



**INSTITUTO POTOSINO DE INVESTIGACIÓN
CIENTÍFICA Y TECNOLÓGICA, A.C.**

POSGRADO EN CIENCIAS APLICADAS

**Viviparidad en *Echinocactus platyacanthus* en el
Altiplano Potosino y su posible beneficio para las
etapas iniciales de desarrollo**

Tesis que presenta

José Luis Aragón Gastélum

Para obtener el grado de

Maestro en Ciencias Aplicadas

En la opción de

Ciencias Ambientales

Director de la Tesis:

Dr. Joel David Flores Rivas

Asesores:

Dra. Laura Yáñez Espinosa

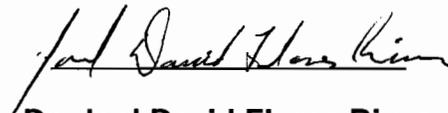
Dr. Álvaro Reyes Olivas

San Luis Potosí, S.L.P., Septiembre del 2011



Constancia de aprobación de la tesis

La tesis “**Viviparidad en *Echinocactus platyacanthus* en el Altiplano Potosino y su posible beneficio para las etapas iniciales de desarrollo**” presentada para obtener el Grado de Maestro en Ciencias Aplicadas en la opción de Ciencias Ambientales fue elaborada por **José Luis Aragón Gastélum** y aprobada el **22 de septiembre de 2011** por los suscritos, designados por el Colegio de Profesores de la División de Ciencias Ambientales del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C.



Dr. Joel David Flores Rivas

Director de Tesis



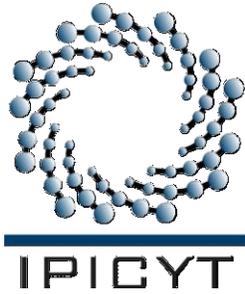
Dra. Laura Yáñez Espinosa

Asesor de Tesis



Dr. Álvaro Reyes Olivas

Asesor de Tesis

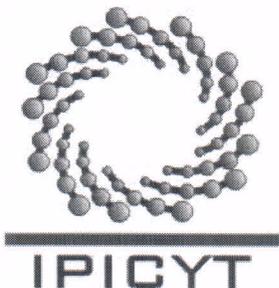


Créditos Institucionales

Esta tesis fue elaborada en el Laboratorio de Ecología y Cambio Ambiental Global de la División de Ciencias Ambientales del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C., bajo la dirección del Dr. Joel David Flores Rivas y con apoyo financiero del proyecto SEMARNAT 2006-23818.

Los análisis de suelo se realizaron en el Laboratorio Nacional de Biotecnología, Agrícola, Médica y Ambiental (LANBAMA) del IPICYT.

Durante la realización del trabajo, el autor recibió una beca académica del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (090381).



Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C.

Acta de Examen de Grado

El Secretario Académico del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C., certifica que en el Acta 048 del Libro Primero de Actas de Exámenes de Grado del Programa de Maestría en Ciencias Aplicadas en la opción de Ciencias Ambientales está asentado lo siguiente:

En la ciudad de San Luis Potosí a los 22 días del mes de septiembre del año 2011, se reunió a las 14:00 horas en las instalaciones del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C., el Jurado integrado por:

Dr. Alvaro Reyes Olivas	Presidente	UAS
Dra. Laura Yañez Espinosa	Secretario	UASLP
Dr. Ernesto Iván Badano	Sinodal	IPICYT
Dr. Joel David Flores Rivas	Sinodal	IPICYT

a fin de efectuar el examen, que para obtener el Grado de:

**MAESTRO EN CIENCIAS APLICADAS
EN LA OPCION DE CIENCIAS AMBIENTALES**

sustentó el C.

José Luis Aragón Gastelum

sobre la Tesis intitulada:

Viviparidad en Echinocactus platyacanthus en el Altiplano Potosino y su posible beneficio para las etapas iniciales de desarrollo

que se desarrolló bajo la dirección de

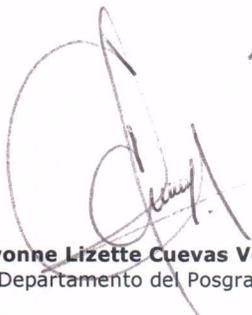
Dr. Joel David Flores Rivas

El Jurado, después de deliberar, determinó

APROBARLO

Dándose por terminado el acto a las 15:14 horas, procediendo a la firma del Acta los integrantes del Jurado. Dando fe el Secretario Académico del Instituto.

A petición del interesado y para los fines que al mismo convengan, se extiende el presente documento en la ciudad de San Luis Potosí, S.L.P., México, a los 22 días del mes de septiembre de 2011.


Mtra. Ivonne Lizette Cuevas Vélez
Jefa del Departamento del Posgrado


Dr. Marcial Bonilla Marín
Secretario Académico





Dedicatoria

A mis padres:

Luis Ramiro Aragón Millanes y Elsa Esther Gastélum Jaramillo. Por todo su apoyo incondicional, porque siempre me recuerdan lo importante que es la preparación en todos los aspectos de la vida, y que con esfuerzo todo se puede lograr.

A mis hermanos:

Guadalupe y Ramiro Osvaldo, por el apoyo, tolerancia y lo que muchas veces es más difícil: comprensión.

Agradecimientos

Quiero agradecerle a quien siempre me recuerda que nunca estoy solo y que siempre me acompaña en mis tristezas, alegrías y a donde quiera que vaya. Porque la vida es hermosa y hay que vivirla siempre al máximo. Gracias: Dios.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), por la beca otorgada para la realización de este proyecto.

Al proyecto: GERMINACIÓN VIVÍPARA EN CACTÁCEAS MEXICANAS (PROFAPI 2010 Universidad Autónoma de Sinaloa y el proyecto SEMARNAT 2006-23818).

Al Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica (IPICYT), en especial a la División de Ciencias Ambientales por permitirme ser parte del posgrado.

Al Dr. Joel Flores por sus enseñanzas, asesorías, bromas, por el apoyo brindado en todo momento desde mi primer día en S.L.P. y principalmente porque además de ser un excelente tutor es una gran persona y un gran amigo.

A la Dra. Laura Yáñez por todo el aprendizaje, enseñanzas y su confianza

Al Dr. Álvaro Reyes Olivas, un gran amigo, por su apoyo incondicional, porque siempre me hace tener los pies sobre la tierra y por ser como mi segundo padre. Gracias por todo **PATRÓN!!!!!!!**

Quiero agradecer el apoyo técnico para la realización de este proyecto, principalmente al M. en C. Juan Pablo Rodas Ortiz del Laboratorio de Ecología y Cambio Ambiental Global del IPICYT, así como a la Dra. Claudia González Salvatierra, ya que sin su apoyo hubiera sido muy difícil la culminación de este trabajo. También quisiera agradecer al Laboratorio Nacional de Biotecnología, Agrícola, Médica y Ambiental (LANBAMA) por la realización de parte de la fase experimental de este proyecto.



A mis amigos Erika Robles, María de la Cruz Rivera, Alma Vitela, Jorge Arreola, Javier Arcibar, Mariana Hinojosa, Guillermo Andrade, Josué Delgado, Pablo Delgado, Paulina Rodríguez, Amaranta Arellano, Liliana Sánchez, Litza Velázquez, Claudia Martínez, Julián Carrillo, Mayra Rodríguez, Gabriela García, Renato Ramos, Luis Álvarez, Mónica Ribeiro, Ángeles Martínez, Leila Yahana Hernández, Fred Corona, Oyuki Chang y Rodrigo García, por la amistad, confianza y apoyo, y en especial a una gran amiga que siempre ha estado conmigo en todo momento, Ana Laura Gritti.

En general a todos los compañeros del IPICYT que de alguna manera u otra me brindaron su amistad y apoyo.

A todos muchas gracias.

ÍNDICE

	Pág.
1. INTRODUCCIÓN	1
2. ANTECEDENTES	2
2.1 Aspectos generales de la familia Cactaceae	2
2.2 Aspectos generales sobre la viviparidad en plantas	3
2.3 Ecología de las plantas vivíparas	6
2.4 Fisiología de las plantas vivíparas	6
2.5 Germinación y establecimiento de plantas vivíparas	7
2.6 Tamaño de semillas y viviparidad	9
3. CARACTERÍSTICAS DE LA ESPECIE DE ESTUDIO	10
3.1 Aprovechamiento de la especie	13
3.1.1 Lana de biznaga	13
3.1.2 Dulce de biznaga	14
3.1.3 Queso de conserva	14
3.1.4 Forraje y fuente de agua	15
3.1.5 Ornamental	15
4. JUSTIFICACIÓN	16
5. HIPÓTESIS	18
6. OBJETIVO GENERAL	19
6.1 Objetivos Específicos	19
7. MATERIALES Y MÉTODOS	20
7.1 Área de estudio	20

7.2	Métodos de campo y laboratorio	21
7.2.1	Determinación de la incidencia de viviparidad de <i>E. platyacanthus</i> en campo	21
7.2.2	Evaluación de la viabilidad y peso de las semillas	22
7.2.3	Determinación del comportamiento germinativo de semillas no vivíparas (N-V), no vivíparas de plantas vivíparas (N-V-V) y vivíparas (V-V) con diferentes potenciales osmóticos del suelo (Ψ_o)	23
7.2.4	Determinación de las propiedades físico-químicas del suelo	24
7.2.5	Determinación de niveles de ácido giberélico (AG ₃) y ácido abscísico (ABA) en semillas no vivíparas (N-V), no vivíparas de plantas vivíparas (N-V-V) y vivíparas (V-V), mediante Espectroscopía Raman	26
7.2.6	Determinación de la eficiencia fotosintética de plántulas no vivíparas (N-V), no vivíparas de plantas vivíparas (N-V-V) y vivípara (V-V) mediante el método de fluorescencia modulada de la clorofila	27
7.2.7	Análisis de datos	28
8.	RESULTADOS	29
8.1	Incidencia de viviparidad de <i>E. platyacanthus</i> en campo	29
8.2	Propiedades físico-químicas del suelo	31
8.3	Viabilidad de semillas no vivíparas (N-V), no vivíparas de planta vivípara (N-V-V) y vivíparas (V-V)	33
8.4	Comportamiento germinativo de semillas no vivíparas (N-V), no vivíparas de plantas vivíparas (N-V-V) y vivíparas (V-V) con diferentes potenciales osmóticos del suelo (Ψ_o)	34
8.5	Peso de semillas no vivíparas (N-V), no vivíparas de planta vivíparas (N-V-V) y vivíparas (V-V)	36
8.6	Niveles de ácido giberélico (AG ₃) y ácido abscísico (ABA) en semillas no vivíparas (N-V), no vivíparas de plantas vivíparas (N-V-	37



	V) y vivíparas (V-V)	
8.7	Eficiencia fotosintética de plántulas vivíparas (V-V), no vivíparas de plantas vivíparas (N-V-V) y no vivíparas (N-V)	38
9.	DISCUSIÓN	41
10.	CONCLUSIONES	46
11.	LITERATURA CITADA	47

LISTA DE TABLAS

	Pág.
Tabla 1. Concentraciones (g/L) de PEG-6000 en agua destilada para obtener los potenciales hídricos de prueba (Ψ_h) en MPa	24
Tabla 2. Variables del suelo evaluadas en poblaciones de <i>E. platyacanthus</i> de Vanegas y Guadalcázar S.L.P., y el método utilizado en cada una de estas	25
Tabla 3. Incidencia de viviparidad en poblaciones de <i>E. platyacanthus</i> del Altiplano Potosino	30
Tabla 4. Promedio de las variables físico-químicas del suelo evaluadas en plantas vivíparas (V-V) y no vivíparas (N-V) en poblaciones de <i>E. platyacanthus</i> en Vanegas (V) y Guadalcázar (G) S.L.P. MO: materia orgánica. CE: conductividad eléctrica. ND: no detectado; P = Planicie, L = Ladera	32

LISTA DE FIGURAS

	Pág.
Figura 1. Planta de <i>Echinocactus platyacanthus</i> Link & Otto., en floración y fructificación en el municipio de Vanegas, S.L.P.	11
Figura 2. Mapa de la distribución geográfica de <i>E. platyacanthus</i> , en México, según Bravo-Hollis & Sánchez-Mejorada (1991)	12
Figura 3. Porcentaje de viabilidad de semillas vivíparas no vivíparas (N-V), no vivíparas de planta vivípara (N-V-V) y vivíparas (V-V) de <i>E. platyacanthus</i> en los municipios de Vanegas y Guadalcázar, S.L.P.	33
Figura 4. Germinación de <i>E. platyacanthus</i> con diferentes niveles de viviparidad entre las poblaciones de Guadalcázar y Vanegas S.L.P., así como entre las categorías reproductivas	34
Figura 5. Comportamiento germinativo (medias marginales) de semillas de <i>E. platyacanthus</i> con tres categorías de viviparidad bajo cuatro tratamientos de potencial osmótico. Las semillas proceden de dos poblaciones: Guadalcázar y Vanegas, S.L.P.	35
Figura 6. Peso en mg de semillas no vivíparas (N-V), no vivípara proveniente de planta vivípara (N-V-V) y vivípara (V-V) de <i>E. platyacanthus</i> . Las semillas proceden de dos poblaciones: Guadalcázar y Vanegas, S.L.P.	36

Figura 7. Niveles de ácido giberélico (AG_3) y ácido abscísico (ABA) en 37
semillas no vivíparas (N-V), no vivíparas de plantas vivíparas (N-V-V) y
vivíparas (V-V), de *E. platyacanthus* en los municipios de Guadalcázar y
Vanegas, S.L.P.

