

141



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Estudio Ecofisiológico de la Germinación,
Sobrevivencia y Crecimiento de *Opuntia*
tomentosa S.D. en la Reserva del
Pedregal de San Angel

T E S I S

Que para obtener el título de

B I Ó L O G A

P r e s e n t a

YADIRA OLVERA CARRILLO



Directora de Tesis

DRA. ALMA DELFINA LUCÍA
OROZCO SEGOVIA
FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR

2001

292310



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL
AVENIDA DE
MEXICO

MAT. MARGARITA ELVIRA CHÁVEZ CANO
Jefa de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis:

" Estudio ecofisiológico de la germinación, sobrevivencia y crecimiento de
Opuntia tomentosa S. D. en la Reserva del Pedregal de San Angel "

realizado por Yadira Olvera Carrillo

con número de cuenta 9436197 - 7 , pasante de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis

Propietario Dra. Alma Delfina Lucía Orozco Segovia *Alma D. Orozco Segovia*

Propietario Dra. Guadalupe Judith Márquez Guzmán *Guadalupe Judith Márquez Guzmán*

Propietario M. en C. María Esther Sánchez Coronado *María Esther Sánchez Coronado*

Suplente Dr. Víctor Luis Barradas Miranda *Víctor Luis Barradas Miranda*

Suplente Dra. María del Pilar Huante Pérez *María del Pilar Huante Pérez*

FACULTAD DE CIENCIAS
U.N.A.M.

Consejo Departamental de Biología

Edna María Suárez Díaz
Dra. Edna María Suárez Díaz



DEPARTAMENTO
DE BIOLOGIA

THE WIND THAT SHAKES THE BARLEY

*I sat within the valley green
I sat me with my true love.
My sad heart strove the two between
The old love and the new love.
The old for her the new
That made me think on Ireland dearly.
While soft wind the wind blew down the glade
and shook the golden barley.*

*T'was hard the woeful words to frame
To break the ties that bound us.
But harder still to bear the shame
of foreign chains around us.
And so I said the mountain glen
I'll meet at morning early.
And I'll join the bold united men
While soft winds shook the barley.*

*T'was sad I kissed away her tears.
My fond arm round her flinging.
When a foe, man's shot burst on our ears
From out the wild woods ringing.
A bullet pierced my true love's side
In life's young spring so early.
And on my breast in blood she died
While soft winds shook the barley.*

*But blood for blood without remorse
I've ta'en at oulart hollow.
I've lain my true love's clay like corpse
Where I shall soon must follow.
Around her grave I've wandered drear
Noon, night, and morning early.
With breaking heart when e'er I hear
The wind that shakes the barley.*

Dead Can Dance

AGRADECIMIENTOS

A los miembros del comité de evaluación de tesis, por sus sugerencias para el mejoramiento de este trabajo, especialmente a mis maestros del Taller: la Dra. Alma Orozco, por su orientación y apoyo en todas las etapas del desarrollo del trabajo experimental y escrito de la tesis; la M. en C. Ma Esther Sánchez, por su orientación en la parte de sobrevivencia y crecimiento, y al Dr. Víctor Barradas, por sus sugerencias en la parte de germinación en el Pedregal.

A la Dra. Judith Márquez, por sus sugerencias en la exploración de las semillas en el microscopio electrónico de barrido. A la M. en C. Silvia Espinosa, por la toma de fotografías en el Laboratorio de Microscopía Electrónica de la Facultad de Ciencias.

A José Antonio Hernández, por su apoyo incondicional en todos los aspectos relacionados con este trabajo, especialmente en el trabajo de campo, la toma de fotografías en el campo, la ampliación de las fotografías tomadas con el Microscopio Electrónico, la edición del trabajo escrito de la tesis, por sus comentarios y sugerencias, etcétera, etcétera, etcétera, pero ante todo, por ser mi amigo.

A la Fundación Andrade, A. C. y la Fundación Telmex, A. C. que me apoyaron con becas durante varios años de mis estudios de educación media y superior. Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), por otorgarme la beca correspondiente al nivel de licenciatura durante 12 meses, como parte del proyecto de investigación titulado "Restauración Ecológica: Investigación Básica sobre Propagación, Establecimiento y Sobrevivencia de Plantas Nativas" (Ref. G0011N) del cual es responsable la Dra. Alma Orozco.

A los estudiantes del laboratorio de Ecofisiología del Instituto de Ecología, al M. en C. Mario González, por rescatar de la pérdida una versión anterior de esta tesis. A la M. en C. Mariana Rojas, por facilitarme bibliografía de germinación en cactáceas.

A mis padres y mi hermano por apoyarme en todos los aspectos de mi vida personal. A todas las personas que contribuyeron de cualquier forma en la realización de esta tesis.

INDICE

RESUMEN	3
INTRODUCCION	5
OBJETIVOS GENERALES	7
OBJETIVOS PARTICULARES	7
HIPOTESIS	8
I. ANTECEDENTES	9
1. Germinación y latencia	
2. Dispersión	
3. El ambiente de las semillas en el suelo	
4. Germinación en cactáceas	
5. Efecto de nodricismo	
6. Supervivencia y análisis de crecimiento	
7. Supervivencia y crecimiento en cactáceas	
II. DESCRIPCION DEL AREA DE ESTUDIO	18
1. Localización	
2. Geología	
3. Suelo	
4. Clima	
5. Flora	
III. DESCRIPCION DE LA ESPECIE EN ESTUDIO	22
IV: MATERIALES Y METODOS	23
1. Colecta de semillas	
2. Germinación	
2.1 Germinación en el laboratorio	
Procedimientos generales	
Semillas almacenadas en laboratorio	
Semillas desenterradas del Pedregal	
Exploración de las semillas al Microscopio Electrónico de Barrido	
Semillas colectadas en el 2000	
Análisis estadísticos	
2.2 Germinación en condiciones naturales	
Selección de plantas nodriza	
Preparación de los recipientes	
Distribución de los recipientes	
Germinación de semillas desenterradas	
Análisis de regresión de la relación entre la germinación en el Pedregal y la temperatura del suelo	
3. Supervivencia	
Análisis estadístico	

4. Crecimiento	
Análisis estadístico	
V. RESULTADOS	35
1. Germinación	
Semillas almacenadas en el laboratorio	
Semillas desenterradas del Pedregal	
Exploración de las semillas al Microscopio Electrónico de Barrido	
Germinación en el Pedregal y su relación con la temperatura del suelo	
Semillas colectadas en el 2000	
2. Supervivencia	
3. Crecimiento	
Peso seco	
Cociente raíz:vástago	
Tasa relativa de crecimiento	
VI. DISCUSIÓN	72
1. Germinación	
2. Supervivencia	
3. Crecimiento	
VII. CONCLUSIONES	85
VIII. REFERENCIAS	86
IX. ANEXO	94

RESUMEN

La Reserva del Pedregal de San Angel es uno de los pocos refugios de la gran biodiversidad que albergaba El Pedregal en su extensión original, la cual disminuyó drásticamente debido a la constante expansión de la Ciudad de México, por lo que es de gran importancia desarrollar estudios de la ecología de las especies que allí habitan. Entre ellas se encuentra *Opuntia tomentosa*, uno de los nopales de amplia distribución en el Valle de México, cuya presencia en la Reserva puede representar una parte importante de la dieta de aves y mamíferos pequeños que se alimentan de los frutos de esta especie.

En el presente estudio se investigó la respuesta germinativa de semillas de *O. tomentosa* colectadas en 1998. En experimentos en el laboratorio, se determinó el efecto de tratamientos de escarificación con ácido sulfúrico, aplicación de ácido giberélico, calidades de luz, remojo en agua, aplicación de calor seco y estratificación, así como el efecto de la edad de las semillas y de las condiciones de almacenamiento (en el laboratorio o enterradas en tres sitios de la zona en estudio). En experimentos en el Pedregal, se evaluó el efecto de la permanencia de las semillas en el suelo en sitios con diferentes condiciones microambientales, en la germinación durante los años 1998 al 2000. Se evaluó también el requerimiento para la germinación del efecto de nodricismo, lo cual se ha reportado para muchas especies de cactáceas de México, para ello, se colocaron semillas de *O. tomentosa* debajo y fuera de la sombra de distintas especies arbóreas presentes en la zona en estudio.

Se encontró que las semillas producidas en 1998 presentaron dos tipos de latencia: una latencia endógena (por inmadurez fisiológica del embrión) y una exógena (por la restricción mecánica impuesta por la cubierta seminal y el funículo), que en conjunto produjeron una latencia compleja o combinada. Con el paso del tiempo, y dependiendo de las condiciones de almacenamiento, los requerimientos de la especie cambiaron, lo cual dio lugar a una respuesta polimórfica en su germinación, que se expresó en los experimentos de laboratorio y del Pedregal. Este polimorfismo se volvió a comprobar al obtener un comportamiento germinativo distinto con semillas colectadas en el 2000, las cuales presentaron únicamente una latencia exógena. En el Pedregal se encontró también un efecto benéfico de la permanencia en el suelo debido a la interacción de factores bióticos y abióticos, entre ellos, se detectó por medio de la exploración de semillas en el microscopio electrónico de barrido, la destrucción parcial de la cubierta seminal debida a la acción de hongos del suelo, lo cual promovió significativamente su germinación.

Se discute la importancia de la respuesta germinativa polimórfica en la formación de bancos de semillas persistentes, como un mecanismo de reclutamiento de nuevos individuos en épocas favorables para asegurar la permanencia de la especie. También se pone de manifiesto la importancia de la interacción de los factores bióticos y abióticos durante el enterramiento y la necesidad de un tiempo de post-maduración que varía dependiendo del momento en que cada fracción de la población de semillas pierde la latencia.

Con el fin de determinar si existía un efecto de las condiciones de germinación en el desempeño posterior de las plantas en el Pedregal, se evaluó la sobrevivencia de plantas germinadas en tres condiciones: 1) en el laboratorio, 2) en el Pedregal, con la influencia de la sombra de un árbol nodriza y 3) en el Pedregal, sin nodriza. También se evaluó si el efecto de las condiciones de germinación (en las mismas condiciones que el experimento de sobrevivencia) se expresaba en el crecimiento; en este caso, se colocaron en dos condiciones de crecimiento: en el Pedregal y en una casa de sombra. Se encontró que las plantas germinadas y crecidas en el Pedregal presentaron mayores porcentajes de sobrevivencia, así como una mayor acumulación de biomasa total.

Se propone que las plantas germinadas en el Pedregal presentan una preaclimatación a las condiciones ambientales de este sitio, pudiendo expresarse en una mayor sobrevivencia. También se resalta la capacidad de aclimatación de las plantas a las condiciones de crecimiento, independientemente del sitio de germinación, probablemente a través de mecanismos morfológicos y fisiológicos. Se menciona la necesidad de realizar un mayor número de estudios que aborden los temas que se discuten en el presente, entre ellos destacan aquéllos que investiguen la variación en el comportamiento germinativo de semillas producidas en el mismo año y/o diferentes, así como la exploración más detallada de los factores ambientales que intervienen en la pérdida de la latencia durante la estancia en el suelo y los mecanismos morfológicos y fisiológicos de la aclimatación de las plantas a las condiciones de crecimiento.

INTRODUCCION

El Pedregal de San Angel se originó hace aproximadamente 2,000 años por la erupción del volcán Xitle, contaba con una extensión original de 80 km², la cual se ha reducido dramáticamente por la creciente urbanización de la Ciudad de México. La Reserva Ecológica del Pedregal de San Angel es uno de los últimos refugios de la gran biodiversidad que había en la extensión original del Pedregal, la cual albergaba a más de la mitad de las especies de plantas, la tercera parte de las de aves y el 40% de las de mamíferos de la Cuenca de México (Carrillo-Trueba, 1995).

Se han realizado estudios florísticos en la Reserva (Rzedowski, 1954; Valiente-Banuet y de Luna, 1990) por lo que se conocen relativamente bien cuáles son las especies que allí habitan, pero es necesario desarrollar estudios de su ecología y ciclos de vida, en especial de las primeras etapas del ciclo de vida (germinación, establecimiento, etc.), ya que de su éxito depende el desarrollo de las siguientes. Esto es de particular importancia para aquellas especies que han sido sometidas a cualquier tipo de explotación por el hombre.

La familia Cactaceae está representada por cinco especies en la Reserva del Pedregal: tres de ellas son relativamente abundantes (*Opuntia tomentosa*, *Opuntia robusta* y *Mammillaria magnimama*) y las otras dos prácticamente han desaparecido de la zona (*Mammillaria sanangelensis* y *Opuntia tunicata*) debido al saqueo que ha sufrido la Reserva. *Opuntia tomentosa*, conocida de diversas localidades en la Cuenca de México y la Meseta Central, ha sido uno de los nopales más cultivados debido a que en gran parte de su área de distribución carece de espinas en sus cladios, o tiene muy pocas, sin embargo la población del Pedregal si las presentan (Bravo-Hollis, 1978).

Se ha demostrado que muchas especies de cactáceas, tienen dentro de sus requerimientos germinativos, el efecto de nodricismo, que consiste en que una planta "nodriza" le proporcione sombra, protegiendo a la semilla y a la plántula de temperaturas extremas, disminuyendo la evaporación de la humedad del suelo y reduciendo la irradiación directa (Steenbergh y Lowe, 1969; Franco y Nobel, 1989; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991). A partir de observaciones personales se hipotetizó que *O. tomentosa* requiere el efecto de nodricismo, ya que numerosas plántulas y plantas de mayor tamaño, se encuentran creciendo cerca de individuos de *Buddleja cordata* (conocida comúnmente como tepozán) o protegidas por la sombra que proyectan piedras y bardas.

Es muy probable que las especies de *Opuntia* que habitan en el Pedregal tengan una gran importancia ecológica dentro de la comunidad, ya que sus frutos pueden representar una fuente importante de alimento para diversas especies animales, algunas de las cuales pueden actuar como agentes dispersores de sus semillas.

Considerando que la germinación, sobrevivencia y crecimiento, así como su relación con el nodricismo, y la importancia ecológica de esta especie son aspectos de gran interés para la comunidad de la Reserva, se decidió abordar en este estudio diferentes aspectos de la ecofisiología de su germinación y del establecimiento de sus plántulas.

OBJETIVOS GENERALES

- I. Determinar los requerimientos germinativos de *O. tomentosa* en condiciones de laboratorio, utilizando diferentes tratamientos de escarificación, luz, temperatura y concentraciones de ácido giberélico.
- II. Determinar el efecto del tiempo y de las condiciones de almacenamiento en los requerimientos germinativos de *O. tomentosa*, tanto en condiciones de laboratorio como en la Reserva del Pedregal de San Angel.
- III. Evaluar la existencia del efecto de nodricismo en la germinación y establecimiento temprano de *O. tomentosa*, en la Reserva del Pedregal de San Angel.
- IV. Cuantificar la sobrevivencia y la tasa relativa de crecimiento de *O. tomentosa* en su ambiente natural y comparar la tasa relativa de crecimiento con la obtenida en condiciones de casa de sombra.

OBJETIVOS PARTICULARES

- I.1 Determinar la respuesta germinativa de semillas de *O. tomentosa* sometidas a diferentes tiempos de escarificación (desde 1min hasta 1.5 hr) en el laboratorio.
- I.2 Determinar la respuesta germinativa de semillas de *O. tomentosa* a diferentes condiciones de luz (blanca, rojo lejano y oscuridad) en el laboratorio.
- I.3 Determinar la respuesta germinativa de semillas de *O. tomentosa* a temperatura constante (24 °C) y a temperatura alternante (20 - 35 °C) en el laboratorio.
- I.4 Determinar la respuesta germinativa de semillas de *O. tomentosa* a diferentes concentraciones de ácido giberélico (0, 1000 y 2000 ppm) en el laboratorio.
- I.5 Determinar la interacción de los factores arriba mencionados en la germinación de *O. tomentosa*.
- II.1 Comparar la respuesta germinativa de semillas de *O. tomentosa* recién colectadas, almacenadas en el laboratorio y desenterradas del Pedregal, en condiciones de laboratorio.
- II.2 Comparar la respuesta germinativa de semillas de *O. tomentosa* recién colectadas, almacenadas en el laboratorio y desenterradas del Pedregal, en condiciones naturales.

- III.1 Determinar la respuesta germinativa de semillas de *O. tomentosa*, colocadas bajo la sombra y fuera de la sombra de seis especies arbustivas y/o arbóreas presentes en el Pedregal de San Angel.
- IV.1 Determinar los porcentajes de sobrevivencia de plantas de *O. tomentosa* en el Pedregal de San Angel, que provengan de semillas germinadas en condiciones naturales y en el laboratorio
- IV.2 Determinar el peso seco, el cociente raíz:vástago y la tasa relativa de crecimiento de plantas de *O. tomentosa* en casa de sombra y en el Pedregal, que provengan de semillas germinadas en condiciones naturales y en el laboratorio.

HIPOTESIS

- Las semillas de *Opuntia tomentosa* tienen requerimientos específicos de escarificación, luz, temperatura y concentraciones de hormonas para germinar en el laboratorio.
- Las condiciones y el tiempo de almacenamiento de las semillas modifican los requerimientos iniciales de la especie para su germinación.
- El microclima en el cual se encuentran las semillas en condiciones naturales influye en su respuesta germinativa.
- Las condiciones ambientales del sitio de germinación de las semillas y las del sitio de crecimiento de las plantas, afectan la sobrevivencia y el crecimiento de las plantas.

I. ANTECEDENTES

1. GERMINACION Y LATENCIA

La semilla es la estructura portadora, protectora y dispersora del material genético (Fenner, 1985) que ocupa una posición crítica dentro de la historia de vida de las plantas superiores, ya que sus características fisiológicas y bioquímicas determinan, entre otros factores, el éxito en el establecimiento de un individuo de la siguiente generación (Bewley y Black, 1994).

Para que una semilla germine se deben cumplir una serie de condiciones tanto intrínsecas (ruptura de latencia, viabilidad), como ambientales o externas: cantidad adecuada de humedad, temperatura, concentración de gases, y luz, en algunos casos (Bewley y Black, 1994). Los requerimientos varían de especie a especie y pueden estar influenciados por factores genéticos, maternos y/o ambientales como la edad de la planta madre, posición de la semilla dentro del fruto, duración del día y temperaturas que predominaron durante la maduración de la semilla (Guterman, 1980-81), por lo que diferentes lotes de semillas de la misma especie pueden ser sensibles de manera diferencial a las condiciones ambientales (Roach y Wulff, 1987).

El proceso de la germinación inicia con la entrada de agua a la semilla (imbibición) y termina con el alargamiento del eje embrionario, haciéndose visible la radícula (Bewley y Black, 1994). Lo anterior se presenta en tres etapas sucesivas y que incluyen numerosos eventos como: hidratación de proteínas, cambios estructurales subcelulares, aumento en la tasa metabólica y respiratoria, síntesis de macromoléculas, alargamiento y división celular, traslocación y asimilación de reservas (Bewley, 1997).

Cuando una semilla viable que se encuentra en condiciones adecuadas de humedad y temperatura no germina, se dice que está en un estado de latencia, a diferencia de las semillas quiescentes, para las cuales la falta de agua es el único factor que impide la germinación (Baskin y Baskin, 1998).

Se han propuesto varias clasificaciones de tipos de latencia (p.e. Barton, 1965; Nikolaeva, 1977; Bewley y Black, 1982; Mayer y Poljakoff-Mayber, 1982; citados en Bradbeer, 1988); pero aquí se adoptará la de Harper (1957, citada en Murdoch y Ellis, 1992), ya que toma en cuenta el comportamiento de la latencia en la naturaleza. Este autor la divide en: *innata* o *endógena*, *impuesta* o *exógena* e *inducida* o *secundaria*.

La latencia *innata* o *endógena* se presenta cuando existe algún impedimento fisiológico de la semilla para germinar, por inmadurez del embrión o la presencia de inhibidores químicos, y puede romperse con la aplicación de ácido giberélico (AG_3), tiempo de post-maduración, estratificación, etc. La latencia *impuesta* o *exógena* está controlada por características físicas muy específicas del ambiente como la luz y/o la temperatura y se presenta en semillas que se encuentran en el suelo, las cuales germinan por alguna perturbación que modifique el ambiente que rodea a la semilla. Por último, la latencia *inducida* o *secundaria* se observa en semillas inicialmente aptas para germinar, pero que entran en latencia cuando se encuentran en un medio desfavorable y se caracteriza por la persistencia del estado latente, que en algunos casos se rompe por estímulos hormonales o cambios drásticos de humedad y/o temperatura. A diferencia de la latencia impuesta, no se pierde inmediatamente después de que se han removido los factores que la indujeron (Vázquez-Yanes *et al.*, 1997).

2. DISPERSION

La dispersión de las semillas tiene un papel primordial en la sobrevivencia y la adaptación de las especies. Chambers y MacMahon (1994) describen dos fases de este proceso: la fase I involucra cualquier mecanismo de dispersión biótico (de forma pasiva interna/externa o activa) o abiótico (viento, gravedad), por medio del cual una semilla se mueve o es transportada de la planta madre a una primera superficie; la fase II incluye los movimientos horizontales y verticales de las semillas, provocados por factores bióticos y abióticos que llevan a las semillas a una segunda posición en el espacio.

En la fase II los movimientos de las semillas están influenciados abióticamente por el viento y la lluvia, especialmente en zonas donde la vegetación es escasa (matorrales y desiertos). En estas zonas la distribución de semillas es muy heterogénea debido a la acumulación de materiales por arrastre debajo de los árboles, por lo que en unos sitios se forman agregados o "parches" de semillas y en otros la frecuencia de semillas es muy baja (Kemp, 1989). Las características del suelo, como la cantidad y tipo de sedimentos, también son factores que influyen en la movilidad de las semillas (Chambers y MacMahon, 1994). Entre los factores bióticos, los animales tienen efectos directos e indirectos en el movimiento vertical de las semillas, por ejemplo, los escarabajos pueden enterrar semillas recién llegadas al suelo o desenterrar las que ya existían con anterioridad, otros pueden tener asociaciones mutualistas con las plantas al funcionar como dispersores, o antagónicas, al depredar sus semillas (Baskin

y Baskin, 1989; 1998). Se ha demostrado en varios trabajos que las hormigas, las aves y los mamíferos son los principales dispersores de semillas (González-Espinoza y Quintana-Ascencio, 1986).

El beneficio que significa la dispersión de las semillas en la adecuación de la planta, depende en gran medida del micrositio en donde éstas son depositadas. En ambientes áridos, las pequeñas depresiones y fisuras del suelo resultan más favorables ya que la humedad es mayor. Asimismo, el enterramiento de los animales excavadores puede favorecer el establecimiento al reducir la desecación y disminuir la probabilidad de depredación (Chambers y MacMahon, 1994). Por otra parte, debido a que algunas semillas requieren condiciones ambientales específicas para salir del estado latente, los micrositios de dispersión y los movimientos secundarios determinan también el éxito en la germinación (Baskin y Baskin, 1998). Un dispersor eficiente es aquél que transporta a la semilla a un sitio favorable en el hábitat (sitio seguro, Harper, 1977). Un micrositio seguro se define por sus atributos relacionados con la germinación, así como por su relación con la abundancia de depredadores, patógenos y disturbios (Augspurger, 1983; Murray, 1986).

3. EL AMBIENTE DE LAS SEMILLAS EN EL SUELO

Con la llegada de las semillas al suelo, se encuentran con un conjunto de factores bióticos y abióticos que representan el ambiente en el cual permanece mientras se encuentra en el banco de semillas. Al conjunto de semillas viables presentes en un hábitat se le conoce como banco de semillas (Baskin y Baskin, 1998). Thompson y Grime (1979) describieron cuatro tipos de bancos, dos temporales (tipos I y II, en los cuales las semillas producidas en un determinado tiempo no son viables por más de un año) y dos persistentes (tipos III y IV, en donde las semillas son viables por más de un año). Walck *et al.* (1996, citado en Baskin y Baskin, 1998) sugirieron que sería más correcto describirlos en función de las épocas de germinación en lugar de la edad de las semillas.

Las características fisiológicas de la latencia de las semillas son muy importantes para determinar el tipo de banco que forma cada especie. Algunas semillas presentan latencia secundaria o ciclos de latencia/no latencia que varían de acuerdo al ciclo de vida y al hábitat de cada especie (Baskin y Baskin, 1998).

Las características morfológicas de la semilla pueden tener tanto un efecto en la longevidad y la latencia de las semillas como en su posición dentro del banco. En general, las

semillas pequeñas que poseen cubiertas seminales lisas tienen altas probabilidades de formar bancos de semillas persistentes (Baskin y Baskin, 1998).

Los factores bióticos del suelo pueden ser determinantes para la permanencia de las semillas en el banco del suelo. Existen pocos trabajos en la literatura que estudien el efecto del ataque de patógenos en las semillas que se encuentran en el banco de semillas (Chambers y MacMahon, 1994; Baskin y Baskin, 1994; 1998). Se ha reportado que la presencia de hongos y bacterias del suelo puede estimular o disminuir la germinación de semillas (Clay, 1987; citado en Baskin y Baskin, 1998) y puede alterar la sobrevivencia de las plantas posterior a la germinación (Crist y Friese, 1993). En los aquenios de *Fragaria ananassa*, la germinación se vio favorecida por la presencia de varias especies de hongos (Guttridge *et al.*, 1984; citado en Baskin y Baskin, 1998).

También los espacios aéreos del suelo son importantes para el banco de semillas. Algunos hongos y bacterias pueden dañar y/o causar la muerte de las semillas debido a la producción de enzimas que destruyen compuestos específicos de la semilla, toxinas que causan la inhibición de la germinación, ruptura de membranas, etc. Sin embargo, la presencia de un microorganismo puede también inhibir el crecimiento de otros (Baskin y Baskin, 1998). En semillas de *Hordeum vulgare* la exposición a un medio de cultivo libre de nitrógeno con *Azotobacter chroococcum* promovió su germinación (Harper y Lynch, 1980; citado en Baskin y Baskin, 1998).

Para semillas con testa dura o impermeable, se han encontrado datos contradictorios sobre el efecto de los microorganismos del suelo como escarificadores naturales, así como sobre el papel de la escarificación ácida provocada por los animales al ingerir los frutos y el de la escarificación mecánica debida al choque contra rocas u otros objetos duros (Boesewinkel y Bowman, 1984; 1995; Baskin y Baskin, 1998). En familias como Malvaceae, Fabaceae (subfamilia Papilionoideae) y Convolvulaceae, los estudios anatómicos de semillas han demostrado que la porción que se hace permeable es una región específica de la cubierta, en lugar de toda la cubierta seminal. Algunos autores como Baskin y Baskin, (1998) atribuyen mayor importancia al efecto de los cambios drásticos de temperatura, a las temperaturas altas y a los cambios de humedad en la ruptura de esta región específica de la semilla.

4. GERMINACION EN CACTACEAS

La luz puede tener un efecto estimulante y/o ser estrictamente necesario para la germinación de *Carnegiea gigantea* (Alcorn y Kurtz, 1959), *Stenocereus thurberi* (McDonough, 1964), *Melocactus curvispinus* (Arias y Lemus, 1984), *Ferocactus histrix* (Del Castillo, 1986) y *Stenocereus griseus* (López-Gómez y Sánchez-Romero, 1989), mientras que este requerimiento puede limitarse a ciertos intervalos de temperatura, como en *Cereus jamacaru* (Arias y Lemus, 1984) y *Melocactus violaceus* (Dau y Labouriau, 1974) o ser indiferente para la germinación de *Pereskia aculeata* (Dau y Labouriau, 1974).

Rojas-Aréchiga *et al.* (1997) sugieren que el fotoblastismo puede estar asociado a la forma de vida de las cactáceas debido a efectos maternos asociados con la temperatura del suelo y el ambiente, ya que las especies columnares estudiadas por ellos (*Pachycereus hollianus*, *Cephalocereus chrysacanthus* y *Neobuxbaumia tetetzo*) tuvieron un comportamiento indiferente a la luz, mientras que las barreliformes (*Echinocactus platyacanthus*, *Ferocactus flavovirens*, *Ferocactus robustus* y *Ferocactus recurvus*) fueron fotoblásticas positivas.

Se ha visto que la adición de AG₃ sustituye los requerimientos de luz en la germinación en oscuridad y/o estimula la germinación en luz blanca en algunas especies como *C. gigantea* (Alcorn y Kurtz, 1959) y *S. thurberi* (McDonough, 1964). En otros estudios el uso de esta hormona en concentraciones desde 500 hasta 2000 ppm ha estimulado la germinación en oscuridad de algunas especies de cactáceas (Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000).

Las semillas de cactáceas tienen una amplia respuesta a la temperatura, como se ha demostrado en los trabajos pioneros realizados por Zimmer (1965-1971, citados en Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000), quien investigó este efecto en 25 especies, en un intervalo de 10 a 30 °C. Trabajos posteriores con diferentes géneros de cactáceas, indican que las temperaturas entre 17 y 34 °C son favorables para la germinación, con valores óptimos cerca de los 25 °C (Nobel, 1988).

Se ha propuesto que las temperaturas alternantes tienen efectos benéficos en la germinación de algunas especies de cactáceas (Fearn, 1981; Godínez-Alvarez y Valiente-Banuet, 1998), pero otros trabajos señalan que no hay diferencias significativas entre el uso de temperaturas constantes y alternantes y/o no la favorecen, como en el caso de *Opuntia phaeacantha* var. *discata* y *Opuntia lindheimeri* (Potter *et al.*, 1984), *Ferocactus spp.*, *P. hollianus*, *E. platyacanthus* y *N. tetetzo* (Godínez-Alvarez y Valiente-Banuet, 1998; Rojas-Aréchiga *et al.*, 1998).

Por otra parte, se ha detectado la presencia de inhibidores en la cubierta seminal de semillas de *O. phaeantha* var. *discata* y *O. lindheimeri* (Pilcher, 1970; Potter *et al.*, 1984), *S. griseus* (Williams y Arias, 1978), *M. curvispinus* (Arias y Lemus, 1984), *Stenocereus gummosus* (León de la Luz y Domínguez-Cadena, 1991) y *Opuntia joconostle* (Sánchez-Venegas, 1997), ya que al ser lavadas en agua corriente o remojadas en agua por diferentes periodos de tiempo, se obtienen mayores porcentajes de germinación con respecto a semillas que no recibieron ese tratamiento.

Se han reportado estudios en los cuales la germinación de diferentes especies de cactáceas puede aumentar o disminuir después de pasar por el tracto digestivo de aves, reptiles y mamíferos dependiendo del grado de deterioro causado en la cubierta seminal (Potter *et al.*, 1984; González-Espinoza y Quintana-Ascencio, 1986; Mandujano *et al.*, 1997; Godínez-Alvarez y Valiente-Banuet, 1998).

La escarificación química incrementa la germinación de *Opuntia edwardsii*, *O. phaeantha* var. *discata* y *O. lindheimeri*, al escarificar las semillas con ácido sulfúrico concentrado de 30 a 90 minutos (Potter *et al.*, 1984). En otras especies como *Echinocactus grusonii*, *E. platyacanthus* (De la Rosa-Ibarra y García, 1994), *Ferocactus peninsulæ* (Romero-Schimdt *et al.*, 1992) y *Pachycereus pringlei* (Nolasco *et al.*, 1996), se requieren tiempos menores de escarificación para promover la germinación, mientras que en *O. joconostle* (Sánchez-Venegas, 1997) se obtienen mejores resultados con escarificación mecánica.

La inmadurez del embrión es otro factor que puede provocar la latencia en algunas semillas de cactáceas, como ha sido reportado para las semillas de *Opuntia rastrera* (Mandujano *et al.*, 1997), que necesitan un periodo de post-maduración para germinar, lo cual también tiene implicaciones en la formación de bancos de semillas de esta especie. Otras especies del género *Opuntia* (como *O. compressa* y *O. macrorhiza*) que habitan regiones templadas necesitan un periodo de estratificación para obtener porcentajes de germinación mayores al 60% (Baskin y Baskin, 1977).

5. EFECTO DE NODRICISMO

Los principales factores que determinan el efecto de nodricismo son: la protección contra la radiación solar, las temperaturas extremas y la disminución de la evaporación de la humedad del suelo en etapas tempranas críticas para la germinación y el desarrollo de la planta. Se ha encontrado que puede haber diferencias de 16 °C entre la superficie del suelo bajo la planta nodriza y áreas abiertas (Franco y Nobeí, 1989; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991).

Este efecto se ha descrito en los desiertos de Sonora y Chihuahua y en el estado de Puebla en México, así como en regiones áridas de Iraq y otras partes del mundo, con plantas anuales y perennes que se refugian bajo la sombra de plantas perennes, para poder sobrevivir las condiciones extremas de estos ambientes (Valiente-Banuet *et al.*, 1991b).

En el Valle de Tehuacán, Puebla, se ha demostrado el efecto de nodricismo entre *Neobuxbaumia tetetzo* y la planta nodriza *Mimosa luisana* (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Valiente-Banuet *et al.*, 1991b). Asimismo se han detectado patrones de distribución de cactáceas columnares (*N. tetetzo*, *Cephalocereus hoppenstedtii*) y globosas (*Mammillaria colina*, *Mammillaria casoi* y *Coryphanta pallida*) con respecto a diferentes especies de plantas perennes, que indican la existencia del efecto de nodricismo en el Valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla (Valiente-Banuet *et al.*, 1991a).

6. SOBREVIVENCIA Y ANALISIS DE CRECIMIENTO

Al incremento en peso seco, volumen, longitud o área que involucra división, expansión y/o diferenciación de células se le denomina crecimiento. La tasa de crecimiento de una planta es el resultado de la información contenida en su material genético y del ambiente en el cual se desarrolla (Lambers *et al.*, 1998).

El crecimiento de una planta puede ser analizado a nivel del individuo completo o de sus diferentes órganos y células. El primer enfoque permite observar el incremento total en peso seco y su distribución entre los diferentes órganos de la planta, es decir, el patrón de asignación de recursos. Con el segundo se pueden hacer comparaciones de las tasas de crecimiento de órganos de diferentes individuos (Lambers *et al.*, 1998).

