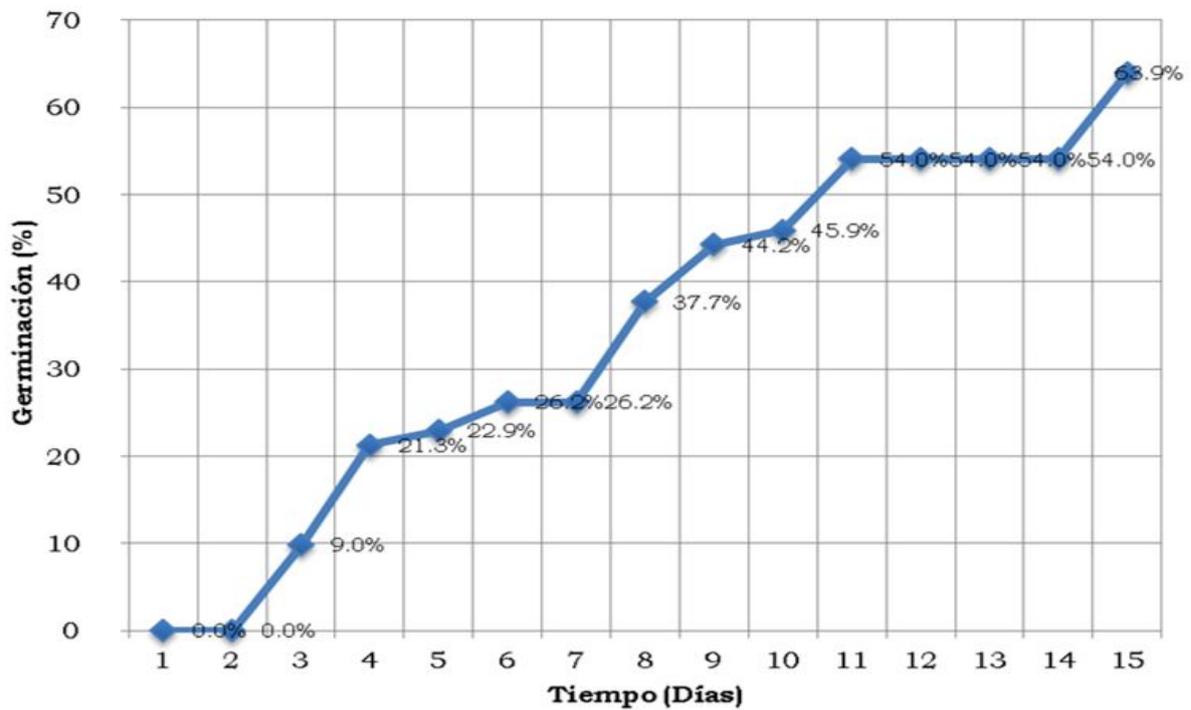


Figura 9. Porcentaje de germinación acumulado para el tratamiento con nitrato de potasio en semillas de *Pachyphytum glutinicaule*.

Las semillas después del remojo con las disoluciones de los diferentes pretratamientos, se hincharon debido a la imbibición del agua y se debilitaron mostrando cuarteaduras en la zona del micrópilo y casi en seguida a través de esta región de la semilla, emergió la radícula. Con la aplicación de los tratamientos pregerminativos, la germinación ocurrió después de 48 horas a diferencia de la siembra directa donde el proceso tardó 10 días (figura 10).