Figura 8. Eficiencia fotosintética de plántulas de *E. platyacanthus*, donde 40
se observan diferencias estadísticas en la interacción de los potenciales
osmóticos y el efecto de los pulsos de luz

ABREVIATURAS

ABA: Ácido abscísico

AG₃: Ácido giberélico

bar: Bar

BS₀: Clima seco

BS₁: Clima semiseco

°C: Grados centígrados

Ca: Calcio

CCD: Charge-Coupled Device

CE: Conductividad Eléctrica

Cl⁻: Cloruros

ClK: Cloruro de potasio

cm: Centímetros

CO₃: Carbonatos

CONACyT: Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología

CONAFOR: Comisión Nacional Forestal

ETR: Transporte de electrones

g: Gramos

g/kg: Gramo por kilogramo

g/L: Gramos por Litro



HCO₃: Bicarbonatos

i.e.: Ejemplo

INEGI: Instituto Nacional de Estadística y Geografía

IPICYT: Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C.

ISP-OES: Espectroscopia de emisión atómica de plasma

K: Potasio

km²: Kilómetros cuadrados

m: Metros

Mg: Magnesio

mg: Miligramos

mg/kg: Miligramo por kilogramo

MINI-PAM: Photosynthesis Yield Analyzer

mm: Milímetros

mmol/l: Miligramo por litro

MO: Materia Orgánica

MPa: Mega Pascales

mS/cm: Milisiemens por centímetro

N: Norte

Na: Sodio

NO₂⁻: Nitratos

NO₃⁻: Nitritos



NOM: Norma Oficial Mexicana

N-V: Semillas no vivíparas

N-V-V: Semillas provenientes de planta vivípara

P: Fosforo

PEG: Polietilenglicol

PO₄: Fosfatos

pH: Potencial de Hidrógeno

RECNAT: Recursos Naturales

SAS: Statistical Analysis Systems

SEMARNAT: Secretaria del Medio Ambiente y Recursos Naturales

S.L.P. San Luis Potosí

spp: Especies

SO₄: Sulfatos

μmoles m⁻² seg⁻¹: Micromoles por metro cuadrado por segundo

UV: Luz ultravioleta

V-V: Semillas vivíparas vivíparas

W: Oeste

Ψ_h: Potencial hídrico del suelo

Ψ_o: Potencial osmótico del suelo

RESUMEN

Viviparidad en *Echinocactus platyacanthus* en el Altiplano Potosino y su posible beneficio para las etapas iniciales de desarrollo

La viviparidad es un mecanismo reproductivo en el cual el embrión germina y emerge de los tejidos de la semilla antes de que sea liberada o dispersada. Este fenómeno es un evento raro en la naturaleza y se encontró en baja proporción en *E. platyacanthus*, por lo que no se pudo realizar la comparación del crecimiento de plántulas vivíparas (germinadas dentro del fruto) con el de plántulas germinadas en el suelo. Sin embargo; se evaluó si las semillas de frutos vivíparos y no vivíparos tienen diferente capacidad para germinar y desarrollar sus plántulas. Específicamente, el objetivo de este trabajo fue determinar las ventajas que ofrece la viviparidad en *E. platyacanthus* para la germinación de semillas y el desarrollo de las plántulas. Se llevaron a cabo recorridos por la mayor parte del Altiplano Potosino en el verano del 2010 en busca de poblaciones con individuos en etapa reproductiva de este cacto y se evaluó la incidencia de viviparidad. Se realizaron análisis físico-químicos en muestras de suelo tanto de plantas vivíparas como de no vivíparas. Se llevaron a cabo pruebas de viabilidad, así como de germinación con diferentes potenciales osmóticos (Ψ_0 : 0, -0.2, -0.4, -0.6, -0.8 y -1.0 MPa), en semillas vivíparas (V-V), no vivíparas (N-V) y no vivíparas-vivíparas (N-V-V). También se evaluaron los niveles de ABA (inhibidor de la germinación) y AG₃ (promotor germinativo) en semillas de las tres categorías. Finalmente, se realizaron curvas de luz para evaluar la eficiencia fotosintética de las plántulas provenientes de los tres tipos de semillas anteriormente mencionados. Se encontraron cuatro plantas con viviparidad de 44 plantas totales, con 41 frutos vivíparos de 262 colectados en dos poblaciones (Vanegas y Guadalcázar, S.L.P.). Sin embargo; no se encontraron diferencias aparentes en ninguna de las variables edáficas evaluadas entre plantas vivíparas y no vivíparas. En general, la viabilidad de las semillas de las tres categorías fue alta, excepto para las N-V de Vanegas. Los niveles de AG₃ en las semillas son altos en comparación con los de ABA, sin embargo no difieren entre las categorías de viviparidad. Los resultados de

germinación indican que a 0 MPa (suficiente humedad), no existen diferencias estadísticas dentro de cada categoría (V-V, N-V-V y N-V) entre las semillas de ambas poblaciones. Sin embargo; en los tres tipos de semillas la germinación disminuyó conforme hubo suelo más seco, excepto las V-V de Guadalcázar con un potencial osmótico de -0.4 MPa. Además, las semillas de los frutos V-V y N-V-V de Guadalcázar presentaron mayor germinación que las semillas de frutos no vivíparos en potenciales osmóticos distintos de 0 MPa. En el tratamiento de -0.2 MPa hubo mayor eficiencia fotosintética en las plántulas N-V entre los pulsos de luz 2 y 6, en comparación con los demás potenciales osmóticos y demás categorías de viviparidad. Sin embargo; las plántulas V-V y N-V-V no se vieron afectadas por la interacción potencial osmótico X pulso de luz, solamente por los pulsos de luz. En conclusión; las semillas V-V y N-V-V de *E. platyacanthus* germinaron principalmente con altos contenidos de humedad. Esto puede deberse a que las semillas de los cactus vivíparos están adaptadas para germinar inmediatamente después de que inicie la época de lluvia, que por lo regular es un periodo muy corto donde las semillas encuentran las condiciones más favorables para su desarrollo en los ambientes estresantes en los que se distribuyen. Además, las semillas de los frutos V-V y N-V-V presentaron mayor germinación que las semillas de frutos no vivíparos en potenciales osmóticos distintos de 0 MPa, lo cual sugiere que las semillas vivíparas tienen una ventaja con respecto a la no vivíparas para germinar en suelos menos húmedos. Las plántulas N-V en el tratamiento de -0.2 MPa tuvieron una ligera mayor eficiencia fotosintética entre los pulsos de luz 2 y 6, en comparación con los demás potenciales osmóticos y demás categorías de viviparidad. Sin embargo; la eficiencia fotosintética de las plántulas vivíparas fue independiente de los potenciales osmóticos, lo que sugiere que dichas plántulas presentan una posible adaptación fisiológica para establecerse en suelos con poca disponibilidad de agua, los cuales son típicos de ambientes áridos y semiáridos.

Palabras clave: Viviparidad, Cactáceas, Germinación, Eficiencia Fotosintética.

Abstract

Vivipary in *Echinocactus platyacanthus* in the Altiplano Potosino and its possible benefits for the early stages of development

The vivipary is a reproductive mechanism in which the embryo has no dormancy and emerges from the tissues of the seed before it is released or dispersed by the maternal plant. This phenomenon is rare in the plant kingdom and it had low incidence in *Echinocactus platyacanthus*; thus, the comparison between viviparous and non-viviparous seedling growth was not realized. However, it was evaluated if seeds from viviparous and non-viviparous fruits have different ability to germinate and develop their seedlings. The aim of this study was to determinate the benefits of vivipary in *Echinocactus platyacanthus* for seed germination and seedling development. A search was conducted at the Altiplano Potosino in the summer of 2010 in search of populations with reproductive *E. platyacanthus*. The incidence of vivipary was determined. We conducted physical-chemical analysis of soil samples of with viviparous and non-viviparous plants. In addition, viability tests were conducted, as well as germination with different osmotic potentials (Ψ_o : 0, -0.2, -0.4, -0.6, -0.8 and -1.0 MPa), in viviparous (V-V), non-viviparous-viviparous (N-V-V) and non-viviparous (N-V) seeds. We also evaluated the ABA (germination inhibitor) and AG₃ (germination promoter) levels in seeds of the three categories. Light curves were conducted to assess the photosynthetic efficiency of seedlings from the three seed categories. There were four viviparous plants out of 44 plants, with 41 viviparous fruits out of 262 collected in two populations (Vanegas and Guadalcázar, S.L.P.). No apparent differences in any of the soil variables evaluated between plants with and without viviparous seedlings were found. In general, seed viability of the three categories was high, except for N-V of Vanegas. The AG₃ levels in seeds were high in comparison with the ABA, but did not differ between the categories of vivipary. At 0 MPa (sufficient moisture), there were no differences within each category (V-V, N-V-V and N-V) between the seeds of both populations. In the three seed categories germination decreased with drier soil, except for V-V seeds from Guadalcázar with a osmotic potential of -0.4 MPa. In

addition, the seeds of V-V and N-V-V fruits of Guadalcázar had a higher germination compared with seeds from non-viviparous fruits at different osmotic potentials to 0 MPa. The treatment of -0.2 MPa showed greater photosynthetic efficiency in N-V seedlings between the light pulses 2 and 6 compared with other osmotic potential and other categories of vivipary. However, the V-V and N-V-V seedlings were not affected by interaction of water potential with light pulse, but only with light pulse. In conclusion, the V-V and N-V-V seeds of *E. platyacanthus* germinated mainly with high moisture content. This could be because the seeds of viviparous cacti are adapted to germinate immediately after the start of the rainy season, which is usually a very short period. In addition, the V-V and N-V-V seeds had high germination compared with seeds from non-viviparous fruits in osmotic potentials different to 0 MPa. This suggests that viviparous seeds have an advantage with respect to non-viviparous seeds to germinate in less humid soil. The N-V seedlings had a slightly higher photosynthetic efficiency in the treatment of -0.2 MPa between the light pulses 2 and 6 compared with other osmotic potential and other categories of vivipary. However, photosynthetic efficiency of the viviparous seedlings was independent of osmotic potential, which suggests that these seedlings have a possible physiological adaptation to establish in soils with low water availability, which is typical of arid and semiarid environments.

Keywords: Vivipary, Germination, Photosynthetic efficiency, Cacti

1. Introducción

La viviparidad es un mecanismo reproductivo poco común en el reino vegetal, en el cual el embrión carece de latencia y germina, emergiendo de los tejidos de la semilla antes de que sea liberada o dispersada. Existen dos tipos de viviparidad conocidos en plantas con flores: la viviparidad verdadera y la pseudoviviparidad, ambos en igual proporción en la naturaleza. 1.) La viviparidad verdadera implica la producción sexual de progenie. 2.) La pseudoviviparidad se da de manera asexual, como el caso de algunas especies de pastos. La criptoviviparidad es una categoría dentro de la viviparidad verdadera y se caracteriza porque la progenie derivada de manera sexual no logra romper el pericarpo del fruto.

