

RESPUESTA GERMINATIVA Y CRECIMIENTO DE PLÁNTULAS DE *MAMMILLARIA MAGNIMAMMA* (CACTACEAE) BAJO DIFERENTES CONDICIONES AMBIENTALES

MARCELA RUEDAS¹, TERESA VALVERDE¹ Y SILVIA CASTILLO ARGÜERO²

¹Laboratorio Especializado de Ecología, ²Laboratorio de Ecología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad Universitaria. México D.F. 04510. México.
¹Tel. (5)622 4912; ²Tel. (5)622 4838; ^{1,2}Fax (5)622 4828; E-mail: rumm@minervaux2.fcencias.unam.mx; mtvv@hp.fcencias.unam.mx. sca@hp.fcencias.unam.mx

Resumen. Se abordó experimentalmente el estudio de la respuesta germinativa y el crecimiento de plántulas de *Mammillaria magnimamma*. Se determinó el porcentaje final de germinación y la velocidad de germinación de las semillas bajo diferentes condiciones de luz/oscuridad, temperatura y pretratamientos de acidez. Las semillas son fotoblásticas positivas y su viabilidad es alta (86%); el requerimiento de luz disminuyó al aumentar la edad de las semillas. La variación en la temperatura afectó la velocidad de germinación y los pretratamientos de acidez no tuvieron un efecto significativo sobre la germinación. Se estudió el crecimiento de plántulas de esta especie en condiciones de invernadero bajo un diseño factorial que incluyó dos niveles de luz, dos de disponibilidad de nutrientes y dos de frecuencia de riego. Las plántulas son de crecimiento lento (entre 0.014 y 0.027 g g⁻¹ d⁻¹) y responden positivamente a la adición de nutrientes y a los niveles elevados de exposición lumínica.

Palabras clave. Germinación, crecimiento, cactáceas, *Mammillaria magnimamma*, ecofisiología.

Abstract. Germination response and seedling growth of *Mammillaria magnimamma* were analyzed. Germination percentage and germination velocity of seeds under different conditions were quantified. Treatments included light/dark conditions, acidity pretreatments and different temperatures. Seeds are photoblastic positive and show a high viability (86%); light requirement decreases as seeds age. Different temperatures during germination resulted in different germination velocities. Pretreatments with chlorhidric acid did not affect seed viability. Seedling growth in greenhouse conditions was studied using a factorial design which included two levels of light intensity, two levels of nutrient availability and two levels of watering frequency. Seedlings are slow growing (between 0.014 and 0.027 g g⁻¹ d⁻¹) and respond positively to an increase in nutrient availability and light intensity.

Key words. Germination, growth, cacti, *Mammillaria magnimamma*, ecophysiology.

La germinación de las semillas y el establecimiento de las plántulas son fases críticas en el ciclo de vida de las plantas, pues muestran una gran vulnerabilidad a la influencia de factores desfavorables, por lo que durante estas etapas frecuentemente se presenta una mortalidad muy alta (Angevine y Chabot, 1979). Por esta razón, los eventos que ocurren durante estas fases tempranas del desarrollo influyen de manera importante sobre la dinámica poblacional de las especies vegetales. Los cambios numéricos que se dan en una población a través del tiempo son producto, en gran medida, del reclutamiento de nuevos individuos una vez que estos han pasado con éxito por esta fase crucial del ciclo de vida; así, nuestra limitada

comprensión de la dinámica numérica de las poblaciones de plantas en la naturaleza deriva, en muchas ocasiones, de una falta de evidencia empírica con respecto al comportamiento de estas fases tempranas de desarrollo (Fenner, 1985; Rathcke y Lacey, 1985).

Entre las especies de la familia Cactaceae es frecuente que los individuos produzcan frutos con gran cantidad de semillas que, a su vez, pueden alcanzar porcentajes de germinación relativamente altos (superiores al 70%) bajo diversas condiciones (Nobel, 1988; Nolasco *et al.*, 1996; Rojas-Aréchiga *et al.* 1997; Godínez-Álvarez y Valiente-Banuet, 1998). Sin embargo, las plántulas tienen un crecimiento extremadamente lento (Steenbergh y Lowe, 1969; Gibson y

Nobel, 1986; Parker, 1988; Godínez-Álvarez y Valiente-Banuet, 1998) y sus patrones de asignación de biomasa son relativamente rígidos, como ocurre en especies que han evolucionado en ambientes limitantes (Chapin, 1988; Grime, 1991; Valverde *et al.*, 1997). Al combinarse estas características con sus ciclos de vida largos y sus preferencias de hábitat frecuentemente muy específicas, el resultado es que el reclutamiento de nuevos individuos es generalmente muy reducido y extremadamente variable a través del tiempo (Jordan y Nobel, 1981; Hernández y Godínez-Álvarez, 1994). De esta manera, la habilidad que tienen estas especies para restablecerse demográficamente después de un evento de perturbación local es muy limitada, dadas sus bajas tasas de crecimiento individual y poblacional (Hernández y Godínez-Álvarez, 1994).

Mammillaria magnimamma Haworth. es una de las pocas cactáceas que ha logrado colonizar la región del derrame del volcán Xitle, una zona de gran importancia ecológica y diversidad florística ubicada al sur del Valle de México. Una pequeña porción de la extensión original del derrame se encuentra actualmente protegida en la Reserva del Pedregal de San Ángel, en donde *M. magnimamma* presenta una densidad de c.a. 600 ind/ha (Valverde *et al.*, 1999). En esta zona se presentan con frecuencia diversos tipos de perturbaciones, entre las que se cuentan los incendios, generalmente de origen humano. Es posi-