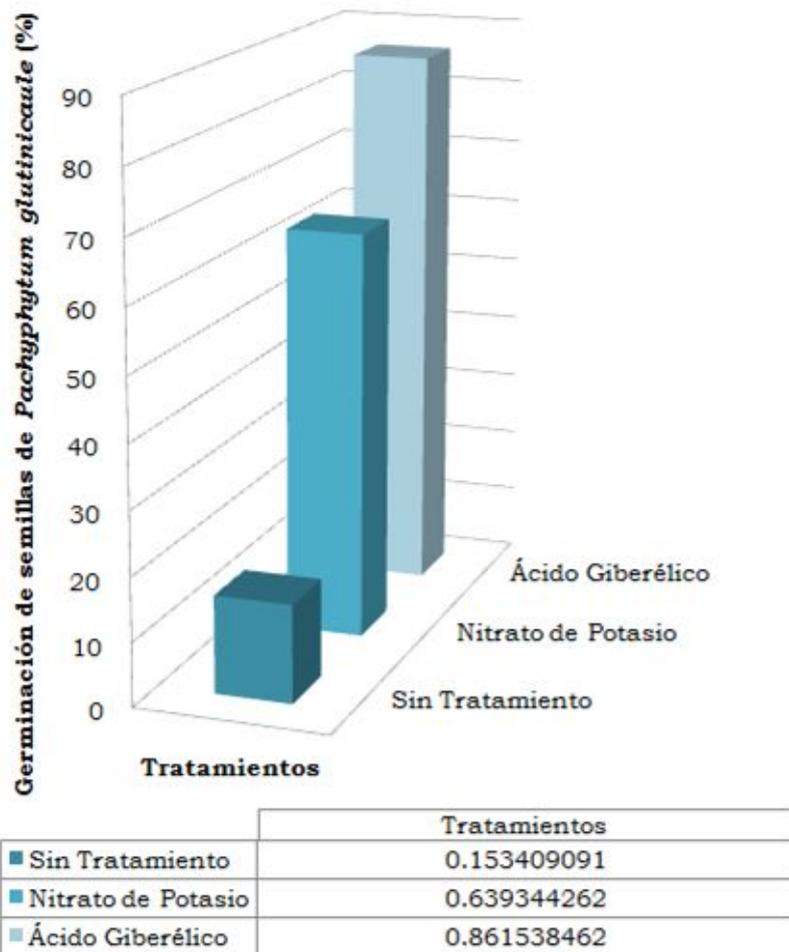


Figura 10. Comparación de los diferentes tratamientos germinativos, en semillas de *Pachyphytum glutinicaule*.

La radícula presenta en su ápice una gran cantidad de pelos radicales que forman una corona, los cuales tienen la función de anclaje y absorción de agua y sales minerales. Al transcurrir 24 horas después de la germinación, el eje embrionario se elongó y emergieron los cotiledones, que en un principio son oblongos y de color verde pálido. Como se muestra en la figura 11.