Aproximadamente 78 familias de angiospermas que incluyen 143 géneros y 195 especies presentan alguna forma de viviparidad, ocurriendo a menudo en especies de ambientes húmedos o inundables. En la familia *Cactaceae* se han registrado 53 casos de viviparidad, lo que coloca a esta familia como la cuarta con mayor incidencia en el porcentaje de especies vivíparas, después de *Avicenniaceae*, *Cymodoceaceae* y *Rhizophoraceae*.

Se han confirmado correlaciones ambientales de la viviparidad con factores como inundación y salinidad en una escala geográfica amplia, así como a escala local, pero la resolución es baja y otros factores que hasta la fecha no han sido explorados podrían dar mayor nivel de predicción al fenómeno vivíparo, como la Ecofisiología, de plantas vivíparas. En San Luis Potosí, se han encontrado varias especies con viviparidad, entre ellas la cactácea *Echinocactus platyacanthus* Link & Otto, por lo cual el presente estudio cobra substancial importancia ya que podrá ayudar a un mejor entendimiento de algunas de las implicaciones y factores que intervienen en este fenómeno en la familia *Cactaceae*.

2. Antecedentes

2.1 Aspectos generales de la familia Cactaceae

La familia Cactaceae incluye aproximadamente 1430 especies (Hunt *et al.*, 2006), distribuidas en su mayoría en las zonas áridas, semiáridas, tropicales y subtropicales del continente Americano (Arias *et al.* 1997). México es uno de los centros de evolución de las cactáceas con un total de 660 especies, de las cuales el 78% (517 especies) son endémicas a este país (Ortega-Baes & Godínez-Álvarez, 2006).

Debido a su importancia alimenticia, forrajera, medicinal, cosmética y ornamental, además de su amplia diversidad desde el punto de vista fisiológico, morfológico, ecológico y taxonómico, y el hecho de que muchas de sus especies son raras y enfrentan problemas de conservación, la investigación biológica de este grupo vegetal ha cobrado cada vez mayor importancia para fundamentar su aprovechamiento racional y se han convertido en un modelo ejemplar para realizar investigación en diferentes campos del conocimiento (Becerra, 2000).

La familia Cactaceae se subdivide en tres subfamilias (Pereskioidea, Opuntioideae y Cactoideae), que son tradicionalmente interpretadas como linajes monofiléticos (Barthlott & Hunt, 2000). Cactoideae incluye el 85% de la diversidad de especies en la familia y muestra las características morfológicas más extremas en hábito y estructura del tallo. Esta subfamilia incluye la tribu Cacteae, que se encuentra principalmente en ambientes áridos y semiáridos de Norteamérica.

Las cactáceas son uno de los grupos más amenazados del reino vegetal, ya que muchas de las poblaciones naturales de las especies han sido afectadas por las presiones del desarrollo humano, principalmente debido a la conversión de terreno para usos agrícolas y/o pecuarios y a las actividades de extracción de las plantas de su hábitat, para su venta como plantas de ornato en mercados nacionales e internacionales (Hernández & Godínez 1994). En consecuencia, la familia completa está incluida en el Apéndice II de la Convención sobre el Tráfico

Internacional de Especies Silvestres de Flora y Fauna Amenazadas (CITES) y muchos de sus representantes están comprendidos en el Apéndice I (Anónimo, 1990), y en el listado de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza y los Recursos Naturales. En México del total de especies de cactus (660), 276 (41.8%) se encuentran en alguna categoría de riesgo (NOM-059-SEMARNAT-2010).

2.2 Aspectos generales sobre la viviparidad en plantas

En el campo de la biología reproductiva, la observación de germinación vivípara en *Cactaceae* es un acontecimiento relativamente reciente que plantea interrogantes sobre los procesos fisiológicos implicados, las características del ambiente que favorecen este tipo de reproducción y sus implicaciones en la supervivencia e incorporación de nuevos individuos a las poblaciones. La viviparidad o germinación precoz es un mecanismo reproductivo poco común en el reino vegetal, en el cual el embrión carece de quiescencia metabólica (latencia) y emerge de los tejidos de la semilla antes de que sea liberada o dispersada (Elmqvist & Cox, 1996; Farnsworth, 2000; Cota-Sánchez *et al.*, 2007). Dicha característica garantiza la propagación de las especies en condiciones ambientales adversas (Mayumder *et al.*, 2010). El desarrollo de estas semillas se realiza bajo una alta humedad de los tejidos y son intolerantes a la desecación (la cual es una condición previa para la latencia) aunque el embrión esté maduro, procediendo después a la fase de germinación (Cota-Sánchez *et al.*, 2007; Mayumder *et al.*, 2010).

Existen dos tipos de viviparidad conocidos en plantas con flores: la viviparidad verdadera y la pseudoviviparidad (Elmqvist & Cox, 1996), ambos en igual proporción en la naturaleza (Cota-Sánchez, 2004). La viviparidad verdadera implica la producción sexual de progenie, en contraste con la pseudoviviparidad que es asexual, como el caso de algunas especies de pastos *i.e.* *Panicum maximum* Jacq (Beetle, 1980; Elmqvist & Cox, 1996). Para dichas especies pseudovivíparas, se ha demostrado su preferencia por regiones con alta precipitación y humedad (Nannfeldt, 1940; Wycherley, 1953b; Moore & Dogget,

1976). Se ha propuesto que la función de la pseudoviviparidad en la familia Poaceae permite el mantenimiento de las especies y una acelerada reproducción en condiciones adversas para la reproducción sexual (Latting, 1972). De esta manera se hace posible que las especies de pastos vivíparos sean capaces de sobrevivir bajo condiciones ambientales extremas (McWilliam, 1964; Evans, 1964). Además confiere ventajas competitivas (Harmer & Lee, 1978a), por el hecho de que las plántulas vivíparas cuentan con un mayor tamaño y por ende una mayor reserva de nutrientes, favoreciendo el establecimiento en lugares donde la disponibilidad de nutrientes puede limitar el crecimiento (Savile, 1972).

Por otra parte, varias especies de mangle, como *Bruguiera gymnorrhiza* (L.) Lamk. y *Rhizophora mangle* L. (Tomlinson, 1986), así como *Avicennia marina* (Fosk.) Vierh. (Farrant *et al.*, 1993), son ejemplos de viviparidad verdadera en angiospermas. La criptoviviparidad es una categoría dentro de la viviparidad verdadera y se caracteriza porque la progenie derivada de manera sexual no logra romper el pericarpo del fruto, tal como ocurre en *Ferocactus herrerae* J.G. Ortega (Aragón, 2009).

En angiospermas, este fenómeno se ha reportado en especies hepáticas (D' Rozario & Bera, 2006) y en algunos helechos tales como: *Asplenium*, *Woodwardia*, *Adiantum*, *Camptosorus*, *Cystopteris*, *Diplazium*, *Tectaria* y *Dennstaedtia scarba* (Mickel, 1967; D' Rozario *et al.*, 2001), e incluso en ciertas variedades de mango (Singh & Lal, 1937), chile (Marrush *et al.* 1998), tomate (Limberk & Ulrychová, 1972; Groot & Karssen, 1992; Demir y Samit, 2001) y chícharo (Yaxley *et al.*, 1996). En total más de 60 familias de angiospermas contienen especies cuyas semillas son intolerantes a la desecación y carecen de latencia; éstas ocurren con desproporcionada frecuencia en hábitats húmedos o costeros tropicales (Farnsworth & Farrant, 1998). Su presencia en el reino vegetal es mostrada en una revisión de Farnsworth (2000), quien enumera 78 familias que incluyen 143 géneros y 195 especies con alguna forma de viviparidad, que ocurren a menudo en especies de ambientes húmedos o inundables.

La viviparidad en angiospermas puede estar sobrerrepresentada en taxones de frutos carnosos o con pulpa de las familias *Araceae*, *Gesneriaceae* e incluso *Cactaceae* (Madison, 1977). En la última familia se han registrado 53 casos de viviparidad (Cota-Sánchez *et al.*, 2011), pertenecientes a cinco tribus de la subfamilia Cactoideae (Cacteeae, Hylocereeae, Rhipsalideae, Trichocereeeae y Pachycereeae). Estos datos colocan a la familia *Cactaceae* como la cuarta con mayor incidencia en el porcentaje de especies vivíparas (3.7%), después de *Avicenniaceae* (72.7%), *Cymodoceaceae* (25%) y *Rhizophoraceae* (20.7%; Cota-Sánchez *et al.*, 2011). Los primeros registros de viviparidad para la tribu Pachycereeae, incluyen cactus columnares, tales como: *Pachycereus schottii* (Engelm.) D. R. Hunt, *Stenocereus alamosensis* (J. M. Coult.) A. C. Gibson & K. E. Horak y *S. thurberi* (Engelm.) Buxbaum, procedentes de vegetación de dunas costeras del norte de Sinaloa, las cuales están sujetas a inundación temporal y alta salinidad (Cota-Sánchez *et al.*, 2007).

La viviparidad verdadera también se ha descrito en algunas especies de gimnospermas, como *Ephedra trifurca* L. (Coulter & Chaberlain, 1955), *Ginkgo biloba* L. (Favre-Duchartre, 1958), *Podocarpus makoyi* (Thunb) Sweet. (Lloyd, 1902), *Podocarpus macrophyllus* (Thunb) Sweet. (Mahabale, 1961), *Pinus wallichiana* A. B. Jacks. (Wali & Tiku, 1965), *Biota orientalis* Endl. (Gahalain *et al.*, 2006; Mayumder *et al.*, 2010), así como *Cupressus torulosa* D. Don (Mayumder *et al.*, 2010). Las semillas de las gimnospermas generalmente no presentan latencia (como es el caso de algunas angiospermas), y su metabolismo se comienza a activar cuando son sometidas a condiciones favorables para la germinación (Mayumder *et al.*, 2010). En muchos casos la condición vivípara de germinación ocurre como una forma de mejorar las condiciones ambientales desfavorables y su ocurrencia es común en plantas que crecen en suelos calcáreos y salinos (Mayer & Poljakoff-Mayber, 1963).

2.3 Ecología de las plantas vivíparas

Se han confirmado correlaciones ambientales de la viviparidad con factores como inundación y salinidad en una escala geográfica amplia, superior a la amplitud geográfica de la mayoría de las especies (Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia, 1984; Farnsworth & Farrant, 1998; Farnsworth, 2000; Tweddle *et al.*, 2003). Recientemente se han corroborado las correlaciones con salinidad a escala local (Aragón, 2009), pero la resolución es baja y otros factores podrían dar mayor nivel de predicción al fenómeno vivíparo.

2.4 Fisiología de las plantas vivíparas

La fisiología de las plantas vivíparas es un aspecto poco explorado hasta el momento. La fluorescencia de la clorofila en plantas vivíparas en comparación con no vivíparas es un parámetro que podría develar un mejor funcionamiento tanto *in situ* así como bajo condiciones experimentales de las especies vivíparas. La fluorescencia de la clorofila es muy importante ya que indica la proporción de la cantidad total de luz absorbida por las plantas que es utilizada en el proceso fotosintético (Maxwell & Johnson, 2000), la cual es muy pequeña (solamente del 1 al 2%). La evaluación de la fotosíntesis y los efectos inducidos por estrés hídrico son importantes en el análisis y desempeño de las plantas bajo condiciones naturales.

El estrés lumínico no resulta de una intensa radiación por sí mismo, sino más bien de una absorción de luz excesiva en comparación con la utilizada en fotosíntesis. Si tanto los límites de tolerancia como la capacidad adaptativa son excedidos, el estrés puede ocasionar daños permanentes e incluso la muerte de la planta. La exposición de las plantas a altos niveles de luz, mayores a los del punto de saturación lumínica, produce varios efectos, incluyendo la adaptación del aparato fotosintético, como sucede en las plantas resistentes al sol, las cuales exhiben características adaptativas tales como la depoxidación de violaxantina a zeaxantina, el incremento en la emisión de calor y la fotoinhibición del aparato fotosintético (Poorter, 2000). Es probable que especies de cactus vivíparos

presenten una mayor adaptación que los no vivíparos a los altos niveles de radiación solar, los cuales son típicos de las zonas áridas, semiáridas, tropicales y subtropicales donde se distribuyen (Hunt *et al.*, 2006).