ble que estas perturbaciones, junto con la marcada reducción en el área original que ha sufrido este ecosistema, sean responsables de la desaparición de un gran número de especies nativas de la zona y de la entrada de especies de hábitos ruderales (Valiente-Banuet y de Luna, 1990). *Mammillaria magnimamma* es una de las especies que ha sufrido una reducción en su abundancia a lo largo de las últimas décadas (Rzedowski, com. pers.). Como es el caso de muchas otras especies de cactáceas, nuestra comprensión sobre su comportamiento poblacional, y sobre el papel que juegan las fases tempranas de desarrollo en su dinámica numérica es limitado. Este trabajo tuvo como objetivo evaluar el efecto de algunos factores bióticos y abióticos sobre la respuesta germinativa y el crecimiento de las plántulas de *Mammillaria magnimamma* bajo condiciones controladas. El interés de abordar el estudio de las fases tempranas de desarrollo de esta especie radica en que es una de las pocas cactáceas en las que se han llevado a cabo análisis demográficos detallados (López-Villavicencio, 1999; Quijas, 1999), los cuales sugieren que las tasas de crecimiento poblacional frecuentemente son negativas; además, las variaciones espacio-temporales en su demografía están dadas principalmente por la dinámica de semillas y plántulas (López-Villavicencio, 1999), lo cual enfatiza la necesidad de comprender el comportamiento de las plantas durante estas etapas de desarrollo.

Materiales y métodos

La especie en estudio. *Mammillaria magnimamma* es una especie de tallos globosos, de 10 a 15 cm de diámetro; sus tallos pueden ser solitarios o crecer a manera de colonias. Las flores son rosadas o purpúreas. La floración se da de febrero a julio y la fructificación abarca de marzo a agosto. Esta especie se distribuye en matorrales xerófilos y pastizales del Altiplano Mexicano (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991).

Colecta de semillas. La colecta de semillas se realizó en la Reserva del Pedregal de San Ángel en 1996. Se colectaron alrededor de 50 frutos provenientes de un número similar de individuos. Las semillas se separaron y se limpiaron y se mantuvieron en bolsitas de papel de estraza, en obscuridad y a temperatura ambiente. El lote de semillas se dividió en tres partes para hacer pruebas de germinación 1) con semillas de un mes de edad, 2) con semillas de un año de edad, y 3) para la obtención de las plántulas que se utilizarían en los experimentos de crecimiento.

Experimentos de germinación. En estos experimentos se probó el efecto de los siguientes factores: luz-obscuridad, temperaturas constantes y fluctuantes, pre-tra-

Tabla 1. Efecto de la obscuridad sobre el porcentaje de germinación en semillas de *M. magnimamma* almacenadas durante un mes y un año ($\bar{x} \pm E.E.$). Ambos tratamientos se mantuvieron a temperaturas de 15-30°C. El lote testigo recibió un fotoperíodo de 12:12. Los últimos renglones se refieren a los resultados estadísticos del ANOVA de dos vías.

Tratamiento	% final de germinación		
	1 mes	1 año	
Testigo (luz)	95.0 \pm 1.0 c	91.3 \pm 0.8 bc	
Obscuridad	15.0 \pm 1.3 a	62.5 \pm 2.0 b	
Efecto de:	grados de libertad	F	p
Tratamiento	1,11	57.68	0.00001
Edad	1,11	1.62	0.23
Tratamiento-edad	1,11	17.37	0.001

Nota: Diferentes letras junto a los porcentajes indican diferencias significativas entre ellos.

tamientos de alta temperatura y pre-tratamientos con HCl. Se utilizaron semillas de un mes y de un año de edad. La siembra se realizó en cajas de Petri con agar al 2%; para cada tratamiento se sembraron cuatro cajas con 20 semillas cada una. Las cajas de Petri se mantuvieron en una cámara de germinación marca Conviron (modelo 1381) ubicada en la Facultad de Ciencias (Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.) bajo condiciones de temperatura fluctuante (30-15° C) y fotoperiodo de 12:12, las altas temperaturas coincidiendo con las horas de luz. Estas condiciones fueron las consideradas como el tratamiento "testigo" contra el cual se comparó el comportamiento germinativo de las semillas sometidas a los diversos factores experimentales.

Los tratamientos experimentales consistieron en someter a las semillas a: 1] condiciones de oscuridad (cubriendo las cajas de Petri con dos hojas de papel aluminio); 2] dos temperaturas constantes (15° C y 25° C, con un fotoperiodo de 12:12); 3] dos pre-tratamientos de alta temperatura (4 y 12 horas a 90° C antes de la siembra); y 4] dos pre-tratamientos con ácido clorhídrico (pH 0.7 y 1.7 durante 60 minutos antes de la siembra). Para el caso de los experimentos 1, 3 y 4, las condiciones de luz y temperatura durante la germinación fueron iguales que para el lote testigo descrito en el párrafo anterior. Los experimentos se revisaron diariamente para verificar la presencia de semillas germinadas, hasta que ya no se observó germinación. A partir de esto se obtuvo el porcentaje final de semillas germinadas y se determinó el tiempo en el que se alcanzó el 50% de la germinación (t_{50}) para evaluar la velocidad de la respuesta germinativa (Thompson, 1970; Grime *et al.* 1981).

Los pre-tratamientos de alta temperatura tuvieron el objetivo de simular el efecto de las altas temperaturas que se pueden alcanzar a nivel del suelo en el Pedregal, tanto por exposición solar como por incendios localizados y de corta duración. A su vez, los pre-tratamientos de ácido clorhídrico tuvieron el objeto de simular el paso de las semillas por el tracto digestivo de animales dispersores (aves, lagartijas, roedores, etc.). El uso de semillas de un mes y un año de edad nos permitió evaluar el efecto del envejecimiento de las semillas sobre su comportamiento germinativo.

La evaluación estadística del efecto de los tratamientos, tanto sobre los porcentajes finales de germinación como sobre la variable t_{50} , se realizó a través de análisis de varianza de dos vías (un análisis para cada variable analizada). En estos ANOVAs los factores fueron, los tratamientos (con los niveles correspondientes a los diferentes lotes experimentales y al lote testigo) y, por otro lado, la edad de las semillas (un mes y un año). Estos análisis se complementaron con pruebas de comparación múltiple de medias de Tukey. Los porcentajes de germinación fueron transformados antes del análisis (arcoseno de la raíz cuadrada de la proporción de germinación - Zar, 1996). La variable t_{50} no se evaluó en el experimento de luz-obscuridad.