Para ambos enfoques existen dos tipos de análisis: el clásico y el funcional (Hunt, 1982). El análisis clásico contempla dos cosechas destructivas de un gran número de plantas, una al inicio del experimento y otra al final, mientras que en el análisis funcional se realizan más cosechas en intervalos de tiempo regulares y utilizando un menor número de plantas por cosecha (Kozłowsky y Pallardy, 1997).

Entre los parámetros para el análisis de crecimiento están el índice de área foliar (LAI), la tasa neta de asimilación (NAR), el área foliar específica (SLA), la tasa relativa de crecimiento (RGR), y el cociente raíz vástago (R:V). La RGR se define como la velocidad de incremento de la biomasa en el tiempo, en función de la biomasa existente. El patrón de asignación de biomasa a la parte aérea (estructuras de captación de carbono) respecto a la parte subterránea

(estructuras de captura de agua y nutrientes) se puede conocer mediante el cociente R:V (Evans, 1972).

Existen varias propuestas acerca de los patrones de crecimiento de las plantas dependiendo del grado de perturbación y/o estrés que enfrentan (Grime, 1979; Geiger y Servaites, 1991; Chapin *et al.*, 1993). De acuerdo con Grime *et al.* (1986), las respuestas plásticas constituyen un grupo de características que están relacionadas de manera predecible a un tipo de ambiente.

La tolerancia al estrés es una estrategia denominada estrategia S (Grime, 1979) que se caracteriza por la formación de órganos de vida larga que facilitan la explotación rápida y temporal de los recursos. Está asociada a una baja plasticidad morfogenética, ya que la mayoría de los cambios son fisiológicos; bajas tasas de crecimiento, bajo secuestro y recambio de nutrientes y fuertes defensas contra herbívoros (Grime, 1979).

Por otra parte, Chapin (1991) y Chapin *et al.* (1993) mencionan que existe un Síndrome de Resistencia al Estrés (SRS), el cual es una estrategia adaptativa para enfrentar ambientes estresantes y presenta un conjunto de características comunes (bajas tasas de crecimiento, de absorción de nutrientes y de recambio de tejidos, altas relaciones raíz:vástago y altas concentraciones de metabolitos secundarios) como una respuesta integrada al estrés.

7. SOBREVIVENCIA Y CRECIMIENTO EN CACTACEAS

La mayoría de los estudios de crecimiento en cactáceas se han realizado con especies de importancia económica, como *Opuntia ficus-indica*, la cual puede alcanzar una productividad anual en cultivo comparable a la de plantas C₄ (Nobel *et al.*, 1992). Se han dado varios enfoques en los estudios de la fisiología y ecología del crecimiento de las plantas de este género. Por ejemplo, en *O. ficus-indica* se han realizado estudios de índole fisiológico, como las relaciones hídricas de raíces en condiciones de sequía (Dubrovsky *et al.*, 1998), la respuesta enzimática en diferentes concentraciones de CO₂ (Nobel *et al.*, 1996) con implicaciones al cambio climático global (Nobel, 1996), la traslocación de nutrientes durante la formación de nuevos cladios (Wang *et al.*, 1997) y el efecto de la sequía, las concentraciones elevadas de CO₂ y la sombra en el crecimiento de cladios (Luo y Nobel, 1993). En *Opuntia ellisiana*, se analizó la eficiencia en el uso del agua durante una temporada completa de crecimiento (Huijen y Felker, 1997).

Por otra parte, se han realizado varios estudios ecológicos con especies silvestres en su hábitat natural. En general, el crecimiento de las especies silvestres de *Opuntia* es muy lento comparado con el de las especies comerciales. Baskin y Baskin (1977) estudiaron la sobrevivencia y el crecimiento en longitud de plantas de *O. compressa* durante un periodo de 5 años, al cabo del cual se obtuvo un 100% de mortalidad de las plantas. El crecimiento de *Opuntia fragilis* se analizó con base en los efectos directos e indirectos de la herbivoría y la competencia por recursos con otras especies (Burguer y Louda, 1994; 1995). El crecimiento *Opuntia excelsa* se ajusta a un modelo con forma de campana en función del tamaño de la planta (Bullock y Martijena, 1998). En estos dos últimos estudios se consideró al crecimiento como la producción de nuevos cladidos. Mandujano *et al.* (1998) estudiaron el establecimiento de *O. rastrera* en condiciones naturales y en invernadero en diferentes condiciones de luz, disponibilidad de luz y ataque de herbívoros.

En estudios que involucran especies de otros géneros se ha observado que la sobrevivencia de *Cephalocereus hoppenstedtii*, *C. chrysacanthus*, *Stenocereus stellatus* y *Wilcoxia viperina* (Alvarez y Montaña, 1997) y el crecimiento de *P. hollianus* y *N. tetetzo*, se ven afectados significativamente por las características del suelo en el que crecen y/o por las condiciones de iluminación a las que son sometidas en condiciones naturales y en casa de sombra (Godínez-Alvarez y Valiente-Banuet, 1998).

II. DESCRIPCION DEL AREA DE ESTUDIO

1. LOCALIZACION

El Pedregal de San Angel está situado en la parte suroeste de la Cuenca endorréica conocida comúnmente como Valle de México, que a su vez forma parte del Eje Neovolcánico Transversal. Su extensión actual se limita únicamente a las zonas de la Reserva del Pedregal de San Angel y a la Reserva de Lomas de Seminario, en el camino al Ajusco. Según el decreto de 1983, abarcaban en conjunto, una superficie de 1.24 km². En 1990 se aumentó a 1.46 km² y se redefinieron dos zonas: una núcleo y una de amortiguamiento, donde se incluyeron zonas aledañas al Instituto de Ecología, el Jardín Botánico y el Espacio Escultórico de la UNAM (Carrillo-Trueba, 1995).

2. GEOLOGIA

La erupción del volcán Xitle, sucedida aproximadamente hace 2000 años dio origen al Pedregal de San Angel. Este volcán se encuentra dentro de la Sierra del Chichinautzin, la cual se extiende desde el sur del Valle de México hasta Toluca (Carrillo-Trueba, 1995). El Xitle es un cono piroclástico de 100 m de altura (localizado a 3100 msnm) y 750 m de diámetro en la base y 350 m en el cráter. La lava que arrojó era poco viscosa y salió a la superficie por las bocas adyacentes al cono volcánico. Las primeras corrientes fueron abundantes y salieron del cono lateral al lado Oeste del Xitle (llamado Xicontle) en dirección al Ajusco, formando un pequeño valle. Luego la boca Norte arrojó lava que fluyó inicialmente en forma paralela a la primera corriente de lava y cubrió la cuesta que va hacia el Cerro Zacatépetl. Posteriormente un derrame del lado oriente creó una corriente que cubrió parcialmente al segundo derrame y luego se dirigió al Este (Rzedowski, 1954).

En conjunto los derrames le dieron una forma de riñón al Pedregal, que se puede dividir en dos lóbulos: Norte y Sur. El lóbulo Norte está entre los 2250 y 2350 msnm de altitud, el lóbulo Sur está entre los 2350 y 3100 msnm de altitud. Las lavas del Pedregal son basaltos de olivino con microcristales de color gris oscuro, su espesor varía entre seis y diez m en la parte baja, sin embargo, puede ser mucho más delgado en otras partes. Su extensión original era de 15 km de longitud y 80 km² de superficie (Rzedowski, 1954).

Existen dos tipos de lavas: las cordadas y las rugosas. Las lavas cordadas tienen una superficie externa más o menos plana, con arrugas que señalan la dirección del derrame. Las lavas rugosas tienen una superficie muy irregular, pero son menos frecuentes los desniveles fuertes, las grietas y depresiones. En el Pedregal se cuenta con los dos, pero las porciones planas no sobrepasan unos cuantos metros cuadrados de extensión y están separadas por grietas y discontinuidades (Rzedowski, 1954).

La variedad del relieve: grietas, oquedades, cuevas, zonas planas, etc., originados por los derrames, propician que existan una gran cantidad de microambientes, lo que permite que el Pedregal sea una zona de una notable riqueza biológica, donde se han desarrollado diversas comunidades vegetales, y que se encuentra actualmente en un proceso de sucesión que aún no ha concluido (Carrillo-Trueba, 1995).

3. SUELO

El suelo se acumula en cualquier grieta, fisura y/o depresión, pero su espesor no sobrepasa generalmente unos cuantos centímetros, lo cual puede variar según la zona en que se está depositando. Su origen es principalmente eólico y orgánico, así como de otras fuentes de menor magnitud, como acarreo de tipo aluvial o humano y los productos de descomposición de la lava. Es de tipo arenoso-limoso, moderadamente ácido, posee una gran cantidad de materia orgánica, de potasio y calcio (provenientes de la descomposición de feldespatos) y es pobre en nitrógeno y fósforo aprovechables, ya que están inmovilizados por la materia orgánica (Rzedowski, 1954).

4. CLIMA

El Pedregal de San Angel tiene los rasgos climáticos característicos del Valle de México, entre ellos, un clima templado, sin estación fría pronunciada. De acuerdo con la clasificación de Köppen, el clima del Valle de México se designa con la fórmula Cwbg. La variación diurna de temperatura es muy notable. La precipitación se distribuye en una temporada lluviosa (mayo a octubre) y otra seca (noviembre a abril); los vientos dominantes son del NNW; la presión atmosférica y humedad absoluta son bajas (Rzedowski, 1954).

Según registros tomados de 1963 a 1992 en la estación climatológica dentro de Ciudad Universitaria, el total de días con lluvia varía entre 100 y 160, con un valor promedio de 121 días. La precipitación media anual es de 843 mm, de la cual, el 78% se concentra en los meses de junio a septiembre (Camacho-Salazar *et al.*, 1993a). La temperatura mínima se presenta en enero y la máxima en abril (Fig. 1, Camacho-Salazar *et al.*, 1993b, c).

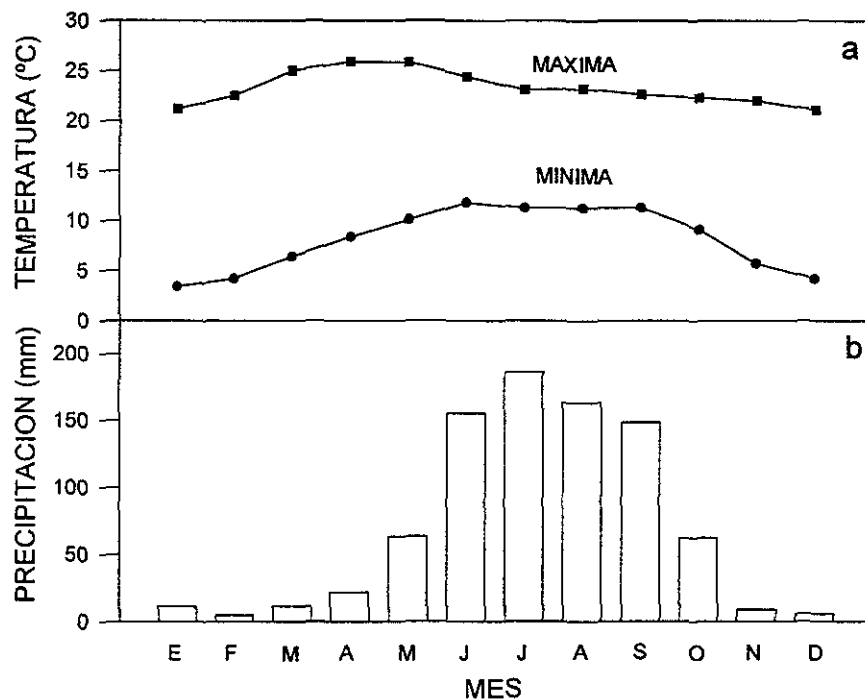


Figura 1. a) Temperatura mínima y máxima mensual (°C) y b) precipitación promedio mensual (mm), según registros realizados dentro de la estación climatológica de Ciudad Universitaria de 1963 a 1992. Datos tomados de Camacho-Salazar *et al.* (1993a, b y c).

5. FLORA

Rzedowski (1954) describió seis principales asociaciones vegetales presentes en la extensión original del Pedregal:

- *Quercetum rugosae fruticosum* (bosque de encino con dominancia de *Quercus rugosa*)
- *Quercetum centralis lavosum* (bosque de encino con dominancia de *Quercus centralis*)
- *Quercetum rugosae crassipedis* (bosque de encino con dominancia de *Q. rugosa* y *Quercus crassipes*)

- *Pinetum hartwegii* (bosque de pino con dominancia de *Pinus hartwegii*)
- *Pinetum teocote* (bosque de pino con dominancia de *Pinus teocote*)
- *Senecionetum praecocis* (matorral de palo loco, *Senecio praecox*)

La comunidad vegetal presente en la Reserva corresponde a la asociación *Senecionetum praecocis*, la cual se encuentra exclusivamente en ésta área, ya que el resto del Pedregal, en donde se encontraba ampliamente distribuida, ha desaparecido. Está constituida por 301 especies agrupadas en 61 familias de fanerógamas, de las cuales, las mejor representadas son Compositae, Gramineae y Leguminosae (Valiente-Banuet y de Luna, 1990); así como por otras especies de musgos, líquenes y helechos. La lava cordada puede considerarse como substrato típico, aunque no exclusivo (Rzedowski, 1954).

La asociación está constituida por un matorral xerófilo de estructura muy heterogénea, con los estratos arbustivo, herbáceo y rasante bien representados. La especie dominante es *S. praecox*, un arbusto de tallos engrosados pero flexibles, con un sistema radicular muy corto, lo que le permite crecer en lugares con poco espesor de suelo; sus flores amarillas aparecen en febrero y marzo (Rzedowski, 1954).

Otras especies muy abundantes que se encuentran en esta comunidad son, entre otras: *O. tomentosa*, *Eysenhardtia polystachya*, *Wigandia caracasana*, *Sedum oxypetalum*, *Dodonaea viscosa*, *Buddleja cordata*, representantes del estrato arbustivo y semiarbóreo; *Muhlenbergia robusta*, *Asclepias linaria*, *Bouvardia ternifolia*, *Tagetes peduncularis*, *Commelina coelestis*, *Begonia gracilis* y muchas otras especies que conforman el estrato herbáceo. Las herbáceas trepadoras están muy abundantemente representadas, como algunas especies de los géneros *Ipomoea*, *Dioscorea*, *Cologania*, etc. El estrato rasante está representado por individuos de los géneros *Buellia*, *Selaginella*, *Tagetes*, *Euphorbia*, *Desmodium*, *Marchantia*, etc. Finalmente la epífita más abundante es la bromeliácea *Tillandsia recurvata* (Rzedowski, 1954).

III. DESCRIPCION DE LA ESPECIE EN ESTUDIO

Opuntia tomentosa* S.D. var. *tomentosa

Opuntia tomentosa S.D. var. *tomentosa* es una planta arborescente, de tres a seis metros de altura, con copa irregular y abierta, tronco con corteza crustácea de 30 a 70 cm de ancho y hasta 220 cm de largo. Los cladios adultos son más o menos tres veces más largos que anchos, de 24 a 26 cm de largo y 8.5 a 10 cm de ancho; pubescentes, de color verde oscuro a verde grisáceo oscuro. Las areolas están distantes de 2 a 2.5 cm entre sí con lana de color gris negruzco y glóquidas de color amarillo oscuro. Las espinas generalmente están ausentes en las areolas inferiores, o bien, hay una o dos en las inferiores y hasta cuatro en las superiores, son de color grisáceo variegadas de amarillo. La epidermis presenta tricomas muy abundantes. Tiene flores tubulosas de color rojo que abren poco en la antesis, de aproximadamente 6 cm de largo y 5.5 cm de ancho, las anteras son dorsifijas y el filamento es de color rosa rojizo; el grano de polen es poliporado con muros verrucosos; el estilo es púrpura con seis a nueve lóbulos del estigma. Tienen frutos elipsoides, con cicatriz umbilical profunda, de 3.3 a 5 cm de largo y de 2.7 a 3 cm de ancho, con el pericarpelo de paredes delgadas de color rojo purpúreo, posee glóquidas abundantes distantes de 6 a 8 mm entre sí, de color castaño con espinas setosas. Las semillas son discoideas, de color amarillento, con arilo* ancho e irregular, de 4 a 6 mm de diámetro, con tricomas y drusas sobre la testa. Los nombres comunes de esta variedad son: "Nopal chacmacuero" y "nopal de San Gabriel" (Scheinvar, 1982; 1985).

El empleo del término arilo es incorrecto, en su lugar se debe referir al funículo, que es el tejido materno que rodea a la semilla desde etapas tempranas de su desarrollo (Márquez-Guzmán, com. pers.).

Distribución geográfica

Esta especie de nopal se encuentra en el Valle de México y la Meseta Central y ha sido exportada a Australia (Bravo, 1978). En el Valle de México se ha registrado en los municipios de Huehuetoca, Tepotzotlán, Atizapán de Zaragoza y Ecatepec de Morelos, en el Estado de México y en el Distrito Federal en las delegaciones de Xochimilco, Tlalpan y Coyoacán, principalmente en suelos basálticos y vegetación de matorrales xerófilos entre 2320 y 2575 msnm de altitud (Scheinvar, 1982; 1985).

IV. MATERIALES Y METODOS

1. COLECTA DE SEMILLAS

Se colectaron 275 frutos maduros de 12 individuos de *O. tomentosa* durante los meses de septiembre y principios de octubre de 1998. Se cortaron directamente del cladodio aquellos frutos que tuvieran el pericarpelo totalmente rojo y que no mostraran señales de daños provocados por frugívoros. Se colocaron en una bolsa de papel y se trasladaron inmediatamente al laboratorio para extraer las semillas el mismo día de colecta. Se retiró el pericarpelo y se presionó la pulpa para deshacer el fruto, posteriormente se lavaron con agua corriente durante 10 min para eliminar la pulpa. Se dejaron secar a la sombra por 24 h en el laboratorio en tamices de metal (Mont-Inox, No.12, 1.41 mm de criba). Por flotación se estimó el número de semillas que no eran viables. Para ello, se remojaron en agua cinco muestras de 100 semillas, se agitó y contó el número de semillas que flotaban por cada réplica. Para el total de semillas colectadas se colocaron en un recipiente grande con agua y se desecharon las semillas vanas. Las semillas se dejaron secar, se mezclaron y se guardaron en bolsas de papel a temperatura ambiente en el laboratorio (23 - 25 °C y 20-50 % de humedad relativa).

A principios de noviembre de 1998, una parte de las semillas de la misma colecta fueron enterradas dentro de bolsas de tela de organza colocadas a su vez en bolsas de tela plástica de mosquitero en tres sitios de la Reserva del Pedregal de San Angel. Los sitios de enterramiento corresponden a 1) bajo la sombra de un árbol, 2) sin vegetación y 3) junto a una roca. En las secciones restantes de este trabajo, estos sitios se nombrarán: sitio 1, sitio 2 y sitio 3, respectivamente. En cada sitio se enterró una bolsa con 3500 semillas aproximadamente, a una profundidad de 12 cm para evitar la depredación. Las semillas se desenterraron al inicio de la siguiente época de lluvias, a principios de junio de 1999. Al desenterrarlas se evitó el paso de la luz, colocando dos capas de papel aluminio de 1 m² sobre la superficie del suelo y se extrajeron junto con el suelo que estaba alrededor. Se secaron durante 60 h en un cuarto oscuro sobre un tamiz de metal (Mont-Inox No.12, 1.41 mm de criba). Posteriormente se lavaron con agua y se sumergieron 10 minutos en una solución de fungicida al 0.2% (Captan 50, [cis-N-[(triclorometil)tio]-4-ciclohexeno-1, 2-dicarboximida], AGM, México), se secaron y se almacenaron en el laboratorio en bolsas de papel, hasta su uso en experimentos posteriores.

Se registró la temperatura del suelo en la zona en estudio en distintas épocas de dos años consecutivos, en los meses de noviembre de 1998, marzo, junio y octubre de 1999. Todas las

mediciones fueron realizadas cada media hora durante un periodo de 24 horas por medio de sensores electrónicos (data loggers) Hobo Temp H01-001-01 (Onset Computer Corporation, Pocasset, MA, USA) colocados a una profundidad máxima de cinco cm, lo más cerca posible de los recipientes.

2. GERMINACION

2.1 GERMINACION EN EL LABORATORIO

Procedimientos generales

Los experimentos de laboratorio se llevaron a cabo en cámaras de ambiente controlado Biotronette Plant Growth Chamber 844 (LAB LINE Instruments, Inc.; Melrose Park, Illinois, USA) equipadas con lámparas de luz fluorescente de luz de día (Sylvania, F20T12/CW de 20W) y lámparas incandescentes tubulares (General Electric B9 de 25 W). El fotoperiodo fue de 12 h, con un cociente rojo (R):rojo lejano (RL) = 1.73 y una densidad de flujo fotónico de $33.21 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$.

Las semillas se sembraron en cajas de Petri sobre una placa de agar al 1% en agua. Para todos los tratamientos se hicieron 3 réplicas de 30 semillas cada una. Antes de sembrarlas se desinfectaron con una solución de hipoclorito de sodio al 15% y posteriormente con una solución de fungicida al 0.2% (Captan 50, [cis-N-[(triclorometil)tio]-4-ciclohexeno-1, 2-dicarboximida], AGM, México). La duración de todos los experimentos fue de 130 días. El criterio utilizado para considerar a las semillas germinadas fue la emergencia de la radícula y el hipocótilo. La germinación de cada réplica se registró de tres a cinco veces por semana. Se realizó una prueba inicial de germinación con las semillas colectadas en 1998, colocando 30 semillas en agar al 1% en una cámara a temperatura constante (24 °C).

Semillas almacenadas en el laboratorio

Escarificación

Tres semanas después de la colecta se sumergieron semillas en ácido sulfúrico concentrado (H_2SO_4 , Baker, México) durante 0,1, 3, 5, 30 y 45 minutos. Después se enjuagaron en agua

corriente durante 5 min y se remojaron en agua (30 min) para eliminar lo que pudo haber quedado de ácido. Posteriormente se germinaron a temperatura constante (24 °C) y alternante (20 - 35 °C), con un fotoperiodo de 12 h en luz blanca. La germinación se registró durante 50 días, posteriormente se les trasladó a un medio con ácido giberélico (AG₃) en 1500 ppm y se registró la germinación por 80 días más.

Semillas de dos meses de edad se remojaron en H₂SO₄ concentrado durante 0, 45 min, 1 h y 1.5 h. Se lavaron como se describió anteriormente y se germinaron a temperatura constante (24 °C) y alternante (20 - 35 °C), en tres condiciones de luz: luz blanca (adicionando al agar ácido giberélico G-7645 [Sigma, St Louis MO. USA] en dos concentraciones: 1000 y 2000 ppm), oscuridad (envueltas con dos capas de papel aluminio) y RL (colocando las semillas dentro de una caja construida con una capa de plexiglass rojo [serie 2424, Röhm y Hass, México] y una de plexiglass azul [serie 2423]).

Adicionalmente, cada tres meses, en tres ocasiones, se escarificaron semillas (0 y 1.5 h) que estaban almacenadas en laboratorio y se germinaron en luz blanca con AG₃ (0, 1000, y 2000 ppm) en la cámara de germinación a 24 °C.

Estratificación

Semillas escarificadas (0, 1.5 h) de siete meses de edad se sembraron en cajas de Petri y se expusieron durante un periodo de 21 días a una temperatura de 4 °C con luz blanca y con un fotoperiodo de 12 h. Posteriormente se colocaron en cámaras de germinación con temperatura constante (24 °C) o alternante (20 - 35 °C), utilizando como testigos semillas que no fueron expuestas a la temperatura baja, tanto escarificadas como sin escarificar.

El número de horas de exposición a 4 °C se calculó con base en el total de horas acumuladas con temperaturas menores o iguales a ésta, que se presentaron durante el invierno de 1998 en el Pedregal de San Angel, según el registro de un data logger (Campbell Scientific, 21X, Logan, Utah, USA) colocado a una altura de 1.5 m de la superficie del suelo, que midió la temperatura ambiental cada hora.

Tratamientos de remojo y calor seco

A semillas de nueve meses de edad se le aplicaron dos tratamientos, uno de remojo y otro de calor seco. El remojo en agua fue por: 0, 24, 48 y 72 h y se germinaron a temperatura constante (24 °C). A otras semillas se les aplicaron dos tratamientos de calor seco en un horno Osram (México), con un termoperiodo promedio de cuatro horas a la temperatura más alta: 1) 90 h a 60 °C durante 23 días y 2) 180 h a la misma temperatura durante 45 días. Después de cada

exposición a 60 °C las semillas se almacenaban en el laboratorio (23-25 °C y 40-50 % de humedad relativa). Una vez terminado el periodo de cada tratamiento las semillas se colocaron a temperatura constante (24 °C) y luz blanca en las cámaras de germinación.

El número total de horas de exposición a 60 °C se determinó con base en el tiempo en que se presentaron temperaturas mayores o iguales a 60 °C en la superficie del suelo en el Pedregal de San Angel, según los registros tomados cada media hora en periodos de un día en 21 sitios del Pedregal, realizados en los meses de noviembre de 1998 y marzo de 1999. Estos datos se correlacionaron con las mediciones de la temperatura del ambiente (sensor Vaisala, HMP 35C, Helsinki, Finlandia) registrados por un data logger (Campbell Scientific, 21X, Logan, Utah, USA) colocado a una altura de 1.5 m de la superficie del suelo, que midió la temperatura ambiental cada hora de manera ininterrumpida de diciembre de 1998 a abril de 1999.

Semillas desenterradas del Pedregal

Escarificación

Se expusieron tres réplicas de cada sitio de enterramiento de las semillas de ocho meses de edad al ácido sulfúrico (0, 45 min, 1h y 1.5 h) y sembradas en agar al 1% con ácido giberélico (0, 1000 y 2000 ppm) y como testigo se usó un lote de semillas almacenadas en laboratorio que se expusieron al ácido sulfúrico (0 y 1.5 h) y se sembraron con ácido giberélico (0, 1000 y 2000 ppm) en la cámara de germinación a temperatura constante (24 °C) y con luz blanca.

Efecto de la luz en la germinación

Se germinaron en agar al 1% tres réplicas de cada sitio de semillas desenterradas de 18 meses de edad, tres de las almacenadas en el laboratorio sin ningún tratamiento y tres de semillas almacenadas en laboratorio escarificadas por 1.5 h en temperaturas constante (24 °C) y alternante (20 - 35 °C) en luz blanca, oscuridad y RL.

Efecto de la edad de la semilla en la germinación

Una vez desenterradas las semillas y almacenadas en el laboratorio, aproximadamente cada dos meses, durante diez meses, se pusieron a germinar semillas de los tres sitios de enterramiento y semillas almacenadas en el laboratorio sin ningún otro tratamiento a 24 °C, con luz blanca.

Exploración de las semillas con el microscopio electrónico de barrido

Con el fin de explorar los cambios morfológicos de la cubierta seminal causados por algunos de los tratamientos utilizados en los experimentos de germinación, se observaron en un microscopio electrónico de barrido (JEOL, JSM-5310 LV) semillas que estuvieron bajo las siguientes condiciones: 1) almacenadas durante diez meses en laboratorio sin ningún otro tratamiento, 2) almacenadas el mismo tiempo y escarificadas con H₂SO₄ concentrado por 1.5 h, 3) enterradas ocho meses en el Pedregal, observadas dos meses después de haberlas desenterrado y 4) enterradas el mismo tiempo y escarificadas con H₂SO₄ concentrado por 1.5 h.

Semillas colectadas en el 2000

En octubre del año 2000, se colectaron semillas de 15 frutos de los mismos individuos de *O. tomentosa* que se colectaron en 1998, siguiendo la misma metodología. Se les aplicaron tratamientos de escarificación con H₂SO₄ concentrado en tiempos de 5 min a 2 h (0, 5, 10, 30 y 45 min, 1, 1.25, 1.5 y 2 h) y se germinaron con luz blanca a temperatura constante (24 °C) en agar al 1% durante 90 días.

Para investigar si las semillas absorbían agua o tenían una cubierta impermeable se realizó un experimento de imbibición. Se pesaron tres réplicas de 25 semillas por cada tratamiento en una balanza analítica (GA200D, OHAUS, Co., Florham Park, N.J., USA). Las mediciones se tomaron cuando estaban secas, después de remojarlas en 10 ml de agua por 5 min y después de escarificarlas durante 0, 5, 15, 30 y 45 min, 1, 1.25, 1.5 y 2 h, se sembraron en agar al 1% y se colocaron en una cámara de germinación a temperatura constante (24 °C). Cada 24 h, durante 10 días, se sacaban de la cámara y se pesaba cada réplica por separado. Para evitar registrar el peso del agua exterior, se retiraba el exceso de agua con papel absorbente. Se regresaban de inmediato al agar para evitar que se secan.

Análisis estadísticos

Cada réplica de la germinación acumulada en el tiempo se ajustó a un modelo exponencial sigmoide ($Y = a/(1 + \text{bexp}(-cx))$) con el programa Table Curve 2D versión 3 (AISN Software, Chicago, Illinois, USA). Previamente, se le realizó la transformación arcoseno al porcentaje de

germinación para cumplir con los supuestos del análisis de varianza (Zar, 1974). Con este ajuste se obtuvo la tasa máxima de germinación (con la primera derivada máxima) y el tiempo de latencia, es decir, el número de días necesarios para obtener el 1% de la germinación (Boas, 1983; Finkelstein y Carson, 1986). Para obtener el tiempo promedio de germinación se ajustó la primera derivada a un modelo gaussiano ($Y = A + B \exp(-0.5((x - C)/D)^2)$) utilizando el mismo programa. Con ello se obtuvo el día en que se presentó la máxima tasa de germinación (parámetro C) y la sincronía o uniformidad en la germinación (parámetro D) es decir, la desviación estándar de la curva. Los datos obtenidos de ambos ajustes (primera derivada máxima, tiempo de latencia, tiempo promedio, sincronía de la germinación) y el arcoseno del porcentaje final de germinación, se analizaron por medio de Análisis de Varianza Multifactoriales (MANOVA). Para las semillas colectadas en el año 2000 los datos se analizaron por medio de un Análisis de Varianza de una vía (ANOVA), ya que el único factor de variación era el tiempo de escarificación.

En el caso de las semillas almacenadas en laboratorio se evaluó el efecto causado por los tratamientos y el tiempo de almacenamiento en los parámetros mencionados anteriormente. Para las semillas desenterradas del Pedregal, se analizó el efecto del sitio de enterramiento, de los tratamientos aplicados y de la edad de las semillas.

Se hicieron análisis comparativos entre semillas de la misma edad pero con diferente sitio de almacenamiento (en el laboratorio guardadas en bolsas de papel y en el Pedregal, enterradas en tres sitios) y entre semillas de dos meses de edad y semillas desenterradas del Pedregal de ocho meses de edad, para conocer el efecto del tiempo y de las condiciones microambientales a las que estuvieron sometidas durante su estancia en el suelo. Para el experimento de imbibición de las semillas colectadas en el 2000 se realizó un ajuste a una función lineal $Y = a + bx$ con el programa Table Curve 2D versión 3 (AISN Software, Chicago, Illinois, USA). Los porcentajes finales de germinación de las semillas colectadas en el 2000 se compararon mediante un ANOVA con los de semillas de dos meses de edad colectadas en 1998 ambos a los 90 días de iniciado el experimento. Todos los análisis de varianza se realizaron con el programa Statgraphics versión 5.0 (Statistical Graphics Corporation, Graphic Software System, Rockville, MD, USA).

2.2 GERMINACION EN CONDICIONES NATURALES

Selección de plantas nodriza

Se llevó a cabo un experimento para evaluar la existencia de la relación planta-nodriza entre la especie en estudio y alguna especie arbórea presente en el Pedregal de San Angel, para lo cual se dividió el trabajo en dos etapas: 1) se hicieron recorridos por la Reserva para identificar la especie que más comúnmente ofrece sombra a las plántulas y plantas de *O. tomentosa*; con base en estas observaciones se seleccionó al tepozán (*Buddleja cordata*), 2) se eligieron como otras posibles plantas nodriza: *Prunus cerotina* (capulín) de 4 m de altura, *B. cordata* de 5 m junto con un *Senecio praecox* (palo loco) de 4 m, *B. cordata* de 6 m asociado a un palo loco de 4 m, *Fraxinus sp.* (fresno) de 6 m, una leguminosa de 4 m y un tepozán de 14 m.

El tepozán de 14 m de altura tenía un ancho de copa de 16 m su sombra presentó variaciones en el tiempo y en el espacio, de acuerdo con la posición del sol en el cenit, por lo que generaba una amplia gama de micrositos. Las dimensiones del árbol se estimaron mediante el uso de una fotografía tomada con una referencia de altura conocida. La longitud máxima de sombra que proyectaba este individuo en línea Oeste durante la época favorable para la germinación, se calculó con una función trigonométrica (tangente) tomando 15° como inclinación mínima del sol y la altura del árbol como el cateto opuesto (Barradas, com. pers.). La sombra proyectada en línea Oeste fue de 28 m.

Preparación de los recipientes

Previamente al montaje del experimento se elaboraron recipientes de tela de 9 cm de diámetro y 5 cm de altura. También se elaboraron jaulas (25 x 25 x10 cm) con malla de alambre de 1.5 cm de abertura para proteger a las semillas de la depredación de roedores. Se esterilizó una mezcla 1:1 de suelo (tierra negra) con materia orgánica (tierra de hoja), durante 48 horas en una estufa a 80 °C (Felisa, México). Dentro de cada jaula se colocó un recipiente con 2 cm de espesor de tierra y 30 semillas, que se cubrieron superficialmente con más tierra. Los recipientes se taparon con tela de tul para proteger a las semillas de los insectos y para evitar el efecto de semillas que llegaran posteriormente al sustrato del recipiente. Las jaulas se fijaron al sustrato enterrándolas en los sitios donde éste lo permitía y colocando piedras alrededor para darles mayor firmeza.