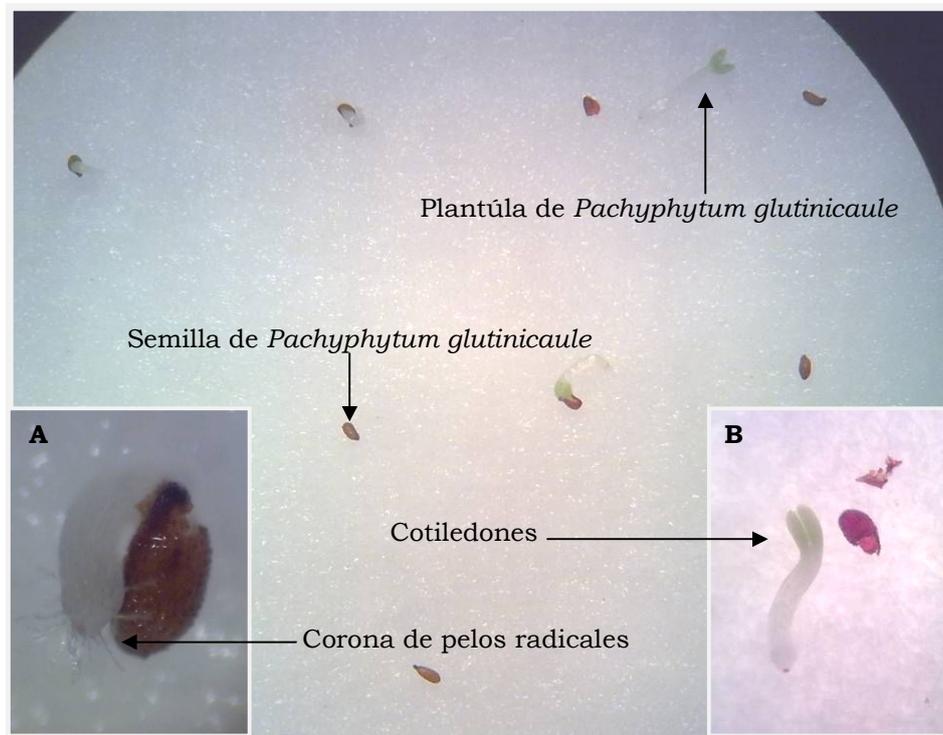


Figura 11. Germinación de semillas de *Pachyphytum glutinicaule*. A) Se aprecia la corona de pelos radicales en el ápice de la radícula. B) Forma y color de los cotiledones una vez que la plántula se libera de las cubiertas seminales.

La germinación en *Pachyphytum glutinicaule* es epigea y se manifiesta con la emergencia de los cotiledones 48 horas después de la siembra. Es importante destacar que todas las semillas de tamaño pequeño deben de ser sembradas de manera superficial en el suelo, lo cual facilita que los cotiledones puedan emerger de forma casi inmediata. Lo anterior probablemente se deba a que la plántula realiza fotosíntesis desde los primeros días después de la germinación, pues la cantidad de sustancias de reserva que contenía la semilla son muy limitadas, lo cual es una característica presente en la mayoría de las semillas pequeñas (Atwater, 1980).

6.6 Caracterización de las plántulas

Las plántulas de *Pachyphytum glutinicaule* son diminutas y en los primeros cinco meses de crecimiento alcanzan un tamaño de 6-10 mm; las hojas presentan un tamaño de 1-3 mm de largo, 1-2 mm de ancho, son anchamente deltoides a ovadas, suculentas, con papilas en toda la superficie; verde grisáceas o verde rojizas, algunas veces glaucas; ápice redondeado, base anchamente cordada. Las hojas se disponen de forma helicoidal, y difieren en tamaño según la posición, las más grandes en la parte basal y gradualmente disminuyen en tamaño hacia el ápice (figura 12).



Figura 12. Desarrollo postemergente de *Pachyphytum glutinicaule*. Características morfológicas típicas de las hojas (después de aproximadamente 700 días) y disposición espacial que concuerda con el modelo de Fibonacci.

6.7 Desarrollo postemergente

Durante el desarrollo vegetativo de *Pachyphytum*, en primer lugar los cotiledones emergen como dos apéndices oblongos y suculentos, posteriormente se engrosan y adquieren una forma anchamente deltoide con volumen en la parte abaxial y adaxial, esto debido a la acumulación de biomasa durante un periodo muy largo en el cual la primera hoja verdadera ó nomófilo es muy pequeña y se encuentra en el ápice del eje de crecimiento, con el paso del tiempo, se desarrollan nuevos nomófilos que desplazan a los anteriores hacia la base del tallo de tal manera que las plántulas presentan un tipo de crecimiento que se ajusta de forma general con la serie de Fibonacci, modelo que se encuentra presente en una gran cantidad de organismos que comparten la disposición helicoidal de sus órganos, por ejemplo en la región meristemática del musgo *Physcomitrium pyriforme*, figura 13 (Mauseth, 2003).