Experimentos de crecimiento de plántulas. Se obtuvieron plántulas a partir de la germinación de semillas en cámaras de ambientes controlados bajo temperatura fluctuante (15-30° C) y fotoperiodo de 12:12. Después de un mes de germinadas, las plántulas se transplantaron a macetas de plástico de 6x6x6 cm con un sustrato de vermiculita y arena sílica (1:1). Al momento

Tabla 2. Porcentaje y velocidad de germinación (t_{50} , en días) en semillas almacenadas durante un mes y un año, bajo diferentes tratamientos de temperatura constante ($\bar{x} \pm E.E.$). Todos los tratamientos tuvieron un fotoperiodo de 12:12. El lote testigo se mantuvo a temperaturas de 15-30°C.

Tratamiento	% Final de germinación		t_{50}				
	1 mes	1 año	1 mes	1 año			
Testigo	95.0 \pm 1.0 a	91.3 \pm 0.8 a	6.2 \pm 0.6 ab	8.8 \pm 0.9 b			
15°C	87.5 \pm 1.5 a	91.3 \pm 1.2 a	13.3 \pm 0.6 c	23.5 \pm 0.8 d			
25°C	91.2 \pm 1.4 a	83.8 \pm 1.1 a	3.4 \pm 0.3 a	4.4 \pm 0.4 ab			
Efecto de	g.l.	F	p	Efecto de:	g.l.	F	p
Tratamiento	2,17	0.55	0.58	Tratamiento	2,17	160.1	<0.00001
Edad	1,17	1.32	0.27	Edad	1,17	33.25	0.00002
Tratam.-Edad	2,17	1.88	0.18	Tratam.-edad	2,17	18.43	0.00005

Nota: Los resultados de los ANOVAs de dos vías se muestran en los últimos renglones. Para cada variable (% y t_{50}) diferentes letras junto a los promedios indican diferencias significativas entre ellos.

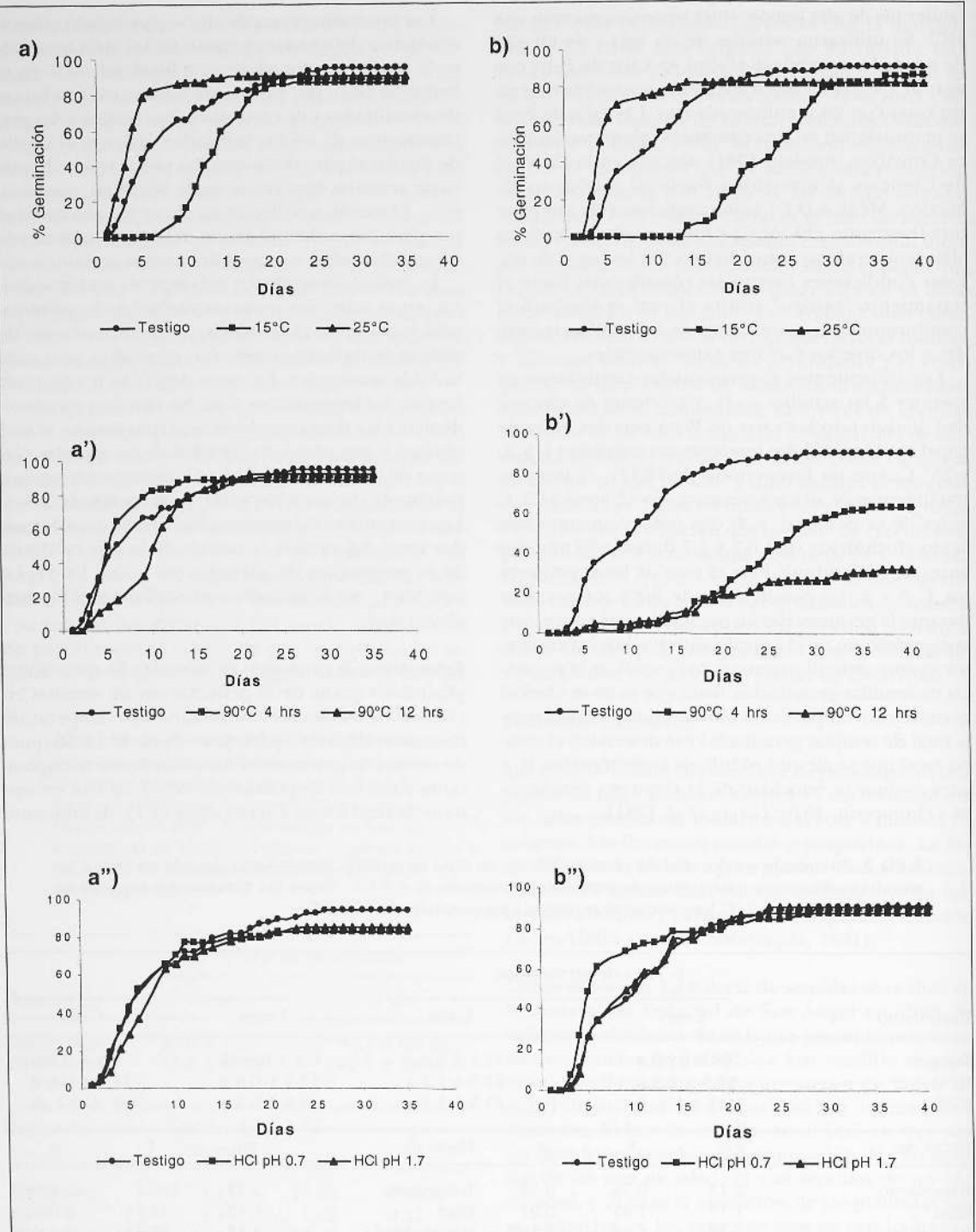


Figura 1. Porcentaje de germinación de semillas de *Mammillaria magnimamma* de a) un mes b) un año de edad sometidas a diferentes tratamientos según se indica en la simbología que corresponde a cada par de gráficas.