Distribución de los recipientes

El experimento se colocó al inicio de la época seca del año, a finales de octubre de 1998, para ello se colocaron 11 recipientes en distintas orientaciones con respecto al árbol de *B. cordata* de 14 m: siete recipientes en línea Oeste (W1 - W7), con separación de cuatro metros entre cada uno; tres en línea Norte (N1 - N3), el primero a 1 m del árbol, el segundo a 6.5 y el tercero a 8 m. También se puso un recipiente sobre la línea Este (E) a 50 cm de la base del árbol. Se colocaron menos recipientes en dirección Este y Norte debido a que el árbol proyecta una sombra menor en la época lluviosa del año en estas direcciones. En torno a las otras cinco especies nodrizas seleccionadas se colocaron dos recipientes, uno en la base del tronco (D1 - D5) y otro en dirección Sur (F1 - F5), a una distancia determinada por la topografía del terreno pero de tal manera que no quedara protegido por la sombra de la nodriza. El total de recipientes colocados fue de 21 (Fig. 2).

Germinación de semillas desenterradas

Los experimentos de germinación en condiciones naturales se realizaron con las semillas enterradas en 1998 y exhumadas en 1999 y se repitió el mismo procedimiento de montaje que el de las semillas recién colectadas. Las semillas se sembraron y se colocaron en el Pedregal inmediatamente después (durante la época de lluvias a principios de julio de 1999). Los recipientes se colocaron en los 21 sitios descritos anteriormente, junto a los recipientes colocados en 1998, uno por cada lote de semillas desenterradas (tres sitios). En cada sitio se colocó también un recipiente con semillas que habían permanecido almacenadas en el laboratorio sin ningún tratamiento, desde 1998. Se revisó la emergencia de plántulas en un total de cinco recipientes por sitio durante toda la época de lluvias, desde principios de julio hasta finales de octubre de 1999 y durante la época lluviosa del año 2000. Las plántulas que germinaron en 1999 fueron trasplantadas en macetas redondas de plástico de 7 x 4.5 cm utilizando sustrato del Pedregal sin esterilizar. Se colocaron dos plántulas por cada maceta y se mantuvieron en una casa de sombra hasta que se reunió el número suficiente para utilizarlas en los experimentos de sobrevivencia y crecimiento.

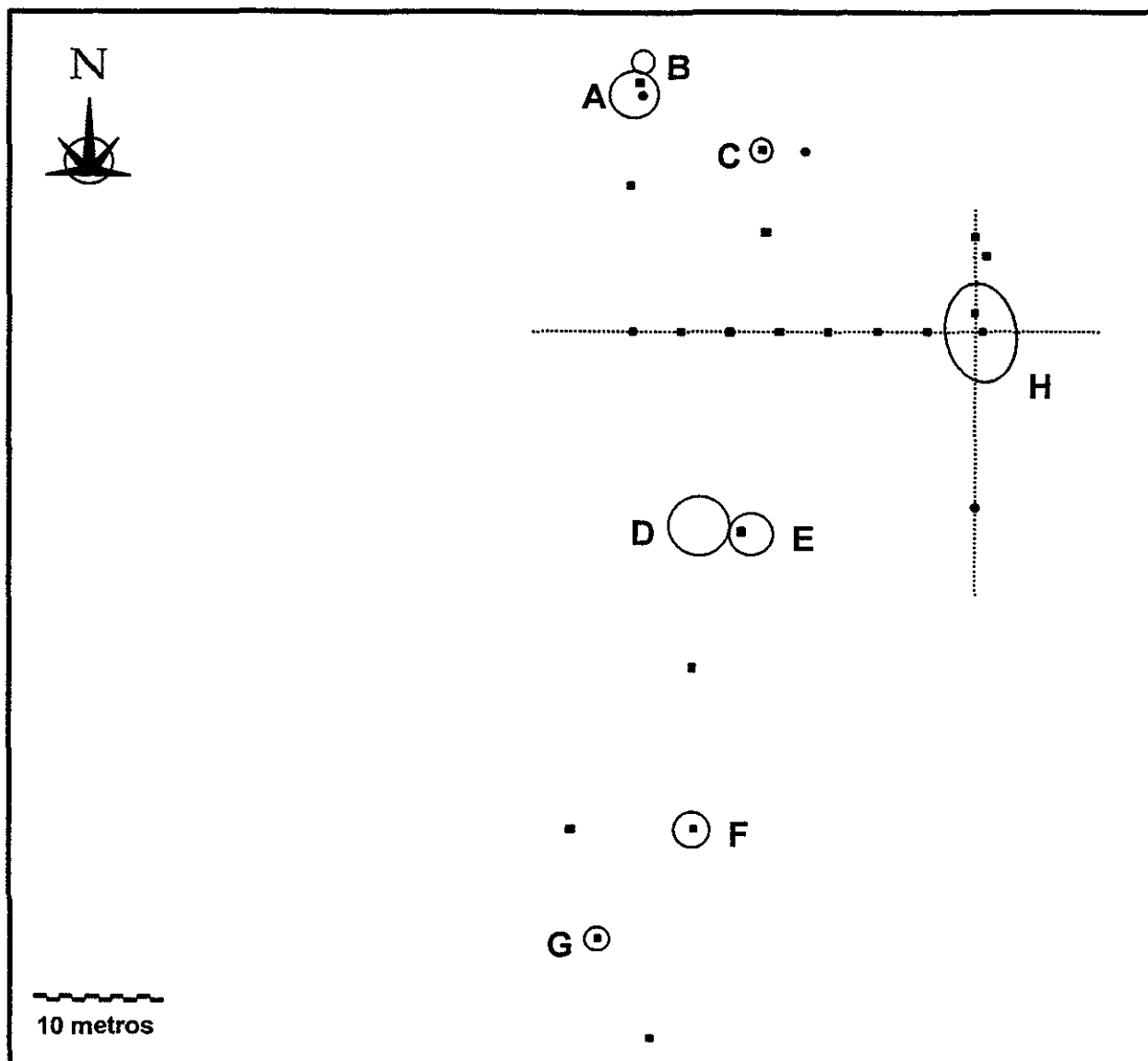


Figura 2. Distribución de los recipientes en el Pedregal. Se colocó un recipiente con semillas ($n = 30$) dentro de una jaula de malla de alambre, en cinco sitios protegidos por la sombra de árboles nodriza, y otros cinco en orientación Sur con respecto a los mismos de modo que no recibieran la influencia de su sombra. También se colocaron recipientes en orientación Oeste ($n = 7$), Norte ($n = 3$) y Este ($n = 1$) con respecto a otro árbol nodriza, dando un total de 21 sitios. A+B = tepozán de 5 m de altura junto con un palo loco de 4 m, C = capulín de 4 m, D+E = tepozán de 6 m junto a un palo loco de 4 m, F = fresno de 6 m, G = leguminosa de 4 m, H = tepozán de 14 m. Los cuadros negros representan los recipientes y los círculos sólidos representan los tres sitios donde se enterraron semillas a una profundidad de 12 cm. Los sitios corresponden a 1) bajo la sombra de un árbol, 2) sin de vegetación y 3) junto a una roca.

Análisis de regresión de la relación entre la germinación en el Pedregal y la temperatura del suelo

Se analizó la relación entre la temperatura promedio de cada sitio de germinación ($n = 21$) en condiciones naturales con su respectivo porcentaje de germinación, por medio de un análisis de regresión con el programa Table Curve 2D versión 3 (AISN Software, Chicago, Illinois, USA). Se hizo una regresión para la germinación de las semillas provenientes de cada uno de los tres sitios de enterramiento, otra para la germinación de las semillas sembradas en el Pedregal en 1999 y otra para las semillas que permanecieron sembradas en los recipientes desde 1998. El análisis se separó en dos partes: en uno se consideraron a las semillas germinadas debajo y fuera de los 5 árboles nodriza, así como a las del eje Norte y Este del tepozán de 14 m ($n = 13$) y en otro análisis se incluyó únicamente la germinación de las semillas del eje Oeste del mismo árbol, agregando el sitio con el valor más alto de temperatura promedio del análisis anterior ($n = 7$). La separación se realizó debido a que en este eje se recibe la sombra del tepozán durante la época favorable para la germinación y se aumentó un sitio en el análisis debido a que las temperaturas de este eje nunca fueron lo suficientemente altas para inhibir la germinación, como ocurrió en las muestras incluidas en el otro análisis.

3. SOBREVIVENCIA

A las plantas provenientes de semillas exhumadas y germinadas en: 1) el laboratorio a 24 °C con luz blanca, 2) el Pedregal, con una nodriza (excluyendo el tepozán de 14 m de altura) y 3) en el Pedregal, sin una nodriza; se les evaluó la sobrevivencia. Para ello se utilizaron plantas de dos meses de edad, sembradas en bolsas negras de plástico de 15 x 10 cm, con 10 cm de suelo sin esterilizar de la misma localidad y perforadas en la base. La unidad experimental fue una bolsa con 15 plantas y tres réplicas por tratamiento.

Las plantas se colocaron en un sitio protegido de la radiación excesiva, debajo del dosel formado por un árbol de *Senecio praecox* y uno de *Buddleja cordata* (96.7% de disminución con respecto a la luz directa en espacios abiertos). Para evitar la depredación se colocaron las macetas en una jaula de 150 x 80 x 50 cm con malla de alambre de 2.5 cm de abertura, cubierta con tela de tul y fijada al sustrato con piedras. Con el fin de evaluar únicamente el efecto de las condiciones de germinación en la sobrevivencia de las plantas y debido a que con la llegada de la época de sequía, se observó un drástico cambio en la coloración de los

cladiodos, de verde a rojo, cada 15 días se regó cada bolsa con 100 ml de agua. El criterio que se utilizó para designar si la planta estaba viva o muerta, fue la presencia de tejido fotosintético (de color verde) en la parte apical del cladiodo, en caso contrario, se removía la planta muerta. Se revisó la sobrevivencia de estas plantas una vez por semana durante los primeros tres meses, cada 15 días durante los siguientes tres meses y posteriormente cada mes hasta completar 250 días.

Análisis estadísticos

Para obtener la tasa de mortalidad los datos de porcentaje de sobrevivencia en el tiempo transformados a su arcoseno, se ajustaron a un modelo sigmoidal ($Y = \alpha + \beta / (1 + \exp(-(x - \chi) / \delta))$) con el programa Table Curve 2D versión 3 (AISN Software, Chicago, Illinois, USA). La primera derivada de la curva se consideró la tasa de mortalidad. El porcentaje final de sobrevivencia (previa transformación arcoseno) y la tasa máxima de mortalidad se analizaron cada uno, por medio de ANOVA. Ambos análisis se realizaron con el programa Statgraphics, versión 5.0 (Statistical Graphics Corporation, Graphic Software System, Rockville, MD, USA).

4. CRECIMIENTO

En los mismos sitios donde se registró la sobrevivencia en septiembre de 1999 se colocaron plantas de dos meses de edad germinadas bajo las mismas condiciones que en el experimento de sobrevivencia. El diseño experimental fue de dos factores: 1) el sitio de germinación, con tres niveles (laboratorio, Pedregal con y sin nodriza) y 2) el sitio de crecimiento, con dos niveles (casa de sombra o Pedregal).

Se sembraron por tratamiento 36 plantas distribuidas en cuatro bolsas negras de plástico de 15 x 10 cm, con 10 cm de suelo sin esterilizar de la misma localidad y perforadas en la base. Se excluyeron los depredadores colocando las bolsas dentro de la misma jaula del experimento de sobrevivencia.

Cada 60 días, en tres ocasiones, se sortearon 7 plantas por tratamiento y se cosecharon. Las raíces se lavaron cuidadosamente para quitarles la tierra, se separó cada planta en: raíz, hipocótilo, hojas cotiledonarias y cladiodo y se guardaron en sobres de papel. El

peso seco de cada parte se determinó en una balanza analítica (GA200D, OHAUS, Co., Florham Park, N.J., USA) después de secarlas por 72 horas a 60 ° C.

Simultáneamente en una casa de sombra, se hizo un experimento con un diseño idéntico al del Pedregal, a diferencia de éste, las plantas fueron regadas a capacidad de campo dos veces por semana, durante los primeros dos meses de edad de las plantas y posteriormente cada 8 días. Las cosechas se realizaron siguiendo la misma metodología que en el experimento del Pedregal.

La casa de sombra está construida con una base de fierro y aluminio, con techo de dos aguas, de 4 x 10 m y 2.5 m de alto, revestida con malla ciclónica de alambre y cubierta con plástico transparente para invernadero. Dentro de la casa de sombra, las bolsas con plantas fueron depositadas en una mesa metálica para invernadero (65 cm x 1.35 m), y se evitó la insolación directa (96.6% de disminución con respecto a la insolación directa en espacios abiertos), para lo cual se colocó una lámina de unicel a 80 cm de altura de las bolsas.

Análisis estadísticos

Los datos transformados a su logaritmo natural, para homogeneizar varianzas, se sometieron a MANOVA. Se analizó el efecto de: 1) el sitio de germinación (Pedregal, con y sin nodriza, o laboratorio) y 2) el sitio de crecimiento (Pedregal o casa de sombra), para cada cosecha por separado, tanto de manera independiente como su interacción, en las siguientes variables: a) peso seco (PS), b) tasa relativa de crecimiento ($RGR = (\ln PS_{t_2} - \ln PS_{t_1}) / t_2 - t_1$, en donde PS_{t_1} y PS_{t_2} son el peso seco de la cosecha inicial y final, t_1 y t_2 son el día de la cosecha inicial y final, respectivamente) y c) cociente raíz:vástago (R:V, este valor no se transformó). Se consideró parte subterránea a la raíz y al hipocótilo, debido a que sobre éste se desarrollan algunas raíces adventicias y no fue posible separarlo de ellas. Para las dos primeras variables (PS y RGR) se hicieron dos análisis: uno por cada parte de la planta estudiada (cladido, hojas y parte subterránea) y otro para la suma de las partes (RGR total).

También se aplicó un ANOVA a cada variable analizada, para cada tratamiento por separado, utilizando los datos de las tres cosechas, con el fin de comprobar si existían diferencias significativas en la variable a lo largo de todo el periodo de estudio (de la primera a la segunda y de la segunda a la tercera cosecha). Todos los análisis de varianza se realizaron con el programa Statgraphics versión 5.0 (Statistical Graphics Corporation, Graphic Software System, Rockville, MD, USA).

V. RESULTADOS

1. GERMINACION

Semillas almacenadas en el laboratorio

Escarificación

Únicamente a temperatura constante (24 °C) y con escarificación de 45 min, el porcentaje de germinación de las semillas recién colectadas de *O. tomentosa* fue menor del 10% (± 3.85 EE) después de 50 días de incubación, mientras que en los otros tratamientos la germinación fue nula (datos no mostrados). Al trasladarse a un medio con ácido giberélico (AG₃) en 1500 ppm la germinación se incrementó a un 19% (± 4.45 EE, datos no mostrados) Debido a que la escarificación por si misma con tiempos menores a 45 min no indujeron la germinación, posteriormente se usaron tiempos de escarificación de 45 min a 1.5 h y se adicionó AG₃ al medio de germinación.

En los tratamientos de rojo lejano (RL) y oscuridad, la germinación de semillas de dos meses de edad fue nula después de 130 días en ambas temperaturas, por lo que estas condiciones de luz se excluyeron del análisis. Por el contrario, en los tratamientos de luz blanca si hubo germinación en temperatura constante (Fig. 3) y alternante (Fig. 4). La temperatura y la escarificación tuvieron un efecto significativo en la capacidad germinativa ($F_{(1,59)} = 19.56$, $P = 0.0001$; $F_{(4,59)} = 11.33$, $P = 0.0001$). No hubo efectos significativos del AG₃ ni de la interacción de los tres factores ($F_{(1, 59)} = 0.35$, $P = 0.56$; $F_{(4, 59)} = 2.08$, $P = 0.098$). Según los contrastes obtenidos con la mínima diferencia significativa (MDS), la mayor germinación se obtuvo con 1.5 h de escarificación y 2000 ppm de AG₃ a temperatura constante (Fig. 3i). En temperatura alternante, la capacidad germinativa siempre fue menor que en temperatura constante. La escarificación fue el único factor que tuvo efecto en la tasa germinativa, el tiempo promedio de germinación y la sincronía ($F_{(4, 59)} = 3.61$, $P = 0.012$; $F_{(4, 59)} = 3.11$, $P = 0.023$; $F_{(4, 59)} = 5.73$, $P = 0.0007$, respectivamente).

Al analizar el efecto de los tratamientos de escarificación y AG₃ en la capacidad germinativa en cada temperatura, se observó un efecto significativo de la escarificación en la capacidad germinativa en temperatura constante ($F_{(4, 29)} = 8.97$, $P = 0.0001$; Fig. 3) y alternante ($F_{(4, 29)} = 5.26$, $P = 0.0035$; Fig. 4), mientras que en la tasa germinativa, el tiempo promedio de germinación y la sincronía sólo se mantuvo el efecto significativo de la escarificación en temperatura alternante ($F_{(4, 29)} = 3.52$, $P = 0.025$; $F_{(4, 29)} = 4.03$, $P = 0.015$; $F_{(4, 29)} = 11.06$, $P = 0.0001$, respectivamente).

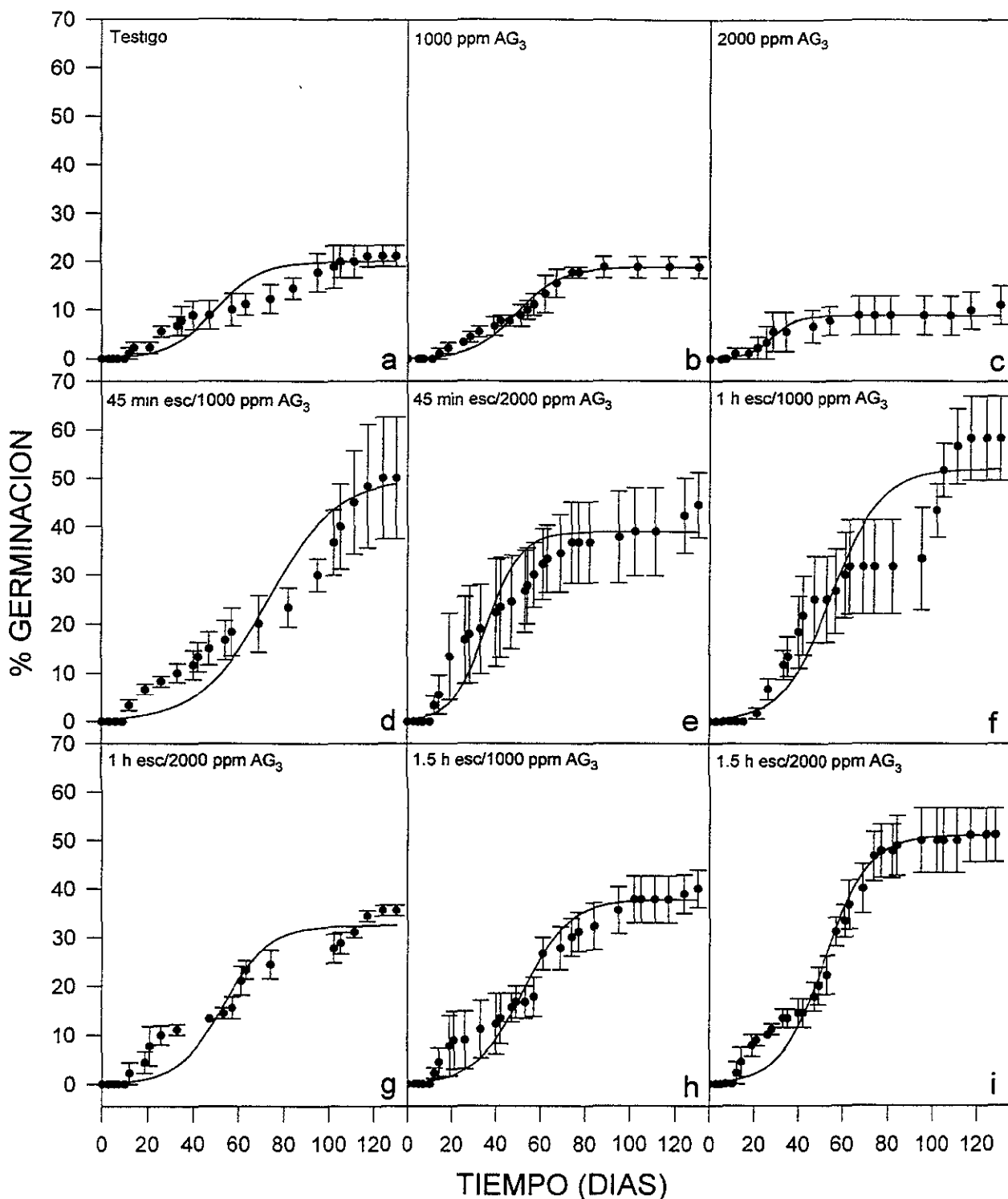


Figura 3. Porcentaje de germinación acumulado en el tiempo ($\pm 1EE$) de semillas de dos meses de edad, a las cuales se les aplicaron tratamientos de escarificación con ácido sulfúrico (45 min, 1 h y 1.5 h) y adición de ácido giberélico (AG₃, 1000 y 2000 ppm) al medio de cultivo (agar al 1%). Las semillas se colocaron en una cámara de germinación con luz blanca a temperatura constante (24 °C). Los ajustes tuvieron coeficientes de determinación (r^2) de 0.88 a 0.98 y fueron significativos con una $P < 0.00001$.

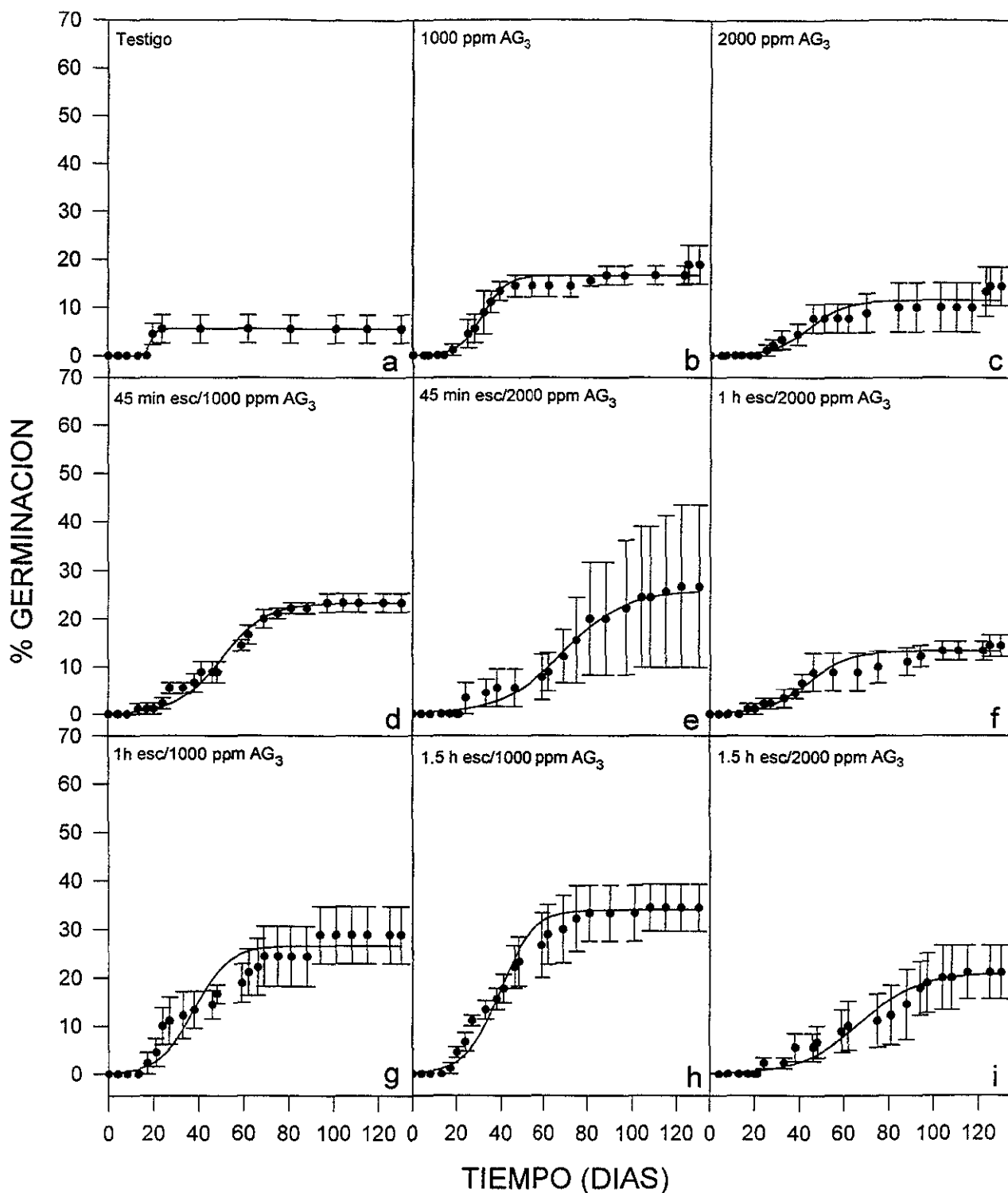


Figura 4. Porcentaje de germinación acumulado en el tiempo ($\pm 1EE$) de semillas de dos meses de edad, a las cuales se les aplicaron tratamientos de escarificación con ácido sulfúrico (45 min, 1 h y 1.5 h) y adición de ácido giberélico (AG₃, 1000 y 2000 ppm) al medio de cultivo (agar al 1%). Las semillas se colocaron en una cámara de germinación con luz blanca a temperatura alternante (20-35 °C). Los ajustes tuvieron coeficientes de determinación (r^2) de 0.91 a 0.99 y fueron significativos con una $P < 0.00001$.

Las semillas almacenadas durante 2, 7, 11, 15 y 18 meses en el laboratorio mostraron una tendencia a la reducción de la capacidad germinativa en el tiempo (Fig. 5), debido a esto los porcentajes corregidos por el arcoseno de las réplicas de los testigos y las escarificadas por 1.5 h se ajustaron a un modelo lineal $Y = a + bx$ con pendientes negativas ($r^2 = 0.54$, $F = 14.96$, $P = 0.0019$; $r^2 = 0.61$, $F = 15.42$, $P = 0.0028$; respectivamente; Fig. 5a y b), mientras que las réplicas de las semillas escarificadas por 1.5 h con la adición simultánea de AG_3 en 2000 y 1000 ppm y a las que sólo se les adicionó AG_3 en 2000 ppm y 1000 ppm, se ajustaron a un modelo exponencial $Y = a + be^x$ con pendientes negativas ($r^2 = 0.72$, $F = 25.73$, $P = 0.0005$; $r^2 = 0.81$, $F = 42.25$, $P = 0.00007$; $r^2 = 0.64$, $F = 12.65$, $P = 0.0093$; $r^2 = 0.92$, $F = 85.66$, $P = 0.00004$; respectivamente; Fig. 5c-f).

En el caso del testigo, a pesar de que el ajuste muestra una pendiente negativa significativa, la MDS mostró diferencias significativas únicamente entre la germinación de semillas de 15 y 18 meses de edad con respecto a la de semillas de dos meses de edad ($F_{(4, 14)} = 3.79$, $P = 0.04$; Fig. 5b).

Estratificación

La escarificación (1.5 h) y la temperatura de germinación (constante o alternante) tuvieron un efecto significativo en la capacidad germinativa ($F_{(1, 23)} = 90.25$, $P = 0.0001$; $F_{(1, 23)} = 5.68$, $P = 0.03$; respectivamente; Fig. 6). La estratificación redujo significativamente la capacidad germinativa (Fig. 6c, d). El tratamiento de estratificación y escarificación a temperatura constante mostró la mayor capacidad germinativa (Fig. 6g), sin diferencias significativas con las semillas escarificadas y germinadas a la misma temperatura (Fig. 6e).

La escarificación aumentó significativamente la tasa de germinación ($F_{(1, 23)} = 13.95$, $P = 0.0018$) mientras que la estratificación la disminuyó significativamente ($F_{(1, 23)} = 16.43$, $P = 0.0009$). La interacción entre ambos factores no fue significativa ($F_{(1, 23)} = 0.16$, $P = 0.69$) ni la temperatura a la cual fueron germinadas ($F_{(1, 23)} = 0.16$, $P = 0.7$).

Calor seco y remojo en agua

En los tratamientos de calor seco se encontraron diferencias significativas en la capacidad germinativa ($F_{(3, 7)} = 6.21$, $P = 0.02$; Fig. 7a, c, e). La MDS indicó que la exposición periódica de calor a 60°C en un total de 180 h (Fig. 7e) aumentó significativamente la germinación con respecto al testigo (Fig. 7a) y al tratamiento de 90 h (Fig. 7c). Se obtuvieron diferencias significativas en el tiempo de latencia ($F_{(3, 7)} = 4.56$, $P = 0.045$), donde el testigo fue el que necesitó más tiempo para empezar a germinar (Fig. 7a).

En el experimento de remojo en agua no se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos en ninguno de los parámetros analizados (Fig. 7a, b, d, f).

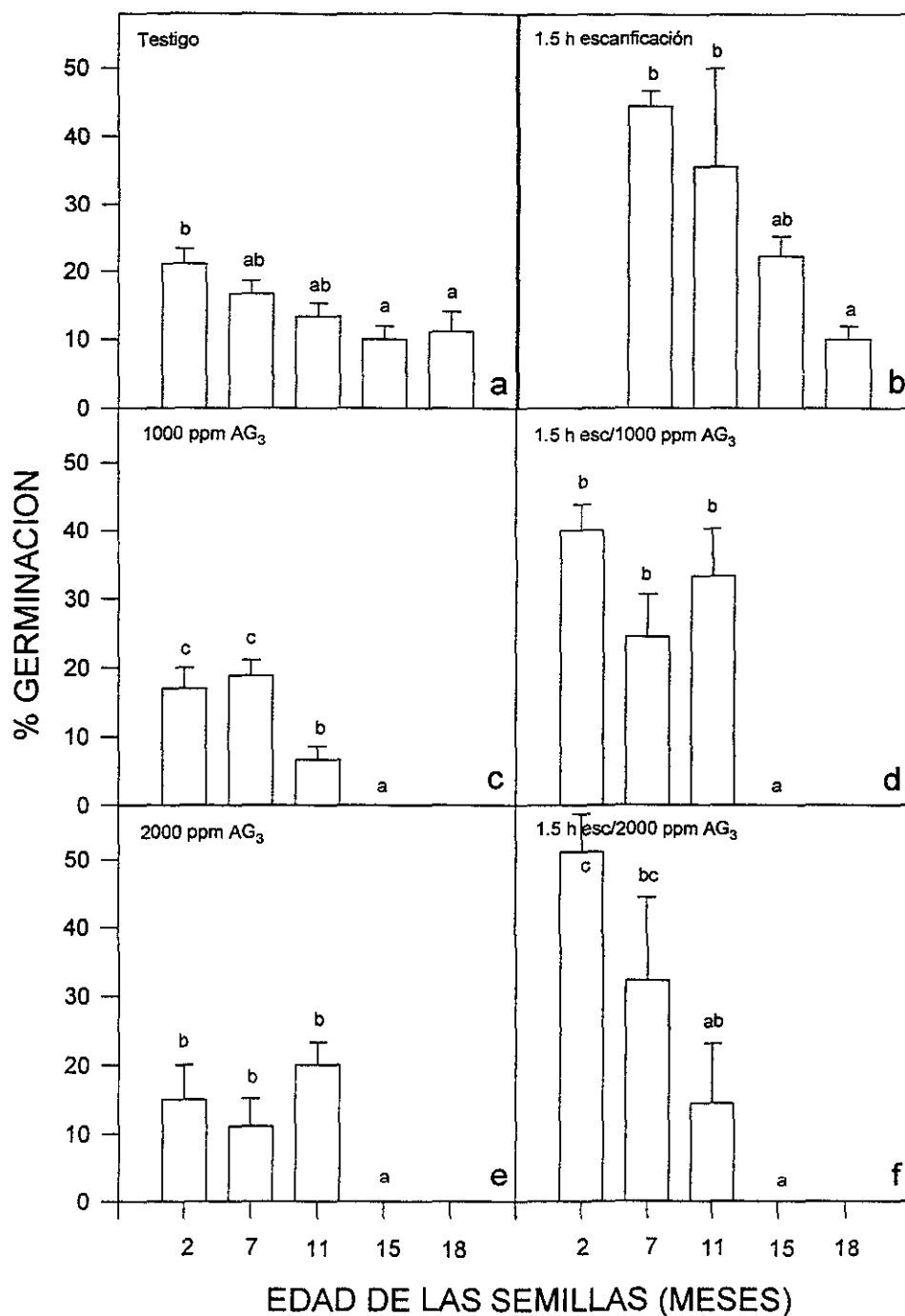


Figura 5. Porcentaje final de germinación (\pm 1EE) de semillas de diferentes edades, a las cuales se les aplicaron tratamientos de escarificación con ácido sulfúrico (1.5 h) y adición de ácido giberélico (AG₃, 1000 y 2000 ppm) al medio de cultivo (agar al 1%). Las semillas se colocaron en una cámara de germinación con luz blanca a temperatura constante (24 °C). Las letras sobre las barras indican los grupos homogéneos al interior de cada tratamiento.