2.5 Germinación y establecimiento de plantas vivíparas

La germinación es una de las fases más importantes del desarrollo de las plantas, ya que de ésta depende la distribución y abundancia de las poblaciones vegetales (Scifres & Brock, 1971). El proceso de germinación se da cuando la semilla se empieza a hidratar y termina cuando la radícula rompe la testa de la semilla (Bewley & Black, 1994; González-Zertuche & Orozco-Segovia, 1996; Bewley, 1997; Welbaum *et al.*, 1998; Flores & Briones, 2001). Sin embargo, para que éste proceso se pueda llevar a cabo con éxito, se necesita de condiciones favorables (Rojas-Aréchiga, 1995; Rojas-Aréchiga & Vázquez-Yanes, 2000), las cuales son esporádicas en ambientes semisecos, debido a la baja disponibilidad de humedad en el suelo y a las temperaturas extremas (Ruedas *et al.*, 2000; Flores & Briones, 2001; De la Barrera & Nobel, 2003).

Los desiertos son ecosistemas con potenciales hídricos del suelo (Ψ_h) negativos (suelos secos) por periodos largos, debido a la escasa precipitación y a la poca retención de humedad que el suelo de estos ambientes proporciona (Flores *et al.*, 2004). El potencial hídrico es la capacidad de desplazamiento del agua en sistemas energéticamente distintos (uno con mayor y otro con menor energía libre, Arriaga-Frias *et al.*, 1999), es indispensable para medir la variación de humedad proporcionada por las lluvias al suelo, y se expresa en Mega Pascales o en bares (1 MPa = 10 bar), teniendo un Ψ_h más cercano a 0 en los lugares más húmedos (mayor energía libre) y, por el contrario, Ψ_h más negativos (menor energía libre) en lugares más secos (Pérez-Sánchez, 2009). Un aspecto que se debe de tomar en cuenta es el efecto del potencial hídrico del suelo en la germinación de semillas vivíparas. Es probable que las semillas no germinadas de frutos vivíparos tengan la capacidad para germinar y establecerse en suelos con menor humedad, que las semillas de frutos no vivíparos, debido a la acumulación

de ácido giberélico (promotor de la germinación y del crecimiento) y la disminución de ácido abscísico (inhibidor de la germinación y del crecimiento) en los frutos vivíparos. Un punto importante a señalar es que en este trabajo se tomó en cuenta el potencial osmótico (Ψ_o), debido a que éste es uno de los factores que afectan el potencial de agua del suelo, junto con los potenciales mátrico y gravitacional (Lira-Saldívar, 2003), y se usa como estimador del potencial hídrico del suelo (Ψ_h) (Zeng *et al.*, 2010).

La germinación precoz está determinada por un complejo de factores genéticos, fisiológicos y ambientales. Aunque la propensión a germinar depende del estímulo ambiental, la susceptibilidad a estas señales externas es heredable y tiene una base genética (Walker-Simmons, 1988; Farnsworth, 2000). La viviparidad involucra un alto grado de especialización ecofisiológica (Cota-Sánchez & Abreu, 2007), así como una compleja señalización fitohormonal (Farnsworth, 2000; Batygina & Bragina, 2009), pero a su vez es perjudicial en algunos cultivares (Tsiantis, 2006).

Se ha reportado que la síntesis del ácido abscísico (ABA), una hormona claramente relacionada con el control de la germinación, la cual actúa como un agente anti-germinativo que previene la germinación prematura en los embriones (Walbot 1978), se ve interrumpida durante la maduración y la disminución del contenido de humedad de semillas (Hilhorst & Koornneef, 2007), así como bajo estrés salino (Farnsworth, 2000), y que tal reducción de ABA está asociada con la viviparidad en algunos cultivares (Walker-Simmons, 1988), así como en especies de mangles (Farnsworth, 2000). Por otra parte también se ha sugerido que la viviparidad se hace posible debido a un incremento de ácido giberélico (AG_3), otra hormona estrechamente relacionada con el proceso de germinación (Farnsworth, 2000; Mayumder *et al.*, 2010) y con el rompimiento de la latencia (Hilhorst & Koornneef, 2007).

En genotipos mutantes de maíz vivíparo (*VP-1*) los embriones germinan precozmente (Eyster, 1931). La mayoría de estos son deficientes en ABA. Algunos

otros trabajos sugieren que la viviparidad es una consecuencia de la pérdida de un agente anti-germinación (en este caso el ABA) a principios del desarrollo de las semillas y que el endospermo es el responsable para asegurar la germinación, aportando los nutrimentos necesarios a estas (Sprague, 1936; Robertson 1955; Neill *et al.*, 1987). Aunado a lo anterior, también en especies de mangles, Farnsworth (2000) ha descrito que los embriones vivíparos presentan valores bajos en las concentraciones de Calcio (Ca). Es probable que estas condiciones tanto fisiológicas como ambientales ocurran en algunas especies de cactáceas.

En particular, la germinación vivípara permite a las plántulas crecer en un ambiente protegido y alcanzar un tamaño suficientemente grande para incrementar su probabilidad de sobrevivir bajo las condiciones de estrés; es un mecanismo que protege al embrión en condiciones salinas, anóxicas y/o susceptibles al ataque de hongos (Rabinowitz, 1978; Cronk & Fennessy, 2001). Consecuentemente, la viviparidad y la sensibilidad de la semilla a la desecación son considerados dos aspectos importantes en la ecología de la regeneración de las poblaciones. Recientemente, para el caso de las cactáceas, en la especie epífita *Epiphyllum phyllanthus* se encontró que la viviparidad está asociada con el rápido establecimiento de plántulas, al favorecer la germinación y la dispersión óptima de la progenie a pesar del sustrato y de las condiciones del ambiente (Cota-Sánchez & Abreu, 2007).

2.6 Tamaño de semillas y viviparidad

El tamaño de las semillas es un factor importante en la determinación de la dispersión a distancia, el crecimiento y supervivencia de las plántulas (Augspurger & Hogan, 1983; Foster, 1986). En varias especies, incluyendo algunas de la familia Cactaceae, se ha reportado que las características germinativas pueden variar dependiendo del tamaño de las semillas, tanto entre especies (Bowers & Pierson, 2001), como dentro de una misma especie (Ayala-Cordero *et al.*, 2004).

En las semillas más pequeñas existe una menor capacidad para su establecimiento y las plántulas que se establecen tienen menor probabilidad de supervivencia (Bowers & Pierson, 2001).

Recientemente, Majumder *et al.* (2010) observaron una germinación inmediatamente después de la maduración en dos especies vivíparas de la familia Cupressaceae: *Biota orientalis* y *Cupresus torulosa*, proviniendo ambas especies de semillas pequeñas. Además, dicho autor sugiere que el número de semillas encontradas en los frutos es inversamente proporcional a la tasa de viviparidad. En *Biota orientalis* se observó una baja producción de semillas (8 a 12 por fruto) pero un alto porcentaje de viviparidad (83%), en comparación con *Cupresus torulosa* en la que se obtuvieron 35 a 40 semillas por fruto y bajo porcentaje de viviparidad (20%). Es probable que tanto el tamaño de semilla, así como el número de semillas por fruto sean dos factores importantes por considerar en la incidencia de viviparidad en algunas cactáceas.

3. Características de la especie de estudio

Echinocactus platyacanthus forma *visnaga* (Figura 1) es una especie que pertenece a la tribu Cacteeae de la subfamilia Cactoideae, dos de los grupos jerárquicos de Cactaceae en los cuales se ha registrado viviparidad. Este cacto tipo barril (Bravo-Hollis & Sánchez-Mejorada, 1991), conocido localmente como “biznaga” o “asiento de la suegra”, se utiliza para el consumo humano y como forraje (Jiménez-Sierra & Torres-Orozco, 2003). Sus tallos son grandes y cilíndricos, de hasta 2 m de altura y 80 cm de diámetro, de color verde oscuro; cuando son jóvenes, los tallos tienen bandas anchas horizontales muy lanosas en el ápice. Las costillas, en las plantas jóvenes, son tan pocas como 8, anchas, altas, y más o menos onduladas, pero en las plantas adultas son muy numerosas y más bien delgadas. Las areolas son distantes en las plantas jóvenes y confluentes en las adultas que ya florecen. Tiene espinas robustas, tubuladas, con bandas conspicuas, especialmente en las más robustas; al principio son amarillentas pero pronto adquieren un color castaño rojizo. Cada areola tiene 5 o 6 espinas radiales de 3 a 4 cm de longitud y una espina central solitaria, recta, de 4

a 5 cm de longitud. Sus flores son numerosas, amarillas, de 4 a 5 cm de longitud. El ovario presenta escamas lineares, con las axilas provistas de abundante lana que cubre de manera completa el pericarpelo y forma una masa densamente afelpada; las escamas superiores son angostas, rígidas, con la punta más o menos como espina; los segmentos exteriores del perianto son ovados, largamente apiculados, aserrados. El fruto se esconde en una masa de lana suave y blanca, es oblongo, de 4 a 5 cm de longitud; sus semillas son negras y brillantes (Bravo-Hollis & Sánchez-Mejorada, 1991).



Figura 1. Planta de *Echinocactus platyacanthus* Link & Otto., en floración y fructificación en el municipio de Vanegas S.L.P.

Esta especie es endémica de México y está clasificada por la Norma Oficial Mexicana (NOM-059-SEMARNAT-2010) como "sujeta a protección especial". Crece en la parte central y noreste del país (Figura 2), en los estados de Coahuila, Nuevo León, Tamaulipas, Zacatecas, San Luis Potosí, Querétaro, Guanajuato,

Hidalgo, Puebla y Oaxaca, en vegetación semiárida (principalmente en matorral rosetófilo), por lo general en laderas pero también en terrenos planos estacionalmente inundables (Trujillo-Argueta, 1982). La antesis ocurre en primavera y fructifica en verano durante la estación lluviosa (Trujillo-Argueta, 1984; Bravo-Hollis & Sánchez-Mejorada, 1991). En los terrenos planos inundables es en donde se ha encontrado viviparidad (Trujillo-Argueta, 1982), pero no se ha estudiado el nivel de incidencia y sus implicaciones en otros procesos biológicos de la especie.



Figura 2. Mapa de la distribución geográfica de *E. platyacanthus*, en México, según Bravo-Hollis & Sánchez-Mejorada (1991).

En San Luis Potosí, la floración de *E. platyacanthus* inicia con las primeras lluvias (abril – julio) y coincide con un acentuado incremento en la temperatura y en el fotoperíodo; puede presentar hasta tres períodos de floración al año, con períodos de separación de un mes. Varias especies de coleópteros visitan las flores de esta especie, principalmente *Trichochoerus* spp. (Melyridae) y *Coleopterus*

spp. (Nitidulidae), pero no se ha estudiado su eficiencia en la polinización. La producción de frutos es muy alta en los meses de julio y agosto, al acumularse los frutos de los primeros dos períodos de floración. Los frutos del primer período maduran a finales de junio, los del segundo a principios de agosto y los del tercero a principios de septiembre. El número de semillas por fruto va desde 101 hasta 1,050. Los frutos son consumidos principalmente por ratas y ratones silvestres, pero también por algunas aves como el pájaro carpintero y el ceniztonle (Trujillo-Argueta, 1982).

Los requerimientos de germinación para esta especie son: suficiente humedad e iluminación, altas temperaturas como las que prevalecen en verano en el área de distribución de la especie y que las semillas sean recientes (Trujillo-Argueta, 1982); sus semillas no presentan latencia (Flores *et al.*, 2011). El tipo de suelo no influye en la germinación, pero las plántulas muestran mayor crecimiento cuando se desarrollan en suelo calizo con pH moderadamente alcalino que en suelos riolíticos moderadamente ácidos. Las plántulas necesitan la protección de rocas o plantas nodriza (principalmente *Hechtia glomerata* y *Agave lechuguilla*) para poder establecerse (Trujillo-Argueta, 1982). El diámetro, el número de costillas y la altura de *E. platyacanthus* se encuentran altamente correlacionados y aumentan con la edad. La etapa reproductiva la inicia hasta que alcanza un tamaño considerablemente grande y desarrolla las estructuras necesarias que le permiten tolerar las condiciones adversas de su ambiente, que es cuando tiene alrededor de 27 costillas. La producción de frutos se incrementa con el número de costillas y no existe fase post-reproductora, solamente se desarrollan nuevos tallos cuando el meristemo apical es dañado (Trujillo-Argueta, 1982).