de la siembra, se llevó a cabo una cosecha inicial de siete plántulas. El resto de las plántulas se sometieron a un experimento factorial que incluyó dos niveles de luz (100 y 40% de la radiación solar, equivalentes a 1400-1500 luxes en el primer caso y 400-500 luxes en el segundo), dos niveles de nutrimentos (con/sin nutrimentos) y dos niveles de disponibilidad de agua (riego frecuente y esporádico). De la combinación de estos tres factores, cada uno con dos niveles, se tuvieron ocho tratamientos (ver tablas 5, 6 y 7) y en cada tratamiento se incluyeron siete plántulas. Los dos niveles de luz se lograron, por un lado, a través de la aplicación de una malla de sombra que deja pasar sólo el 40% de la radiación solar y, por otro, dejando las plántulas totalmente expuestas. Los dos niveles de disponibilidad de agua se lograron a través de riegos semanales (frecuentes) y quincenales (esporádicos); estos consistieron en la aplicación de 40 ml de agua destilada por maceta. Por último, el lote de plántulas del tratamiento sin nutrimentos se regó exclusivamente con agua destilada, mientras que el lote con nutrimentos se regó una vez al mes con 40 ml de una solución nutritiva comercial (solución de Peters, N 10%, P 30%, K 20%) comúnmente utilizada para cactáceas.

Las plántulas se mantuvieron en el invernadero de la Facultad de Ciencias, UNAM (Ciudad de México) de junio a noviembre de 1997, cuando cumplieron seis meses de edad. En este momento se llevó a cabo la cosecha final, en la que las plántulas se extrajeron del sustrato, se limpiaron con agua corriente y se introdujeron en bolsas de papel estraza para ser se-

cadadas en un horno a 80°C por 48 horas. Posteriormente se pesaron por separado la parte aérea y la raíz de cada plántula. Con los datos de peso seco de esta cosecha y de la cosecha inicial se calculó la tasa relativa de crecimiento (relative growth rate - RGR), la variable K y la variable R/S (root/shoot ratio) (Campbell y Grime, 1989; Hunt, 1990 en Valverde *et al.*, 1997), las cuales se definen como sigue:

$$(1) RGR = (\ln W_2 - \ln W_1) / t_2 - t_1$$

en donde W_2 representa la biomasa seca final, W_1 corresponde a la biomasa seca inicial y t se refiere al tiempo (en días). Las unidades de esta variable son gramos por gramo por día (g/g/día).

$$(2) K = RGR \text{ raíz} / RGR \text{ vástago}$$

$$(3) R/S = \text{peso seco raíz} / \text{peso seco vástago}$$

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

Tabla 3. Porcentaje y velocidad de germinación (t_{50}) en semillas de un mes y un año de almacenamiento sometidas a pre-tratamientos de altas temperaturas ($\bar{x} \pm E.E.$). Todos los tratamientos se mantuvieron en cámaras de ambientes controlados con una temperatura de 15-30°C y un fotoperiodo de 12:12.

Tratamiento	% Final de germinación			t_{50}			
	1 mes	1 año		1 mes	1 año		
Testigo	95.0 ± 1.0 c	91.3 ± 0.8 bc		6.2 ± 0.6 a	8.8 ± 0.9 ab		
90°C 4 hrs	88.8 ± 1.8 c	63.8 ± 1.3 ab		5.8 ± 0.6 a	28.0 ± 0.8 c		
90°C 12 hrs	92.5 ± 1.1 c	32.5 ± 1.5 a		10.7 ± 0.6 b			
Efecto de:	g.l.	F	p	Efecto de:	g.l.	F	p
Tratamiento	2,18	8.92	0.002	Tratamiento	2,18	72.46	<0.0001
Edad	1,18	37.3	0.000009	Edad	1,18	31.33	0.00002
Tratam.-edad	2,18	6.36	0.008	Tratam.-edad	2,18	133.71	<0.0001

Nota: Los resultados de los ANOVAs de dos vías se muestran en los últimos renglones. Para cada variable (% y t_{50}) diferentes letras junto a los promedios indican diferencias significativas entre ellos.

Resultados

Germinación. En los experimentos realizados se observó que las semillas almacenadas durante un mes, así como las de un año de edad, alcanzaron porcentajes de germinación superiores al 80% (figura 1). Con respecto a los resultados en luz/obscuridad, se observó un efecto significativo del tratamiento, mas no de la edad de la semilla (tabla 1). Los porcentajes de germinación en el lote testigo fueron superiores al 90%. En semillas de un mes de edad la germinación en obscuridad fue significativamente más baja que en el resto de los tratamientos. Sin embargo, en semillas de un año de edad el porcentaje de germinación bajo estas condiciones resultó ser estadísticamente similar al del lote testigo. Esto se observa en los resultados del ANOVA de dos vías que muestra que la interacción entre los tratamientos (luz/obscuridad) y la edad fue significativa (tabla 1).

Con respecto al tratamiento de temperaturas constantes, se observó que ni los tratamientos ni la edad tuvieron un efecto significativo sobre el porcentaje final de germinación (tabla 2). Sin embargo, ambos factores así como la interacción entre ellos, tuvieron un efecto significativo sobre la velocidad de germinación (t_{50}) (tabla 2). Tanto en las semillas de un mes como de un año de edad, el tratamiento de 25°C y el lote testigo presentaron una velocidad de germinación más alta que el tratamiento a 15°C (figuras 1a y 1b).