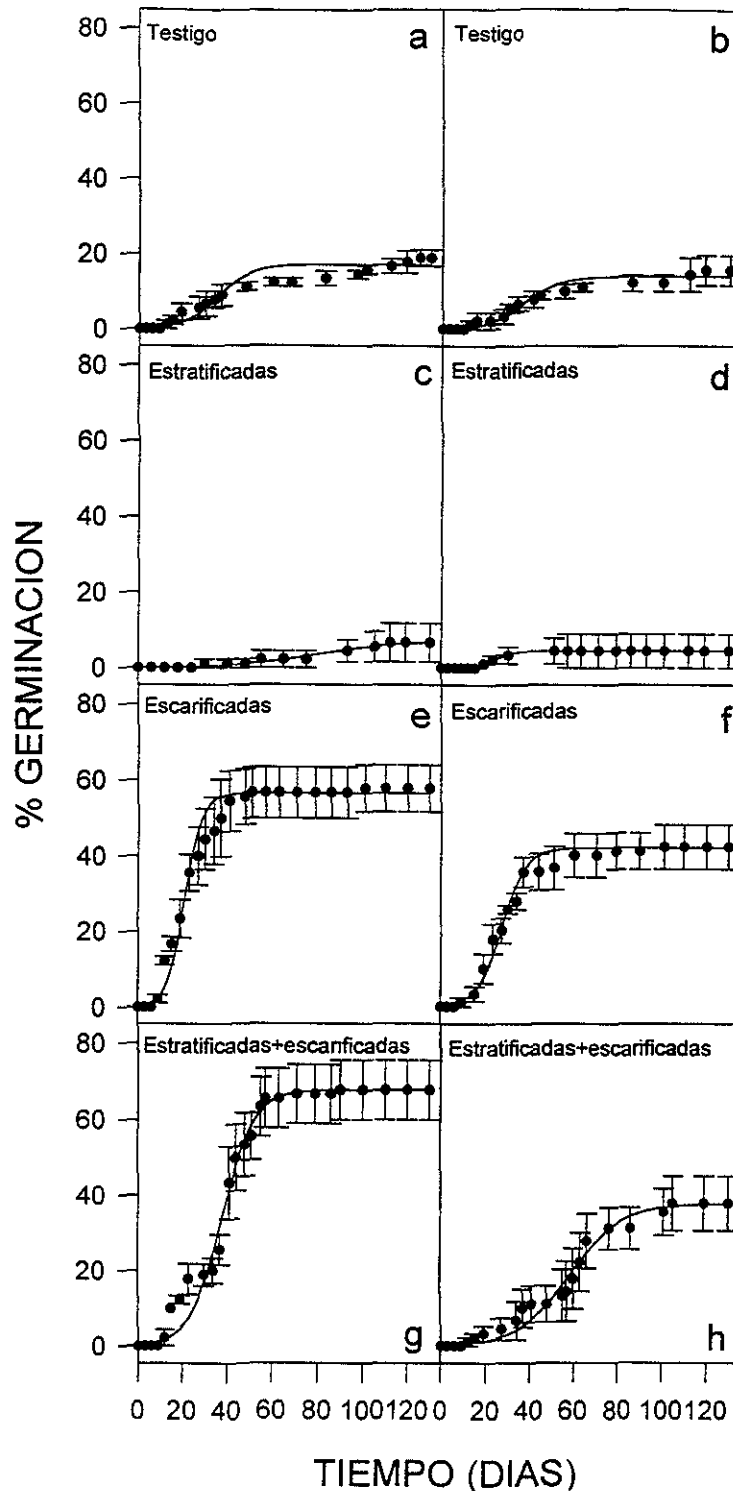


Figura 6. Porcentaje de germinación acumulado en el tiempo ($\pm 1EE$) de semillas de siete meses de edad, que recibieron tratamientos de estratificación durante 21 días a 4 °C en luz blanca y/o escarificación con ácido sulfúrico (1.5 h). Las semillas se colocaron en una cámara de germinación a temperatura constante (24 °C, a, c, e, g) y alternante (20-35 °C b, d, f, h). Los ajustes tuvieron coeficientes de determinación (r^2) de 0.9 a 0.99 y fueron significativos con una $P < 0.00001$.

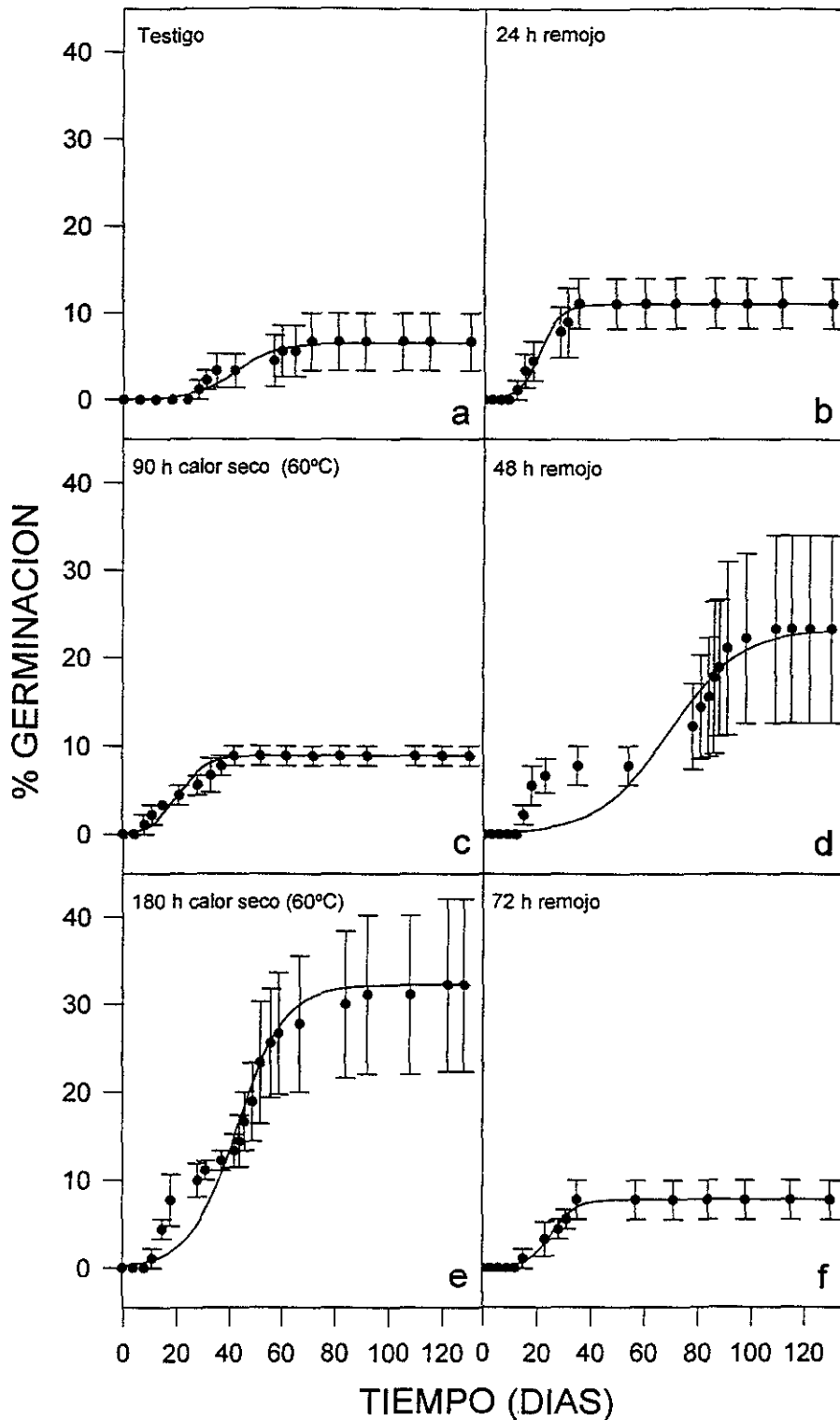


Figura 7. Porcentaje de germinación acumulado en el tiempo ($\pm 1EE$) de semillas de nueve meses de edad que recibieron tratamientos de calor seco (c y e) o remojo en agua (b, d, f). Las semillas se colocaron en una cámara de germinación con luz blanca a temperatura constante (24 °C). Los ajustes tuvieron coeficientes de determinación (r^2) de 0.92 a 0.99 y fueron significativos con una $P < 0.00001$.

Semillas desenterradas del Pedregal

Escarificación

Efecto del enterramiento

Después de 8 meses de enterramiento se modificó significativamente la capacidad germinativa con respecto a la obtenida antes del enterramiento, además los sitios de enterramiento 1 y 3 difirieron significativamente entre sí. (Figs. 8, 9 y 10 a-c; sitios de enterramiento = sitio 1: bajo la sombra de un árbol, sitio 2: sin vegetación y sitio 3: junto a una roca). Se encontraron diferencias significativas debidas al enterramiento, ya que la germinación de semillas desenterradas fue mayor que la de semillas recién colectadas ($F_{(3, 35)} = 14.01$, $P = 0.0001$). La adición de AG_3 en 1000 ppm no mejoró la germinación con respecto a los testigos (Figs. 8, 9 y 10 b), mientras que la aplicación de 2000 ppm disminuyó significativamente la germinación de semillas desenterradas de los sitios 1 y 2 ($F_{(2, 35)} = 7.19$, $P = 0.004$; Figs. 8 y 9 c), al contrario de lo ocurrido en las semillas desenterradas del sitio 3 (Fig. 10c), que no mostraron diferencias significativas con respecto a su testigo, así como ocurrió con las semillas recién colectadas en 1998 (Fig. 10c).

Efecto del lugar de almacenamiento

Al comparar la capacidad germinativa de las semillas desenterradas con la de almacenadas en el laboratorio de la misma edad, la germinación de las semillas sin tratamiento adicional al enterramiento fue significativamente mayor que la de semillas almacenadas en el laboratorio ($F_{(3, 71)} = 11.76$, $P = 0.0001$; Figs. 8, 9 y 10 a). A pesar de que el análisis señaló que no fue significativo el efecto de la escarificación ($F_{(1, 71)} = 1.59$, $P = 0.213$) la MDS indicó que la capacidad germinativa fue significativamente mayor en semillas almacenadas en el laboratorio y escarificadas, debido a que la germinación de las semillas enterradas se redujo drásticamente por el efecto de la escarificación durante 1.5 h (Figs. 8, 9 y 10 j). Cuando se agregó AG_3 , las semillas enterradas germinaron más que las almacenadas en el laboratorio (Figs. 8, 9 y 10 b y c), sin embargo entre las semillas enterradas no hubo diferencias significativas debidas a la aplicación de AG_3 ($F_{(2, 71)} = 1.1$, $P = 0.3412$). Cuando se escarificaron las semillas y se aplicó simultáneamente AG_3 , la respuesta germinativa fue variable; en general, la germinación de las semillas almacenadas en el laboratorio fue menor o igual a la de las semillas enterradas ($F_{(2, 71)} = 6.91$, $P = 0.0023$; Figs. 8, 9 y 10 k y l). Los parámetros estadísticos para cada factor y para las interacciones se presentan en la Tabla 1.

Por otra parte, las semillas sin tratamiento adicional al enterramiento de los sitios 1 y 2 (Figs. 8 y 9 a, respectivamente) y el tratamiento de adición de 2000 ppm de AG_3 del sitio 2 (Fig.

9c) presentaron las tasas germinativas más altas y el tiempo promedio más bajo, también se encuentran dentro de los mejores valores de sincronía.

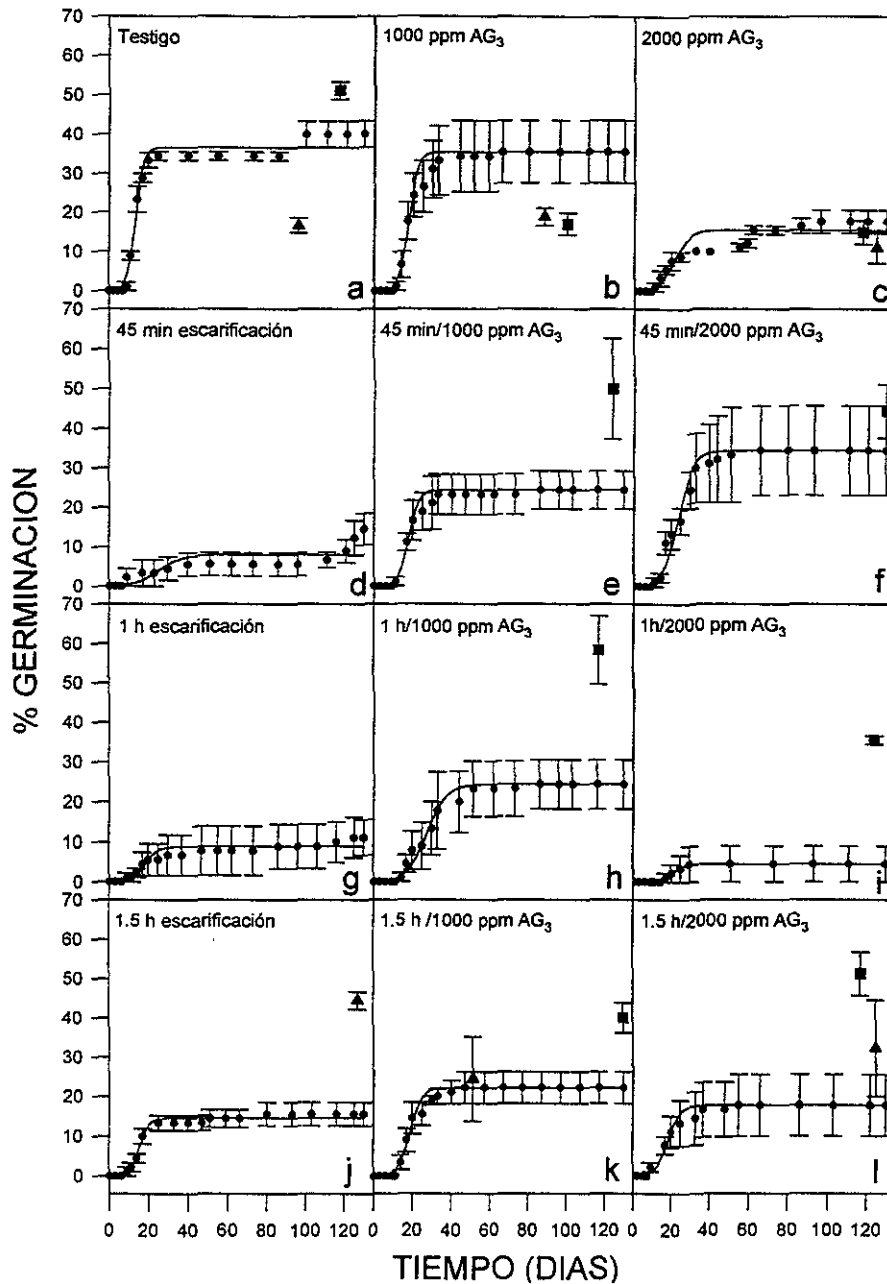


Figura 8. Porcentaje de germinación acumulado en el tiempo ($\pm 1EE$) de semillas de ocho meses de edad, que estuvieron enterradas bajo el dosel de un árbol (sitio 1) en el Pedregal, y que recibieron tratamientos en el laboratorio de escarificación (0, 45 min, 1 h y 1.5 h) y/o adición de ácido giberélico (AG_3 , 0, 1000 y 2000 ppm) al medio de incubación (agar al 1%). Las semillas se colocaron en una cámara de germinación con luz blanca a temperatura constante (24 °C). Los cuadrados y los triángulos indican el porcentaje final de germinación ($\pm 1EE$) y la fecha en que éste se presentó, de semillas almacenadas en el laboratorio de dos y siete meses de edad, respectivamente. Los ajustes tuvieron coeficientes de determinación (r^2) de 0.59 a 0.99 y fueron significativos con una $P < 0.00001$.

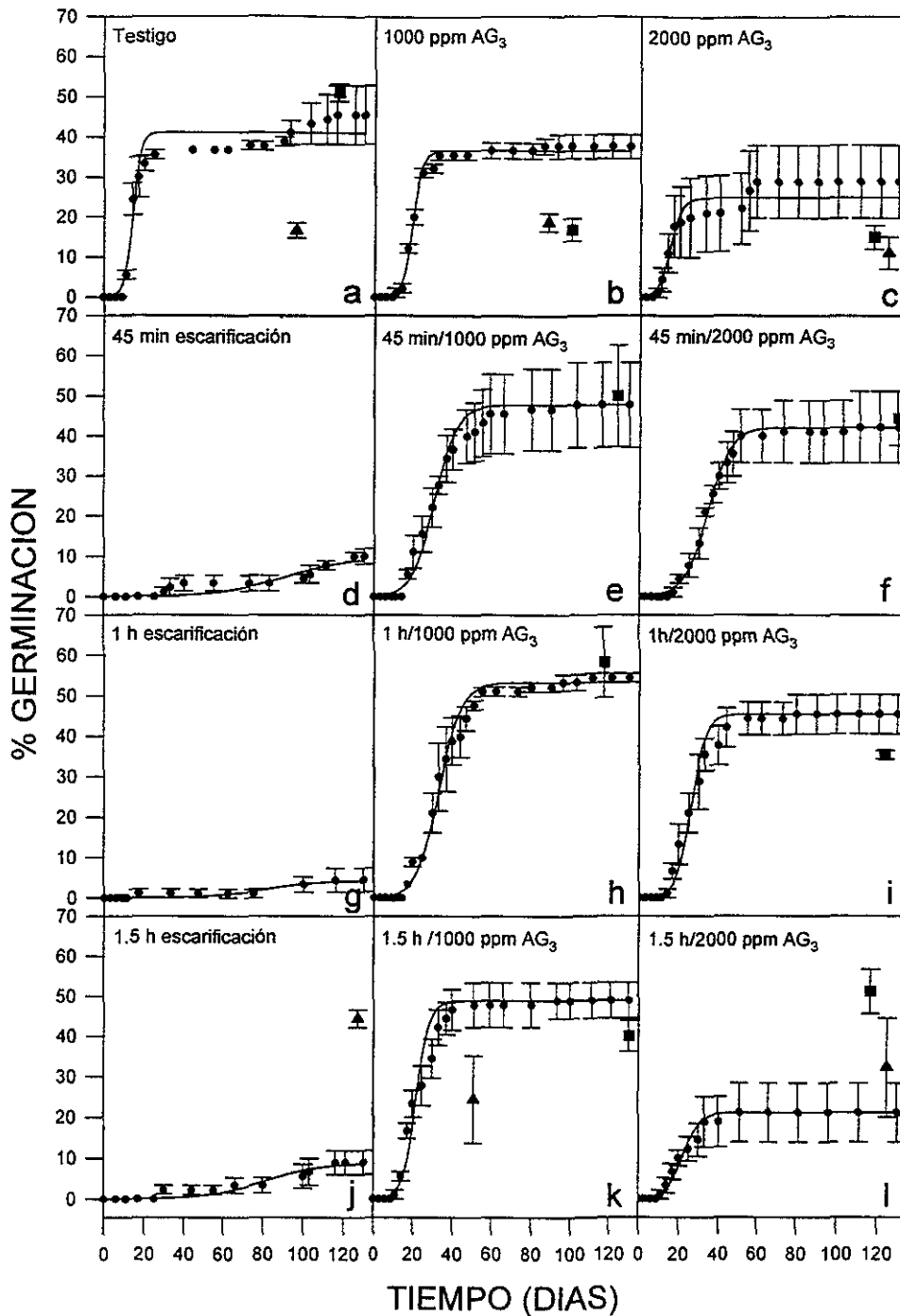


Figura 9. Porcentaje de germinación acumulado en el tiempo ($\pm 1EE$) de semillas de ocho meses de edad, que estuvieron enterradas en un sitio sin vegetación (sitio 2) en el Pedregal, y que recibieron tratamientos en el laboratorio de escarificación (0, 45 min, 1 h y 1.5 h) y/o adición de ácido giberélico (AG₃, 0, 1000 y 2000 ppm) al medio de incubación (agar al 1%). Los cuadrados y los triángulos representan el porcentaje final de germinación ($\pm 1EE$) y la fecha en que éste se presentó, de semillas almacenadas en el laboratorio de dos y siete meses de edad, respectivamente. Las semillas se colocaron en una cámara de germinación con luz blanca a temperatura constante (24 °C). Los ajustes tuvieron coeficientes de determinación (r^2) de 0.85 a 0.99 y fueron significativos con una $P < 0.00001$.

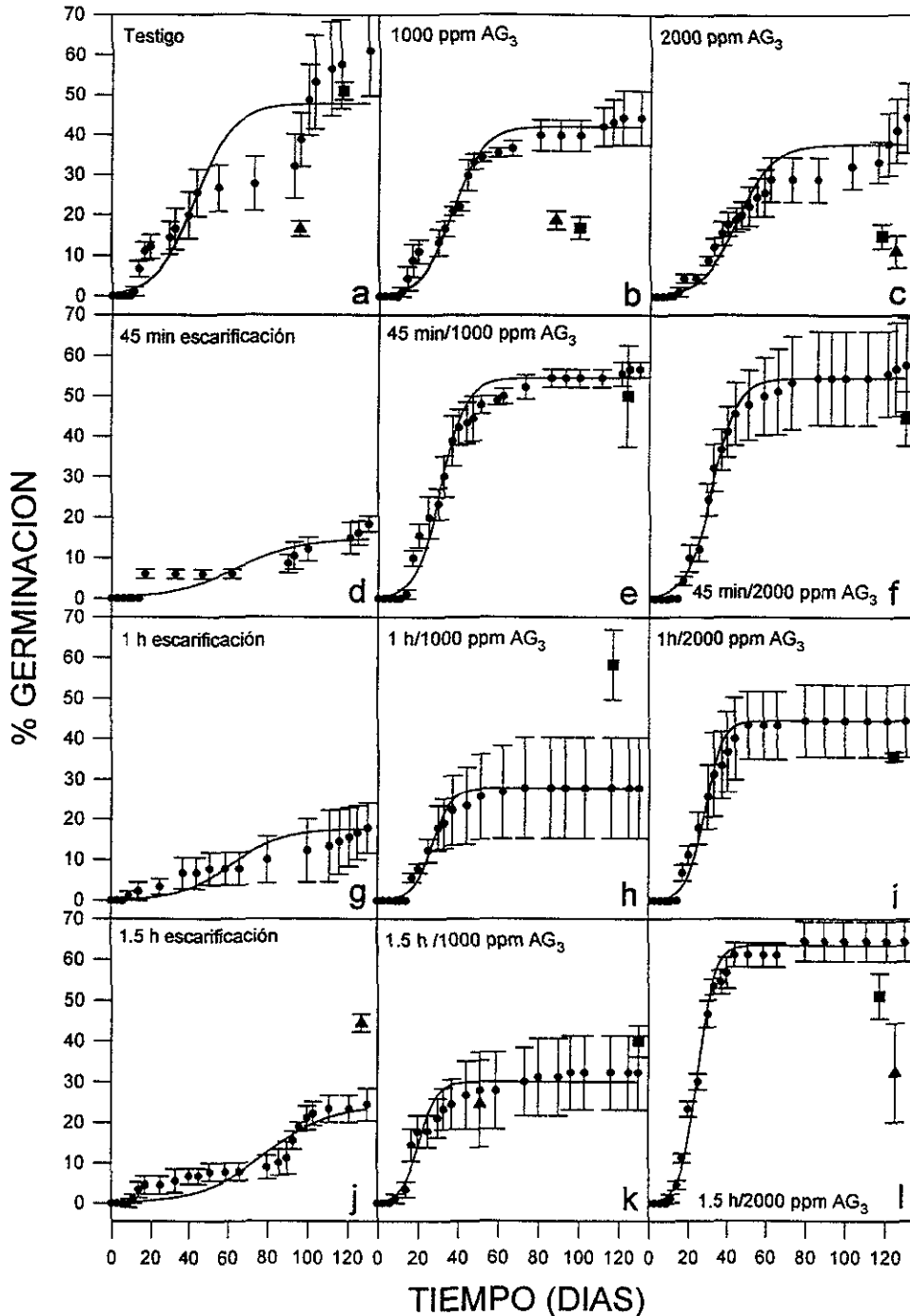


Figura 10. Porcentaje de germinación acumulado en el tiempo ($\pm 1EE$) de semillas de ocho meses de edad, que estuvieron enterradas en un sitio junto a una roca (sitio 3) en el Pedregal, y que recibieron tratamientos en el laboratorio de escarificación (0, 45 min, 1 h y 1.5 h) y/o adición de ácido giberélico (AG_3 , 0, 1000 y 2000 ppm) al medio de incubación (agar al 1%). Los cuadrados y los triángulos representan el porcentaje final de germinación ($\pm 1EE$) y la fecha en que éste se presentó, de semillas almacenadas en el laboratorio de dos y siete meses de edad, respectivamente. Las semillas se colocaron en una cámara de germinación con luz blanca a temperatura constante (24 °C). Los ajustes tuvieron coeficientes de determinación (r^2) de 0.85 a 0.99 y fueron significativos con una $P < 0.00001$.

Tabla 1. Parámetros estadísticos (Grados de libertad _(factor, totales), F y P) de los Análisis de Varianza Multifactoriales (MANOVAs) aplicados al porcentaje de germinación (%G), tasa germinativa (T), tiempo promedio de la germinación (TP), sincronía (S) y tiempo de latencia (TL) de semillas de la misma edad pero con diferente sitio de almacenamiento (enterradas en tres sitios del Pedregal o almacenadas en el laboratorio). Las semillas se germinaron en el laboratorio a 24°C, con tratamientos de escarificación con H₂SO₄ (1.5 h) y/o AG₃ (1000 y 2000 ppm).

Factores			Interacciones					
Parámetro	Sitio (A)	AG ₃ (B)	H ₂ SO ₄ (C)	AB	AC	BC	ABC	
GL	3, 71	2, 71	1, 71	6, 71	3, 71	2, 71	6, 71	
%G	F	11.761	1.100	1.593	4.334	9.089	6.907	3.633
	P	0.0001	0.3412	0.2130	0.0014	0.0001	0.0023	0.0047
T	F	10.510	0.157	0.610	0.642	4.998	6.796	1.978
	P	0.0001	0.8550	0.4469	0.6961	0.0043	0.0025	0.0874
TP	F	3.067	2.094	0.006	1.381	3.465	2.778	1.227
	P	0.0367	0.1343	0.9414	0.2413	0.0233	0.0722	0.3091
S	F	9.248	0.535	0.165	1.697	2.523	1.715	0.897
	P	0.0001	0.5890	0.6907	0.1421	0.0688	0.1908	0.5052
TL	F	1.332	1.834	0.234	1.387	3.835	1.832	1.643
	P	0.2749	0.1708	0.6362	0.2390	0.0153	0.1712	0.1559

Debido a que se encontraron diferencias entre los sitios y diferencias entre la capacidad germinativa en los tratamientos de escarificación y los de escarificación con AG₃, se analizaron las respuestas germinativas de los sitios de enterramiento por separado. Por otra parte, se observó que la germinación fue escalonada en el tiempo, por lo que la capacidad germinativa se analizó a los 60 y a los 130 días de incubación:

SITIO 1

A los 60 días, todos los tratamientos de escarificación redujeron significativamente la capacidad germinativa con respecto a las semillas sin tratamiento adicional al enterramiento ($F_{(3, 35)} = 4.56$, $P = 0.012$; Fig. 8a, d, g, j). El AG₃ en 2000 ppm por si sólo y en semillas escarificadas inhibió significativamente su capacidad germinativa (Fig. 8c, i, l) excepto cuando se aplicó a semillas escarificadas por 45 m ($F_{(2, 35)} = 4.02$, $P = 0.031$; Fig. 8f). El AG₃ en 1000 ppm incrementó significativamente (Fig. 8b, e, h) o no modificó (Fig. 8k) la capacidad germinativa con respecto a las escarificadas ($F_{(6, 35)} = 2.82$, $P = 0.032$). A los 130 días el efecto del ácido giberélico ya no fue significativo ($F_{(2, 35)} = 3.2$, $P = 0.06$). Por otro lado, el tratamiento de 45 m de escarificación (Fig. 8d) tuvo el mayor tiempo de latencia y tiempo promedio sin diferencias significativas con

los tratamientos de 1 h de escarificación (Fig. 8g) y 1 h de escarificación con 1000 ppm de AG₃ (Fig. 8h).

SITIO 2

A los 60 días, la escarificación redujo significativamente la capacidad germinativa de las semillas con respecto a las que no recibieron tratamiento ($F_{(3, 35)} = 3.28$, $P = 0.038$; Fig. 9a, d, g, j). El AG₃ incrementó significativamente la respuesta germinativa ($F_{(3, 35)} = 57.89$, $P = 0.0001$; Fig. 9b y c), al igual que la combinación de AG₃ con escarificación ($F_{(3, 35)} = 8.72$, $P = 0.0001$; Fig. 9e, f, h, i, k), excepto el tratamiento de 1.5 h de escarificación con 2000 ppm de AG₃ (Fig. 9l) que inhibió significativamente la germinación, en forma similar a cualquier tiempo de escarificación. A los 130 días se perdió el efecto significativo de la escarificación ($F_{(3, 35)} = 1.98$, $P = 0.14$).

El tiempo de escarificación disminuyó significativamente la tasa de germinación ($F_{(3, 35)} = 11.42$, $P = 0.0001$). La concentración de AG₃ disminuyó significativamente el tiempo promedio de germinación ($F_{(2, 35)} = 3.83$, $P = 0.036$) y el tiempo de latencia ($F_{(2, 35)} = 5.23$, $P = 0.013$). La interacción significativa entre ambos factores se observó en la tasa de germinación ($F_{(6, 35)} = 3.79$, $P = 0.0085$). La tasa de germinación más alta y significativamente distinta a los demás tratamientos se obtuvo en las semillas que no recibieron tratamiento adicional al enterramiento (Fig. 9a).

SITIO 3

A los 60 días no hubo diferencia significativa debida a la escarificación ($F_{(3, 35)} = 0.81$, $P = 0.51$), sin embargo, la MDS indicó que la escarificación inhibió significativamente la germinación con respecto a las semillas que no recibieron tratamiento adicional al enterramiento (Fig. 10a, d, g, j). El AG₃ tuvo un efecto positivo significativo ($F_{(3, 35)} = 36.13$, $P = 0.0001$; Fig. 10b y c) y la mayor parte de las combinaciones de AG₃ con tiempos de escarificación incrementaron la capacidad germinativa con relación a las semillas tan sólo escarificadas, sin presentar patrón alguno ($F_{(2, 35)} = 5.26$, $P = 0.0014$; Fig. 10e, f, i, l). La significancia de los factores se mantuvo hasta los 130 días después de la incubación.

La concentración de AG₃ tuvo un efecto significativo en la tasa ($F_{(2, 35)} = 3.484$, $P = 0.0469$) y el tiempo promedio de germinación ($F_{(2, 35)} = 4.324$, $P = 0.0249$), así como en el tiempo de latencia ($F_{(2, 35)} = 5.691$, $P = 0.0095$).

En el análisis de los tres sitios en conjunto se observaron diferencias significativas en todos los parámetros analizados. El sitio de enterramiento tuvo un efecto significativo en el porcentaje, la tasa de germinación y en la sincronía. El tiempo de escarificación y la

menor en temperatura alternante. Las semillas almacenadas en el laboratorio también disminuyeron su capacidad germinativa con respecto a la obtenida en luz blanca (Fig. 11b). La oscuridad inhibió la germinación en temperatura constante, a diferencia de la temperatura alternante, donde se presentaron porcentajes tan altos como en luz blanca (Fig. 11c).

Efecto de la edad de la semilla en la germinación

En la comparación de semillas desenterradas con las almacenadas en el laboratorio se observaron diferencias significativas debidas a las condiciones de almacenamiento y al tiempo transcurrido desde que se desenterraron, así como a la interacción de ambos factores en el porcentaje y tasa de germinación, tiempo promedio y sincronía (Fig. 12). Los parámetros estadísticos para cada factor y para las interacciones se reportan en la Tabla 3. Los porcentajes obtenidos con las semillas almacenadas en el laboratorio (Fig. 12a-e) con respecto a los de semillas desenterradas del Pedregal (Fig. 12f-t) siempre fueron significativamente menores.

La germinación de semillas desenterradas incrementó significativamente a partir de los 10 meses de edad. A los 60 días de incubación, la germinación de semillas del sitio 3 recién desenterradas (Fig. 12k) fue significativamente menor con respecto a la de semillas de 10, 12, 15 y 18 meses de edad (Fig. 12l-o), pero esta diferencia se perdió al cabo de 130 días de incubación.

Tabla 3. Parámetros estadísticos (Grados de libertad (factor, totales), F y P) de los Análisis de Varianza (ANOVAs) aplicados al porcentaje de germinación (%G), tasa germinativa (T), tiempo promedio de la germinación (TP), sincronía (S) y tiempo de latencia (TL) de las cinco veces que se repitió el experimento, donde se evaluó el efecto de la edad de las semillas (tiempo de almacenamiento) y del sitio donde estuvieron almacenadas (enterradas en tres sitios del Pedregal o almacenadas en el laboratorio). Las semillas se germinaron en el laboratorio a 24°C sin aplicar ningún tratamiento.

		Factores		Interacción
Parámetro		Tiempo (A)	Sitio (B)	AB
	GL	4, 59	3, 59	12, 59
%G	F	19.001	89.125	2.901
	P	0.0001	0.0001	0.0057
T	F	11.881	18.569	4.044
	P	0.0001	0.0001	0.0004
TP	F	3.654	6.662	2.977
	P	0.0125	0.0009	0.0047
S	F	4.632	2.802	4.818
	P	0.0036	0.0521	0.0001
TL	F	1.406	13.760	1.901
	P	0.2495	0.0001	0.0640

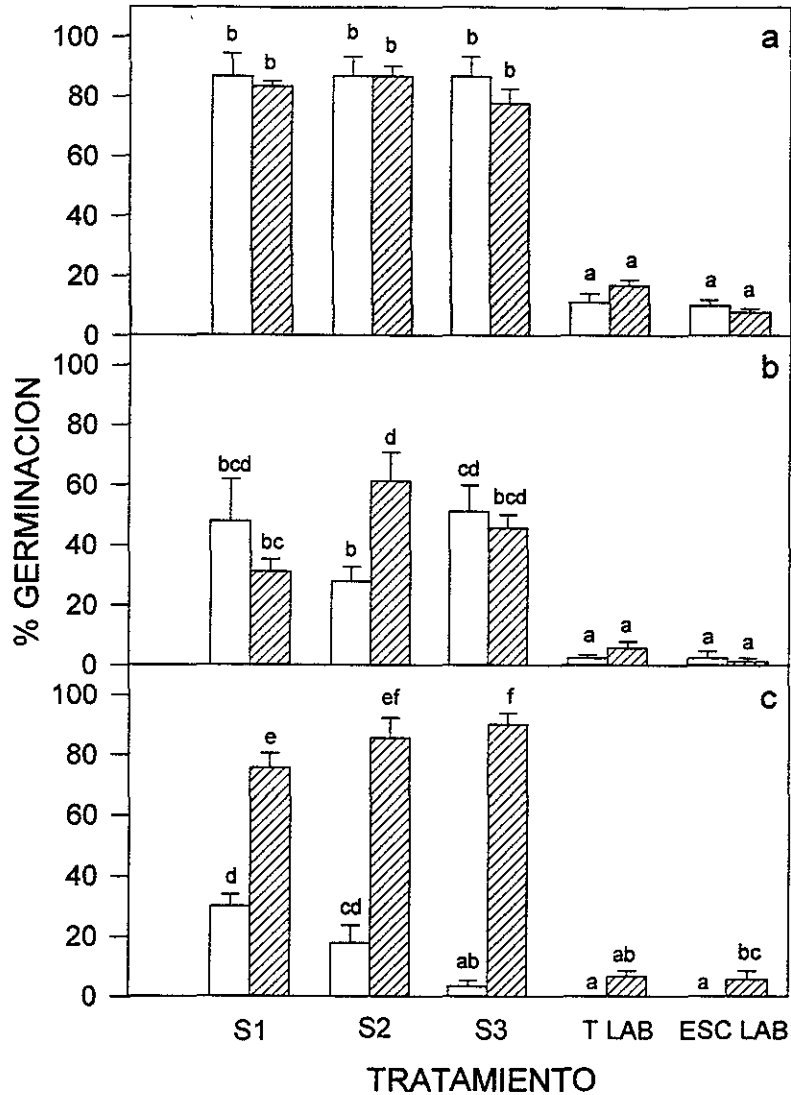


Figura 11. Porcentaje final de germinación ($\pm 1EE$) de semillas de 18 meses de edad, que estuvieron enterradas en tres sitios (S1, S2, S3) en el Pedregal, germinadas sin tratamiento adicional al enterramiento, o almacenadas en el laboratorio sin tratamiento (TLAB) o escarificadas con ácido sulfúrico durante 1.5 h (ESC LAB). Las semillas se colocaron en una cámara de germinación a temperatura constante (24 °C, barras claras) o alternante (20 - 35 °C, barras con diagonales), en tres condiciones de luz: blanca (a), rojo lejano (b) y oscuridad (c). Las letras sobre las barras indican los grupos homogéneos al interior de cada condición de luz.