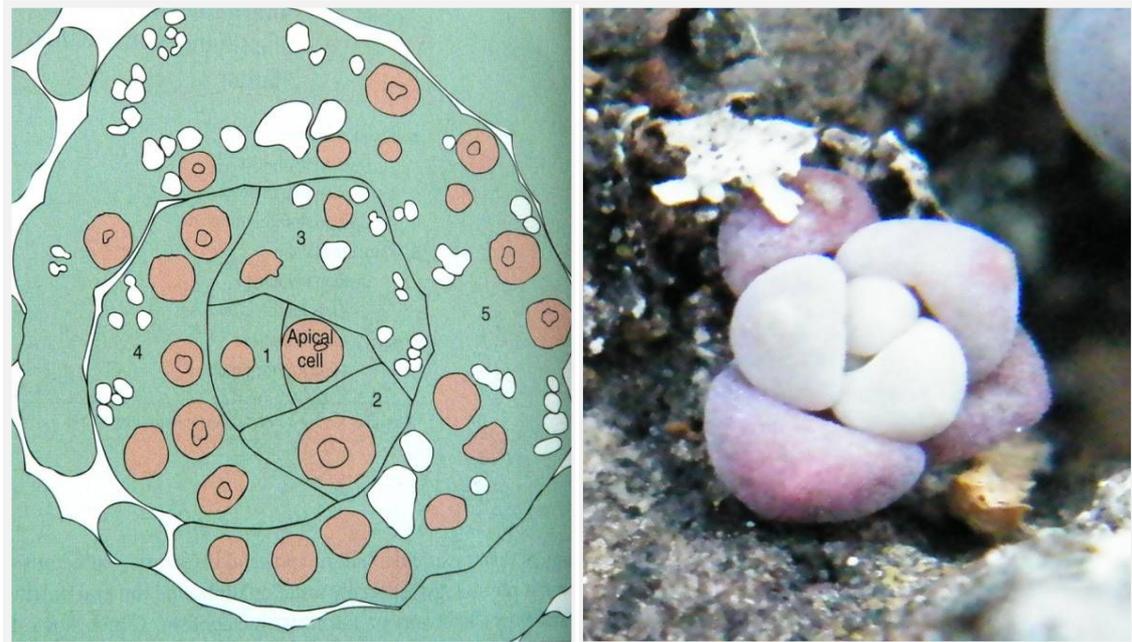


Figura 13. Comparación del crecimiento de la plántula de *Pachyphytum glutinicaule* con el ápice del musgo *Physcomitrium pyriforme*, acorde con la serie de Fibonacci.

La serie de Fibonacci tiene propiedades notables; en el caso del acomodo de las hojas de *Pachyphytum glutinicaule* se puede inferir según esta serie, que las hojas se acomodan en un ángulo bien definido que les permite optimizar la captación de luz, la absorción de gases y la conducción del agua hacia el eje de crecimiento. El ángulo que se presenta entre las hojas se puede obtener mediante el cálculo del llamado índice foliar, mismo que es el cociente del número de vueltas entre el número de hojas, lo cual se puede reformular como la fracción de vuelta que existe entre dos hojas sucesivas. Si se calculan los cocientes entre dos términos sucesivos de la Serie de Fibonacci, se obtienen los valores siguientes:

$1/1=1$, $2/1=2$, $3/2=1.5$, $5/3=1.666$, $8/5=1.60$, $13/8=1.625$,
 $21/13=1.6154$, $34/21=1.619$.

Si se prosigue, se encontrará que el límite de la función $F_{n+2} = F_{n+1} + F_n$ es igual a 1.6180. Dicho de otra manera, corresponde al ángulo entre dos brotes consecutivos, en este caso, el ángulo entre dos hojas consecutivas solo puede tomar valores en un conjunto discreto de ellos, y esa sucesión se acumula rápidamente en el valor 137.5° . Alrededor del 80% de las 250,000 especies conocidas de angiospermas, siguen este tipo de arquitectura foliar y el restante 20%, sigue leyes parecidas, basadas en series semejantes a la de Fibonacci pero con condiciones iniciales diferentes (Miramontes, 1996).