3.1 Aprovechamiento de la especie

3.1.1 Lana de biznaga

El abundante indumento que cubre el ápice de las plantas adultas, de un color natural amarillo pálido, tiene una consistencia similar a la lana. Este material puede ser usado para el relleno y tejido. La lana de biznaga se vende localmente

en las tiendas de cuerdas en San Luis Potosí, incluso en algunas localidades de la zona se utilizó para la fabricación de ropa de cama y camisetas interiores, lechos para conejos y en los nacimientos (belenes) durante la temporada navideña. Estos aprovechamientos están desapareciendo debido mayormente a los costos de extracción y limpieza del indumento y los bajos ingresos por esta actividad. El esfuerzo invertido en la obtención de la fibra es alto debido a las abundantes espinas en el ápice, que hacen la extracción más difícil; además es necesario limpiar el indumento de los fragmentos de la columna vertebral de la planta y ablandarlo con una solución de bicarbonato de sodio. Por lo tanto, es necesario el trabajo de varios días para un rendimiento mínimo, dada la baja densidad del material (Del Castillo & Trujillo, 1991).

3.1.2 Dulce de biznaga

El acitrón o dulce de biznaga es un dulce hecho del parénquima de los cactus de barril, principalmente de *Ferocactus histrix* y *E. platyacanthus*. Este dulce es muy popular en México y se vende en casi todas las principales ciudades (Del Castillo & Trujillo, 1991).

La parte útil del tallo es el tejido succulento formado por parénquima, que comprende más del 90% del peso fresco de la planta. Se ha utilizado comúnmente como alimento, fuente de agua, medicamentos y probablemente otros usos (Del Castillo & Trujillo, 1991), ya que contiene el alcaloide 3-sitosterol, flavonoides, galactosa y ramnosa (Domínguez *et al.*, 1969; Domínguez *et al.*, 1970). Incluso se conoce que en una localidad cerca de la Ciudad de San Luis Potosí, las plantas de *E. platyacanthus* fueron molidas y exportadas de manera ilegal a los Estados Unidos con fines desconocidos durante la década de 1970 (Del Castillo & Trujillo, 1991).

3.1.3 Queso de conserva

Es similar a los dulces de cactáceas, excepto porque se utiliza el jarabe de agave o "miel de maguey" en lugar de azúcar. Debido a la escasez de agave, este tipo de dulces ya no se fabrica, pero hasta hace poco se hacía con *E.*

platyacanthus en zonas aisladas dentro del estado de San Luis Potosí (Del Castillo & Trujillo, 1991).

3.1.4 Forraje y fuente de agua

Los botones florales, las flores y los frutos de *E. platyacanthus* son consumidos por las cabras, que consiguen evadir las espinas de los alrededores. En condiciones secas, la planta entera se da a las cabras como fuente de agua y alimentos (Del Castillo & Trujillo, 1991). Aunque las cabras son los principales consumidores de estas plantas, se ha encontrado que los burros, ciervos y caballos también se pueden alimentar de estas estructuras después de dejar fuera las espinas (Lindsay, 1955).

3.1.5 Ornamental

La forma distintiva de las biznagas las hacen una de las plantas favoritas en los jardines de las ciudades a lo largo de toda el área de distribución de *E. platyacanthus*. Además, esta y otras especies semejantes, han sido colectadas y exportadas ilegalmente a Europa, Japón y los Estados Unidos (Del Castillo & Trujillo, 1991).

4. Justificación

La viviparidad no sólo abre nuevos cauces para la regeneración natural de las poblaciones (Cota-Sánchez, 2004), sino también aporta novedosos elementos a considerar en las estrategias de conservación del recurso vegetal. Al ser un evento poco común en la naturaleza, la investigación del fenómeno en relación con sus bases genéticas, fisiológicas y ecológicas, así como su significado evolutivo, constituyen un tema de interés para la comunidad científica. La viviparidad necesita ser estudiada como parte de un continuo y normal desarrollo de semillas y no solamente como un fenómeno aislado, ya que su explicación a menudo involucra una comparación no solo con plantas acuáticas o marinas (*i.e.* mangles), sino también con especies terrestres (Tomlinson, 1986).

La familia *Cactaceae* se presta como un grupo modelo para el estudio de dicho fenómeno y así posiblemente develar los mecanismos tanto ecofisiológicos como evolutivos que conducen a esta especialización reproductiva (Cota-Sánchez *et al.*, 2011). Como se mencionó anteriormente, la familia cuenta con una gran diversidad de especies (Becerra, 2000). Además, sus fenotipos son de larga vida y es de los pocos linajes de las angiospermas con éxito dentro de diferentes ambientes. Por tanto este trabajo adquiere relevancia para un mejor entendimiento ecológico y fisiológico de dicho fenómeno y los posibles beneficios que trae consigo para las cactáceas.

En México los ecosistemas áridos y semiáridos abarcan un poco más del 48% del territorio (González, 2003); siendo el Desierto Chihuahuense el más grande para nuestro país, con alrededor de 400 mil km² (Godínez, 1998). Esta zona se caracteriza por su gran riqueza de especies y gran diversidad de formas de vida y hábitos (Rzedowski, 1991). En San Luis Potosí, la parte sur del Desierto Chihuahuense, se han encontrado varias especies con viviparidad, entre ellas el cactus *Echinocactus platyacanthus* Link & Otto, la cual se encuentra principalmente en laderas, pero también en suelos yesosos que se inundan en época de lluvia (Trujillo-Argueta, 1982). Así, se pretende realizar un estudio sobre



los posibles beneficios de la viviparidad de los frutos en *E. platyacanthus* para la germinación de sus semillas y el desarrollo de sus plántulas.

5. Hipótesis

- La viviparidad en *E. platyacanthus* se presenta en poblaciones que se encuentran en suelos planos e inundables en época de lluvia.
- Las semillas de los frutos vivíparos presentan mayor germinación que las semillas de frutos no vivíparos en ambientes de alto estrés por sequía.
- Las semillas de los frutos vivíparos presentan mayores niveles de ácido giberélico (AG_3) y menores de ácido abscísico (ABA) que las semillas de frutos no vivíparos.
- Las plántulas provenientes de semillas vivíparas presentarán una mejor respuesta fisiológica para asimilar altos niveles de radiación solar en sus aparatos fotosintéticos en comparación con las plántulas no vivíparas.

6. Objetivo General

Determinar los beneficios de la viviparidad en *E. platyacanthus* para la germinación de semillas y el desarrollo de las plántulas.

6.1 Objetivos Específicos:

- Determinar la incidencia de viviparidad de *E. platyacanthus* en campo, bajo condiciones de humedad contrastante.
- Determinar el comportamiento germinativo de semillas no vivíparas, no vivíparas de plantas vivíparas y vivíparas, bajo diferentes potenciales osmóticos del suelo.
- Evaluar niveles de ácido giberélico y ácido abscísico en semillas vivíparas y no vivíparas.
- Determinar la eficiencia fotosintética de plántulas vivíparas, no vivíparas de plantas vivíparas y no vivíparas, bajo diferentes potenciales osmóticos del suelo.

7. Materiales y Métodos

7.1 Área de estudio

La búsqueda de viviparidad en *E. platyacanthus* se realizó en el Altiplano Potosino, al nor-noroeste del estado de San Luis Potosí, entre los 22° 19' 44" y 24° 30' 2" N y 100° 01' 6" y 102° 18' 23" W. Esta región colinda al norte con los estados de Nuevo León y Zacatecas, al sur con Zacatecas, al este con Nuevo León y Tamaulipas y al oeste con Zacatecas (CONAFOR, 2006).

Los climas de la región son secos (BS₀) y semisecos (BS₁). Los intervalos de precipitación anual van desde los 300 a un poco más de los 400 mm, con un porcentaje de lluvia invernal mayor de 10.2%. La temperatura media anual que caracteriza a estos climas varía entre los 12° y 18°C, sin embargo en invierno la temperatura puede bajar hasta -3°C (INEGI, 2002). Los climas secos y muy secos se distinguen porque la evapotranspiración excede la precipitación, por lo tanto existe un déficit de humedad y la vegetación que puede crecer bajo estas condiciones son los matorrales xerófilos.

La vegetación de la región es típica de las zonas áridas, como son: matorral desértico micrófilo, nopalera, izotal, cardonal y pastizal (Medina *et al.*, 2005). En terrenos planos, los suelos de la región, en orden de importancia por el área que cubren, son: xerosoles, castañozems, solonchak, yermosoles y fluvisoles. En lo particular, los yermosoles son de origen aluvial, tienen colores claros, bajos contenidos de materia orgánica y altos niveles de sulfato de calcio (yeso; INEGI, 2002). Estos suelos se encuentran en terrenos inundables durante la época de lluvia, y en ellos se desarrolla *E. platyacanthus*, aunque en menor proporción que en las laderas (Trujillo-Argueta, 1982).

También se encuentran suelos más o menos profundos de origen aluvial y coluvio-aluvial, debido al depósito de materiales derivados de rocas sedimentarias e ígneas, los cuales están depositados en las llanuras intermontanas y las bajadas de las sierras donde forman los abanicos característicos. A estos suelos corresponden los litosoles, rendzinas y regosoles. Específicamente, las rendzinas

se localizan en las partes altas y bajadas de las sierras y lomeríos. Son suelos poco profundos, con limitante física (caliche) a menos de 50 cm de profundidad, y en ellos también se encuentran individuos de *E. platyacanthus* (INEGI, 2002).

7.2 Métodos de campo y laboratorio

7.2.1 Determinación de la incidencia de viviparidad de *E. platyacanthus* en campo

Para evaluar la viviparidad de *E. platyacanthus* en el Altiplano Potosino, se realizó en primer lugar un muestreo durante el mes de julio, con el fin de caracterizar las condiciones del terreno en los municipios del Altiplano Potosino en donde dicha especie se distribuye.

Se buscaron plantas con frutos maduros, se etiquetaron 44 individuos reproductivos en dos municipios del altiplano potosino (16 en Vanegas y 28 en Guadalcazar), distribuidos en terrenos de ladera y en planicies inundables. Los frutos cosechados de cada una de las plantas se trasladaron al Laboratorio de Ecología y Cambio Ambiental Global del IPICYT, donde se abrieron y revisaron para determinar la incidencia de viviparidad. Antes de la disección se obtuvieron las dimensiones de al menos cinco frutos por planta, luego todos los frutos fueron revisados para registrar el número de frutos (vivíparos y no vivíparos) de cada individuo y el número de semillas (vivíparas y no vivíparas) de cada fruto.

7.2.2 Evaluación de la viabilidad y peso de las semillas

La disección y revisión de los frutos mostró que la mayoría de las plantas analizadas tenían todos sus frutos normales, sin semillas germinadas, mientras que algunas plantas mostraron proporciones variables de frutos vivíparos y no vivíparos. Con base en ello, las semillas fueron clasificadas en tres grupos: 1) no vivíparas (N-V), 2) no vivíparas de plantas vivíparas (N-V-V) y, 3) vivíparas (V-V). Una muestra al azar de 30 semillas de cada grupo (y localidad), en tres repeticiones de 10 semillas cada una, se sometieron a imbibición por 24 horas en agua destilada para determinar su viabilidad. Una vez finalizado este tiempo, las semillas se cortaron transversalmente para exponer los embriones y observarse en el estereoscopio. Las semillas que mostraron embriones sin daño aparente se consideraron viables (Flores *et al.*, 2006).

La prueba más utilizada para la evaluación de la viabilidad de semillas es la de tetrazolio (Cottrell, 1947; Baskin & Baskin, 1998). La razón por la cual no se utilizó esta técnica es porque no es confiable en especies con semillas muy pequeñas, como es el caso de *E. platyacanthus*, debido a que estas son teñidas totalmente con el tetrazolio aún cuando no son viables (Flores *et al.*, 2006). Además, se pesaron 20 semillas al azar de las tres categorías (N-V, N-V-V y V-V) en ambas localidades (Guadalcázar y Vanegas) para evaluar diferencias entre los pesos de semillas no vivíparas y vivíparas.