Los valores más altos de porcentaje de germinación se obtuvieron en semillas del sitio 2 germinadas después de dos meses de haberlas desenterrado (Fig. 12g), sin diferencia significativa con respecto a semillas de los tres sitios de enterramiento germinadas después de 10 meses de desenterradas (Fig. 12e, j, o). Los menores porcentajes de germinación y mayores tiempos de latencia se presentaron siempre en las semillas almacenadas en laboratorio (Fig. 12p-t).

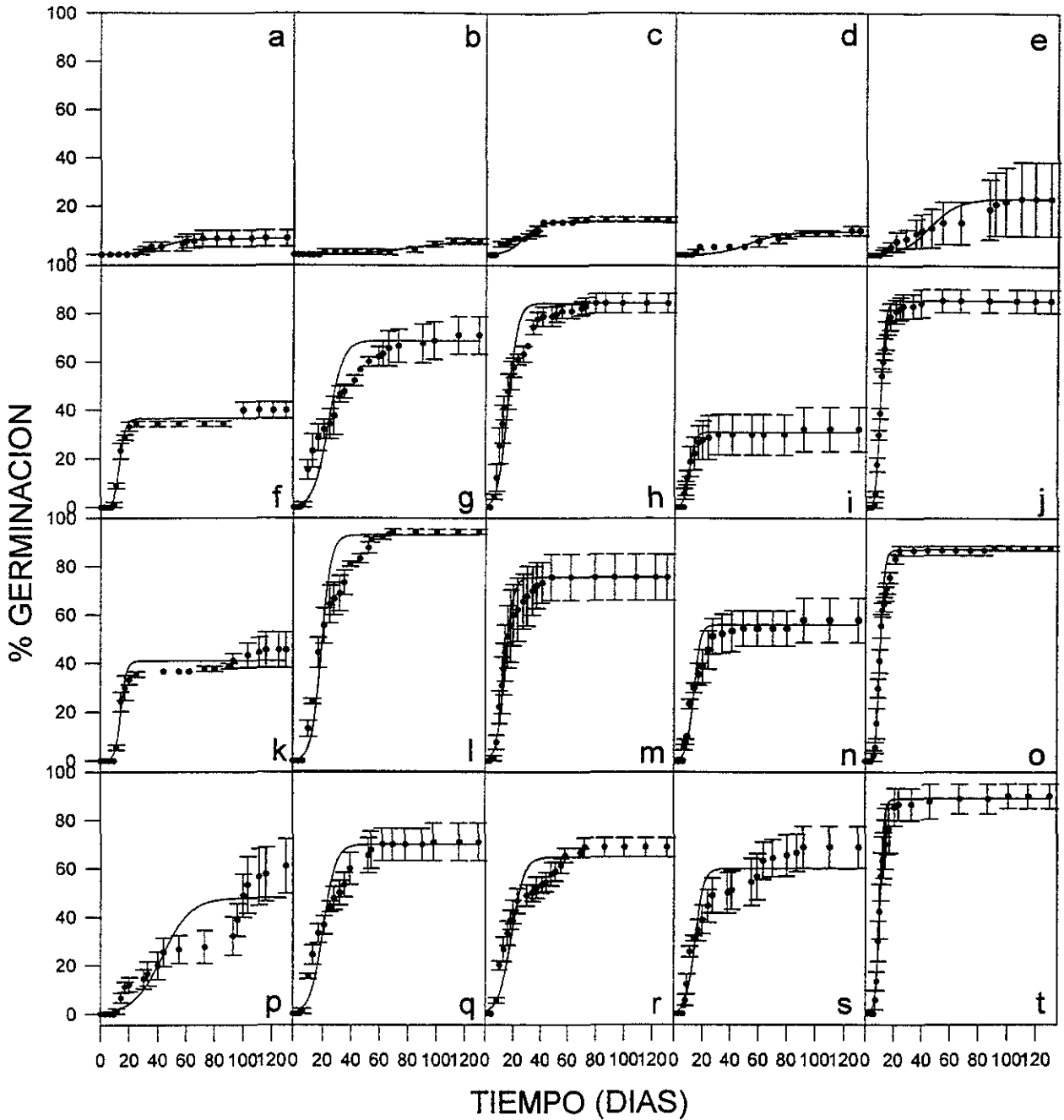


Figura 12. Porcentaje de germinación acumulado en el tiempo ($\pm 1EE$) de semillas que estuvieron almacenadas en el laboratorio (a-e), enterradas en el Pedregal bajo el dosel de un árbol (f-j), en un sitio expuesto (k-o) o junto a una roca (p-t). Las semillas se colocaron en una placa de agar al 1%, dentro de una cámara de germinación a temperatura constante (24 °C). El experimento se realizó con semillas de ocho (a, f, k, p), diez (b, g, l, q), doce (c, h, m, r), quince (d, y, n, s) y dieciocho (e, j, o, t) meses de edad. Los ajustes tienen coeficientes de determinación (r^2) de 0.85 a 0.99 y son significativos con una $P < 0.00001$.

Exploración de las semillas con el microscopio electrónico de barrido

En semillas almacenadas en el laboratorio que no recibieron ningún tratamiento (testigo), se distinguió la forma típica de una semilla de *Opuntia* (producida a partir de un óvulo campilótropo), el funículo engrosado que rodea a la semilla (Lám. A1), así como células del funículo con paredes secundarias engrosadas (Lám. A2), y la presencia de numerosas drusas entre el funículo y la cubierta seminal (Lám. A3-4).

La cubierta seminal del testigo tenía la mayoría de las células con sus paredes intactas (Lám. B1). En cambio, las semillas almacenadas en laboratorio y escarificadas con H_2SO_4 concentrado mostraron grietas en la cubierta seminal, al ser removida parcialmente la capa más externa con el ácido (Lám. B2). En las semillas que fueron enterradas se observó una profunda degradación celular, fracturas en la cubierta seminal, así como la invasión de hifas fungales. Estas hifas penetraron al interior de la semilla (Lám. B3). En las semillas que además de haber estado enterradas en el Pedregal, se escarificaron posteriormente con H_2SO_4 concentrado, se distinguió una ruptura celular profunda, con remoción completa de las capas superficiales (Lám. B4).

La región del hilo-micrópilo (por donde emerge la radícula durante la germinación), mostró diferencias visibles dependiendo del tratamiento que recibieron las semillas. En el testigo se observaron células intactas y muy claramente, la curvatura del funículo sobre la semilla (Lám. C1), mientras que en semillas enterradas se distinguió la presencia de orificios profundos y grietas (Lám. C2), así como la penetración de las hifas (Lám. C3). El daño que se presentó en las semillas enterradas y escarificadas fue aún más drástico, ya que las capas externas se perdieron por completo, observándose grietas y orificios profundos en esta región (Lám. C4), así como entre el funículo y la cubierta seminal (Lám. D2). La erosión de las capas externas fue tal, que la silueta del embrión pudo distinguirse con poco aumento (Lám. D1). Comparativamente, las semillas almacenadas en laboratorio y escarificadas sufrieron una menor degradación de sus capas superficiales, aunque también se distinguieron orificios y células, a las que les faltaban algunas de sus paredes (Lám. D3).

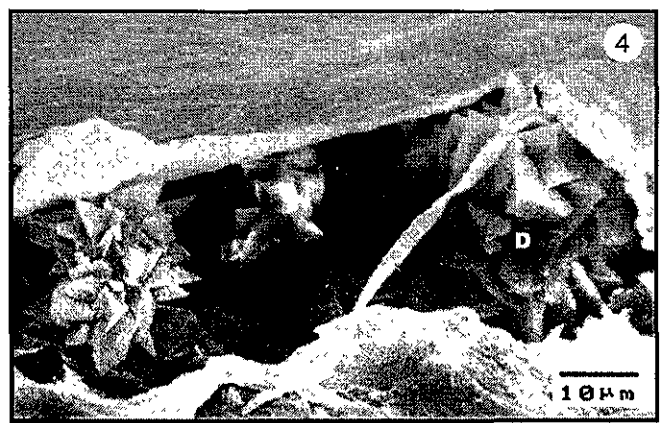
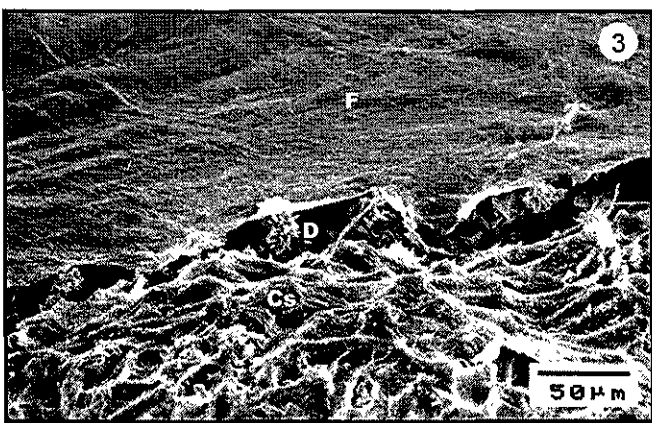
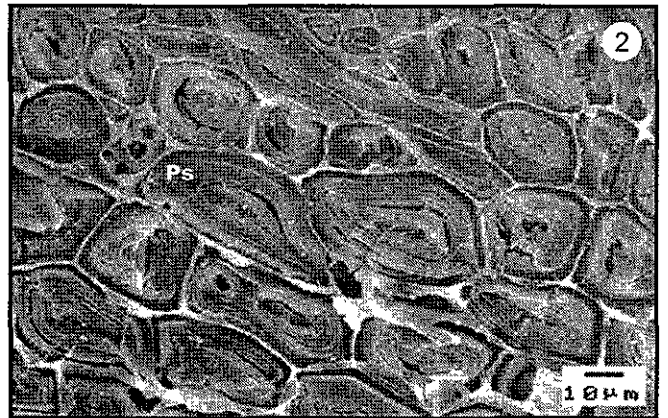
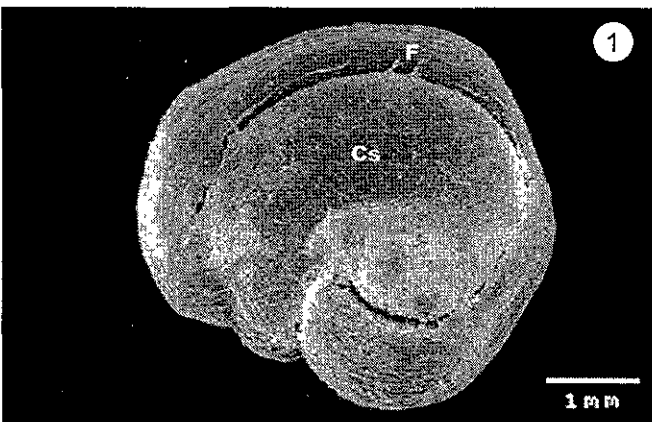


Lámina A. Semilla de *Opuntia tomentosa* observada con un Microscopio Electrónico de Barrido, sin la aplicación de tratamientos (testigo). 1) Vista panorámica de la semilla completa (15X). 2) Células funiculares con pared secundaria (750X). 3) Región entre el funículo y la cubierta seminal (350X). 4) Acercamiento de la foto anterior para distinguir las drusas (1,500X). Cs = cubierta seminal, D = drusas, F = funículo, Ps = pared secundaria.

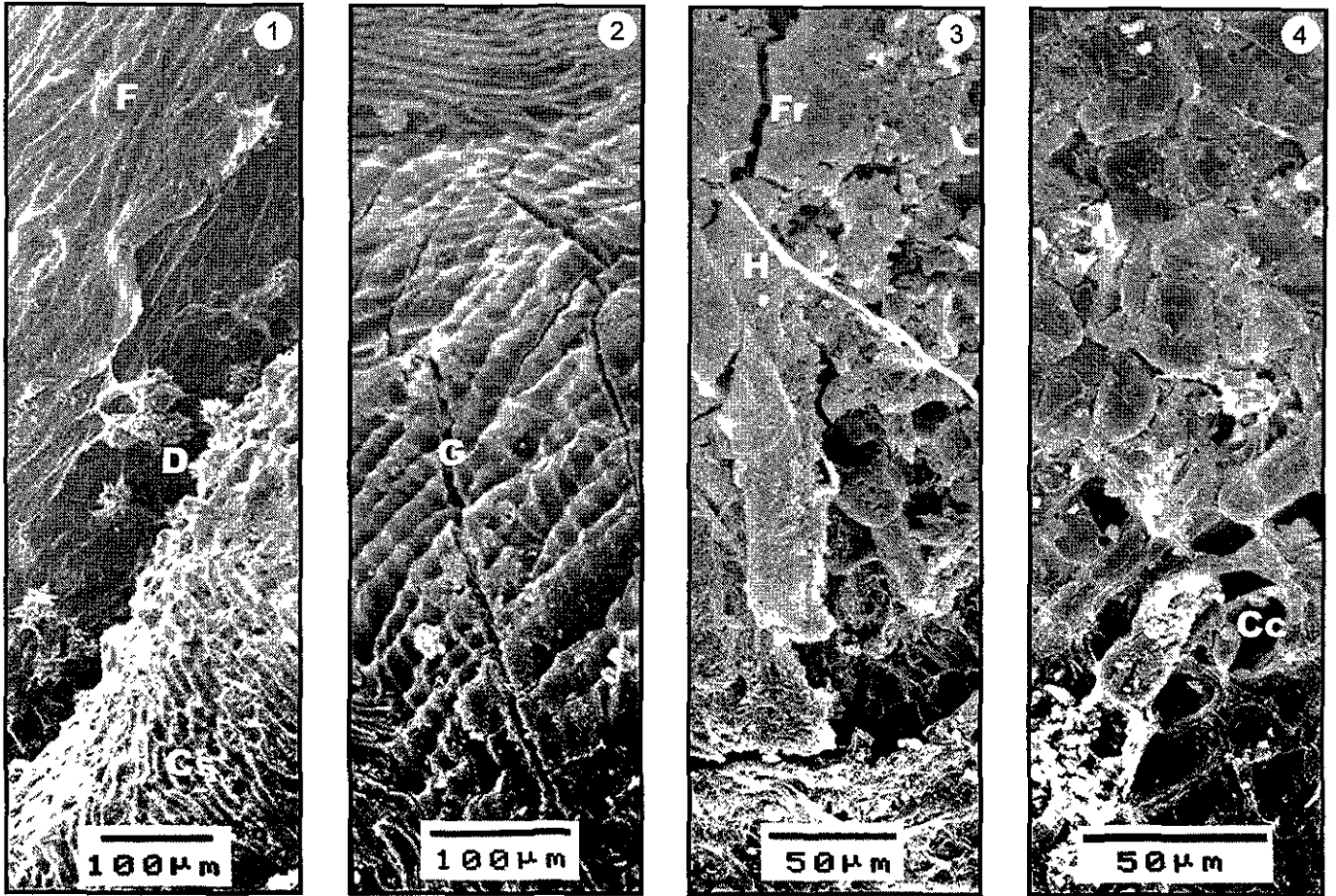


Lámina B. Cubierta seminal de semillas de *Opuntia tomentosa* observadas con un microscopio electrónico de barrido. 1) Semilla sin ningún tratamiento (150X). 2) Semilla que estuvo almacenada en el laboratorio durante ocho meses y escarificada en el laboratorio con ácido sulfúrico durante 1.5 h (200X). 3) Semilla que estuvo enterrada en el Pedregal durante ocho meses (350X). 4) Semilla que estuvo enterrada durante ocho meses y escarificada en el laboratorio con ácido sulfúrico durante 1.5 h (500X). Cc = células sin contenido citoplasmático, Cs = cubierta seminal, D = drusas, F = funículo, Fr = fracturas, G = grietas, H = hifas, Rc = ruptura celular.

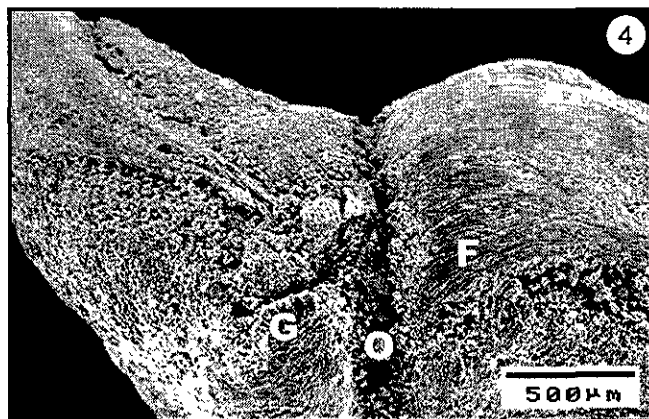
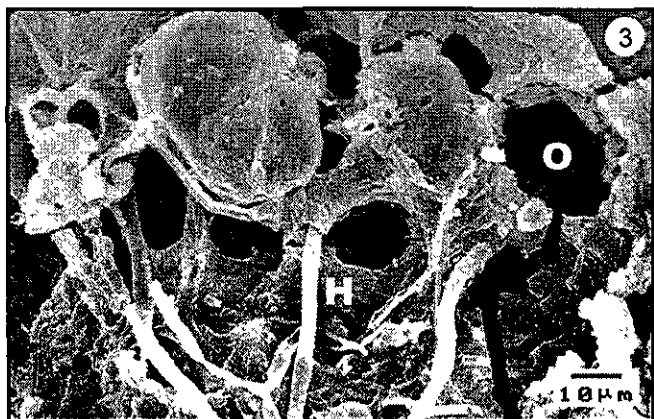
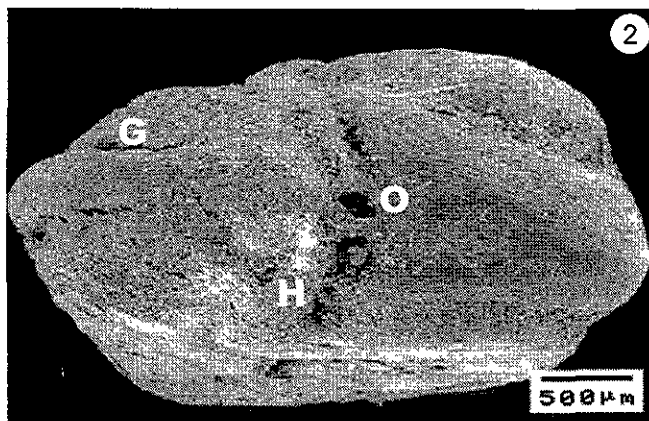
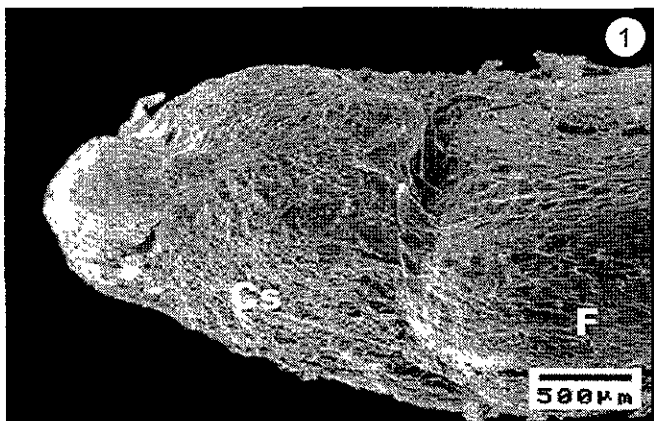


Lámina C. Región hilo-micrópilo de semillas de *Opuntia tomentosa* observadas con un microscopio electrónico de barrido. 1) Semilla sin ningún tratamiento (35X). 2) Semilla que estuvo enterrada en el Pedregal durante ocho meses (35X). 3) Acercamiento de la fotografía anterior, mostrando la penetración de hifas fungales (1, 000X). 4) Semilla que estuvo enterrada durante ocho meses en el Pedregal y escarificada en el laboratorio con ácido sulfúrico durante 1.5 h (50X). Cs = cubierta seminal, F = funículo, G = grietas, H = hifas, O = orificios.

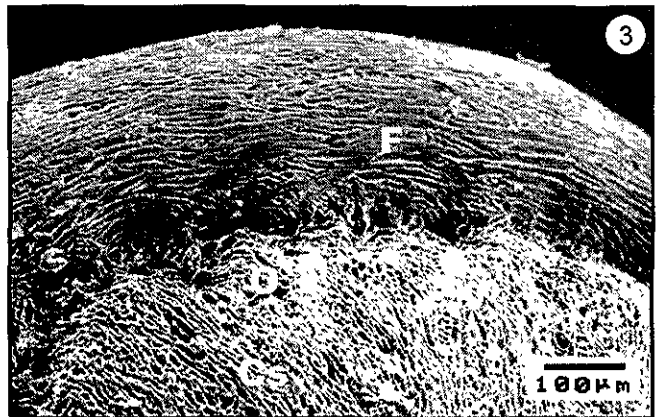
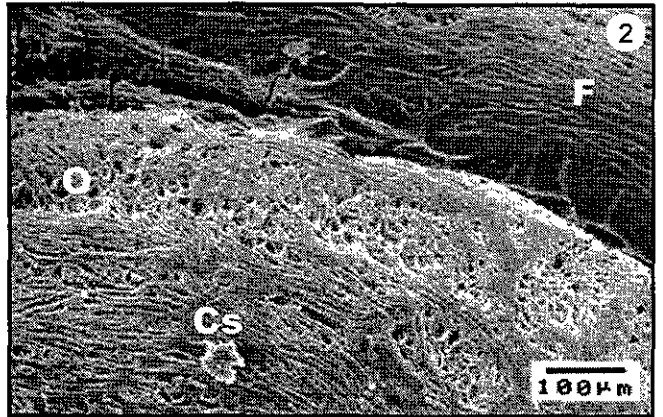
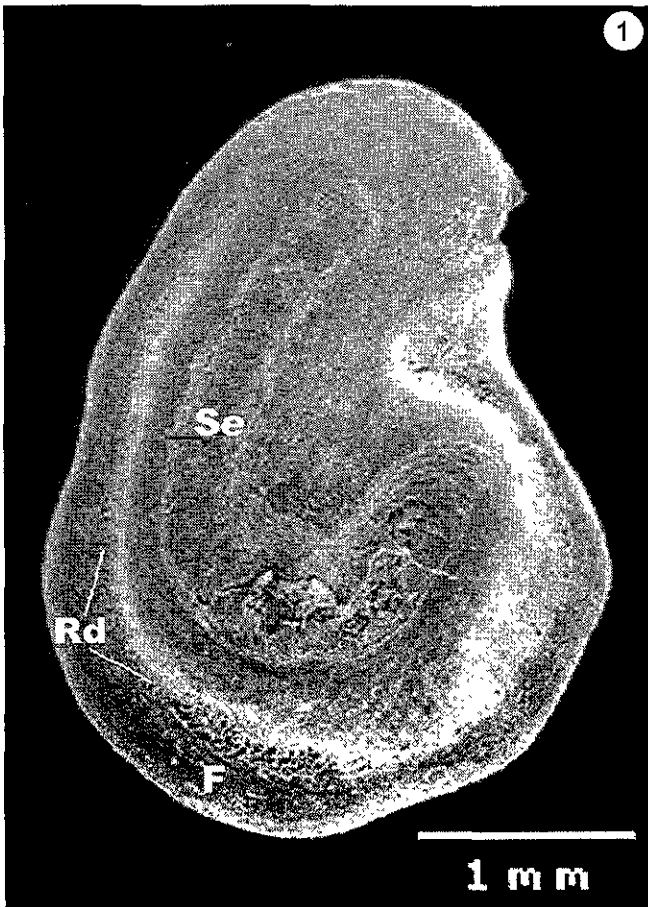


Lámina D. Semillas de *Opuntia tomentosa* observadas con un microscopio electrónico de barrido, con tratamientos de enterramiento en el Pedregal durante ocho meses y/o escarificación en el laboratorio con ácido sulfúrico durante 1.5 h. 1) Vista panorámica de semilla enterrada y escarificada, donde se distingue la silueta del embrión (15X). 2) Acercamiento del tratamiento anterior en la región dorsal (150X). 3) Aumento de la región dorsal de una semilla almacenada en el laboratorio y escarificada (150X). Se observa una mayor degradación de las capas superficiales de la cubierta seminal en las semillas enterradas y escarificadas. Cs = cubierta seminal, F = funículo, O = orificios, Rd = región dorsal, Se = silueta del embrión.

Semillas colectadas en el 2000

Escarificación

En general, a mayor tiempo de escarificación se obtuvo un mayor porcentaje, tasa, y sincronía, así como menor tiempo de latencia y tiempo promedio de germinación ($F_{(8, 26)} = 4.23$, $P = 0.0053$; $F_{(8, 26)} = 20.15$, $P = 0.0001$; $F_{(8, 26)} = 15.74$, $P = 0.0001$; $F_{(8, 26)} = 8.9$, $P = 0.0001$; $F_{(8, 26)} = 10.2$, $P = 0.0001$, respectivamente; Fig. 13).

Los testigos presentaron el menor porcentaje y la menor tasa de germinación (Fig. 13a). El tratamiento de 2 h de escarificación presentó la mayor germinación, más rápida y sincrónica, con una tasa de germinación significativamente distinta a la de todos los demás tratamientos (Fig. 13i). Los tratamientos de 5 y 10 min (Fig. 13b y c) de escarificación tuvieron un comportamiento atípico, ya que presentaron un porcentaje final de germinación muy cercano al obtenido con 2 h de escarificación (Fig. 13i), sin embargo tuvieron una de las menores tasas de germinación.

La capacidad germinativa de semillas de 1998 y del 2000 sin ningún tratamiento, fue similar, sin embargo, las semillas escarificadas del 2000, en general germinaron más que las de 1998 ($F_{(17, 53)} = 9.69$, $P = 0.0001$).

Imbibición

El incremento máximo en el peso fresco de las semillas, se alcanzó alrededor del quinto día después de incubadas, exceptuando a los testigos, que lo alcanzaron el segundo día. El incremento de estos últimos y el de las semillas escarificadas durante 5, 15, 30 y 45 min, se ajustaron significativamente a una recta con pendiente negativa ($r^2=0.47$, $F=11.69$, $P=0.0046$), en cambio las semillas escarificadas durante tiempos mayores se ajustaron a una recta con pendiente positiva ($r^2=0.72$, $F=3.93$, $P=0.00006$; Fig. 14). Se encontraron diferencias significativas debidas al día de incubación, el tiempo de escarificación y la interacción de ambos factores ($F_{(10, 296)} = 101.56$, $P = 0.0001$; $F_{(8, 296)} = 40.83$, $P = 0.0001$; $F_{(80, 296)} = 1.44$, $P = 0.0223$, respectivamente).

Nota: Los valores de r^2 , F y P de los ajustes al modelo exponencial sigmoide ($Y = a / (1 + b \exp(-cx))$) de las gráficas de germinación acumulada en el tiempo en el laboratorio, se presentan en el anexo.

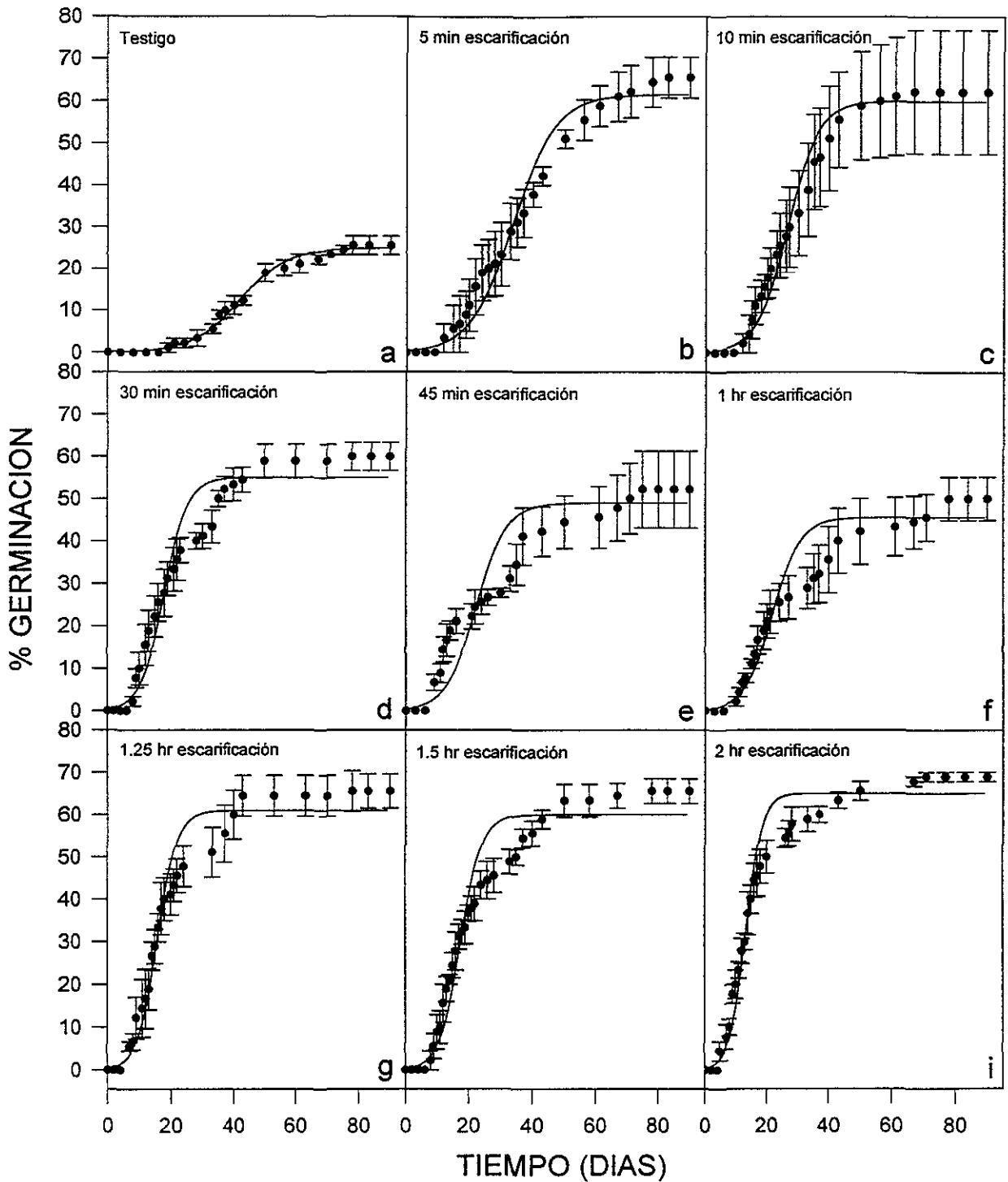


Figura 13. Porcentaje de germinación acumulado en el tiempo ($\pm 1EE$) de semillas recién colectadas en el año 2000, a las cuales se les aplicaron tratamientos de escarificación con ácido sulfúrico. Las semillas se colocaron en una en una placa de agar al 1%, dentro de una cámara de germinación con luz blanca a temperatura constante (24 °C). Los ajustes tuvieron coeficientes de determinación (r^2) de 0.85 a 0.99 y fueron significativos con una $P < 0.00001$.

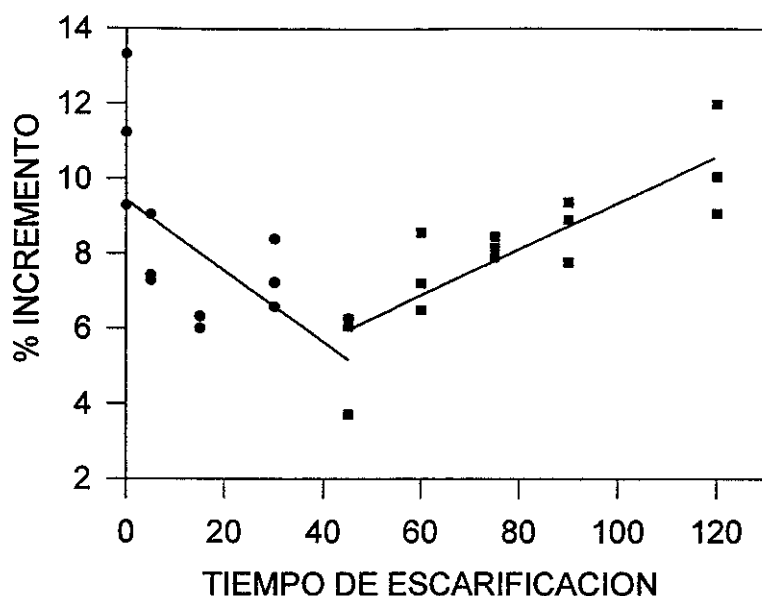


Figura 14. Porcentaje máximo de incremento en peso fresco de semillas colectadas en el año 2000, en función de los tiempos de escarificación aplicados (0 - 2 h). Los datos se ajustaron a dos rectas: la primera, con pendiente negativa ($r^2 = 0.47$, $P = 0.004$) corresponde a los tiempos menores de 45 min de escarificación (círculos) y la segunda, con pendiente positiva ($r^2 = 0.47$, $P = 0.0049$) corresponde a los tiempos mayores a 45 min (cuadrados). Las semillas se colocaron en una placa de agar al 1%, dentro de una cámara de germinación a temperatura constante (24 °C) con un tiempo de incubación de 10 días.