En lo referente a los pre-tratamientos de altas temperaturas, tanto los tratamientos como la edad de las semillas tuvieron un efecto significativo sobre el por-

centaje final de germinación. Los mayores porcentajes se obtuvieron en los lotes testigo. En las semillas de un mes de edad los pre-tratamientos dieron lugar a porcentajes de germinación estadísticamente similares a los del lote testigo. Sin embargo, en las semillas que estuvieron almacenadas un año la germinación disminuyó de manera significativa cuando el pre-tratamiento fue de 12 horas (tabla 3, figuras 1a' y 1b'). La velocidad de germinación también se vio afectada significativamente por ambos factores (i.e., pre-tratamientos y edad); la germinación fue más lenta conforme aumentó el periodo de exposición a las altas temperaturas (tabla 3, figuras 1a' y 1b'). Las semillas de un año de edad pre-tratadas durante 12 horas no alcanzaron el 50% de germinación,

Para el caso de las semillas que se sometieron a los pre-tratamientos con HCl, se observó que no hubo un efecto significativo ni de los diferentes niveles de pH ni de la edad de las semillas. Esto se dio tanto para los porcentajes finales como para la velocidad de germinación (tabla 4, figuras 1a'' y 1b'').

Crecimiento. Se observó que la tasa relativa de crecimiento (RGR) fue mayor cuando las plántulas se mantuvieron expuestas al 100% de luz, riego frecuente y en un sustrato con nutrientes, aunque este tratamiento no mostró diferencias significativas con respecto al lote que se sometió a riego esporádico. La tasa de crecimiento más baja se obtuvo con un nivel de radiación solar del 40% y en ausencia de nutrientes (tabla 5). Las diferencias entre los tratamientos estuvieron dadas por el efecto significativo de los factores luz y nutrientes, tanto de manera indepen-

Tabla 4. Porcentaje y velocidad de germinación en semillas de un mes y un año de almacenamiento sometidas a pre-tratamientos bajo diferentes concentraciones de HCl ($\bar{x} \pm E.E.$). Todos los tratamientos se mantuvieron en cámaras de ambientes controlados con una temperatura de 15-30°C y un fotoperiodo de 12:12.

Tratamiento	% Final de germinación			t_{50}			
	1 mes		1 año	1 mes		1 año	
Testigo (15-30°C)	95.0 \pm 1.0 a		91.3 \pm 0.8 a	6.2 \pm 0.6 a		8.8 \pm 0.9 a	
pH 0.7	83.8 \pm 1.2 a		88.8 \pm 1.5 a	5.8 \pm 0.6 a		5.1 \pm 0.3 a	
pH 1.7	86.3 \pm 1.5 a		92.5 \pm 1.1 a	7.7 \pm 0.7 a		8.9 \pm 0.8 a	
Efecto de:	g.l.	F	p	Efecto de:	g.l.	F	p
Tratamiento	2,18	1.97	0.17	Tratamiento	2,18	3.64	0.05
Edad	1,18	0.5	0.49	Edad	1,18	1.08	0.31
Tratam.-Edad	2,18	2.05	0.16	Tratam.-Edad	2,18	1.19	0.33

Nota: Los resultados de los ANOVAs de dos vías se muestran en los últimos renglones. Para cada variable (% y t_{50}) letras iguales junto a los promedios indican la ausencia de diferencias significativas entre ellos.

diente como al interactuar entre ellos; por otro lado, la frecuencia de riego no tuvo efectos significativos sobre el crecimiento de las plántulas (tabla 5).

La relación entre la velocidad a la que crecen la parte aérea y la raíz (K) mostró poca variación como respuesta a los tratamientos. Aunque hubo una tendencia hacia un crecimiento radicular más dinámico en ausencia de nutrimentos, ésta no fue significativa (tabla 6). La variable R/S, que mide la proporción de la biomasa asignada a raíz (R) y a la parte aérea (S), se vio afectada de manera significativa solamente por el factor nutrimentos (tabla 7); se observó una tendencia a una mayor asignación de biomasa a la raíz (i.e. un mayor valor de R/S) en los tratamientos en ausencia de nutrimentos. A pesar de que el MANOVA detectó este efecto significativo de los nutrimentos, la prueba de Scheffé no detectó diferencias en el índice R/S entre los tratamientos; esto se debió a que el efecto conjunto de los tres factores enmascaró el efecto individual de los nutrimentos.

Discusión

Nuestros resultados indican que las semillas de *M. magnimamma* pueden germinar bajo una amplia variedad de condiciones ambientales. Esto coincide con los resultados obtenidos para otras especies de cactáceas, en las que se ha visto que una vez cubierto el requisito de humedad, el proceso germinativo se da fácilmente, alcanzando porcentajes de germinación frecuentemente superiores al 70% en un tiempo relativamente corto (Nobel, 1988; Rojas-Aréchiga *et al.*, 1997; Godínez-Álvarez y Valiente-Banuet, 1998). Si interpretamos las características de la latencia de las semillas en relación con los factores más frecuentes de mortalidad de plántulas, quizá pueda esperarse que la germinación de semillas de especies que han evolucionado en ambientes xerofíticos se vea determinada básicamente por la presencia de humedad suficiente, considerando que la escasez de humedad es lo que ocasiona una mayor mortalidad de plántulas (Bataouny y Ziegler, 1971; Gutterman, 1972; El-Sharkawi *et al.*, 1989). El comportamiento germinativo de *M. magnimamma*, que incluye una viabilidad elevada en semillas recién colectadas y una alta velocidad de germinación, sugiere que esta especie forma bancos de semillas que sólo permanecen durante la temporada de fructificación, la cual se da entre los meses de marzo y agosto, cuando la disponibilidad de agua es alta y la probabilidad de establecimiento de plántulas es máxima.

Además del agua, el único factor que de acuerdo a nuestros resultados podría impedir la germinación de las semillas de *M. magnimamma* es la ausencia de

luz, pues se vio que sus semillas presentan un fotoblastismo positivo. Se ha observado que es frecuente que los cactus toneliformes y globosos requieran de luz para iniciar el proceso germinativo (Rojas-Aréchiga *et al.*, 1997). Esta característica podría evitar la germinación de las semillas cuando están enterradas y, dado que en general este tipo de cactáceas presentan semillas pequeñas y plántulas con tasas de crecimiento particularmente bajas, el evitar la germinación bajo condiciones de enterramiento seguramente da lugar a una mayor probabilidad de establecimiento de plántulas (Fenner, 1985; Rojas-Aréchiga *et al.*, 1997). Es importante señalar que en *M. magnimamma* el fotoblastismo positivo es más pronunciado en semillas de un mes de edad, es decir, recién dispersadas y es precisamente durante las semanas inmediatamente posteriores a la dispersión (i.e., el verano) cuando se presentan en el campo las condiciones de humedad necesarias para que se dé la germinación. Por otro lado, la pérdida del requerimiento de luz en semillas almacenadas en seco parece ser un fenómeno relativamente común (Orozco-Segovia, 1986).