7.2.3 Determinación del comportamiento germinativo de semillas no vivíparas (N-V), no vivíparas de plantas vivíparas (N-V-V) y vivíparas (V-V) con diferentes potenciales osmóticos del suelo (Ψ_o)

El comportamiento germinativo de los tres grupos señalados (V-V, N-V-V y N-V) se evaluó en un experimento completamente al azar considerando cinco repeticiones en unidades experimentales representadas por una caja Petri con 20 semillas. Las semillas se colocaron sobre algodón como sustrato y se les agregó una solución de polietilenglicol 6000 (PEG-6000), con el fin de simular variaciones en la disponibilidad de humedad del suelo (Michel & Kaufmann, 1973; Hardegree & Emmerich, 1994; De Villalobos & Peláez, 2001). Esta solución se utilizó debido a que se ha documentado que no presenta toxicidad sobre las semillas, además de proporcionar diferentes potenciales osmóticos (Ψ_o) de acuerdo a su concentración (Tabla 1). Los potenciales osmóticos que se evaluaron fueron: 0, -0.2, -0.4, -0.6, -0.8 y -1.0 MPa (Pérez-Sánchez, 2009). Las cajas Petri se colocaron en una cámara de germinación con fotoperiodo de 12 horas luz/12 horas oscuridad, bajo una temperatura constante de 32°C, la cual se ha documentado como ideal para la germinación de esta especie (Pérez-Sánchez, 2009). Los registros de germinación se realizaron cada tercer día hasta los 30 días después de iniciar el experimento, evaluándose al final el porcentaje de germinación (Flores & Briones, 2001).

Tabla 1. Concentraciones (g/L) de PEG-6000 en agua destilada para obtener los potenciales osmóticos de prueba (Ψ_o) en MPa.

Potencial osmótico (MPa)	PEG-6000 (g/L)
0	0.000
-0.2	131.339
-0.4	192.382
-0.6	239.323
-0.8	278.930
-1.0	313.841

7.2.4 Determinación de las propiedades físico-químicas del suelo

Se obtuvieron 11 muestras de 800 g de suelo cerca de la raíz de un número igual de plantas de *E. platyacanthus*, las cuáles se etiquetaron y se trasladaron al Laboratorio de Ecología y Cambio Ambiental Global ubicado en el IPICYT en la Ciudad de San Luis Potosí. De estas muestras, 6 corresponden a plantas no vivíparas de Vanegas (3 de terrenos planos y 3 de ladera), 3 a plantas no vivíparas de Guadalcázar (terrenos planos) y dos muestras corresponden a una planta vivípara de Guadalcázar y otra de Vanegas (terrenos planos).

Antes de realizar los análisis químicos, todas las muestras se pasaron por un tamiz con abertura de malla de 2 mm y posteriormente fueron secadas en una estufa Binder Modelo FED400-UL por 24 horas. Las propiedades que se determinaron fueron pH, conductividad eléctrica (CE), materia orgánica, nitrógeno disponible (NO_3), P, K disponible, cationes solubles (Ca, Mg, K, Na) y aniones solubles (CO_3 , HCO_3 , SO_4 , Cl^-). Las determinaciones se hicieron con los métodos usuales en los análisis de suelos agrícolas (NOM-021-RECNAT-2000), los cuales se especifican en la Tabla 2.

Tabla 2: Variables del suelo evaluadas en poblaciones de *E. platyacanthus* de Vanegas y Guadalcázar S.L.P., y el método utilizado en cada una de estas.

Análisis	Método
Bases intercambiables (Ca, Mg, Na y K)	Extracción con acetato de amonio (NOM-021-RECNAT-2000), analizado por espectroscopia de emisión atómica de plasma (ISP-OES).
Fósforo disponible (P)	Extracción de suelos neutros y alcalinos de Bray & Kurtz (NOM-021-RECNAT-2000).
Materia Orgánica	Calcinación (NOM-021-RECNAT-2000).
pH y Conductividad Eléctrica	Extracto de saturación de suelo (NOM-021-RECNAT-2000).
Iones Cloruros (Cl ⁻) Fosfatos (PO ₄)	Extracto de saturación de suelo, analizado por electroforesis capilar (NOM-021-RECNAT-2000).
Carbonatos (CO ₃ ⁼) y Bicarbonatos (HCO ₃ ⁻)	Extracto de saturación de suelo por titulación con ácido sulfúrico 0.05 N (NOM-021-RECNAT-2000).
Nitratos (NO ₂ ⁼) y Nitritos (NO ₃ ⁻)	Extracción con cloruro de potasio (ClK), analizado por UV visible (Miranda <i>et al.</i> , 2001).

7.2.5 Determinación de niveles de ácido giberélico (AG₃) y ácido abscísico (ABA) en semillas no vivíparas (N-V), no vivíparas de plantas vivíparas (N-V-V) y vivíparas (V-V), mediante Espectroscopía Raman

La Espectroscopia Raman tiene muchas ventajas como herramienta analítica con respecto a otras técnicas espectrofotométricas (Clarke *et al.*, 2005), la cual la hace muy atractiva en el análisis de bioprocesos, como lo es la fermentación, entre otras (McGovern *et al.*, 2002). Una de las ventajas de las mediciones con Raman es la poca o nula preparación que se requiere de las muestras, además de ser una técnica no destructiva, así como no intrusiva (Schrader *et al.*, 1999; Clarke *et al.*, 2005), ideal para el análisis de compuestos bioquímicos de las plantas (Schrader *et al.*, 1999; Baranska *et al.*, 2006; Gierlinger & Schwanninger, 2007).

La espectroscopia Raman mide las colisiones inelásticas entre las moléculas y la luz, dichas colisiones provocan un intercambio de energía, el cual es registrado como un cambio en la longitud de onda de la radiación incidente y es mostrado en lo que se conoce como espectro Raman. Dichos espectros se logran por la irradiación de una muestra con una intensa fuente de láser, obteniéndose la señalización de una molécula, que por su estructura y sus características puede ser considerada como la más sensible huella digital de la molécula en cuestión (Chang & Furtak, 1982).

En esta investigación, las mediciones se realizaron *in vivo* con un sistema de espectrómetro Raman R3000 que cuenta con un diodo láser 785nm y una resolución espectral de 8 cm⁻¹. La potencia del láser utilizado fue 90 MW con un tiempo de integración de 10 segundos. El espectrómetro tiene un CCD de refrigeración termoeléctrica que mide un rango espectral de 200 a 1800cm⁻¹ (González, 2009). El instrumento fue previamente calibrado con teflón de serie. Se utilizaron 1.5 g de semillas de cada categoría de viviparidad (N-V, N-V-V y V-V).

7.2.6 Determinación de la eficiencia fotosintética de plántulas no vivíparas (N-V), no vivíparas de plantas vivíparas (N-V-V) y vivípara (V-V) mediante el método de fluorescencia modulada de la clorofila

Una manera de evaluar la fluorescencia de la clorofila es mediante la fluorescencia modulada. Esta técnica se basa en que la luz de excitación posee un desarrollo de alta frecuencia, de modo que puede ser discriminada del resto de las emisiones de luz. Asimismo esta técnica evalúa la fluorescencia de la fotosíntesis usando pulsos de luz fuerte, permitiendo el análisis de la eficiencia fotosintética la cual es el porcentaje de luz que es absorbido por las plantas que es utilizado en el proceso de fotosíntesis (González-Salvatierra, 2009), y además evalúa las alteraciones del aparato fotosintético en función del transporte de electrones (ETR, por sus siglas en inglés), esto quiere decir que cuando el ETR es bloqueado por algún factor de estrés, los niveles de fluorescencia disminuyen (González-Salvatierra, 2009).

La evaluación de la fluorescencia de la clorofila se llevó a cabo con la ayuda de un analizador de la cosecha de fotosíntesis (MINI-PAM), comúnmente conocido como fluorómetro, el cual es compacto y al mismo tiempo altamente sensible, selectivo e ideal para la detección rápida de la actividad fotosintética en el campo, invernadero y laboratorio (Walz, 1999). Con este equipo se puede aplicar un pulso modulado de luz para la detección selectiva del rendimiento o cosecha de la fluorescencia de la clorofila, en cualquier especie vegetal. La medida real de dicho rendimiento ó eficiencia fotosintética se lleva a cabo mediante la aplicación de un solo pulso de luz saturante que brevemente suprime la producción fotoquímica a cero e induce la producción de fluorescencia máxima. De manera adicional también se determinaron curvas de luz mediante la aplicación de diferentes pulsos lumínicos a estas plántulas de Guadalcazar, para evaluar su punto de saturación de luz.

7.2.7 Análisis de datos

Los datos de incidencia de viviparidad a nivel de poblaciones y de frutos, relacionados por localidad y tipo de terreno, se analizaron mediante pruebas de independencia con la Prueba Exacta de Fisher (Sokal & Rohlf, 1994). Esta prueba es especialmente útil en muestras pequeñas, donde los cuadros de contingencia tienen celdas con valores esperados < 5 .

Los datos de las características físico-químicas del suelo no se pudieron someter a análisis de varianza y comparaciones de medias, debido a que no se contó con las suficientes repeticiones en las plantas vivíparas. Por esta razón los resultados de las variables edáficas se presentan de manera descriptiva.

Los resultados de viabilidad, pesos de semillas N-V, N-V-V y V-V y de los niveles hormonales se sometieron a ANOVAS jerárquicos de dos vías (categorías de viviparidad anidadas en la localidad), para analizar el estado de salud de las semillas, diferencias en los pesos dentro de los tres categorías de viviparidad, así como los niveles de AG_3 y ABA en las semillas.

Para analizar los datos de germinación se utilizó un ANOVA jerárquico de tres factores, con los tratamientos de potencial osmótico (0, -0.2 y -0.4 MPa) anidados en categorías de viviparidad (N-V, N-V-V y V-V) y éstas anidadas en localidades (Guadalcázar y Vanegas). Los datos de fluorescencia de la clorofila se sometieron a un ANOVA de dos factores, con potenciales osmóticos de 0, -0.2 y -0.4 MPa anidados en categorías de viviparidad; en este análisis sólo se consideró la población de Guadalcázar debido a la insuficiencia de plántulas de Vanegas. No se incluyeron los potenciales de -0.6, -0.8 y -1.0 en los análisis de fluorescencia de la clorofila así como para el comportamiento germinativo, ya que en los cuales la germinación fue casi nula y no se cumplía con los requisitos de normalidad de los residuales.

Todos los análisis (pruebas de independencia, análisis de varianza y comparaciones de medias) se hicieron con ayuda del paquete estadístico SAS versión 8.1 (SAS Institute, 1999).

8. Resultados

8.1 Incidencia de viviparidad en *E. platyacanthus* en campo

No existen registros recientes de la localización y densidad de las poblaciones de *E. platyacanthus* en el estado de San Luis Potosí y en general para el sur del Desierto Chihuahuense. Por esta razón, se realizaron recorridos en la mayor parte del Altiplano Potosino, de julio a septiembre del 2010, en busca de poblaciones de esta especie, durante el periodo de fructificación (Trujillo-Argueta, 1984; Bravo-Hollis & Sánchez-Mejorada, 1991), el cual corresponde con la época de lluvias en la zona (INEGI, 2002).

Se lograron ubicar 10 poblaciones de *E. platyacanthus*, pero solamente dos de ellas presentaban frutos, la primera en el municipio de Vanegas, en la cual se realizó la colecta de frutos el día 15 de julio del 2010 y la otra en Guadalcázar (en la comunidad de Pozas de Santa Ana) el 17 de septiembre del mismo año, con un total de 44 plantas etiquetadas y 262 frutos producidos. La viviparidad se observó en los frutos más secos y que carecían de pulpa. En Vanegas, 6.3 % de las plantas (n=16) y 4.6% de los frutos (n=110) resultaron vivíparos, mientras que en Guadalcázar la incidencia fue en el 10.7% de las plantas (n=28) y 2.6% de los frutos (n=152). Estos porcentajes de viviparidad en plantas y frutos de *E. platyacanthus* no difieren entre ambas poblaciones, confirmándose que es una característica independiente de las localidades ($P > 0.10$, Prueba Exacta de Fisher; Tabla 3).

Tabla 3. Incidencia de viviparidad en poblaciones de *E. platyacanthus* del Altiplano Potosino

	<u>Ladera</u>		<u>Terreno plano</u>		Total	Pr ≤ P (dos colas)
	Vivíparos	No-vivíparos	Vivíparos	No-vivíparos		
Individuos	0	9	4	31	44	0.57
(%)	(0.0)	(100)	(11.4)	(88.6)		
Frutos	0	38	9	215	262	0.36
(%)	(0.0)	(100)	(4.0)	(96.0)		
	<u>Vanegas</u>		<u>Guadalcazar</u>			
Individuos	1	15	3	25	44	1.00
(%)	(6.3)	(93.7)	(10.7)	(89.3)		
Frutos	5	105	4	148	262	0.50
(%)	(4.6)	(95.4)	(2.6)	(97.4)		

Como ya se mencionó, solamente en Vanegas se localizaron plantas sobre ambos tipos de terreno, mientras que en Guadalcazar todo el terreno es plano. En la ladera se encontraron nueve plantas y 38 frutos, ninguno mostró viviparidad. Los cuatro individuos vivíparos de *E. platyacanthus* se encontraron en suelos planos de ambas localidades, sumando el 9.1% de las plantas (n=44) y el 3.4% de los frutos (n=262); sin embargo no se encontró evidencia para rechazar la hipótesis de independencia entre estos porcentajes y el tipo de terreno ($P > 0.10$, Prueba Exacta de Fisher; Tabla 3).