Germinación en el Pedregal y su relación con la temperatura del suelo

Las temperaturas de los 21 sitios de germinación en el Pedregal, registradas en la época de sequía (noviembre de 1998 y marzo de 1999) y de lluvia (junio y octubre de 1999) se presentan en la figura 15. Las semillas sembradas en el Pedregal desde 1998 y las sembradas en 1999 presentaron dos periodos de germinación, uno durante la época lluviosa del año en 1999 y otro en la del 2000 (Fig. 16). Las semillas sembradas en 1998 (Fig. 16a y b), germinaron en mayor medida en la época de lluvias de 1999 que en la del 2000, al contrario de las semillas sembradas en 1999, que distribuyeron su germinación en ambos periodos (Fig. 16c-j). En la mayoría de los casos, las semillas germinadas con nodriza tuvieron porcentajes mayores que las germinadas sin nodriza (Fig. 16a, c, e, g, i), de hecho, en uno de los sitios sin nodriza, que presentó la mayor temperatura promedio de los cuatro meses, la germinación se inhibió en todas las semillas, con excepción de las desenterradas del sitio 3 (Fig. 16i). En el caso de las semillas colocadas en diferentes orientaciones (N, E, W) del tepozán de 14 m (Fig. 16 b, d, f, h, j), la germinación no presentó un patrón general, definido por la orientación o la distancia de las semillas al árbol nodriza, únicamente se observó que la germinación de las semillas colocadas

en dirección Este, que estuvieron almacenadas en el laboratorio (Fig. 16d) y las que estuvieron enterradas (Fig. 16f, h, j) germinaron en su mayoría hasta el 2000.

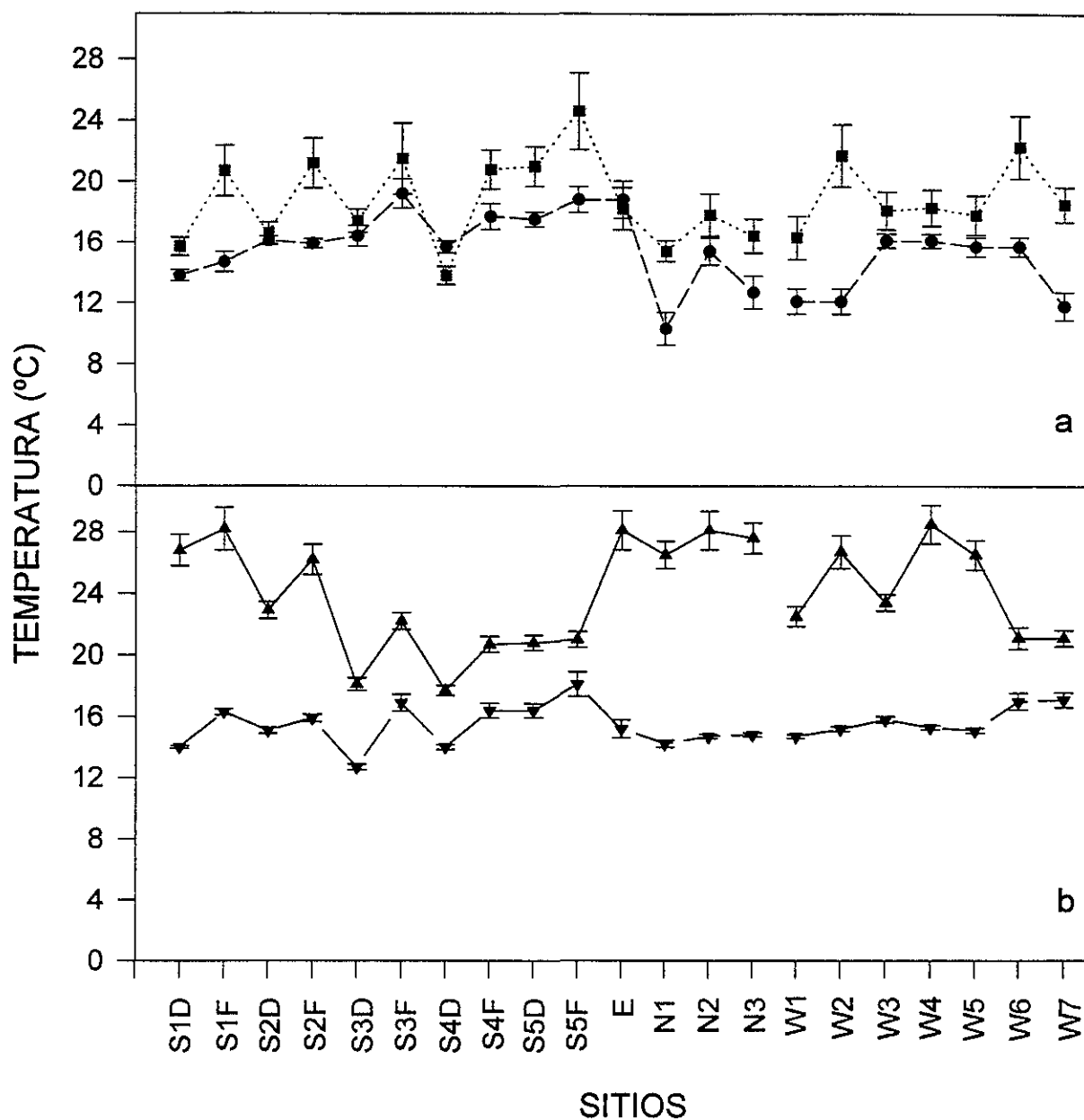


Figura 15. Temperatura promedio ($^{\circ}\text{C}$, ± 1 EE) de los 21 sitios de germinación en el Pedregal de San Angel. La temperatura se registró cada media hora en un periodo de 24 h en la época de sequía (noviembre de 1998, círculos; marzo de 1999, cuadrados) y de lluvias (junio de 1999, triángulos; octubre de 1999, triángulos invertidos). Las siglas de los sitios corresponden a: debajo de la sombra de cinco árboles nodriza (S1D-S5D), fuera de la sombra de los mismos árboles (S1F-S5F), en orientación Norte (N1-N3), Este (E) y Oeste (W1-W7) con respecto al tepozán de 14 m.

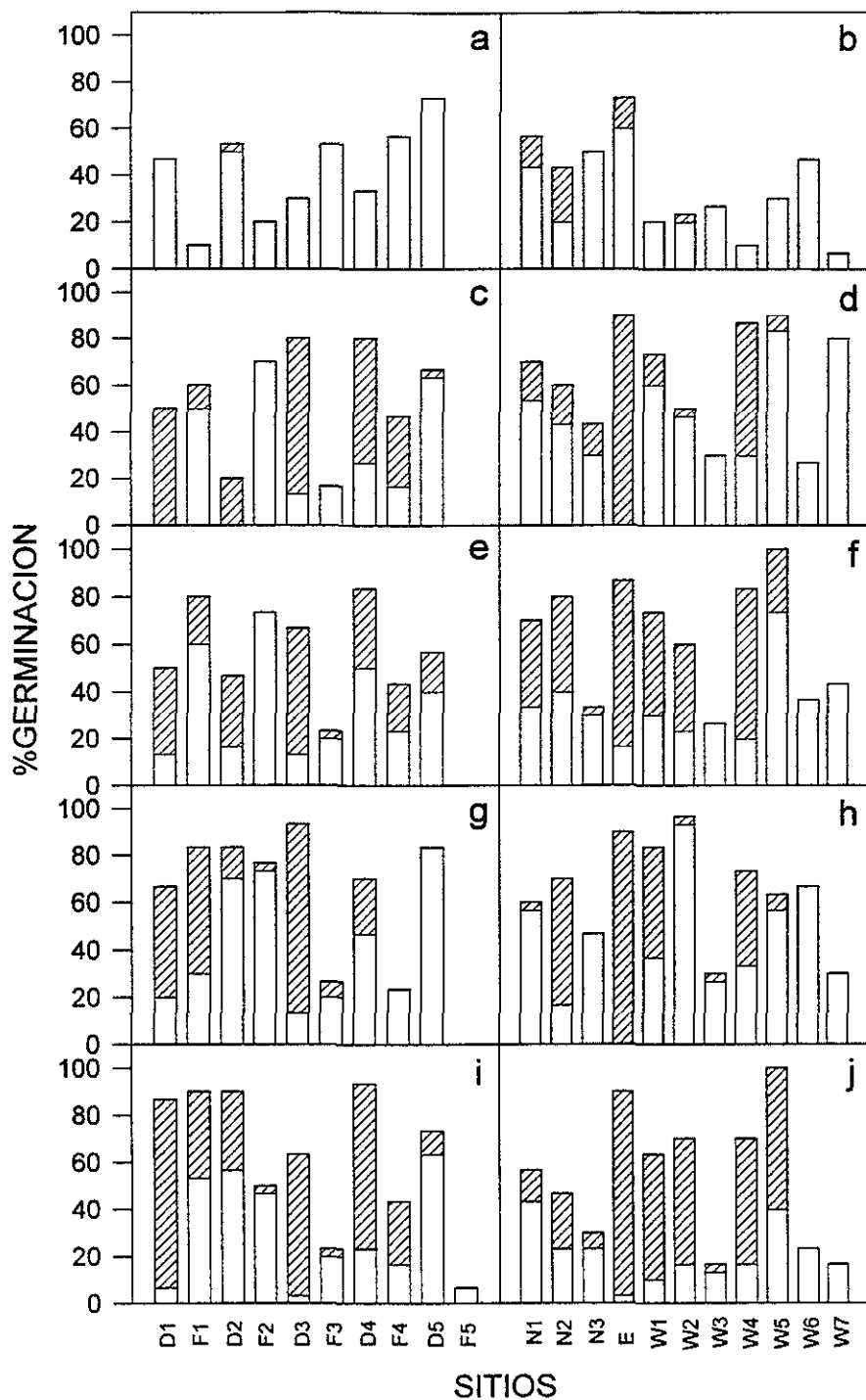


Figura 16. Porcentaje de germinación de semillas en el Pedregal, en la época de lluvias de 1999 (barras claras), sumada con la del 2000 (barras con diagonales). En 1998 se sembraron semillas ($n = 30$) recién colectadas en ese año (a, b) y en 1999, semillas que estuvieron almacenadas en el laboratorio (c, d) o que se desenterraron de tres sitios del Pedregal: bajo el dosel de un árbol (e, f), sin vegetación (g, h) o junto a una roca (i, j). Las siglas de los sitios corresponden a: debajo de la sombra de cinco árboles nodriza (S1D-S5D), fuera de la sombra de los mismos árboles (S1F-S5F), en orientación Norte (N1-N3), Este (E) y Oeste (W1-W7) con respecto al tepozán de 14 m.

En general, la germinación del primer año y la germinación acumulada al segundo año se relacionó con la temperatura promedio de cada sitio de germinación, ajustándose a un modelo gaussiano modificado $Y=a*\exp(-b*(X/c-1)^2+1/(X-d))$, Fig. 17 a-d, i-t], mientras que la germinación de las semillas almacenadas en el laboratorio y sembradas en el Pedregal en 1999 fue baja o nula durante el primer año (35% en promedio, Fig. 17e y g) por lo que no se ajustó a ningún modelo, sin embargo la germinación acumulada de 1998 sumada a la del 2000 se ajustó a un modelo exponencial con pendiente negativa según la fórmula $Y = a+be^x$ (Fig. 17f y h). Los valores de r^2 , F y P para todos los ajustes se presentan en la Tabla 4.

Tabla 4. Valores de los coeficientes de determinación (r^2), F y P de los ajustes al modelo gaussiano modificado ($Y=a*\exp(-b*(X/c-1)^2+1/(X-d))$) y al modelo exponencial ($Y = a+be^x$), que describen la relación entre la temperatura del Pedregal en los sitios experimentales y su respectiva germinación. Se realizaron dos análisis, uno para los sitios donde se colocaron semillas debajo o fuera de la sombra de cinco árboles nodriza y en orientación (ANALISIS 1, n = 14) y otro para los sitios donde se colocaron semillas en orientación Oeste del tepozán de 14 m (ANALISIS 2, n = 7). LAB = semillas que estuvieron almacenadas en el laboratorio, SITIO 1 = semillas que estuvieron enterradas del Pedregal, bajo el dosel de un árbol, SITIO 2 = sin vegetación o SITIO 3 = junto a una roca. Los asteriscos indican los casos en donde no se ajustaron significativamente a los modelos utilizados.

Tratamiento de las semillas	Germinación de 1999			Germinación de 1999 sumada a la del 2000		
	r^2	F	P	r^2	F	P
ANALISIS 1						
Sembradas en 1998	0.64	5.37	0.022	0.75	8.87	0.005
Sembradas en 1999 (LAB)	*	*	*	0.64	8.83	0.031
Sembradas en 1999 (SITIO1)	0.49	4.87	0.033	0.33	5.33	0.041
Sembradas en 1999 (SITIO2)	0.41	7.75	0.018	0.45	8.88	0.013
Sembradas en 1999 (SITIO3)	*	*	*	0.29	4.79	0.049
ANALISIS 2						
Sembradas en 1998	0.83	9.88	0.028	0.83	9.74	0.029
Sembradas en 1999 (LAB)	*	*	*	0.41	7.56	0.019
Sembradas en 1999 (SITIO1)	0.9	18.93	0.009	*	*	*
Sembradas en 1999 (SITIO2)	0.73	13.66	0.014	0.67	9.93	0.025
Sembradas en 1999 (SITIO3)	0.79	7.96	0.04	*	*	*

La germinación del total de los sitios, excluyendo a los del eje oeste (n=13), presentó una dispersión muy amplia de los datos en un intervalo entre 16 y 19°C y fue nula a 20.6°C. La significancia y los valores de los coeficientes de determinación de las regresiones (r^2) utilizando la germinación acumulada al año 2000 (Fig. 17b, j, n) indicaron un mejor ajuste al modelo gaussiano que la germinación del primer año (Fig. 17a, i, m), observándose que el tiempo tuvo un efecto importante sobre la germinación. La germinación de las semillas del sitio 3 de enterramiento presentó un comportamiento atípico con respecto a las demás: durante el primer

año no se ajustaron a ningún modelo, mientras que el segundo año se ajustó al modelo gaussiano modificado (Fig. 17q y r, respectivamente).

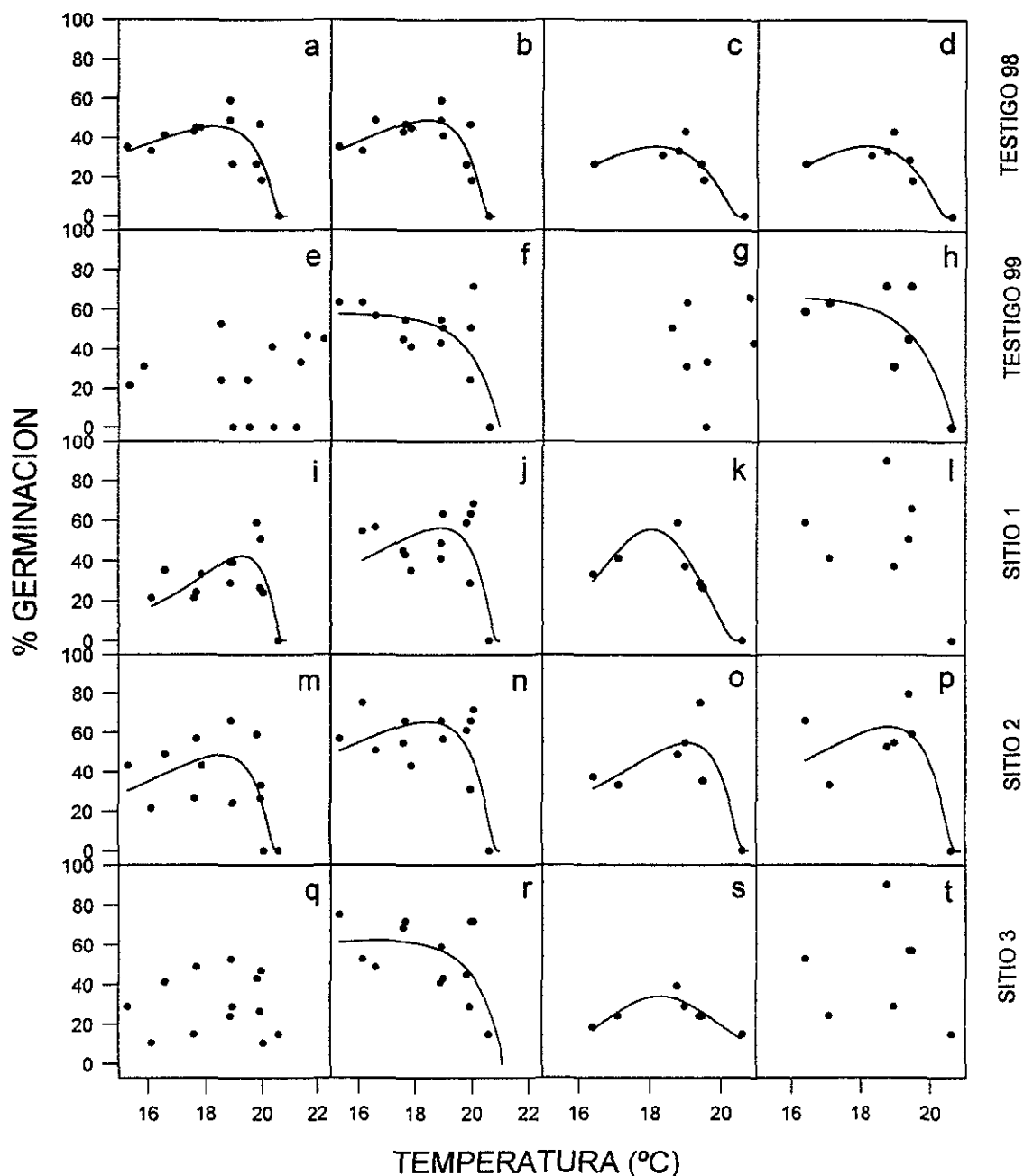


Figura 17. Relación de la temperatura promedio de cada sitio de germinación con su respectivo porcentaje de germinación. La primera y la tercera columna de gráficas corresponden a la germinación de 1999, la segunda y la cuarta a la germinación de 1999 sumada con la del 2000. Se separó en dos partes el análisis: uno para 14 sitios (debajo o fuera de la sombra de cinco árboles nodriza y en orientación Norte y Este del tepozán de 14 m) y otro exclusivamente para la orientación Oeste del mismo tepozán (n = 7). Los ajustes tuvieron coeficientes de determinación (r^2) de 0.3 a 0.9 y fueron significativos con una $P < 0.05$. Las gráficas que no presentan ajuste a los modelos (e, g, l, q y t) tuvieron una $P > 0.05$.

Los sitios del eje oeste ($n = 7$) no mostraron una mejoría en la significancia ni los valores de r^2 con el paso del tiempo, excepto en el caso de la germinación de 1999 de los testigos de almacenamiento en laboratorio (Tabla 4). Los sitios de desenterramiento 1 y 3 pasaron de un ajuste significativo con la germinación de 1999 (Fig. 17k y s, respectivamente) a no significativo con la germinación acumulada al 2000 (Fig. 17l y t, respectivamente; Tabla 4).

2. SOBREVIVENCIA

Los porcentajes de sobrevivencia en el tiempo de las plantas de las tres condiciones de germinación, indicaron que las plantas germinadas en el Pedregal, mostraron porcentajes más altos que los de las plantas del laboratorio (Fig. 18a). Las plantas germinadas fuera de las nodrizas tuvieron la menor tasa de mortalidad, significativamente distinta a la de plantas germinadas en el laboratorio y a la de germinadas debajo de las nodrizas ($F_{(2,8)} = 117.58$, $P = 0.0001$). Las plantas germinadas debajo de una nodriza y las germinadas en el laboratorio, presentaron la tasa máxima de mortalidad alrededor de los 60 días después de haber sido llevadas al Pedregal, mientras que las germinadas fuera de los árboles nodriza tardaron más días en morir, presentando la tasa máxima de mortalidad después de 100 días (Fig. 18b).

Los porcentajes de sobrevivencia final fueron mayores en las plantas germinadas en el Pedregal, en comparación con los de laboratorio sin importar el efecto de las nodrizas ($F_{(2,8)} = 7.59$, $P = 0.02$; Fig. 18a).

3. ANÁLISIS DE CRECIMIENTO

Peso seco

El logaritmo natural del peso seco total y por partes, mostró diferencias significativas entre cada cosecha y/o entre la inicial y la final para cada uno de los tratamientos (Tabla 5, Fig. 19).

Para la primera cosecha, el mayor efecto en la acumulación de biomasa se debió al sitio de germinación, tanto en el peso seco total ($F_{(2,41)} = 22.86$, $P = 0.0001$; Fig. 19j), como el del cladiodo ($F_{(2,41)} = 52.1$, $P = 0.0001$; Fig. 19a) y las hojas ($F_{(2,41)} = 27.66$, $P = 0.0001$; Fig. 19d). Esta última parte de la planta fue la única que tuvo un efecto significativo debido al sitio de crecimiento ($F_{(1,41)} = 5.09$, $P = 0.03$) y a la interacción de ambos factores ($F_{(2,41)} = 4.21$, $P = 0.02$).

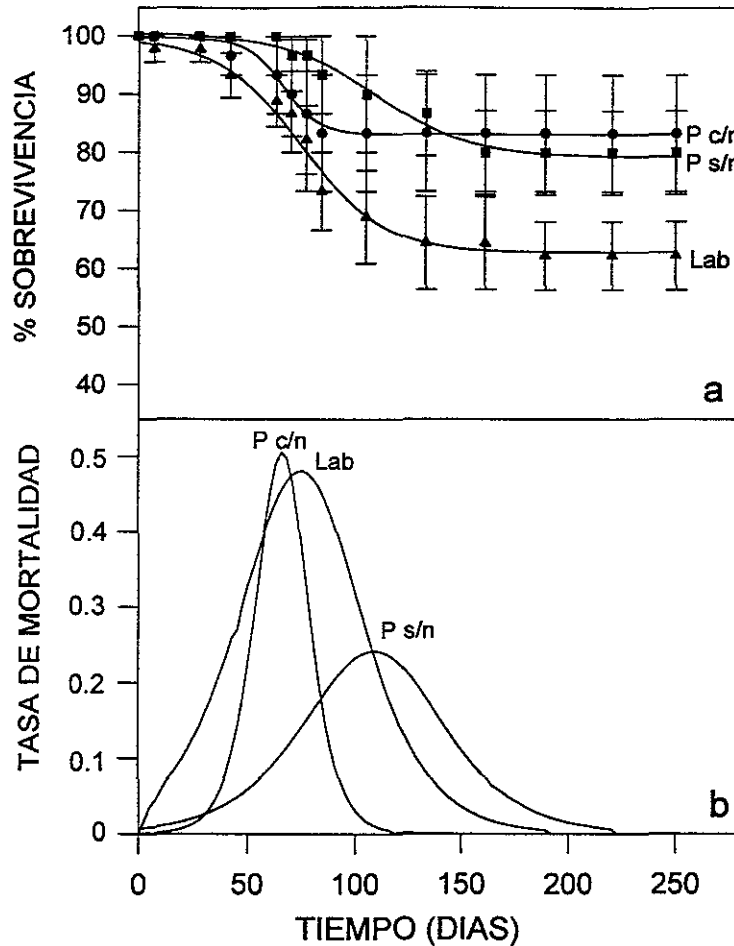


Figura 18. Supervivencia en funci3n del tiempo de plantas de *O. tomentosa* en el Pedregal de San Angel: a) porcentaje de supervivencia ($\pm 1EE$) y b) tasa de mortalidad. Las plantas se protegieron de los depredadores y de la insolaci3n directa, coloc3ndolas dentro de una jaula de malla de alambre.

Las plantas germinadas en el laboratorio mostraron una acumulaci3n de biomasa total significativamente menor con respecto a los dem3s tratamientos. De estas plantas, las que crecieron en casa de sombra, significativamente distintas a las que crecieron en el Pedregal, tuvieron los pesos m3s bajos. Los dem3s tratamientos no fueron significativamente distintos entre s3 (Fig. 19j).

En la segunda cosecha, el peso seco total de todos los tratamientos fue significativamente mayor al de la cosecha anterior, con excepci3n de las plantas germinadas sin nodriza y crecidas en casa de sombra (Tabla 5, Fig. 19k). El peso total tuvo un efecto significativo debido al sitio de germinaci3n y de crecimiento ($F_{(2,41)} = 4.85$, $P = 0.014$ y $F_{(1,41)} = 10.77$, $P = 0.002$, respectivamente) pero no de su interacci3n ($F_{(2,41)} = 2.25$, $P = 0.12$). El peso seco del cladido 3nicamente tuvo un efecto significativo del sitio de germinaci3n ($F_{(2,41)} = 8.01$,

P = 0.001; Fig. 19b), mientras que el de la parte subterránea lo tuvo del sitio de crecimiento ($F_{(1,41)} = 18.87$, P = 0.0001; Fig. 19h).

Tabla 5. Parámetros estadísticos (Grados de libertad (factor, totales), F y P) de los ANOVAs aplicados al peso seco del cladodio (C), hojas (H), parte subterránea (PS) y peso seco total (T) y del cociente Raíz: Vástago (R:V) de plantas (n=7) germinadas en el Pedregal debajo o fuera de un árbol nodriza y en el laboratorio y crecidas en un sitio protegido del Pedregal (P) y en una casa de sombra (CS) para determinar las diferencias significativas entre las tres cosechas de un mismo tratamiento.

Tratamiento		P c/nodriza	P s/nodriza	P Lab	CS c/nodriza	CS s/nodriza	CS Lab
GL		2, 20	2, 20	2, 20	2, 20	2, 20	2, 20
C	F	61.332	69.61	37.948	70.517	31.125	57.734
	P	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001
H	F	20.515	2.143	2.352	36.227	18.715	295.482
	P	0.0001	0.1463	0.1237	0.0001	0.0001	0.0001
PS	F	10.592	12.003	11.487	9.051	5.927	10.404
	P	0.0001	0.0005	0.0006	0.0019	0.0105	0.001
T	F	48.03	55.069	16.08	23.054	22.992	37.91
	P	0.0001	0.0001	0.001	0.0001	0.0001	0.0001
R:V	F	19.247	11.984	6.193	9.757	16.039	14.361
	P	0.0001	0.0005	0.009	0.0013	0.001	0.0002

Según los contrastes obtenidos con la MDS, los pesos más altos se presentaron en las plantas germinadas y crecidas en el Pedregal independientemente de su germinación debajo o fuera de una nodriza, sin diferencia con el del tratamiento en casa de sombra germinadas con nodriza (Fig. 19k). El peso seco del cladodio mostró un patrón semejante (Fig. 19b). Los pesos de la parte subterránea de plantas crecidas y germinadas en el Pedregal fueron de los más altos (Fig. 19h).

En la tercera cosecha, las plantas germinadas en el laboratorio, independientemente de su lugar de crecimiento, y las germinadas debajo de una nodriza crecidas en casa de sombra no incrementaron significativamente su peso con respecto a la cosecha anterior (Tabla 5, Fig. 19l).

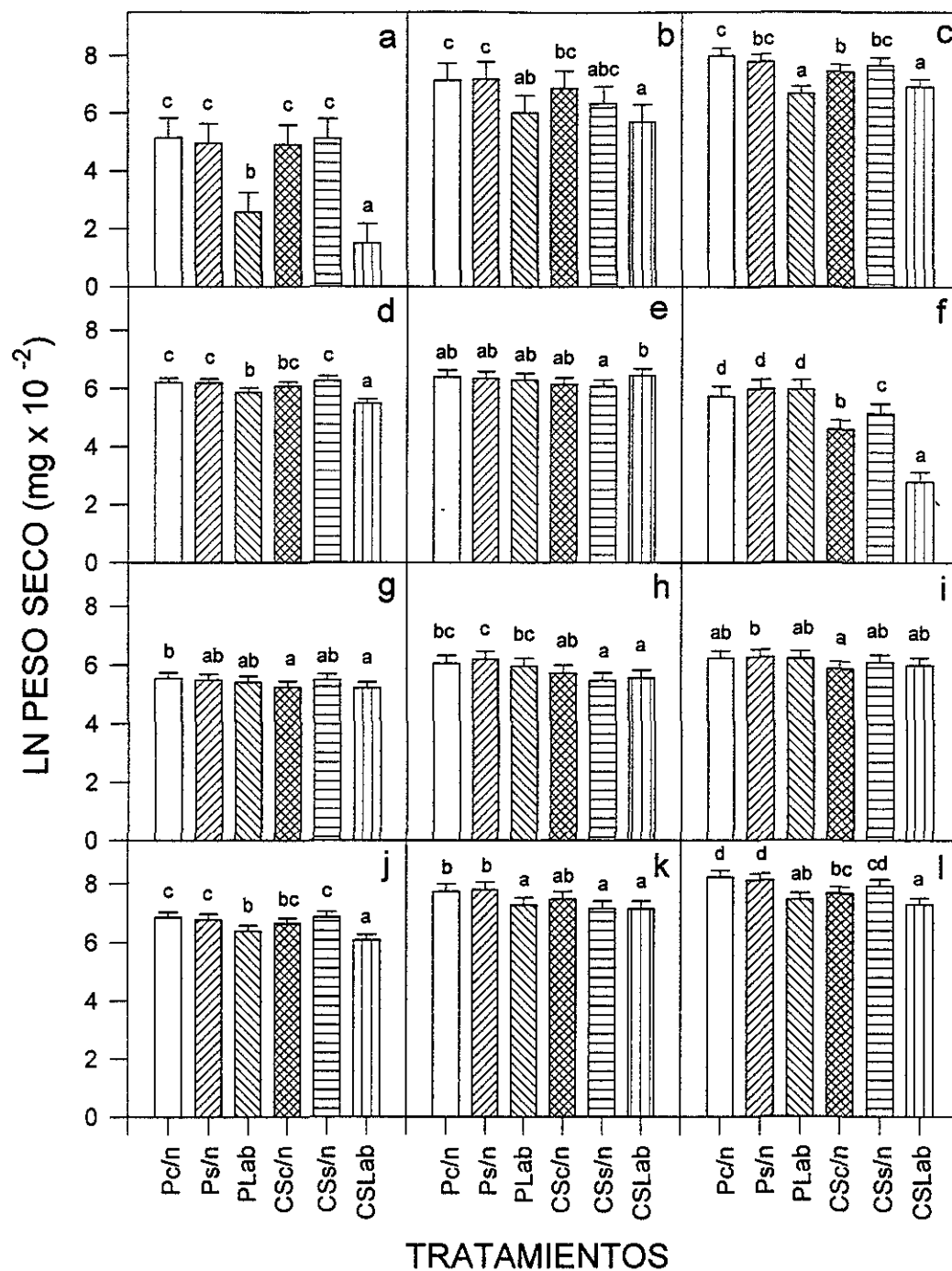


Figura 19. Logaritmo natural del peso seco (\pm 2EE) del cladiodo (a-c), hojas cotiledonarias (d-f), parte subterránea (g-i) y peso total (j-l) de plantas de *O. tomentosa*. Cada columna corresponde, de derecha a izquierda, a la primera, segunda o tercera cosecha, respectivamente. Los tratamientos evaluados fueron el sitio de germinación (c/n = con nodriza, s/n = sin nodriza o Lab = laboratorio) y el sitio de crecimiento (P = Pedregal o CS = casa de sombra). Las letras sobre las barras indican grupos homogéneos entre tratamientos de cada cosecha.

El sitio de germinación mantuvo su efecto significativo en el peso seco total, el del cladiodo y de las hojas ($F_{(2,41)} = 20.03$, $P = 0.0001$; $F_{(2,41)} = 32.72$, $P = 0.0001$; $F_{(2,41)} = 25.8$, $P = 0.0001$, respectivamente). El sitio de crecimiento afectó significativamente el peso total, el de las hojas y de la parte subterránea ($F_{(1,41)} = 11.64$, $P = 0.002$; $F_{(1,41)} = 157.87$, $P = 0.0001$; $F_{(1,41)} = 6.21$, $P = 0.018$, respectivamente). La interacción de los dos factores fue significativa en el peso del cladiodo y de las hojas ($F_{(2,41)} = 4.75$, $P = 0.015$; $F_{(2,41)} = 28.5$, $P = 0.0001$, respectivamente). Al igual que en la segunda cosecha, las plantas germinadas y crecidas en el Pedregal tuvieron los pesos más altos (cladiodo, Fig. 19c; hojas, Fig. 19f y total, Fig. 19i), significativamente distintos a los de plantas germinadas en laboratorio, las cuales presentaron los menores pesos (cladiodo, Fig. 19c y total, Fig. 19i).

Tasa relativa de crecimiento (RGR)

Para el intervalo de la primera a la segunda cosecha, el sitio de germinación tuvo un efecto significativo sobre la RGR del cladiodo ($F_{(2,41)} = 12.72$, $P = 0.0001$). Las semillas germinadas en el laboratorio presentaron las mayores tasas de crecimiento relativo para el cladiodo (Fig. 20a), significativamente distintas a las de los demás tratamientos.

En el siguiente intervalo (de la segunda a la tercera cosecha), la RGR total de todos los tratamientos disminuyó significativamente con respecto a la cosecha anterior (Fig. 20d). La RGR de las hojas cotiledonarias (Fig. 20b) *mostró diferencias entre tratamientos debidas al sitio de crecimiento* ($F_{(1,41)} = 5.61$, $P = 0.023$), además fue la única parte de la planta que tuvo valores negativos de RGR. No se encontraron diferencias significativas en las RGR de las demás partes de las plantas ni en la total (Fig. 20a, c, d).