Al igual que en otras especies de zonas áridas, que germinan en un intervalo amplio de temperaturas (17 a 34°C - Nobel, 1988), las semillas de *M. magnimamma* son capaces de germinar bajo condiciones de temperatura relativamente variadas. Por otro lado, la gran resistencia de las semillas, particularmente las de un mes de edad, ante condiciones de altas temperaturas previas a la germinación es un elemento interesante a considerar y que hasta ahora no ha sido evaluado en muchas especies de cactáceas. En los ambientes en los que se distribuye *M. magnimamma* y en particular en el Pedregal de San Ángel, es común encontrar sustratos de roca basáltica desnuda en los que los altos niveles de radiación solar pueden llegar a provocar temperaturas sumamente elevadas; esto, aunado a la incidencia creciente de incendios en esta zona, nos permite sugerir que este factor podría tener un cierto efecto sobre la dinámica de la germinación en condiciones naturales. Como ha sido sugerido con anterioridad, la respuesta de las semillas a las altas temperaturas depende de su edad (Fearn, 1981). Por otro lado, la velocidad de germinación sí se vio afectada por los pre-tratamientos de temperatura, sobre todo en las semillas de un año de edad. Esto puede estar relacionado con la deshidratación que sufren las semillas al someterlas a altas temperaturas; en semillas de mayor edad o en aquellas sometidas durante más tiempo a altas temperaturas se da un mayor nivel de deshidratación, lo cual podría ocasionar una menor tasa de imbibición.

La respuesta de las semillas de *M. magnimamma* tratadas con soluciones de HCl indica que, al igual

que en otras cactáceas, no es necesaria la escarificación ácida para disparar la germinación en esta especie (Nolasco *et al.*, 1996; Godínez-Álvarez y Valiente-Banuet, 1998). Por otro lado, la viabilidad tampoco se vio disminuida por los pretratamientos ácidos; esto, aunado al pequeño tamaño de las semillas de *M. magnimamma*, sugiere que los organismos que consumen los frutos de esta especie (i.e., aves, lagartijas) podrían estar actuando como dispersores efectivos de sus semillas.

Con respecto a los resultados de nuestros experimentos de crecimiento, estos muestran, en primer lugar, que las tasas relativas de crecimiento de las plántulas de *M. magnimamma* durante los primeros cinco meses de edad son extremadamente bajas comparadas con las de otras especies de plantas (p. ej., *Palafoxia lindenbergii* = 0.086 mg día⁻¹; *Neobuxbaumia tetetzo* = 0.014 mg día⁻¹; *Pachycereus hollianus* = 0.016 mg día⁻¹ – Valverde *et al.*, 1997; Godínez-Álvarez y Valiente-Banuet, 1998). En segundo lugar, pudo observarse que el valor de la tasa relativa de crecimiento prácticamente se duplicó bajo condiciones favorables de luz y nutrientes. A diferencia de lo que se ha observado para muchas cactáceas (Turner *et al.*, 1969; Jordan y Nobel, 1981; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Godínez-Álvarez

y Valiente-Banuet, 1998), el nivel de radiación solar que favoreció un crecimiento más acelerado en nuestro experimento fue el del 100%. Esto sugiere que la tasa fotosintética efectivamente podría ser mayor a altos niveles de radiación solar y que el efecto negativo de las altas intensidades lumínicas en condiciones naturales (que por cierto, también se ha observado en *M. magnimamma* – Valverde *et al.*, 1999) está asociado más bien a la escasez de humedad provocada por el aumento en la temperatura.

Se observó una clara respuesta de las plántulas de *M. magnimamma* ante la presencia de nutrientes. Esto de alguna manera contradice la noción de que las plantas que han evolucionado en ambientes limitantes frecuentemente muestran pocos cambios en la tasa de crecimiento como respuesta a un incremento en la disponibilidad de recursos (Grime y Hunt, 1975; Chapin, 1988; Grime, 1991). Sin embargo, nuestros resultados muestran que, en efecto, los cambios en la disponibilidad de agua no tuvieron un efecto significativo sobre el crecimiento de las plántulas, a pesar de la evidente importancia de este recurso para la sobrevivencia de las plantas de ambientes áridos. Con relación a este resultado, suponemos que los niveles de hidratación que mantuvieron las plántulas en el

Tabla 5. Tasa relativa de crecimiento (RGR - g/g/día) de las plántulas de *Mammillaria magnimamma* bajo diferentes condiciones de riego, nutrientes e intensidad lumínica ($\bar{x} \pm E.E.$).

	Intensidad lumínica 100%		Intensidad lumínica 40%	
	Con nutrientes	Sin nutrientes	Con nutrientes	Sin nutrientes
Riego frecuente	0.027 ± 0.02 a	0.014 ± 0.03 c	0.019 ± 0.02 abc	0.015 ± 0.03 c
Riego esporádico	0.023 ± 0.02 ab	0.017 ± 0.02 bc	0.019 ± 0.02 bc	0.015 ± 0.02 c

Resultados estadísticos (MANOVA):

Efecto de:	F	p
Luz (1)	12.9	0.0009*
Riego (2)	0.06	0.8
Nutrientes (3)	44.9	0.0001*
1-2	0.02	0.9
1-3	11.08	0.002*
2-3	3.5	0.07
1-2-3	3.004	0.09

Nota: Los asteriscos en los resultados del MANOVA señalan los efectos significativos. Letras diferentes bajo los promedios indican diferencias entre los tratamientos, de acuerdo con la prueba de Scheffé posterior al MANOVA.

invernadero en ningún momento resultaron limitantes; en experimentos posteriores sería interesante abordar en mayor detalle el análisis de este factor incluyendo un diseño experimental más elaborado, pues se tiene evidencia que sugiere que, en condiciones naturales, la disponibilidad de agua es determinante en el éxito del establecimiento de plántulas (López-Villavicencio, 1999; Quijas, 1999).