En general, las cuatro plantas vivíparas de ambas localidades mostraron niveles mínimos de viviparidad, sumando un total de 41 frutos y nueve de ellos vivíparos con 10 semillas germinadas. Por lo tanto, las semillas no vivíparas (N-V) se presentaron en 221 frutos de 40 plantas no vivíparas, las semillas no vivíparas de plantas vivíparas (N-V-V) se encontraron en 32 frutos de plantas vivíparas y las semillas vivíparas (V-V) en nueve frutos vivíparos.

Para Vanegas, únicamente se encontró viviparidad en una planta de la parte plana con un total de 29 frutos, de los cuales en 5 (17.2%), con un total aproximado de 1975 semillas, se encontraron seis plántulas (60% del total de

semillas germinadas dentro del fruto en ambas poblaciones). Con respecto a Guadalcázar, se registró viviparidad en tres plantas con un total de 12 frutos, de los cuales en cuatro frutos (33.3%), con un total aproximado de 2802 semillas, fueron encontradas las restantes cuatro semillas germinadas (40% de semillas germinadas en ambas poblaciones).

8.2 Propiedades físico-químicas del suelo

En promedio los valores de pH edáfico en ambas poblaciones variaron entre 7.7 y 8.0, lo que cual se interpreta como medianamente alcalinos (NOM-021-RECNAT-2000). La materia orgánica fluctuó entre 0.5 y 2.13%. La conductividad eléctrica se registró entre 0.99 y 2.14 mS/cm, teniendo un sustrato ligeramente salino en las dos poblaciones (NOM-021-RECNAT-2000). Los valores de Fósforo estuvieron entre 10.03 y 12.87 mg/kg, lo que representa suelos pobres en este nutriente (NOM-021-RECNAT-2000). Los valores promedio de bases intercambiables (Ca, Mg, Na y K) fueron 10452.80, 59.34, 409.84 y 480.68 mg/kg, respectivamente, en ambas poblaciones. El promedio para Nitratos (NO_2^-) y Nitritos (NO_3^-) es de 10.05 y 34.68 mg/kg, respectivamente. Los valores para Cloruros (Cl^-) fluctuaron entre 0.32 y 3.74 g/kg, mientras que los de Bicarbonatos (HCO_3^-) estuvieron entre 5.38 y 10.0 mmol/l. Cabe señalar que no se pudieron obtener los valores para Carbonatos (CO_3^-) ni de Fosfatos (PO_4) por los métodos propuestos (extracto de saturación de suelo por titulación con ácido sulfúrico .05 N y por electroforesis capilar, respectivamente), ya que se contó con poco volumen de muestra; por esta razón no se implementó otro método (Tabla 4).

Tabla 4. Promedio de las variables físico-químicas del suelo evaluadas en plantas vivíparas (V-V) y no vivíparas (N-V) en poblaciones de *E. platyacanthus* en Vanegas (V) y Guadalcázar (G) S.L.P. MO: materia orgánica. CE: conductividad eléctrica. ND: no detectado; P = Planicie, L = Ladera.

		Bases intercambiables mg/kg												
		pH	%	CE	P	Ca	K	Mg	Na	NO ₂ +NO ₃	PO ₄	Cl ⁻	CO ₃	HCO ₃
			MO	ms/cm	mg/kg					mg/kg	mg/kg	gr/kg	mmol/l	mmol/l
N-V	P	7.8	0.50	2.14	11.2	14627.5	221.3	48.32	387.8	11.3	ND	0.7	ND	5.4
N-V	L	7.7	2.13	0.99	12.9	12020.5	419.8	94.90	711.0	34.7	ND	0.3	ND	6.2
N-V	G	8.0	0.88	1.12	10.0	7742.1	804.1	59.41	273.8	10.0	ND	1.1	ND	7.3
V-V	V	7.7	0.57	1.03	11.0	7097.9	205.4	42.67	431.7	15.7	ND	0.6	ND	6.7
V-V	G	8.0	0.96	1.22	12.3	10776.1	752.8	51.39	274.9	18.9	ND	3.7	ND	10.0

8.3 Viabilidad de semillas no vivíparas (N-V), no vivíparas de planta vivípara (N-V-V) y vivíparas (V-V)

Los resultados de viabilidad indicaron que existen diferencias significativas tanto a nivel de localidad ($F=19.8484$, $P=0.0008$), como en la categoría de viviparidad anidada en la localidad ($F=15.1125$, $P=0.0001$). Las semillas de Guadalcázar presentaron mayor porcentaje de viabilidad con respecto a las de Vanegas (93.33 y 72.22% respectivamente). En las categorías de viviparidad, las semillas no vivíparas (N-V) tuvieron 60% de viabilidad, significativamente menor que las vivíparas (V-V) con 90% y las no vivíparas-vivíparas (N-V-V) con 98.3%, sin diferencia entre estas últimas. Las comparaciones múltiples de medias entre categorías de viviparidad y localidades, mostraron que las semillas N-V de Vanegas tienen una viabilidad menor (36.67%), en comparación con el resto de combinaciones entre las cuales no hubo diferencias (Figura 3).

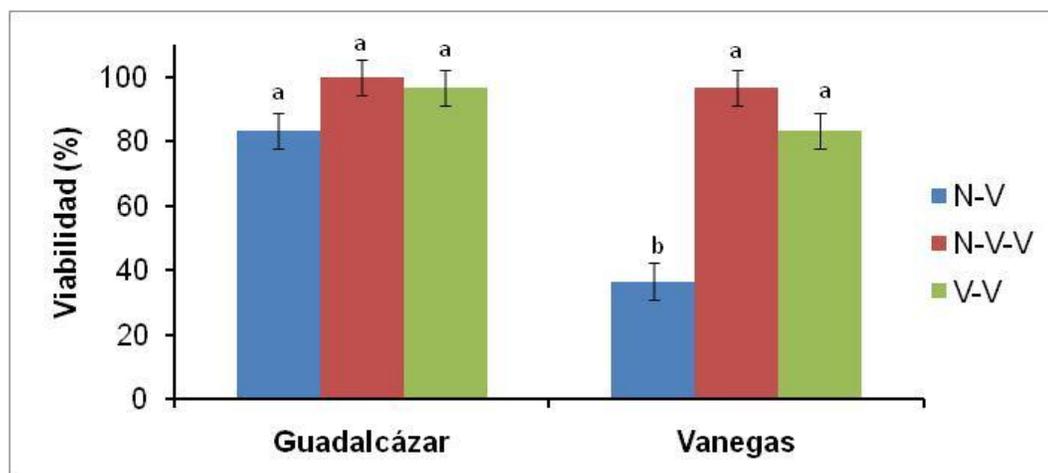


Figura 3. Porcentaje de viabilidad de semillas vivíparas no vivíparas (N-V), no vivíparas de planta vivípara (N-V-V) y vivíparas (V-V) de *E. platyacanthus* en los municipios de Vanegas y Guadalcázar, S.L.P. No existe diferencia significativa entre medias que tienen la misma letra.

8.4 Comportamiento germinativo de semillas no vivíparas (N-V), no vivíparas de plantas vivíparas (N-V-V) y vivíparas (V-V) con diferentes potenciales osmóticos del suelo (Ψ_o)

La germinación de las poblaciones de Vanegas y Guadalcázar, ignorando las categorías reproductivas y potenciales osmóticos, difiere significativamente ($F=82.2$, $P < 0.0001$), con porcentajes de 15.6 y 33.3, respectivamente (no mostrado). De igual manera, los porcentajes de germinación difieren entre categorías de viviparidad ($F=17.7$, $P < 0.0001$): las semillas N-V germinan 13.1%, significativamente menos que las V-V (30.2%) y las N-V-V (29.8%), sin haber diferencia entre estas últimas. Las medias de las categorías anidadas en localidades (Figura 4), manifiestan el mismo patrón de diferencias entre las categorías reproductivas N-V, N-V-V y V-V, con porcentajes de germinación más bajos en Vanegas (3.5 vs 19.2 y 24%) que en Guadalcázar (22.75 vs 40.5 y 36.5%). También se aprecia que la germinación en N-V es significativamente la más baja, mientras que las semillas vivíparas tienen germinación semejante en ambas localidades.

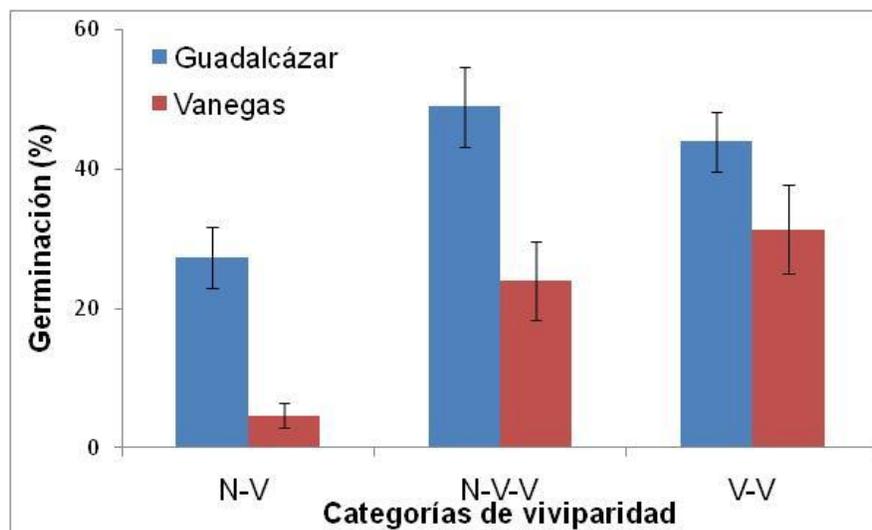


Figura 4. Germinación de *E. platyacanthus* con diferentes niveles de viviparidad entre las poblaciones de Guadalcázar y Vanegas S.L.P., así como entre las categorías reproductivas

Los efectos del potencial osmótico también son significativos ($F = 21.7$, $P < 0.0001$) y están relacionados positivamente con la germinación en las dos

localidades (Figura 5). La respuesta es mayor en potenciales osmóticos de 0 MPa, sin embargo el patrón de respuesta de las medias marginales correspondientes a potenciales osmóticos varía entre localidades y categorías de viviparidad.