En la RGR de la parte subterránea no se encontraron diferencias significativas entre tratamientos en ninguno de los periodos analizados (Tabla 5, Fig. 20c). Tampoco se encontraron diferencias significativas entre tratamientos en plantas crecidas en casa de sombra germinadas bajo nodriza (RGR total, Fig. 20d y por partes, Fig. 20 a-c) y sin nodriza (sólo RGR de la parte subterránea, Fig. 20c y total, Fig. 20d) para ninguno de los dos intervalos, así como para aquéllas germinadas sin nodriza y crecidas en el Pedregal (sólo RGR de hojas, Fig. 20b).

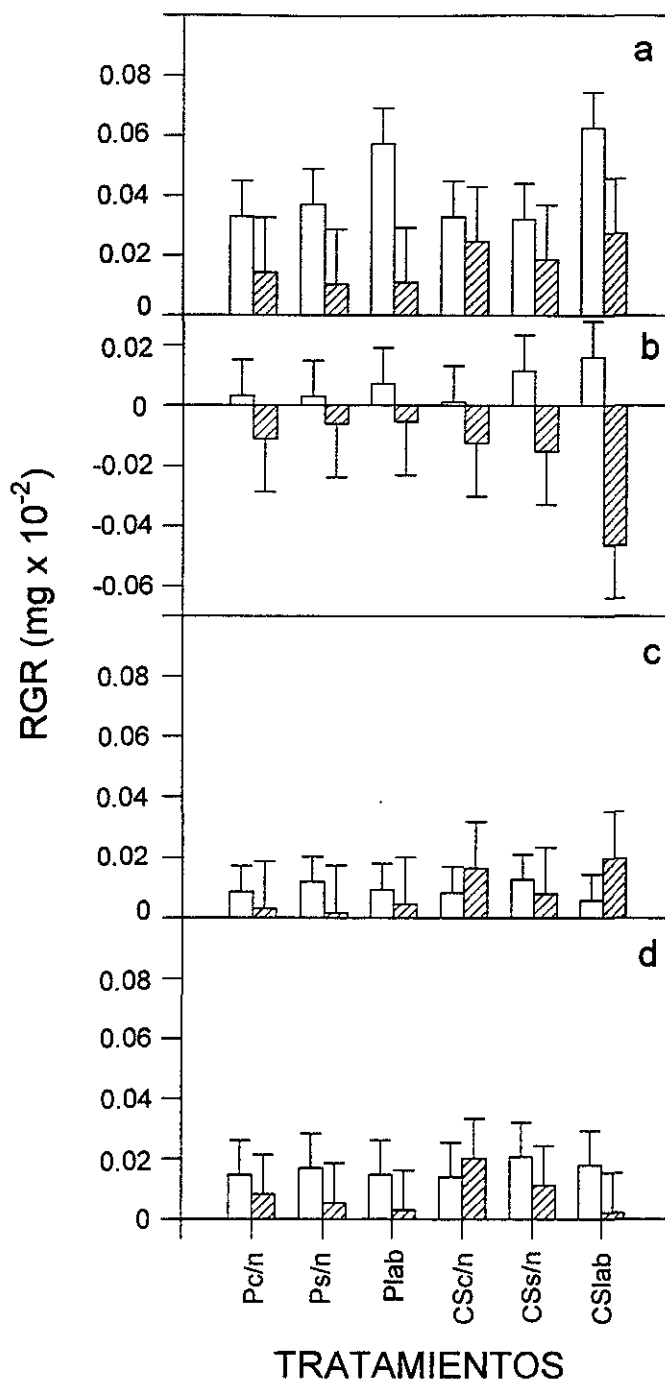


Figura 20. Tasa relativa de crecimiento (RGR, \pm 2EE) del cladioido (a), hojas cotiledonarias (b), parte subterránea (c) y total (d) para los intervalos de primera a la segunda cosecha (barras claras) y de la segunda a la tercera cosecha (barras con diagonales) de plantas de *O. tomentosa*. Los tratamientos evaluados fueron el sitio de germinación (c/n = con nodriza, s/n = sin nodriza o Lab = laboratorio) y el sitio de crecimiento (P = Pedregal o CS = casa de sombra).

Cociente raíz:vástago (R:V)

En el cociente raíz:vástago se encontraron diferencias significativas únicamente entre la primera y la segunda cosecha para cada uno de los tratamientos (Tabla 5, Fig. 21). El sitio de germinación tuvo un efecto significativo en la asignación de recursos a la parte aérea o a la parte subterránea, manteniéndose durante las tres cosechas ($F_{(2,41)} = 44.55$, $P = 0.0001$; $F_{(2,41)} = 5.17$, $P = 0.011$; $F_{(2,41)} = 19.55$, $P = 0.0001$, respectivamente). Únicamente en la segunda cosecha, el sitio de crecimiento tuvo un efecto significativo ($F_{(1,41)} = 4.7$, $P = 0.037$). No obstante, la interacción de ambos factores nunca fue significativa.

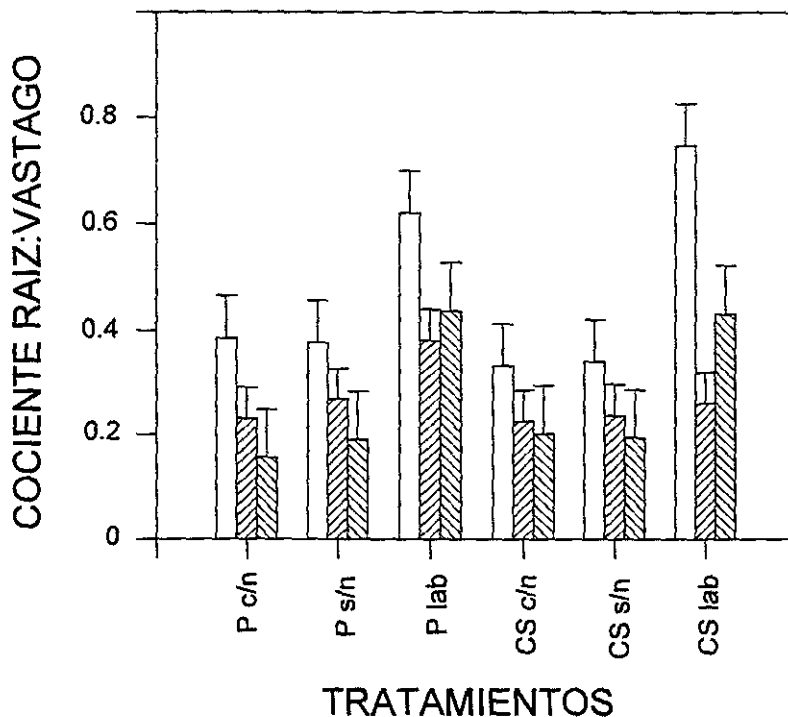


Figura 21. Cociente raíz:vástago ($\pm 2EE$) de plantas de *O. tomentosa*, evaluado según el sitio de germinación (c/n = con nodriza, s/n = sin nodriza o Lab = laboratorio) y el sitio de crecimiento (P = Pedregal o CS = casa de sombra). Las barras blancas corresponden a la primera cosecha, las barras con diagonales hacia arriba a la segunda y con diagonales hacia abajo a la tercera.

Con el contraste de la MDS, se observó que en la primera cosecha las plantas germinadas en laboratorio mostraron diferencias significativas entre sí y con respecto a los demás tratamientos, obteniendo los valores más altos. Los demás tratamientos no fueron significativamente distintos entre sí (Fig. 21). Por otro lado, en la segunda cosecha, únicamente las plantas germinadas en laboratorio y crecidas en el Pedregal mostraron diferencias significativas con respecto a los demás tratamientos, mostrando el valor más alto (Fig. 21). En

la tercera cosecha se observó el mismo comportamiento que en la primera, pero las plantas germinadas en el laboratorio no presentaron una relación R:V significativamente distinta entre sí (Fig. 21).

VI. DISCUSION

1. GERMINACION

En 1998 las plantas adultas de las cuales se extrajeron los frutos produjeron semillas con dos tipos de latencia: una exógena, debido a la presencia del funículo y la cubierta seminal que impusieron una restricción mecánica a la emergencia de la radícula; y otra endógena, probablemente por inmadurez fisiológica del embrión. La presencia de dos tipos de latencia en una semilla se denomina latencia compleja o combinada (Nikolaeva, 1969, citado en Baskin y Baskin, 1998). Por otra parte, se encontró que *O. tomentosa* es una especie fotoblástica positiva. Con el paso del tiempo y dependiendo de las condiciones de almacenamiento los primeros dos tipos de latencia cambiaron.

En otras especies de *Opuntia* se han reportado bajos porcentajes de germinación aún con la aplicación de diferentes tratamientos de escarificación, remojo o lavado con agua, ácido giberélico y temperatura constante y/o alternante, entre otros (Pilcher, 1970; Potter *et al.*, 1989; Godínez-Alvarez y Valiente-Banuet, 1998), a pesar de que se han cuantificado porcentajes de viabilidad mayores al 90% (*Opuntia joconostle* forma cuaresmero, Sánchez-Venegas, 1997). Lo anterior se puede deber a la existencia de latencias complejas, las cuales no se han identificado como se hizo en *O. tomentosa* en el presente trabajo.

La cubierta seminal de las semillas de *Opuntia* spp. es muy dura, ya que además de las células de la testa, que presentan paredes sumamente gruesas y grandes cantidades de taninos (Márquez-Guzmán, com. pers.), cuenta con varias capas de células con paredes secundarias engrosadas que provienen del funículo, el cual rodea al óvulo (y posteriormente a la semilla) desde etapas tempranas de su desarrollo, como se encontró en *O. dilleni* (Maheshwari y Chopra, 1955). La dureza de la estructura externa de la semilla, que incluye al funículo y a la cubierta seminal, se refleja por el largo tiempo de escarificación con H₂SO₄ concentrado requerido por *O. tomentosa* para germinar (1.5 h), tiempo similar al reportado para *O. edwardsii*, *O. discata* y *O. lindheimeri* (Potter *et al.*, 1984). Estos largos tiempos de escarificación son comunes entre las especies con cubiertas duras e impermeables. Algunas especies de otras familias requieren de tiempos aún mayores, como la palma *Chamaerops humilis*, que necesita tiempos de entre 4.5 y 7 h de escarificación para germinar (Merlo *et al.*, 1993).

Por otro lado, se ha comprobado que la ingestión de los frutos de *Opuntia* por algunos roedores y aves no interviene en el proceso de germinación, sino que sólo se restringe a la dispersión de las semillas (Godínez-Alvarez y Valiente-Banuet, 1998), lo cual contribuye a la colonización de hábitats, al mantenimiento de la variabilidad genética y a evitar la extinción local (Mandujano *et al.*, 1998). Los tiempos de escarificación tan largos requeridos por *O. tomentosa* corroboran lo anterior, ya que ni la concentración del H_2SO_4 , ni el tiempo de exposición a él, son comparables con el tiempo de la digestión ni con el pH del tracto digestivo de los animales que ingieren sus frutos. El hombre posee uno de los mayores tiempos de digestión, el pH y la concentración del ácido clorhídrico de su jugo gástrico son de 0.8-1.5 y 1 N, respectivamente (Schmidt y Thews, 1983), valores que tienen poca relación con el H_2SO_4 concentrado, el cual es una sustancia mucho más corrosiva. La especie en estudio es dispersada por aves y mamíferos de menor tamaño que el hombre, por lo que el efecto de los depredadores sobre sus frutos debe tener efecto únicamente en la dispersión de sus semillas.

También se sabe que en el suelo se desgasta la cubierta seminal de las semillas que presentan una cubierta dura, por la acción de microorganismos y fluctuaciones de temperatura (Baskin y Baskin, 1998). En *O. tomentosa* se encontró por medio del microscopio electrónico de barrido, que los hongos tuvieron un papel importante en la degradación de la cubierta de semillas desenterradas. La acción de los hongos sobre la cubierta seminal se ha reportado únicamente para algunas especies de importancia económica (*Hordeum vulgare*, Harper y Lynch, 1980; *Fragaria ananassa*, Guttridge *et al.*, 1984; citados en Baskin y Baskin, 1998). Sin embargo, los cambios en la estructura de la cubierta seminal de las semillas después de haber estado enterradas en el suelo no habían sido reportados. El efecto favorable de temperaturas relativamente altas para la germinación, como las que se presentan en el Pedregal diariamente durante la época seca del año (calor seco 180 h a 60 °C) sugiere que éstas también juegan un papel importante en la ruptura de la cubierta seminal de *O. tomentosa*.

Por otra parte, se ha propuesto que las semillas de *Opuntia* spp. necesitan un periodo de post-maduración para completar su desarrollo. En *O. imbricata* (Pilcher, 1970), *O. lindheimeri* y *O. edwardsii* (Potter *et al.*, 1989) se observa un incremento en los porcentajes de germinación después de un año de almacenamiento, mientras que en *O. rastrera* (Mandujano *et al.*, 1997) la germinación es nula durante el año en que son producidas e incrementa conforme aumenta la edad de las semillas. Las semillas de *O. tomentosa* almacenadas en el laboratorio no incrementaron su capacidad germinativa con el paso del tiempo, esto puede deberse a que las semillas de esta especie requieren de mayor tiempo de post-maduración. Este requerimiento se ha relacionado con una deficiencia de ácido giberélico endógeno y/o con una falta de madurez

morfoanatómica del embrión (Baskin y Baskin, 1998). En efecto, en *O. tomentosa*, la adición de ácido giberélico, previa escarificación con H_2SO_4 , pudo romper la latencia endógena de algunas de las semillas recién colectadas. Sin embargo, el paso del tiempo no tuvo un efecto favorable e incluso en semillas escarificadas las altas concentraciones de AG_3 aplicadas al medio de incubación resultaron inhibitorias. En otras especies de *Opuntia* también es necesaria la aplicación de ácido giberélico para obtener porcentajes de germinación altos, como en *O. joconostle* forma cuaresmero (Sánchez-Venegas, 1986), que requiere de la ruptura parcial de la cubierta y posteriormente de la imbibición con AG_3 en 40 ppm durante 30 minutos para obtener una germinación de 80% después de 43 días. En relación con las concentraciones de ácido giberélico requeridas por estas especies, las concentraciones utilizadas en el presente estudio fueron altas, como es común en especies de zonas templadas (Gómez-Campo, 1985). Al Pedregal de San Ángel se le considera una zona templada por altitud (Rzedowski, 1954).

Durante la postmaduración, además del tiempo de almacenamiento, también son muy importantes las condiciones en donde éste transcurre. El efecto del enterramiento en la germinación de semillas de otras especies ha mostrado resultados variables (Baskin y Baskin, 1998). En el caso de *O. tomentosa* se observó un incremento significativo en la germinación con respecto a semillas que estuvieron almacenadas en el laboratorio. Uno de los eventos que ocurren en el suelo que ha sido relacionado con la postmaduración, es la disminución de la temperatura, la cual elimina la latencia endógena debido a que incrementa las concentraciones de AG_3 de la semilla o incrementa su sensibilidad a la hormona (Baskin y Baskin, 1998). Sin embargo en las semillas de *O. tomentosa* no se observó una mejoría con la exposición a las temperaturas bajas, en cambio, se redujo su capacidad germinativa, probablemente debido a que el requerimiento de ácido giberélico que presenta inicialmente *O. tomentosa* en el laboratorio se pierde posteriormente, o bien a que el periodo de estratificación fue muy prolongado para una especie que crece en una zona tropical con clima templado por altitud. Por el contrario, para especies que habitan en Estados Unidos de América, como *O. compressa* y *O. macrorhiza*, la exposición prolongada a las temperaturas bajas en invierno es importante para duplicar su capacidad germinativa inicial, aunque no es un factor esencial para romper la latencia de todas las semillas (Baskin y Baskin, 1977).

Es importante resaltar que al escarificar semillas recién colectadas (incluso por 45 min) la germinación fue del 10%, lo que sugirió la necesidad de tiempos más largos de escarificación. Sin embargo, semillas de dos meses de edad presentaron alta germinación con 45 min de escarificación y con tiempos mayores, probablemente debido a la maduración de una fracción de la población de semillas. El ácido giberélico exógeno no incrementó la germinación

de semillas escarificadas ni tuvo efecto en semillas no escarificadas, lo que podría representar una latencia endógena aún más compleja o que el ácido giberélico exógeno no reemplazó el efecto del tiempo de postmaduración debido a la inmadurez morfofisiológica del embrión, ya que eran necesarios otro tipo de factores, como los que sufrieron durante su estancia en el suelo.

Durante el enterramiento, la cubierta seminal se agrietó por la acción de los hongos y probablemente por la acción de otros factores del suelo, como cambios de humedad y temperatura, lo que significó un incremento en la capacidad germinativa de las semillas. Sin embargo, cuando las semillas se almacenaron después del enterramiento, la capacidad germinativa se incrementó en un 50% alcanzando con esto más del 90% de germinación. Esto puede deberse a cambios en la estructura de la cubierta seminal debidos al almacenamiento en las condiciones del laboratorio después del enterramiento (HR 20-50% durante diez meses), los cuales pudieron completarse gracias a los cambios que ya habían sufrido las semillas después del enterramiento. Otra explicación factible es que se haya completado el proceso de post-maduración iniciado en el suelo (a las semillas germinadas en el campo les tomó dos años completar la germinación de las muestras). La probabilidad de que haya habido una combinación entre cambios en la estructura de la cubierta seminal y la post-maduración lo indica el hecho de que los tratamientos de ácido fueron deletéreos para la germinación, probablemente porque la fracción de semillas que germinaron sin escarificación eran permeables y el ácido produjo su muerte, mientras que al aplicar el AG₃ exógeno a semillas escarificadas, las semillas que germinaron fueron aquellas que no eran permeables y que al escarificarlas absorbieron la hormona exógena, logrando con esto el balance hormonal adecuado para su germinación. Ninguno de estos cambios se observa en semillas almacenadas en el laboratorio durante los 18 meses de observaciones, lo que sugiere que la permanencia de las semillas en el banco de semillas puede ser importante para la conservación del germoplasma del suelo y para que las semillas de *O. tomentosa* puedan liberarse de una latencia compleja.

En cuanto a la relación entre la temperatura y la germinación de varias especies de cactáceas, se han encontrado datos contradictorios. Los trabajos de Zimmer (1967-739, citados en Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yañes, 2000), Fearn (1974; 1981) y Nobel (1988), indican que con temperaturas alternantes se obtienen mayores porcentajes de germinación que con temperaturas constantes. Así como ocurrió en *O. tomentosa*, se ha demostrado en otras especies que no hay diferencias significativas entre un tratamiento y el otro, como en *O. phaeacantha* var. *discata* y *O. lindheimeri* (Potter et al., 1984), *N. tetetzo*, *F. flavovirens* y *P.*

holianus (Godínez-Alvarez y Valiente-Banuet, 1998; Rojas-Aréchiga *et al.*, 1998), *F. latispinus* var. *spiralis* y *E. platyacanthus* (Rojas-Aréchiga *et al.*, 1998).

La fluctuación de temperatura es un factor que sustituye el requerimiento de luz en muchas especies (Erasmus y Standen 1986), como ocurrió en las semillas de 18 meses de edad de *O. tomentosa* enterradas en el Pedregal, mientras que no eliminó el efecto inhibitorio del rojo lejano en la germinación. Las semillas de *O. tomentosa* mantienen su requerimiento de luz a través del tiempo independientemente de si estuvieron enterradas o no como ocurre con muchas especies (Wesson y Wareing, 1969), lo cual puede ser una característica de la especie o indicar que les faltaba mayor tiempo de maduración para alcanzar un balance hormonal o sensibilidad al ácido giberélico endógeno para germinar totalmente en RL y en oscuridad (Senden *et al.*, 1986).

Las semillas de *O. tomentosa* no mostraron una mejoría en los porcentajes de germinación con el remojo en agua durante diferentes periodos, contrario a lo que sucede con *O. phaeacantha* var. *discata* y *O. lindheimeri* (Pilcher, 1970), cuya germinación se ve favorecida con periodos cortos de remojo en agua. Lo anterior puede deberse a que no hay sustancias inhibitorias de la germinación en la cubierta seminal de la especie en estudio, o a que con el manejo de las semillas después de la colecta se removieron tales sustancias o a que no absorbieron el agua porque la cubierta seminal tan dura y probablemente impermeable no se reblandeció con el remojo.

La importancia del efecto de nodricismo en la germinación y establecimiento temprano de muchas especies de cactáceas ha sido destacada en varios trabajos (Steenbergh y Lowe, 1969; Nobel, 1988; Franco y Nobel, 1989; Valiente-Banuet *et al.*, 1991b; Godínez-Alvarez y Valiente-Banuet, 1998). En *O. tomentosa* también se encontró una mayor germinación en sitios protegidos de la radiación solar excesiva y con mayor humedad, pero a diferencia de lo que se ha reportado para otras cactáceas (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991) no se observó una relación específica con un árbol nodriza. Esto probablemente se debe a que el Pedregal ofrece una mayor variedad de microclimas provocados por la heterogeneidad ambiental y por su diversidad de especies que pueden jugar el papel de nodrizas. Al igual que en el Pedregal de San Angel, para *Echinocactus platyacanthus* (Trujillo-Argueta, 1982) y *Ferocactus histrix* (Del Castillo, 1986) la presencia de plantas nodrizas o de otros microambientes sombreados, como los que proveen las rocas, son de gran importancia para el establecimiento de sus plántulas.

Las condiciones del medio donde se encuentren las semillas, también son de gran importancia en la viabilidad y la pérdida de la latencia. A medida que aumenta la profundidad de enterramiento las fluctuaciones de temperatura se reducen y penetran diferentes calidades de

luz, en cambio, la humedad del suelo es mayor (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1994). Los sitios donde permanecieron las semillas sembradas superficialmente en el Pedregal desde 1998 y los de las semillas enterradas tenían diferentes condiciones ambientales, entre ellas, la temperatura, lo cual se reflejó en los porcentajes de germinación cuantificados en 1999, que fueron mayores para las semillas sembradas desde 1998. En condiciones naturales y en experimentos de laboratorio, se ha visto que al exponer semillas a periodos de hidratación y deshidratación se llevan a cabo algunos procesos bioquímicos sin llegar a la emergencia de la radícula, lo cual provoca un “endurecimiento”, que les confiere ventajas sobre las semillas que no han recibido este tratamiento, tales como una mayor uniformidad y velocidad en la germinación (González-Zertuche *et al.*, 2000; 2001). Debido a que tanto la humedad como la temperatura y el tiempo de exposición a éstas durante la imbibición, afectan la respuesta germinativa (Bradford, 1995), las semillas que estuvieron en el Pedregal, respondieron dependiendo de las condiciones de cada micrositio. La fluctuación de temperatura y los cambios de humedad pudieron haber sido mayores para aquéllas que estaban más cerca de la superficie del suelo y/o para las que estaban enterradas en un sitio soleado.

Por otra parte, algunos factores bióticos pueden aminorar los efectos benéficos de la permanencia en el suelo, como el ataque de depredadores y parásitos. Las semillas sembradas en la superficie estuvieron expuestas al ataque de depredadores, mientras que las enterradas fueron atacadas por hongos, lo cual pudo haber representado un compromiso (Stearns, 1992) entre la permanencia en el suelo y el riesgo que implica el estar expuestas al ataque de parásitos y depredadores, hasta que se presentaran las condiciones adecuadas para la germinación.

Debido a la heterogeneidad ambiental que se presenta en una comunidad como la del Pedregal de San Angel, el éxito en la germinación de *O. tomentosa* requiere, entre otros aspectos: 1) que las semillas sean llevadas a un sitio seguro (Harper, 1977) donde puedan permanecer mientras se dan las condiciones adecuadas para su germinación, evitando así la depredación e incrementando las posibilidades de establecimiento y 2) que las semillas presenten una respuesta polimórfica a la heterogeneidad ambiental que asegure la germinación y el establecimiento en el momento adecuado para ello.

El tipo de latencia que presentan las semillas de *O. tomentosa* puede favorecer la formación de bancos de semillas debido a que presentan semillas con diferentes características morfológicas (grosor de la cubierta seminal) y fisiológicas (profundidad de la latencia) que dieron como resultado una respuesta muy variada a los tratamientos aplicados en laboratorio y por lo tanto con la posibilidad de germinación en condiciones naturales durante más de dos

épocas de lluvia. Este polimorfismo se apoya también en la variación que existe en las características fisiológicas y morfológicas de las semillas de diferentes cosechas, como se pudo observar al germinar semillas producidas en 1998 y en el 2000.

Al imbibir semillas colectadas en el 2000, se observó que había una pérdida de peso con tiempos de escarificación entre 5 y 45 minutos, ajustándose a una recta con pendiente negativa, probablemente debido a la pérdida de solutos y de materia orgánica de la cubierta seminal, mientras que el ajuste a una recta con pendiente positiva encontrado en las semillas escarificadas por más de 45 minutos indicó que con estos tiempos la toma de agua por parte de las semillas fue mucho más rápida, por lo que también germinaron con una mayor velocidad. Sin embargo, todos los tratamientos mostraron porcentajes de germinación muy altos, contrario a lo que sucedió con las semillas colectadas en 1998, cuya latencia era mucho más compleja. Esta variación en el comportamiento germinativo de semillas producidas en diferente año puede ser explicada por efectos maternos fenotípicos (Roach y Wulff, 1987) que son el resultado de las diferencias en el ambiente durante la maduración de las semillas (Gutterman, 1980/1981), la disponibilidad de recursos (Wulff, 1995) o por diferencias en la tasa de desarrollo de las estructuras que rodean a las semillas de una misma planta e incluso dentro de un mismo fruto (Silvertown, 1984).

Algunos de los efectos maternos mencionados pueden ser la causa del polimorfismo de las semillas de *O. tomentosa*. Lo anterior puede ser de gran importancia para esta especie, ya que debido a la heterogeneidad ambiental del Pedregal de San Angel, es necesario que especies como esta, que tienen tasas de crecimiento tan lentas, posean mecanismos de reclutamiento de individuos, además de la reproducción vegetativa, que aseguren la permanencia de la especie.

Debido a lo anterior, es necesario cuantificar de manera más detallada la longevidad ecológica de las semillas que han permanecido durante diferentes periodos de tiempo y bajo distintas condiciones microambientales en el suelo, para entender el papel que juegan el polimorfismo de las semillas y la heterogeneidad ambiental en la preservación de la variabilidad genética de la especie en el banco de semillas, así como su contribución a la población de las plantas que se establecen en diferentes años. También sería de gran importancia llevar a cabo un mayor número de estudios donde se compare el comportamiento germinativo de semillas producidas en diferentes años, para investigar los efectos maternos que pueden inducir el polimorfismo y sus implicaciones en la formación de bancos de semillas persistentes.

2. SOBREVIVENCIA

Los porcentajes de sobrevivencia obtenidos en este estudio fueron altos en comparación con lo reportado para las plantas de otras especies. En condiciones naturales, el establecimiento se ve afectado negativamente por factores bióticos, como la depredación de semillas y plántulas por herbívoros, como se demostró en *O. rastrera* (Mandujano *et al.*, 1998), así como por factores ambientales.

La alta sobrevivencia podría deberse a que las plantas estaban protegidas de los depredadores y de la radiación excesiva, tanto en casa de sombra como en el Pedregal, donde las plantas se colocaron bajo el dosel de árboles de la zona, además, el riego aplicado pudo haber contribuido a que la mortalidad fuese baja. Resultados similares se encontraron para plantas de *Wilcoxia viperina* crecidas en condiciones de casa de sombra así como en espacios abiertos, con aplicación de riego constante y protección contra depredadores (Alvarez y Montaña, 1997). Sin embargo, aún en esas condiciones experimentales la sobrevivencia de *Cephalocereus hoppenstedtii* fue nula después de once meses (Alvarez y Montaña, 1997). La diferencia en la respuesta de las distintas especies podría deberse a la sensibilidad diferencial a las oscilaciones de temperatura, en particular al límite inferior (Alvarez y Montaña, 1997). En el caso del Pedregal de San Angel estas oscilaciones son muy amplias, por lo que podría suponerse que la sobrevivencia de las plantas de *O. tomentosa* puede estar determinada por factores ambientales diferentes a las bajas temperaturas, como lo indicaría su distribución en el Valle de México, que al encontrarse a una altitud de 2240 msnm, presenta temperaturas muy bajas durante el invierno.

Algunos factores abióticos pueden incrementar la sobrevivencia y crecimiento de las plantas de cactáceas, entre ellos, la disminución de la radiación solar, el aumento en los niveles de humedad y la cantidad de nutrimentos, como se ha demostrado en numerosas especies (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Valiente-Banuet *et al.*, 1991 b; Nolasco *et al.*, 1997; Godínez-Alvarez y Valiente-Banuet, 1998; Carrillo-García *et al.*, 2000). El sitio de germinación en el Pedregal de San Angel (ya sea con o sin nodriza) no influyó en la sobrevivencia de las plantas de *O. tomentosa*. En un estudio realizado por Mandujano *et al.* (1998) con *O. rastrera*, se encontró un resultado similar, en donde no hubo diferencias en la sobrevivencia de plantas provenientes de una nopalera y un pastizal.

Sin embargo, la sobrevivencia significativamente menor de las plantas germinadas en el laboratorio, sugiere que durante la germinación en condiciones naturales, podría existir una preaclimatación de las plantas a las condiciones ambientales del lugar de crecimiento, debida al

endurecimiento natural de las semillas (González-Zertuche *et al.*, 2001). Las oscilaciones de temperatura y humedad en el Pedregal de San Angel pudieron causar ciclos de imbibición y deshidratación de las semillas con un efecto de endurecimiento que pudo expresarse en un mayor porcentaje de sobrevivencia. Las semillas de *O. tomentosa* germinadas en el Pedregal pasaron por dos fases de permanencia en el suelo, lo cual pudo representar periodos de aclimatación acumulada. Estos periodos de hidratación y deshidratación pudieron haber sido más drásticos durante la segunda fase de aclimatación, cuando se les sembró superficialmente para germinar en el Pedregal, mientras que durante el enterramiento a 12 cm de profundidad previo (primera fase de aclimatación) las fluctuaciones de humedad y temperatura debieron ser menores, lo que se reflejó en la sobrevivencia de las plantas que provenían de semillas enterradas y germinadas en el laboratorio.

En cinco especies de pastos, la duración de los periodos de hidratación y deshidratación a las que estuvieron sometidas las semillas en condiciones de laboratorio, presentó una relación lineal con la sobrevivencia (Fraiser, 1989). El vigor de las semillas es la principal restricción fisiológica que interviene en el desempeño de las plántulas en condiciones naturales en las etapas iniciales de su establecimiento (Matthews y Powell, 1986). Como se mencionó anteriormente, durante el endurecimiento ocurren cambios bioquímicos y reparaciones sin disparar la germinación (Bray, 1995; González-Zertuche *et al.*, 2001), probablemente el endurecimiento de las semillas sembradas en el Pedregal, incrementó su vigor debido a los cambios que pudieron ocurrir durante los periodos de imbibición y deshidratación a los que estuvieron sometidas las semillas antes de germinar en el Pedregal

3. CRECIMIENTO

En general, el sitio donde germinaron las semillas tuvo el mayor efecto en las variables de crecimiento analizadas, sobre todo en los primeros meses de edad; con el paso del tiempo, las plantas respondieron tanto morfológica como fisiológicamente a las condiciones de crecimiento de cada tratamiento, es decir, se aclimataron. Existen pocos trabajos en la literatura que reporten valores de tasas relativas de crecimiento (RGR) para plantas de cactáceas, entre ellos, los valores de RGR total obtenidos para *Neobuxbaumia tetetzo* y *Pachycereus hollianus* en el Valle de Tehuacán, Puebla (18°20'N, 97°28'W) en dos tipos de suelo y tres niveles de iluminación (Godínez-Alvarez y Valiente-Banuet, 1998) son semejantes a los obtenidos para las

plantas de *O. tomentosa* que crecieron en el Pedregal durante el intervalo entre la primera y segunda cosecha.

La sombra es un factor esencial para el crecimiento de las plantas de muchas especies de cactáceas. Nolasco *et al.* (1997), reportan que las plantas de *Stenocereus thurberi* que crecen en bajas intensidades de luz y alta disponibilidad de agua tienen una mayor acumulación de biomasa que bajo otros tratamientos donde se expone a las plantas a mayores niveles de irradiación. Godínez-Alvarez y Valiente-Banuet (1998) indican que las mejores condiciones para el crecimiento se dieron en el sitio donde la radiación solar disminuyó en un 97%, porcentaje similar al de los sitios en donde crecieron los individuos de *O. tomentosa*, tanto en casa de sombra como en el Pedregal.

La disminución en la RGR total de las plantas de *O. tomentosa* observada en todos los tratamientos durante el intervalo entre la segunda y la tercera cosecha con respecto al primer intervalo, podría atribuirse a que este intervalo corresponde a la época de sequía en el Pedregal, por lo que se puede considerar que las plantas respondieron fisiológicamente a la desecación. Se ha reportado que las especies de los desiertos se pueden aclimatar fisiológicamente a las variables ambientales estresantes en periodos tan breves como 24 h (Grime, 1979), aunque pueden responder morfológicamente con igual rapidez a condiciones favorables, ya que con la llegada del agua al suelo, las cactáceas desarrollan raíces efímeras (llamadas raíces de lluvia) en raíces ya establecidas en un periodo de 6-8 h, y posteriormente pueden desaparecer con la gradual desecación del suelo (Kausch, 1965; Nobel y Sanderson, 1984, citados en Von Willert *et al.*, 1992).

La aclimatación fisiológica a las condiciones de estrés se ha descrito principalmente con base en el estudio de la fotosíntesis y al comportamiento estomático, más que con base en el análisis de crecimiento (Kluge y Ting, 1978, Grime, 1979). Esta también se ha identificado en la acumulación nocturna de ácido málico, la cual disminuye conforme decrece el contenido de agua en la planta, como ocurre con *O. basilaris* en el desierto de Sonora y con *Plectranthus marrubioides* (Szarek y Ting, 1974; Herppich, 1989, citados en von Willert *et al.*, 1992). Durante periodos de sequía muy severa la apertura estomática y por lo tanto, la fotosíntesis, puede estar restringida a una fase corta después del amanecer e incluso puede haber una completa suspensión de la toma neta de CO₂ (Von Willert *et al.*, 1992). Las cactáceas pueden vivir largos periodos sin toma de CO₂ al reciclar el que se produce endógenamente a través de su metabolismo CAM (Kluge y Ting, 1978). Todas estas respuestas de aclimatación al estrés de agua pueden estar relacionadas con los valores de RGR encontrados en *O. tomentosa* durante la época seca del año.