VII CONCLUSIONES

La hipótesis planteada se cumple de manera parcial debido a que *Pachyphytum glutinicauale* es una especie que presenta un porcentaje bajo de semillas viables, mismas que tienen latencia de tipo fisiológico, aspecto que contradice lo documentado por Meyran y López (2003) para especies de crasuláceas de semillas pequeñas.

El tamaño pequeño de la semilla, dificulta la dispersión, mientras que la morfología de la plántula limita el establecimiento sobre todo en lugares rocosos con pendientes pronunciadas, por este motivo la propagación vegetativa puede ser favorecida en la población visitada.

La germinación de la especie es favorecida por la aplicación de tratamientos pregerminativos como el remojo en ácido giberélico y disolución de nitrato de potasio, debido a que estos estimulan el metabolismo de la respiración ó modifican el balance de inhibidores y promotores.

El desarrollo postemergente de las plantas se ajusta al modelo de Fibonacci, éste puede favorecer la absorción de energía solar y la captación de agua en las primeras fases de crecimiento de la especie.

VIII LITERATURA CITADA

- Amen, R. D. 1968. A model of seed dormancy. *The botanical review* **34**: 1-31.
- Anónimo. 1976. International Seed Testing Association (ISTA). International Rules for Seed Testing. Rules. *Seed Science and Technology* **7**: 87-98.
- Anónimo. 1994. Norma Oficial Mexicana NOM 059-ECOL. Que determina las especies de flora y fauna silvestres, terrestres y acuáticas en peligro de extinción, amenazadas, raras y sujetas a protección especial. Secretaría de Desarrollo Social (SEDESOL). Diario Oficial de la Federación, Número 488.
- Atwater, B. R. 1980. Germination, dormancy and morphology of the seeds of herbaceous ornamental plants. *Seeds Science and Technology* **8**: 523-573.
- Azcón-Bieto J. y M. Talón. 2008. Fundamentos de fisiología vegetal. Mc Graw-Hill-Interamericana, 2ª ed. Madrid.
- Bansal, R. P. y D. N. Sen. 1981. Dispersal strategies in plants of the Indian desert. *Journal of Arid Environments*. **4**: 3-14.
- Bayley, Z. E. 1986. Hortus Second, a concise dictionary of gardening, general horticulture and cultivated plants in North America. Ed. McMillan. New York.
- Bell, A. D. y A. Bryan 1991. Plant form an illustrated guide to flowering plant morphology. *Oxford University Press*. Primera edición, Oxford.

- Bewley, J. D. y Black, M. 1982. Physiology and biochemistry of seeds. Viability, dormancy and environmental control. Vol. 2 Springer Verlag, Berlín. 375 pp.
- Bewley, J. D. y Black, M. 1985. Seeds physiology of development and germination. Plenum press. New York.
- Bidwell, R. 1990. Fisiología Vegetal. Trad. Por Guadalupe Cano y Manuel Rojas. AGT. México, D.F. 784 pp.
- Botha, F. C., G. P. Potgieter y A. M. Botha. 1992. Respiratory metabolism and gene expression during seed germination. *Plant Growth Regulation* **11**: 211-224.
- Bowers, J. E. 2000. Does *Ferocactus wislizeni* (Cactaceae) have a between-year seed bank?. *Journal of Arid Environments* **45**: 197-205.
- Camacho, M. F. 1994. Dormición de Semillas, Causas y Tratamientos. Ed. Trillas. México, D. F.
- Copeland, L. O. 1976. Principles of Seeds Science and Technology. Burgess Publishing Company. Mineapolis. 369 pp.
- Espino, G. de J. y L. E. Cruz. 2009. Las Crasuláceas del Valle del Mezquital. Tesis de licenciatura. FES Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Esau, K. 1985. Anatomía Vegetal. Ed. Omega. Barcelona.