A pesar de que las plántulas de *M. magnimamma* sí mostraron una respuesta positiva al incremento en la disponibilidad de nutrientes en lo que se refiere a su tasa relativa de crecimiento, los patrones de asignación de biomasa, evaluados a través de las variables R/S y K, prácticamente no mostraron variación en respuesta a los diferentes tratamientos aplicados. Sin embargo, se presentó una tendencia (verificada por los resultados del MANOVA) hacia una mayor asignación de biomasa a la raíz en los tratamientos bajos en nutrientes. En este sentido, la tendencia parece coincidir con lo que se ha observado en otras plantas en donde, bajo condiciones de escasez de recursos, la asignación de biomasa es mayor hacia los órganos responsables de la captura del recurso más limitante (Chapin, 1988; Grime, 1991; Valverde *et al.*, 1997).

Bajo condiciones naturales la influencia de los nutrientes sobre el crecimiento de plántulas de *M. magnimamma* debe estar determinada por muchas

variables, tales como la abundancia y características del suelo, la interacción de los nutrientes con los niveles de radiación lumínica (que, de acuerdo a nuestros resultados, es de gran importancia), o la presencia de asociaciones micorrízicas. Sobre este último punto, es importante mencionar que se ha podido constatar la presencia de hongos micorrizógenos en *M. magnimamma*. Siguiendo metodologías tradicionales de análisis, se observaron esporas de los géneros *Glomus* sp. *Acaulospora* sp. y *Gigaspora* sp. además, se observó la presencia de hifas y otras estructuras fúngicas en el 69.3% de las raíces de *M. magnimamma* revisadas (Ruedas, resultados no publicados). Aunque el mantenimiento de una asociación micorrízica puede ser costoso para la planta (Harley y Smith, 1983), se sugiere que bajo condiciones limitantes de nutrientes dicha asociación podría incrementar significativamente la eficiencia de la captación de estos recursos.

La gran variación en el tamaño poblacional a través del tiempo que se observa en muchas plantas de zonas áridas y semi-áridas parece estar relacionada con variaciones en el éxito de la germinación de semillas y el establecimiento de plántulas (Esparza, 1998) aparentemente determinadas, a su vez, por los elementos estocásticos del clima y otras condiciones ambientales. Los resultados demográficos muestran que esta suposición parece ser válida en el caso de *M. magnimamma* (López-Villavicencio, 1999; Quijas,

Tabla 6. Velocidad de crecimiento de la raíz con respecto al vástago (K) ($\bar{x} \pm E.E$) de las plántulas de *Mammillaria magnimamma* en condiciones de invernadero.

	Intensidad lumínica 100%		Intensidad lumínica 40%	
	Con nutrientes	Sin nutrientes	Con nutrientes	Sin nutrientes
Riego frecuente	0.998 \pm 0.1	1.668 \pm 0.4	0.842 \pm 0.2	1.121 \pm 0.2
Riego esporádico	0.906 \pm 0.	1.236 \pm 0.2	1.078 \pm 0.2	1.079 \pm 0.2

Resultados estadísticos (MANOVA):

Efecto de:	F	p
Luz (1)	0.9	0.3
Riego (2)	0.2	0.6
Nutrientes (3)	3.2	0.08
1-2	1.006	0.3
1-3	1.02	0.3
2-3	0.7	0.4
1-2-3	0.008	0.9

1999). Así, el análisis de la germinación y el crecimiento temprano de esta especie bajo condiciones controladas no sólo contribuye a enriquecer nuestro conocimiento sobre los patrones ecofisiológicos de las especies de esta interesante familia, sino que además nos brinda elementos para comprender la manera en la que la dinámica numérica de sus poblaciones puede verse determinada por condiciones ambientales particulares.

Conclusiones

Las semillas de *Mammillaria magnimamma* tienen una viabilidad alta y gran plasticidad para germinar bajo condiciones muy diversas. Las semillas presentan un fotoblastismo positivo que disminuye al aumentar la edad de las mismas. La viabilidad de las semillas no se ve afectada al someterlas a pre-tratamientos de acidez. Los pre-tratamientos de altas temperaturas no afectan el porcentaje final de germinación, aunque sí disminuyeron la velocidad de germinación. La tasa relativa de crecimiento de plántulas es, en general, baja si se compara con la de otras especies. El tratamiento que dio lugar a una mayor tasa de crecimiento fue de 100% de exposición, riego frecuente y nutrientes. Los patrones de asignación de biomasa a raíz

y vástago son relativamente rígidos y no se vieron modificados por los tratamientos.

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

Agradecimientos

El presente estudio fue realizado gracias al apoyo de CONACYT (Proyecto número 3181P-N9608). Agradecemos los comentarios de A. Orozco Segovia, M. Rojas-Aréchiga y H. Godínez Álvarez sobre una versión previa de este manuscrito. Durante la fase experimental de este trabajo se contó con el apoyo de P. Mendoza Hernández, A. Arias Toledo, L. Esparza Olguín, E. Vilchis Anaya, S. Quijas Fonseca y M. Hernández Apolinar. Se agradece también el apoyo de la Unidad de Ambientes Controlados, Facultad de Ciencias, UNAM.

Tabla 7. Proporción de biomasa asignada al sistema radical respecto de la parte aérea (R/S) ($\bar{x} \pm E.E.$) en las plántulas de *Mammillaria magnimamma* bajo condiciones de invernadero.