Las plantas que germinaron y crecieron en el Pedregal (independientemente del efecto de una nodriza), tuvieron una acumulación de biomasa significativamente mayor durante las tres cosechas, sugiriendo una posible aclimatación a las condiciones del Pedregal desde su germinación. En el peso seco de las hojas cotiledonarias de todos los tratamientos, no se encontraron diferencias significativas para ninguna de las tres cosechas, probablemente debido a que en las plantas de todos los tratamientos estaba ocurriendo de manera uniforme la traslocación de nutrimentos al cladiodo, debido a lo cual se obtuvieron tasas negativas. Baskin y Baskin (1977) mencionan que en *O. compressa*, las hojas cotiledonarias se pierden durante el primer mes de edad, en cambio, en *O. tomentosa* se retuvieron durante más tiempo.

Las plantas germinadas en el laboratorio mostraron la mayor RGR del cladiodo durante el intervalo de la primera a la segunda cosecha. Las RGR difieren ampliamente de las de las plantas germinadas en el Pedregal debido a que en las plantas germinadas en el laboratorio los cladiodos eran muy pequeños e incluso no los habían desarrollado, y al ser trasladadas al Pedregal crecieron rápidamente, a diferencia del de las semillas germinadas en el Pedregal, cuyos cladiodos ya estaban formados desde el inicio del experimento, por lo que no tuvieron que aclimatarse a las condiciones de este sitio, como tuvieron que hacerlo las que germinaron en un sitio con mayor humedad y sin fluctuaciones de temperatura (cámaras de germinación). Esto explica que las RGR fueran más altas en las plantas germinadas en el laboratorio, a pesar de que tuvieron los menores valores de acumulación de biomasa. El incremento en RGR desde la primera cosecha sugiere una preaclimatación de la planta a las condiciones del Pedregal, o bien una capacidad de la especie para responder rápidamente a las condiciones de estrés, como las aclimataciones fisiológicas que se han reportado previamente en la literatura. En el primer caso, el enterramiento inicial de las semillas podría ser determinante como un proceso de aclimatación, desgraciadamente no se tuvieron suficientes plantas como para tener controles con semillas que no hubieran estado enterradas previamente.

En las plantas de *O. tomentosa* hubo una mayor asignación de biomasa a la parte aérea desde etapas tempranas de su crecimiento, los valores de los cocientes R:V en promedio para las tres cosechas fueron de 0.26 ± 0.045 para las plantas de las semillas que germinaron en el Pedregal y 0.48 ± 0.14 para las plantas de las semillas germinadas en el laboratorio. Nobel (1994) refiere cocientes R:V bajos (0.08-0.14), para individuos adultos de *Ferocactus acanthodes* y *O. ficus-indica*, como un mecanismo de almacenamiento de agua que minimiza la pérdida de agua por volumen de suelo, ya que éste se encuentra constantemente en desecación. En individuos más jóvenes, este cociente puede ser mayor pero siempre es

comparativamente más bajo que el cociente promedio de otras plantas perennes que habitan desiertos fríos (>5) o cálidos (0.9) (Nobel, 1994).

En la primera cosecha, las plantas germinadas en el laboratorio presentaron cocientes R:V mayores que las plantas germinadas en el Pedregal, probablemente debido a que la mayor asignación a raíz les permitió aclimatarse a las condiciones de crecimiento. El compromiso raíz:vástago se regula por la utilización de los recursos almacenados y por la capacidad de las plantas para capturarlos (Grime, 1994), por lo que existe una asignación diferencial de éstos en condiciones estresantes y de heterogeneidad ambiental (Grime, 1979). En este estudio, se observó que la prioridad fue la asignación a la parte aérea en condiciones estresantes. Después de la primera cosecha en ningún tratamiento se observaron cambios que indicaran que este ajuste morfológico al estrés continuara. Sin embargo, la apariencia y la coloración rojiza de las plantas del Pedregal indicaron que siguieron presentándose cambios fisiológicos en respuesta a las condiciones ambientales. Nobel (1988) relaciona la proporción Volumen/Área (V/A) de la parte aérea de las cactáceas con diferentes disponibilidades de agua según las condiciones de crecimiento. Una evidencia de esto podría ser la baja relación V/A observada principalmente en las plantas que germinaron y crecieron en el Pedregal.

Los resultados de este experimento indican que las plantas de *O. tomentosa*, cuando son aisladas de algunos factores bióticos como la depredación, pueden aclimatarse a las condiciones ambientales que se presentan en las primeras etapas de su establecimiento. Las cactáceas son plantas extremadamente resistentes a las condiciones del ambiente en el cual se desarrollan. La tolerancia a la desecación es un factor crucial en su establecimiento (Nobel, 1988). En *Carnegiea gigantea* se ha reportado que plantas completamente hidratadas de 7 meses de edad, pueden perder hasta un 60% de su contenido de humedad y aún así sobrevivir (MacDougal, 1912; citado en Nobel, 1988).

A pesar de que las plantas de *O. tomentosa* se colocaron en la sombra es importante señalar que la resistencia a las variaciones diurnas en la temperatura y especialmente a las temperaturas altas fue determinante en la aclimatación que poseen estas plantas, debido a que la sombra no fue una variable constante a lo largo del día, más bien redujo el número de horas de insolación directa, por lo tanto, debido a las características de la atmósfera en el Valle de México y al sustrato y tipo del suelo del Pedregal, las plantas debieron estar expuestas a amplias variaciones de temperatura a lo largo del día. Varias especies han demostrado ser tolerantes a temperaturas de 65 a 70 °C al estar sometidas a ellas por periodos de una hora (Nobel *et al.*, 1986). Se ha visto que muchas plantas sintetizan proteínas pequeñas de "choque térmico", que protegen contra temperaturas que resultarían letales de no estar presentes tales

proteínas (Key *et al.*, 1985; Ananthan *et al.*, 1986, citados en Nobel, 1988). En *C. gigantea* y *Ferocactus acanthodes* se ha reportado la síntesis de proteínas de bajo peso molecular al incrementar las temperaturas de crecimiento, que pueden estar involucradas en la aclimatación a las altas temperaturas (Kee y Nobel, 1986, citado en Nobel,1988). Sin embargo, en las cactáceas se desconocen todavía los mecanismos fisiológicos que actúan en la resistencia a los diferentes tipos de estrés que sufren las plantas en las etapas posteriores a la emergencia por lo que es necesario desarrollar un mayor número de estudios sobre este tema.

VII. CONCLUSIONES

- La escarificación ácida junto con la adición de hormonas en el laboratorio tiene un efecto similar al de los factores que ocurren en el tiempo de post-maduración de semillas enterradas en el Pedregal.
- El tiempo de almacenamiento y las condiciones en las cuales éste transcurre influyen directamente en la respuesta germinativa de las semillas de *Opuntia tomentosa* en condiciones naturales y de laboratorio.
- El conjunto de factores bióticos y abióticos, que se presentan durante el enterramiento en el Pedregal promueven la germinación al liberar a las semillas de su estado latente.
- Dentro de los factores bióticos del enterramiento, destaca la acción de los hongos, que promueven la degradación de la cubierta seminal, con la penetración de sus hifas al interior de la semilla y la formación de oquedades en la cubierta seminal.
- La respuesta polimórfica de la germinación en el laboratorio y en el Pedregal, indica que las semillas colectadas en 1998 tenían diferentes características de la cubierta seminal y/o en el estado de desarrollo del embrión.
- La relación entre la temperatura y la germinación en el Pedregal señala que hay un intervalo de temperatura por encima del cual se inhibe la germinación.
- El aporte de sombra estimula la germinación, sea de un árbol, hierba, roca, etc. pero las condiciones microambientales de cada sitio son las que determinan la germinación.
- La germinación de las semillas de *O. tomentosa* en el Pedregal de San Angel, significa una ventaja con respecto a la germinación en el laboratorio, expresada en una mayor sobrevivencia y mayor acumulación de biomasa en las plantas germinadas en el Pedregal como resultado de una posible preaclimatación a las condiciones ambientales del Pedregal.
- Existe una aclimatación de las plantas a las condiciones microambientales aún cuando el sitio de germinación de las semillas represente una desventaja, por medio de mecanismos morfológicos y fisiológicos que les permiten resistir las condiciones adversas que se les presenten.
- La sombra es un factor esencial en la sobrevivencia y el establecimiento de las plantas en condiciones naturales, ya que en las etapas tempranas de su desarrollo son muy susceptibles a la deshidratación y a la radiación excesiva.

VIII. REFERENCIAS

- Alcorn, S.M. y Kurtz, E.B. (1959). Some factors affecting the germination of seeds of the saguaro cactus (*Carnegiea gigantea*). *American Journal of Botany*, **46**: 526-529.
- Alvarez-Aguirre, M.G. y 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.
- Arias, I. y 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.
- Augspurger, C.K. (1983). Seed dispersal of the tropical tree, *Platypodium elegans*, and the escape of its seedlings from fungal pathogens. *Journal of Ecology*, **71**: 759-771.
- Baskin, J.M. y Baskin, C.C. (1977). Seed and seedling ecology of *Opuntia compressa* in Tennessee cedar glades. *Journal of the Tennessee Academy of Science*, **52**: 118-122.
- Baskin, J.M. y Baskin, C.C. (1989). Physiology of dormancy and germination in relation to seed bank ecology. En: Leck, M.A., Parker, V.Th. y Simpson, R.L. (Eds), *Ecology of Soil Seed Banks*, pp. 53-66. Academic Press, Inc.: San Diego, CA.
- Baskin, J.M. y Baskin, C.C. (1998). *Seeds. Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. Academic Press, Inc.: San Diego, CA.
- Bewley, J.D. (1997). Seed germination and dormancy. *The Plant Cell*, **9**: 1055-1066.
- Bewley, J.D. y Black, M. (1994). *Seeds. Physiology of development and germination*. Plenum Press: New York.
- Boas, M.L. (1983). *Mathematical methods in the Physical Sciences*, 2ª edición. John Wiley & Sons: New York.
- Boesewinkel, F.D. y Bowman, F. (1984). The seed: structure. En: Johri, B.M. (Ed.), *Embryology of Angiosperms*, pp. 567-610. Springer-Verlag: Berlin.
- Boesewinkel, F.D. y Bowman, F. (1995). The seed: structure and function. En: Kigel, J. y Galili, G. (Eds), *Seed Development and Germination*, pp. 1-24. Marcel Dekker, Inc.: New York.
- Bradbeer, J.W. (1988). *Seed Dormancy and Germination*. Blackie Academic & Professional: London.
- Bradford, K.J. (1995). Water relations in seed germination. En: Kigel, J. y Galili, G. (Eds), *Seed Development and Germination*, pp. 767-789. Marcel Dekker, Inc.: New York.

- Bravo-Hollis, M. (1978). *Las Cactáceas de México*, Vol. I. Instituto de Biología-Universidad Nacional Autónoma de México: México, D. F.
- Bray, C.M. (1995). Biochemical processes during the osmopriming of seeds. En: Kigel, J. y Galili, G. (Eds), *Seed Development and Germination*, pp. 767-789. Marcel Dekker, Inc.: New York.
- Bullock, S.H. y Martijena, N. (1998). Growth and reproduction in forest trees of the cactus *Opuntia excelsa*. *Biotropica*, **30**: 553-558.
- Burguer, J.C. y Louda, S.M. (1994). Indirect versus direct effects of grasses on growth of a cactus (*Opuntia fragilis*): insect herbivory versus competition. *Oecologia*, **99**: 79-87.
- Burguer, J.C. y Louda, S.M. (1995). Interaction of diffuse competition and insect herbivory in limiting brittle prickly pear cactus, *Opuntia fragilis* (Cactaceae). *American Journal of Botany*, **82**: 1558-1566.
- Camacho-Salazar, J.G., Hernández-Hernández, F., Pacheco-Chávez, S.F. (1993a). *Precipitación pluvial 1963-1992*. Boletín Meteorológico. Facultad de Filosofía y Letras-Universidad Nacional Autónoma de México: México, D.F.
- Camacho-Salazar, J.G., Hernández-Hernández, F., Pacheco-Chávez, S.F. (1993b). *Temperatura mínima 1963-1992*. Boletín Meteorológico. Facultad de Filosofía y Letras-Universidad Nacional Autónoma de México: México, D.F.
- Camacho-Salazar, J.G., Hernández-Hernández, F., Pacheco-Chávez, S.F. (1993c). *Temperatura máxima 1963-1992*. Boletín Meteorológico. Facultad de Filosofía y Letras-Universidad Nacional Autónoma de México: México, D.F.
- Carrillo-García, A., Bashan, Y. y Bethlenfalvay, G.J. (2000). Resource-island soils and the survival of the giant cactus, cardon, of Baja California Sur. *Plant and Soil*, **218**: 207-214.
- Carrillo-Trueba, C. (1995). *El Pedregal de San Angel*. Universidad Nacional Autónoma de México: México, D.F.
- Chambers, J.C. y MacMahon, J.A. (1994). A day in the life of a seed: movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **25**: 263-292.
- Chapin III, F.S., Autum, K. Y Pugnaire, F. (1993). Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *The American Naturalist*, **142** (suplemento): s78-s92.
- Crist, T.O. y Friese, C.F. (1993). The impact of fungi on soil seeds: implications for plants and granivores in a semi-arid shrub-steppe. *Ecology*, **74**: 2231-2239.
- Dau, L. y Labouriau, L.G. (1974). Temperature control of seed germination in *Pereskia acuelata* Mill. *Anais Academia Brasileira de Ciencias*, **46**: 311-322.

- De la Rosa-Ibarra, M. y García, H. (1994). Estimulación de la germinación de cinco especies de cactáceas consideradas en peligro de extinción. *Phyton*, **56**: 147-150.
- Del Castillo, R.F. (1986). Semillas, germinación y establecimiento de *Ferocactus histrix*. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*, **31**: 5-11.
- Dubrovsky, J.G., North, G. B. y Nobel, P.S. (1998). Root growth, developmental changes in the apex, and hydraulic conductivity for *Opuntia ficus-indica* during drought. *New Phytologist*, **138**: 75-82.
- Erasmus, D.J. y Van Staden, J. (1986). Germination of *Chromolaena odorata* (L.) K. & R. achenes: effect of temperature, imbibition and light. *Weed Research*, **26**: 75-81.
- Evans, G.C. (1972). *The Quantitative Analysis of Plant Growth*. Blackwell Scientific Publications: Oxford.
- 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.)*, **46**: 215-219.
- Fearn, B. (1981). Seed germination: the modern approach. *Cactus and Succulent Journal (G. B.)*, **43**: 13-16.
- Fenner, M. (1985). *Seed Ecology*. Chapman and Hall: Great Britain.
- Finkelstein, L. y Carson, E.R. (1986). *Mathematical Modeling of Dynamic Biological Systems*, 2^a. ed. Research Studies Press: New York.
- Franco, A.C. y Nobel, P.S. (1989). Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology*, **77**: 870-886.
- Frasier, R.D. (1989). Characterization of seed germination and seedling survival during the initial wet-dry periods following planting. *Journal of Range Management*, **42**: 299-303.
- Geiger, D.R. y Servaites, J.C. (1991). Carbon allocation and response to stress. En: Mooney, H.A., Winner, W.E. y Pell, E.J. (Eds), *Response of Plants to Multiple Stresses*, pp. 103-127. Academic Press, Inc.: San Diego, CA.
- Godínez-Alvarez, H. y Valiente-Banuet, A. (1998). Germination and early seedling growth of Tehuacan Valley cacti species: the role of soils and seed ingestion by dispersers on seedling growth. *Journal of Arid Environments*, **39**: 21-31.
- Gómez-Campo, C. (1985). Seed banks as an emergency conservation strategy. En: Gómez-Campo, C. (Ed.), *Plant Conservation in the Mediterranean Area*, pp. 237-247. Dr. W. Junk Publishers, Inc.: Dordrecht.
- González-Espinoza, M. y Quintana-Ascencio, P.F. (1986). Seed predation and dispersal in a dominant desert plant: *Opuntia*, ants, birds and mammals. En: Estrada, A. y Fleming, T.H.

- (Eds), *Frugivores and Seed Dispersal*, pp. 273-284. Dr. W. Junk Publishers, Inc.: Dordrecht.
- González-Zertuche, L., Orozco-Segovia, A. y Vázquez-Yanes, C. (2000). El ambiente de la semilla en el suelo: su efecto en la germinación y en la sobrevivencia de la plántula. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **65**: 73-81.
- González-Zertuche, L., Vázquez-Yanes, C., Gamboa, A., Sánchez-Coronado, M.E., Aguilera, P. y Orozco-Segovia, A. (2001). Natural priming of *Wigandia urens* seeds during burial: Effects on germination, growth and protein expression. *Seed Science Research* (en prensa).
- Grime, J.P. (1979). *Plant Strategies and Vegetation Process*. John Wiley & Sons: Chichester.
- Grime J.P. (1994). The role of plasticity in exploiting environmental resources. En: Caldwell, M.M. y Pearcy, R.W. (Eds), *Exploitation of Environmental Heterogeneity by Plants: Ecophysiological Process Above and Belowground*. Academic Press, Inc.: San Diego, CA.
- Grime J.P., Crick, J.C. y Rincón, J. E. (1986). The ecological significance of plasticity. En: Jennings, D.H. y Trewas, A.J. (Eds), *Plasticity in Plants*. The Society for Experimental Biology: Scarborough.
- Gutterman, Y. (1980/81). Influences on seed germinability: phenotypic maternal effects during seed maturation. *Israel Journal of Botany*, **29**: 105-117.
- Harper, J.L. (1977). *Population Biology of Plants*. Academic Press, Inc.: Oxford.
- Huien, H. y Felker, P. (1997). Field validation of water-use efficiency of the CAM plant *Opuntia ellisiana* in south Texas. *Journal of Arid Environments*, **36**: 133-148.
- Hunt, R. (1982). *Plant Growth Curves. The functional approach to Plant Growth Analysis*. The University Park Press: Baltimore.
- Kemp, P. R. (1989). Seeds banks and vegetation processes in deserts. En: Leck, M.A., Parker, V.Th. y Simpson, R.L. (Eds), *Ecology of Soil Seed Banks*, pp. 257-281. Academic Press, Inc.: San Diego, CA.
- Kluge, M. y Ting, I.P. (1978). *Crassulacean Acid Metabolism. Analysis of an Ecological Adaptation*. Springer-Verlag: Berlin.
- Kozlowsky, T.T. y Pallardy, S.G. (1997). *Physiology of Woody Plants*. 2ª edición. Academic Press, Inc.: San Diego, CA.
- Lambers, H., Chapin, F. S. y Pons, T.L. (1998). *Plant Physiological Ecology*. Springer-Verlag: New York.

- León de la Luz, J.L. y Domínguez-Cadena, R. (1991). Evaluación de la reproducción por semilla de la pitaya agria (*Stenocereus gummosus*) en Baja California Sur, México. *Acta Botánica Mexicana*, **14**: 75-87.
- López-Gómez, R. y Sánchez-Romero, P. (1989). Germinación de dos variedades de pitaya *Stenocereus griseus* (Haworth) Buxbaum. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*, **34**: 35-40.
- Luo, Y. y Nobel, P.S. (1993). Growth characteristics of newly initiated cladodes of *Opuntia ficus-indica* as affected by shading, drought and elevated CO₂. *Physiologia Plantarum*, **87**: 467-474.
- Mandujano, M.C., Golubov, J. y Montaña, C. (1997). Dormancy and endozoochory dispersal of *Opuntia rastrera* in the Southern Chihuahuan Desert. *Journal of Arid Environments*, **36**: 259-266.
- Mandujano, M.C., Montaña, C., Méndez, I. y Golubov, J. (1998). The relative contributions of sexual reproduction and clonal propagation in *Opuntia rastrera* from two habitats in the Chihuahuan desert. *Journal of Ecology*, **86**: 911-921.
- Maheshwari, P. y Chopra, R. N. (1955). The structure and development of the ovule and seed of *Opuntia dillenii* Haw. *Phytomorph*, **5**: 112-122.
- Matthews, S. y Powell, A. (1986). Environmental and physiological constraints on field performance of seeds. *HortScience*, **21**:1125-1128.
- McDonough, W. (1964). Germination responses of *Carnegiea gigantea* and *Lemaireocereus thurberi*. *Ecology*, **45**: 155-159.
- Merlo, M.E., Alemán, M.M., Cabello, J. y Peñas, J. (1993). On the Mediterranean fan palm (*Chamaerops humilis*). *Principes*, **37**: 151-158.
- Murdoch, A. J. y Ellis, R. H. (1992). Longevity, viability and dormancy. En: Fenner, M. (Ed.), *The Ecology of Regeneration in Plant Communities*, pp. 193-229. C.A.B. International: U.K.
- Murray, K.G. (1986). Consequences of seed dispersal for gap dependent plants: relationships between seed shadows, germination requirements, and forest dynamic processes. En: Estrada, A. y Fleming, T.H. (Eds), *Frugivores and Seed Dispersal*, pp. 187-198. Dr. W. Junk Publishers: Dordrecht.
- Nobel, P.S., Geller, G.N., Kee, S.C. y Zimmerman, A.D. (1986). Temperatures and thermal tolerances for cacti exposed to high temperatures near the soil surface. *Plant, Cell and Environment*, **9**: 279-287.
- Nobel, P.S. (1988). *Environmental Biology of Agaves and Cacti*. Cambridge University Press: New York.
- Nobel, P.S. (1994). *Remarkable Agaves and Cacti*. Oxford University Press: New York.

- Nobel, P.S. (1996). Responses of some North American CAM plants to freezing temperatures and doubled CO₂ concentrations: implications of global climate change for extending cultivation. *Journal of Arid Environments*, **34**: 187-196.
- Nobel, P.S., García-Moya, E. y Quer, E. (1992). High annual productivity of certain agaves and cacti under cultivation. *Plant, Cell and Environment*, **15**: 329-335.
- Nobel, P.S., Israel, A.A. y Wang, N. (1996). Growth, CO₂ uptake, and responses of the carboxylating enzymes to inorganic carbon in two highly productive CAM species at current and doubled CO₂ concentrations. *Plant, Cell and Environment*, **19**: 585-295.
- Nolasco, H., Vega-Villasante, F., Romero-Schmidt, H.L. y Díaz-Rondero, A. (1996). The effects of salinity, acidity, light and temperature on the germination of seeds of cardón (*Pachycereus pringlei*) (S. Wats) Britton y Rose (Cactaceae). *Journal of Arid Environments*, **33**: 87-94.
- Nolasco, H., Vega-Villasante, F. y Díaz-Rondero, A. (1997). Seed germination of *Stenocereus thurberi* (Cacataceae) under different solar irradiation levels. *Journal of Arid Environments*, **36**: 123-132.
- Pilcher, B.L. (1970). Germination of seeds of four species of *Opuntia*. *Cactus and Succulent Journal*, **42**: 281-282.
- Potter, R.L., Petersen, J.L. y Ueckert, D.N. (1984). Germination responses of *Opuntia* spp. to temperature, scarification and other seed treatments. *Weed Science*, **32**: 106-110.
- Roach, D. A. y Wulff, R. A. (1987). Maternal effects in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **18**: 209-235.
- Rojas-Aréchiga, M., Orozco-Segovia, A. y Vázquez-Yanes, C. (1997). Effect of light on the germination of seven species of cacti from the Zapotitlán Valley in Puebla, México. *Journal of Arid Environments*, **36**: 571-578.
- Rojas-Aréchiga, M., Vázquez-Yanes, C. y Orozco-Segovia, A. (1998). Seed response to temperature of two life forms of Mexican cacti species: an ecophysiological interpretation. *Plant Ecology*, **135**: 207-241.
- Rojas-Aréchiga, M. y Vázquez-Yanes, C. (2000). Cactus seed germination: a review. *Journal of Arid Environments*, **44**: 85-104.
- Romero-Schmidt, H.L., Vega-Villasante, F., Nolasco, H. y Montaña, C. (1992). The effect of darkness, freezing, acidity and salinity on seed germination of *Ferocactus peninsulae* (Cactaceae). *Journal of Arid Environments*, **23**: 389-395.
- Rzedowski, J. (1954). Vegetación del Pedregal de San Angel. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas*, **13**: 59-122.

- 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.
- Scheinvar, L. (1982). *La Familia de las Cactáceas en el Valle de México*. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias-Universidad Nacional Autónoma de México: México, D. F.
- Scheinvar, L. (1985). Cactaceae. En: Rzedowsky, J. y C. de Rzedowsky, G. (Eds), *Flora Fanerogámica del Valle de México. Vol. II. Dicotyledoneae*, pp. 93-135. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas-Instituto Politécnico Nacional: México, D.F.
- Schmidt, R.F. y Thews, G. (1983). *Human Physiology*. Springer-Verlag: Berlin.
- Senden, J.W., Schenkeveld, A.J., Verkaar, H.J. (1986). The combined effect of temperature and red:far red ratio on germination of some short-lived chalk grassland species. *Acta Oecologica. Oecologia Plantarum*, **7**: 251-259.
- Silvertown, J.W. (1984). Phenotypic variety in seed germination behavior: the ontogeny and evolution of somatic polymorphism in seeds. *The American Naturalist*, **124**: 1-16.
- Stearns, S.C. (1992). *The evolution of life histories*. Oxford University Press: New York.
- Steenbergh, W.F. y Lowe, C.H. (1969). Critical factors during the first years of life of the saguaro (*Cereus giganteus*) at Saguaro National Monument, Arizona. *Ecology*, **50**: 825-834.
- Thompson, K. y Grime, J.P. (1979). Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *Journal of Ecology*, **67**: 893-921.
- Trujillo-Argueta, S. (1982). Estudio sobre algunos aspectos ecológicos de *Echinocactus platyacanthus* Lk. & O. en el Estado de San Luis Potosí. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias-Universidad Nacional Autónoma de México: México, D. F.
- Valiente-Banuet, A. y de Luna, E. (1990). Una lista florística actualizada para la Reserva del Pedregal de San Angel, México, D.F. *Acta Botánica Mexicana*, **9**: 13-30.
- Valiente-Banuet, A. y Ezcurra, E. (1991). Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacan Valley, Mexico. *Journal of Ecology*, **79**: 961-971.
- Valiente-Banuet, A., Bolongaro-Crevenna, A., Briones, O., Ezcurra, E., Rosas, M., Nuñez, H., Barnard, G. y Vázquez, E. (1991a). Spatial relationships between cacti and nurse shrubs in a semi-arid environment in central Mexico. *Journal of Vegetation Science*, **2**: 15-20.
- Valiente-Banuet, A., Vite, F., Zavala-Hurtado, J.A. (1991b). Interaction between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse shrub *Mimosa luisana*. *Journal of Vegetation Science*, **2**: 11-14.

- Vázquez-Yanes, C. y Orozco-Segovia, A. (1994). Signals for seeds to sense and respond to gaps. En: Caldwell, M. M. y Pearcy, R. W. (Eds), *Exploitation of Environmental Heterogeneity by Plants: Ecophysiological Processes Above and Below Ground*, pp. 209-236. Academic Press, Inc.: San Diego, CA.
- Vázquez-Yanes, C., Orozco-Segovia, A., Rojas-Aréchiga, M., Sánchez-Coronado, M.E. y Cervantes, V. (1997). *La reproducción de las plantas: semillas y meristemos*. La Ciencia Para Todos. Fondo de Cultura Económica: México, D. F.
- Von Willert, D.J., Eller, B.M., Werger, M.J.A., Brinckmann, E. e Ihlenfeldt, H.D. (1992). *Life Strategies of Succulents in Deserts*. Cambridge University Press: Cambridge.
- Wang, N., Zhang, H. y Nobel, P.S. (1997). Phloem-xylem water flow in developing cladodes of *Opuntia ficus-indica* during sink to source transition. *Journal of Experimental Botany*, **48**: 675-682.
- Wesson, G. y Wareing, P.F. (1969). The role of light in the germination of naturally occurring populations of buried seeds. *Journal of Experimental Botany*, **20**: 402-413.
- Williams, P.M y 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 seeds of *Cereus griseus* (Haw.) Br. and R. (Cactaceae). *Acta Científica Venezolana*, **29**: 93-97.
- Wulff, R.D. (1995). Environmental maternal effects on seed quality and germination. En: Kigel, J. y Galili, G. (Eds), *Seed Development and Germination*, pp. 491-505. Marcel Dekker, Inc.: New York.
- Zar, J. H. (1974). *Bioestatistical Analysis*. Prentice Hall: London.

IX. ANEXO

Tabla A. Valores de r^2 y F de los ajustes a un modelo exponencial sigmoide, según la fórmula $Y = a/(1 + b \exp(-cx))$, correspondientes a las figuras 3 y 4. Todos los ajustes fueron significativos con una $P < 0.00001$.

Tratamiento	Temperatura constante (24 °C)		Temperatura alternante (20 - 35°C)	
	r^2	F	r^2	F
Testigo	0.89	185.14	0.98	717.75
1000 ppm AG ₃	0.97	678.41	0.98	887.63
2000 ppm AG ₃	0.95	303.76	0.92	254.91
45 min esc/ 1000 ppm AG ₃	0.91	204.38	0.98	1429.05
45 min esc/ 2000 ppm AG ₃	0.90	245.47	0.99	1575.45
1h esc/ 1000 ppm AG ₃	0.88	184.82	0.94	319.4
1h esc/ 2000 ppm AG ₃	0.92	250	0.91	219.96
1.5 h esc/1000 ppm AG ₃	0.94	535.89	0.97	857.89
1.5 h esc/2000 ppm AG ₃	0.98	2034.49	0.96	531.49

Tabla B. Valores de r^2 y F de los ajustes a un modelo exponencial sigmoide, según la fórmula $Y = a/(1 + b \exp(-cx))$, correspondientes a la figura 6. Todos los ajustes fueron significativos con una $P < 0.00001$.

Tratamiento	Temperatura constante (24 °C)		Temperatura alternante (20 - 35°C)	
	r^2	F	r^2	F
Testigo	0.90	187.56	0.95	333.36
Estratificación	0.97	484.89	0.99	3631.67
Escarificación	0.97	887.72	0.98	118.89
Estratificación y escarificación	0.98	1504.47	0.98	904.24

Tabla C. Valores de r^2 y F de los ajustes a un modelo exponencial sigmoide, según la fórmula $Y = a/(1 + b \exp(-cx))$, correspondientes a la figura 7. Todos los ajustes fueron significativos con una $P < 0.00001$.

Tratamiento	Temperatura constante (24 °C)		Tratamiento	Temperatura alternante (20 - 35°C)	
	r^2	F		r^2	F
Testigo	0.97	254.31	90 h calor seco	0.94	194.04
24 h remojo	0.98	797.48	180 h calor seco	0.96	482.95
48 h remojo	0.92	242.03			
72 h remojo	0.99	703.20			

Tabla D. Valores de r^2 y F de los ajustes a un modelo exponencial sigmoide, según la fórmula $Y = a/(1 + b \exp(-cx))$, correspondientes a las figuras 8, 9 y 10. Todos los ajustes fueron significativos con una $P < 0.00001$.

Tratamiento	SITIO 1		SITIO 2		SITIO 3	
	r^2	F	r^2	F	r^2	F
Testigo	0.98	328.77	0.95	456.98	0.85	108.61
1000 ppm AG ₃	0.98	910.66	0.99	105.71	0.97	863.48
2000 ppm AG ₃	0.87	132.67	0.92	246.39	0.92	294.18
45 min escarificación	0.59	23	0.85	86.95	0.86	89.81
45 min esc/ 1000 ppm AG ₃	0.98	1010.41	0.98	1304.55	0.98	1141.03
45 min esc/ 2000 ppm AG ₃	0.98	799	0.99	6062.03	0.99	3286.76
1 h escarificación	0.89	162.21	0.92	149.76	0.86	113.15
1h esc/ 1000 ppm AG ₃	0.98	1136.96	0.99	2232.98	0.98	1203.68
1h esc/ 2000 ppm AG ₃	0.99	937.87	0.98	1185.06	0.99	1492.39
1.5 h escarificación	0.98	509.39	0.92	167.90	0.88	170.56
1.5 h esc/1000 ppm AG ₃	0.98	1013.63	0.97	597.12	0.94	315.29
1.5 h esc/2000 ppm AG ₃	0.97	597.56	0.98	720.38	0.99	2259.05

Tabla E. Valores de r^2 y F de los ajustes a un modelo exponencial sigmoide, según la fórmula $Y = a/(1 + b \exp(-cx))$, correspondientes a la figura 12. Todos los ajustes fueron significativos con una $P < 0.00001$.

EDAD	LABORATORIO		SITIO 1		SITIO 2		SITIO 3	
	r^2	F	r^2	F	r^2	F	r^2	F
8 meses	0.97	456.98	0.98	373.12	0.95	419.68	0.85	108.61
10 meses	0.93	242.36	0.88	168.10	0.91	209.72	0.92	230.93
12 meses	0.96	244.36	0.98	1131.12	0.99	1505.35	0.96	466.83
15 meses	0.91	176.76	0.98	723.19	0.95	351.79	0.91	235.74
18 meses	0.91	201.26	0.99	2401.76	0.98	1487.63	0.98	1110.74

Tabla F. Valores de r^2 y F de los ajustes a un modelo exponencial sigmoide, según la fórmula $Y = a/(1 + b \exp(-cx))$, correspondientes a la figura 13. Todos los ajustes fueron significativos con una $P < 0.00001$.

Tratamiento	Temperatura constante (24 °C)		Tratamiento	Temperatura constante (24 °C)	
	r^2	F		r^2	F
Testigo	0.99	2465.44	1h escarificación	0.90	227.67
5 min escarificación	0.97	972.42	1.25 h escarificación	0.96	642.78
10 min escarificación	0.97	1089.39	1.5 h escarificación	0.93	456.79
30 min escarificación	0.94	423.54	2 h escarificación	0.96	608.91
45 min escarificación	0.85	142.48			