- Fahn, A. 1990. *Plant Anatomy*, 4^a ed. Pergamon Press. Oxford.
- Fitz, MM.A., y F.E. Anderson. 1997. Regional Accounts: Mexico. En Oldfield S. (Comp.) *Cactus and Succulents Plants. Status Survey and Conservation. Switzerland and Cambridge: International Union for the Conservation of Nature (IUCN)*. 89-94 pp.
- Foster, S. A. y C. H. Hanson. 1985. The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants *Ecology* **66**: 773-780.
- García, I. 2003. Relaciones intraespecíficas del género *Pachyphytum* (Crassulaceae), empleando marcadores genéticos AFLP. Tesis de maestría. Facultad de Ciencias Biológicas y Agropecuarias. Universidad de Colima. Tecomán.
- Gaspar, S., Fasekas, J. y Petho, A. 1975. Effects of giberellic acid and prechilling on breaking dormancy in cereals. *Seed Science and Technology* **5**: 353-425.
- Ham, R.C.H.J. van. 1994. Phylogenetic implications of chloroplast DNA variation in the Crassulaceae. Ph. D. Disertation, Utrecht University. Utrecht, The Netherlands.
- Ham, R.C.H.J. van. 1995. Phylogenetic relationships in the Crassulaceae inferred from chloroplast DNA variation. En: Hart y Eggli (Eds.) *Evolution and Systematics of the Crassulaceae*. Leiden, Backhuys. 16-29 pp.
- Hammouda, M. A. y Z. Y. Bark. 1969. Some aspects of germination of desert seeds. *Phyton* **13**: 183-201.

- Hart, H. t. 1995. Infraclassification and generic classification of the Crassulaceae. En: Hart y Eggli (Eds.). *Evolution and Systematics of the Crassulaceae*. Leiden, Backhuys. 159-172 pp.
- Hartmann, H. T. y D. E. Kester. 1997. *Propagación de Plantas; principios y prácticas*. 2ª ed. Continental. México, D.F.
- Hayat, M. 1963. Morphology of seed germination on seedling of *Annona squamosa*. *Botanical gazette*: **124**: 360-362.
- Hernández, G. S. 2006. Morfología reproductiva y germinación de *Ditaxis heterantha* Zucc., especie potencial agroindustrial. Tesis de licenciatura. FES Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Herrera, J. 1994. Efecto de algunos tratamientos para interrumpir el reposo de la semilla de pastos. I. *Paspalum notatum*. *Agronomía Costarricense* **18**: 67-74.
- Inouye, R. S. 1991. Population biology of desert annual plants. *The Ecology of Desert Communities*. Tucson: The University of Arizona press. En G. A. Polis, 27-54 pp.
- Jacobsen, H. A. 1978. *A handbook of succulent plants*. Blandford Press. London.
- Judd, W. S., C. S. Campbell, E. A. Kellogg, P. F. Stevens y M. J. Donoghue. 2007. *Plant Systematic a Phylogenetic Approach*. 3a edición. Ed. Sinauer. New York.

- Jurado, E., M. Westoby y D. Nelson. 1991. Diaspore weight, dispersal, growth from and perenniality of central Australian plants. *Journal of ecology*. **80**: 417-426.
- Laudrum, L. R. y D. Stevenson. 1986. Variability of Embryos in subtribe *Myrtynae* (Myrticeae). *Systematic Botany* **11**: 155-162.
- Lobo, M., O. Delgado, J. R. Cartagena, E. Fernández y C. I. Medina. 2010. Categorización de la germinación y la latencia en semillas de chirimoya (*Annona cherimola* L.) y Guanábana (*Annona muricata* L.), como apoyo a programas de conservación de germoplasma. *Revista Electrónica Corpoica* www.corpoica.org.co. febrero de 2012.
- Mauseth, J. D. 2003. Botany and Introduction to Plant Biology. Jones and Barlett publishers, Inc. Boston.
- Mayer, A. M. y A. Poljakook-Nayber. 1975. The germination of seeds. 2^a ed. Pergamon Press. Londres.
- Meyrán, J. y L. López. 2003. Las Crasuláceas de México. Sociedad Mexicana de Cactología A. C. México, D. F.
- Milberg, P., L. Andersson y K. Thompson. 2000. Large-seeded spices are less dependent on light for germination than small-seeded ones. *Seed Science Research* **10**: 99-104.
- Miramontes, P. 1996. La Geometría de las formas vivas. *Ciencias*. **42**: 12-19.