	Intensidad lumínica 100%		Intensidad lumínica 40%	
	Con nutrientos	Sin nutrientos	Con nutrientos	Sin nutrientos
Riego frecuente	0.262 ± 0.1 a	0.480 ± 0.2 a	0.165 ± 0.2 a	0.344 ± 0.2 a
Riego esporádico	0.193 ± 0.01 a	0.504 ± 0.2 a	0.165 ± 0.1 a	0.372 ± 0.2 a
Resultados estadísticos (MANOVA):				
Efecto de	F	p		
Luz (1)	0.6	0.4		
Riego (2)	0.3	0.6		
Nutrientos (3)	6.4	0.02*		
1-2	0.7	0.4		
1-3	1.1	0.3		
2-3	0.02	0.9		
1-2-3	0.6	0.4		

Nota: Los asteriscos en los resultados del MANOVA señalan los efectos significativos. Letras diferentes bajo los promedios indican diferencias entre los tratamientos, de acuerdo a la prueba de Scheffé posterior al MANOVA.

Literatura citada

- Angevine M.W. y Chabot B.F. 1979. Seed germination syndromes in higher plants. pp. 188-206. En: *Topics in plant population biology*. Soldbrig, V.T., S. Jain, G.B. Johnson y P. Raven (Eds). Columbia University Press. N.Y.
- Batanouny K.H. y Ziegler H. 1971. Eco-physiological studies on desert plants. Germination of *Zygophyllum coccineum* L. seeds under different conditions. *Oecologia* 8:52-63.
- Bewley J.D. y Black M. 1994. *Seeds. Physiology of development and germination*. Plenum Press, New York and London. 445pp.
- Bravo-Hollis H. y Sánchez-Mejorada H. 1991. *Las Cactáceas de México*. Vol. III. UNAM, México. 643pp.
- Campbell B.D. y Grime J.P. 1989. A comparative study of plant responsiveness to the duration of episodes of mineral nutrient enrichment. *New Phytologist* 112:261-2267.
- Chapin F.S. 1988. Ecological aspects of plant mineral nutrition. *Advances in Mineral Nutrition* 3:161-191.
- El-Sharkawi H.M., Farghali K.A. y Sayed S.A. 1989. Interactive effects of water stress, temperature and nutrients in the seed germination of three desert plants. *Journal of Arid Environments* 17:307-317.
- Esparza L.G. 1998. Estudio poblacional de *Neobuxbaumia macrocephala*: Análisis matricial. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. 69 pp.
- Fearn B. 1981. Seed germination: The modern approach. *Cactus and Succulents Journal* 43(1):13-16.
- Fenner M. 1985. *Seed ecology*. Chapman & Hall. Gran Britania. 151 p.
- Gibson A.C. y Nobel P.S. 1986. *The Cactus Primer*. Harvard University Press. U.S.A. 286 pp.
- Godínez-Álvarez H.O. 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.
- Grime J.P. y Hunt R. 1975. Relative growth rate: its range and adaptive significance in a local flora. *Journal of Ecology* 63:393-422.
- Grime J.P., Mason G., Curtis A., Rodman J., Vaad S., Mowforth M., Neal A. y Schaw F. 1981. A comparative study of germination characteristics in a local flora. *Journal of Ecology* 60:1017-1059.
- Grime J.P. 1991. Nutrition, environment and plant ecology: an overview. En: Porter, J.R. y D.W. Lawlor (eds.). *Plant Growth*. Cambridge University Press, SEB Seminar Series 43. pp.249-267.
- Guterman Y. 1972. Delayed seed dispersal and rapid germination as survival mechanisms of the desert plant *Blepharis persica* (Burm.) Kuntze. *Oecologia* 10:145-149.
- Harley J.L. y Smith S.E. 1983. *Mycorrhizal Symbiosis*. Academic Press, London. 483pp.
- Hernández H.M. y Godínez-Álvarez H.O. 1994. Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. *Acta Botánica Mexicana* 26:33-52.
- Jordan P. y Nobel P. 1981. Seedling establishment of *Ferocactus acanthodes* in relation to drought. *Ecology* 62(4): 901-906.
- López-Villavicencio M. 1999. Dinámica poblacional de *Mammillaria magnimamma* en la Reserva del Pedregal de San Ángel. Tesis de maestría. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F. 96pp.
- Nobel P.S. 1988. *Environmental Biology of Agaves and Cacti*. Cambridge University Press. U.S.A. 270pp.
- 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 cardon (*Pachycereus pringlei* (S. Wats) Britton & Rose, Cactaceae). *Journal of Arid Environments* 33:87-94.
- Orozco-Segovia A. 1986. Fisiología ecológica del fotoblastismo en semillas de cuatro especies del género *Piper* L. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F.
- Parker K. 1988. Growth rates of *Stenocereus thurberi* and *Lophocereus schottii* in southern arizona. *Botanical Gazette* 149(3):335-346.
- Quijas S. 1999. Análisis demográfico por edades de *Mammillaria magnimamma* en la Reserva del Pedregal de San Ángel. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM.
- Rathcke B. y Lacey E. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16:179-214.
- Rojas Aréchiga M., Orozco-Segovia A. Y Vázquez-Yanes C. 1997. Effect of light on germination of seven species of cacti from the Zapotitlán Valley in Puebla, México. *Journal of Arid Environments* 36:571-578.
- 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(5): 825-834.
- Thompson P.A. 1970. Characterization of the germination response to temperature of species and ecotypes. *Nature* 225:827-831.
- Turner R.M., Alcorn S.M. y Olin G. 1969. Mortality of transplanted Saguaro seedlings. *Ecology* 50(5):835-844.
- Valiente-Banuet A. y de Luna García, E. 1990. Una lista florística para la reserva del Pedregal de San Ángel, México, D.F. *Acta Botanica 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.
- Valverde T., Pisanty I. y Rincón E. 1997. Growth response of six tropical dune plant species to different nutrient regimes. *Journal of Coastal Research* 13(2):497-505.
- Valverde T., Trejo M.L. y Castillo S. 1999. Patrón de distribución y abundancia de *Mammillaria magnimamma* en la Reserva del Pedregal de San Ángel, México, D.F. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 44(3):64-74.
- Zar J.H. 1996. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, New Jersey, U.S.A. 718pp.