- Montero, F., J. Herrera y R. Alizaga. 1990. Efecto del ácido giberélico y del preenfriamiento sobre la ruptura del reposo en semillas de dragón (*Anthriscum majus*). *Agronomia costarricense* **14**: 55-60.
- Moreno, N. P. 1984. Glosario botánico ilustrado. Instituto nacional de investigaciones sobre recursos bióticos; ed. C.E.C.S.A. Jalapa.
- Morton, S. R. y A. Baynes. 1985. Small mammals assemblages in arid Australia: A reappraisal. *Australian mammalogy* **8**: 159-169.
- Oakwood, M., E. Jurado, M. R. Leishman y M. Westoby. 1993. Geographic ranges of plants species in relation to dispersal morphology, growth form and Diaspore weight. *Journal of biogeography*. **20**: 563-572.
- Oldfield, S. 1997. Cactus and Succulents Plants. Status Survey and Conservation. IUCN-SSC Cactus and succulent specialist group. IUCN Gland, Switzerland and Cambridge.
- Plummer, A. J. y D. T. Bell. 1995. The effect of temperature, light and gibberellic acid (GA₃) on the germination of Australian everlasting daisies. (Asteraceae tribe Inuleae) *Australian Journal of Botany* **43**: 93-102.
- Raghvan, V. 2003. Some Reflections on Double Fertilization from its Discovery to the Present. *New Phytologist* **159**: 556-583.
- Reichman, J. 1984. Spatial and temporal variation of seed distributions in Sonoran desert soils. *Journal of Biogeography* **11**: 1-11.

- Reyes, S. J. 1997. Cultivo y Propagación como Plantas de Ornato en Suculentas Mexicanas: *Cactáceas*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (Conabio). México, D.F.
- Reyes, S. J., A. Gutiérrez de la Rosa y J. Sevilla. 2001. Producción de Cactáceas y Suculentas Mexicanas. Cuadernos de comunicación sindical núm. 63. Sindicato de Trabajadores de la Universidad Nacional Autónoma de México (STUNAM). México, D.F.
- Roberts, E. H. 1972. Viability of seeds. Chapman and Hall. London.
- Rojas, G. M. 1993. Fisiología vegetal aplicada. Interamericana. Mcgraw-Hill. México, D.F.
- Rzedowski, J. 1993. Diversity and origins of the phanerogamic flora of Mexico. En Ramamoorthy, T.P., Bye, R. Lot, A. y J. Fa (Eds.). Biological diversity of Mexico: origins and distribution. Oxford University Press. New York. **22**: 265-266.
- Sadhu, M. K. 1989. Plant Propagation. Wiley Eastern limited. Indian.
- Sánchez-Mejorada, H. 1982. Problemas en el control del comercio de las cactáceas. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **27**: 27-33
- Taylorson, R. B. y S. B. Hendricks. 1974. Dormancy in seeds. *Review of plant physiology* **28**: 331-354.

- Thiede, J. 1995. Cuantitative phytogeography, species richness, and evolution of American Crassulaceae. En: Hart y Egli (Eds.), Evolution and Systematics of the Crassulaceae. Leiden: Backhuys. pp. 89-123.
- Thompson, K., Band, S.R. y Hodgson, J. G. 1993. Seed Size and shape predict persistence in soil. *Functional Ecology* **7**: 236-241.
- Vásquez-Yañes, C. y A. Orosco-Segovia. 1984. Echophysiology of seed germination in the tropical humid forests of the world: a review. In: Physiological Ecology of Plants from the Wet Tropics. Ed. Medina, Mooney and Vásquez-Yañes.