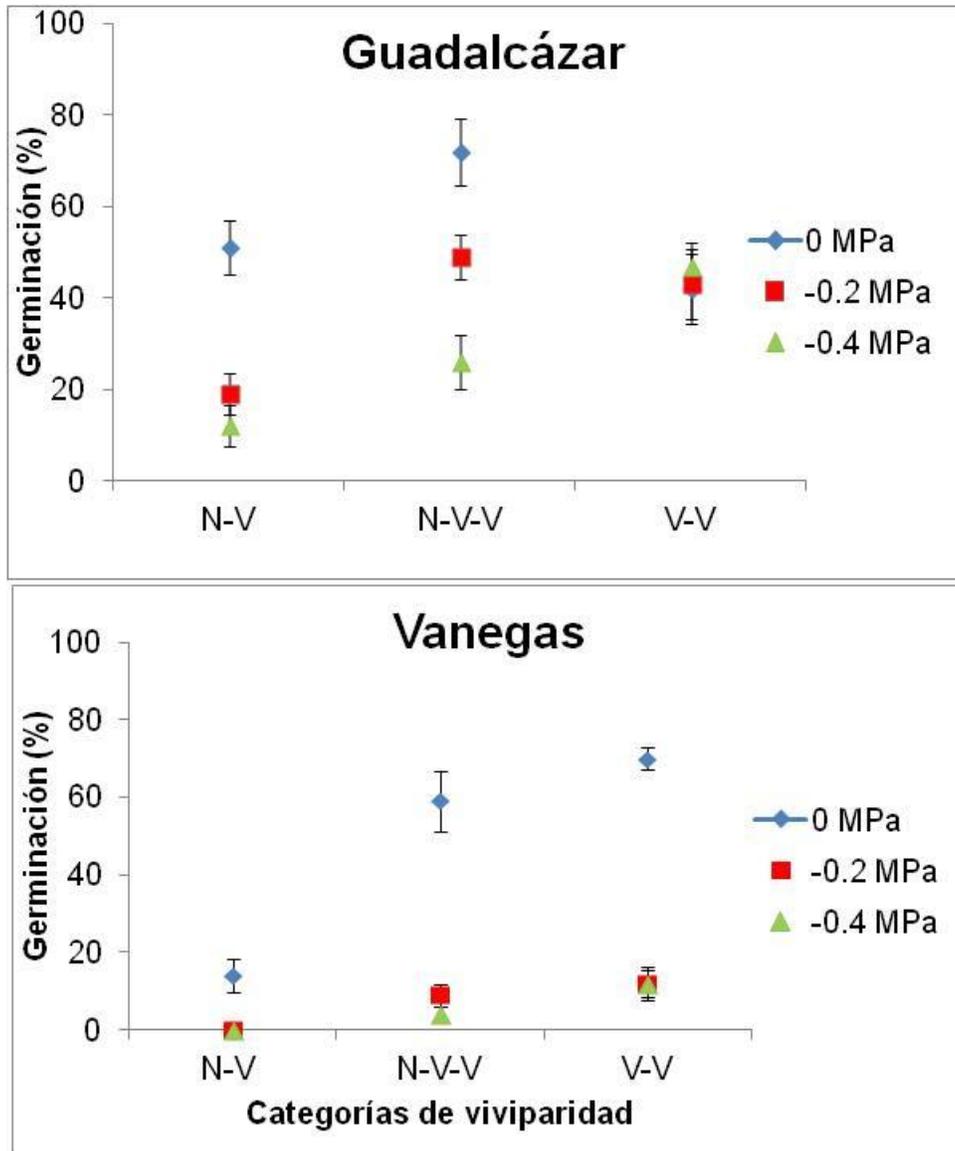


Figura 5. Comportamiento germinativo (medias marginales) de semillas de *E. platyacanthus* con tres categorías de viviparidad bajo cuatro tratamientos de potencial osmótico. Las semillas proceden de dos poblaciones: Guadalcázar y Vanegas, S.L.P.

Las semillas V-V de Guadalcázar tuvieron porcentajes de germinación de 42-47% en potenciales de 0 a -0.4 MPa, lo cual contrasta con las categorías N-V y N-V-V que tuvieron 51 y 72% a 0 MPa, respectivamente, y la germinación se

abatió más rápidamente a potenciales decrecientes: 19 y 49% a -0.2 MPa, así como 12 y 26% a -0.4 MPa. En Vanegas se observó un patrón diferente, ya que los fenotipos vivíparos (N-V-V y V-V) tuvieron alta germinación (59 y 70%) a 0 MPa y baja o nula (2-12%) a potenciales menores.

8.5 Peso de semillas no vivíparas (N-V), no vivíparas de plantas vivíparas (N-V-V) y vivíparas (V-V)

Los resultados obtenidos de los pesos de las semillas indican que no hay diferencias estadísticas entre las dos localidades ($F=1.1776$, $P=0.2801$), no obstante en las categorías de viviparidad (N-V, N-V-V y V-V) anidadas dentro de la localidad si se encontraron diferencias ($F=5.8960$, $P=0.0002$). Analizando las categorías de viviparidad tenemos que las semillas N-V-V de *E. platyacanthus* tienen un mayor peso que las V-V y N-V. Además, se puede observar que las semillas V-V de Vanegas son las que tienen menor peso con respecto a todas las demás, aunque no difieren estadísticamente de las N-V de Vanegas. Las N-V-V de Vanegas son las semillas con mayor peso aunque tiene valores similares a los de las tres categorías de Guadalcázar (Figura 6).

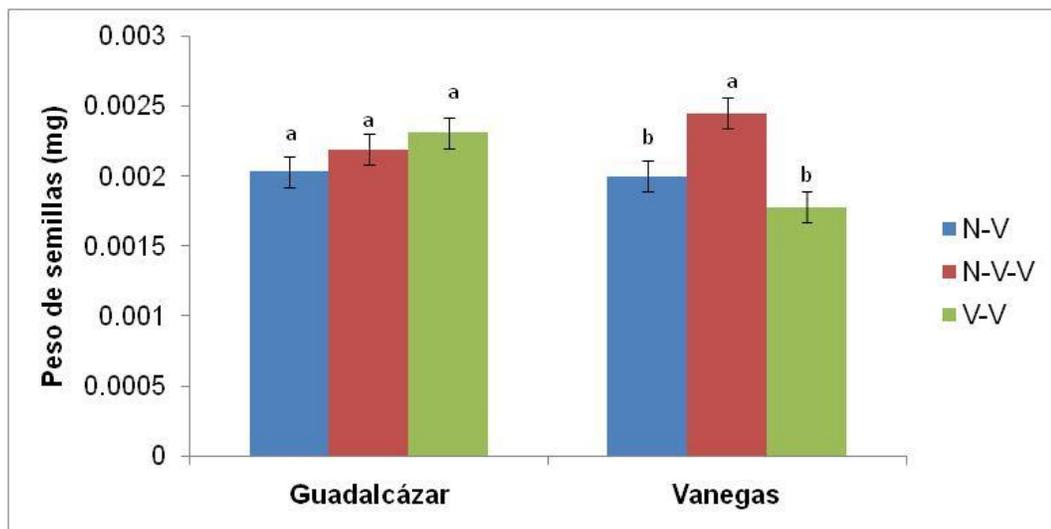


Figura 6. Peso en mg (promedio \pm error estándar) de semillas no vivíparas (N-V), no vivíparas proveniente de plantas vivíparas (N-V-V) y vivíparas (V-V) de *E. platyacanthus*. Las semillas proceden de dos poblaciones: Guadalcázar y Vanegas, S.L.P. Letras diferentes indican diferencias significativas.

8.6 Niveles de ácido giberélico (AG₃) y ácido abscísico (ABA) en semillas no vivíparas (N-V), no vivíparas de plantas vivíparas (N-V-V) y vivíparas (V-V)

Los resultados obtenidos de los niveles hormonales en las semillas de *E. platyacanthus* indican que no existen diferencias estadísticas en ácido giberélico (AG₃) a nivel de localidad (F=4.65, P=0.764), así como tampoco de ácido abscísico (ABA; F=1.1, P=0.3342). De la misma manera no se encontraron diferencias entre las categorías de viviparidad (F=0.36, P=0.8315; F=2.12, P=0.1958; respectivamente). En Guadalcázar los valores más altos de AG₃ se registraron en las semillas N-V-V (0.048 g de AG₃/g de semilla), mientras que en Vanegas se obtuvieron en las V-V (0.060 g de AG₃/g de semilla). Por otra parte, los valores de ABA en las dos localidades y para cada categoría fueron siempre bajos en comparación de los de AG₃ en cada uno de los casos (Figura 7).

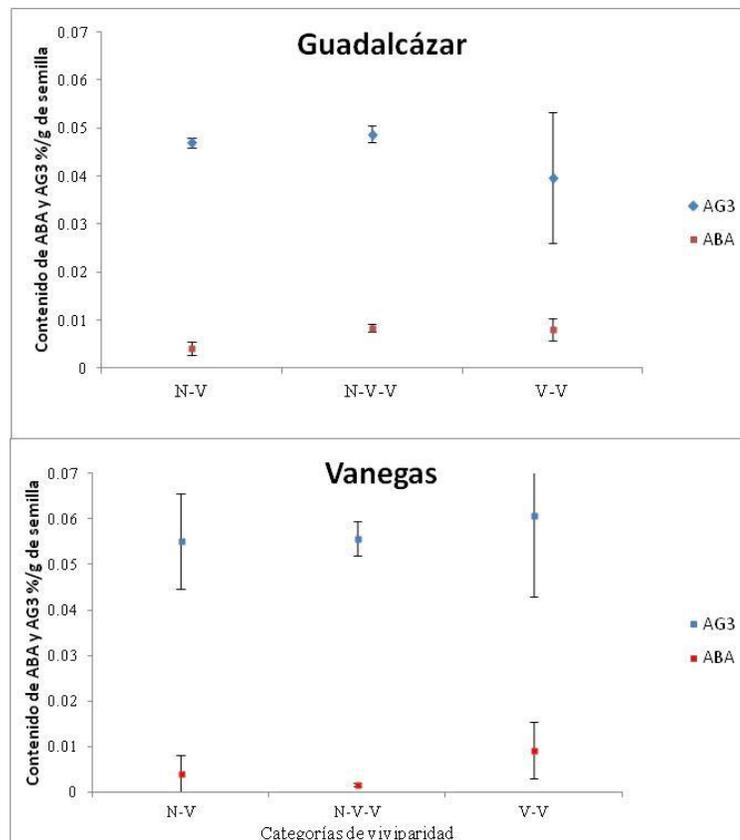


Figura 7. Contenido (promedio ± error estándar) de ácido giberélico (AG₃) y ácido abscísico (ABA) en semillas no vivíparas (N-V), no vivíparas de plantas vivíparas (N-V-V) y vivíparas (V-V), de *E. platyacanthus* en los municipios de Guadalcázar y Vanegas, S.L.P.

8.7 Eficiencia fotosintética de plántulas vivíparas (V-V), no vivíparas de plantas vivíparas (N-V-V) y no vivíparas (N-V)

La determinación de la fluorescencia de la clorofila se llevó a cabo en las plántulas provenientes de un nuevo experimento de germinación bajo distintos potenciales osmóticos Ψ_o (0, -0.2, -0.4, MPa), en las tres categorías de viviparidad (N-V, N-V-V y V-V). La razón por la cual se eligieron dichos potenciales se debió a que en estos fue donde se registró la germinación más alta de semillas de *E. platyacanthus*, y por consiguiente se contó con un número suficiente de plántulas en cada tratamiento.

Una vez finalizado dicho experimento de germinación se eligieron al azar cinco plántulas únicamente de Guadalcázar para la evaluación de la fluorescencia de la clorofila, de cada potencial osmótico del suelo Ψ_o , dentro de cada categoría (N-V, N-V-V y V-V). La razón de no tomar en cuenta las plántulas de los tratamientos de Vanegas (Ψ_o , y categoría), tanto de la parte plana como de la ladera, fue que no se encontraron suficientes plántulas en ninguno de estos tratamientos realizados, por lo cual se hizo imposible la comparación con Guadalcázar donde caso contrario se logró obtener suficientes plántulas para la realización de este análisis.

No se encontraron diferencias estadísticas en los datos de fluorescencia de la clorofila de Guadalcázar para las categorías de viviparidad ($F=0.2542$, $P=0.7783$), potencial osmótico del suelo Ψ_o ($F=0.3431$, $P=0.7141$), y tampoco para la interacción categoría X potencial osmótico ($F=0.5134$, $P=0.7268$).

Con respecto a los datos de eficiencia fotosintética, cabe mencionar que está se estimó para nueve pulsos progresivos de luz, (0, 107.1, 224.5, 368.3, 555, 769.1, 1141.5, 1544.3, 2306.8 $\mu\text{moles m}^{-2}\text{seg}^{-1}$) en las plántulas de cada tratamiento. Cada pulso va simulando un gradiente que va desde la completa oscuridad (nula radiación solar) hasta llegar a otro con una irradiación máxima (Hernández & Briones, 2007).

Analizando la respuesta en la eficiencia fotosintética de las plántulas de cada categoría de viviparidad (N-V, N-V-V y V-V), se observó que para las N-V existen efectos significativos del potencial osmótico ($F=7.33$, $P=0.0245$), así como también de los pulsos de luz ($F=817.73$, $P<0.0001$) y de la interacción entre los potenciales osmóticos y los pulsos de luz ($F=3.87$, $P=0.0001$; Figura 7). Específicamente, la eficiencia fotosintética fue mayor en las plántulas N-V del tratamiento de -0.2 MPa entre los pulsos de luz 2 y 6, en comparación con los demás potenciales osmóticos.

Para el caso de las N-V-V y V-V se encontraron diferencias estadísticas entre los pulsos de luz ($F=792.04$, $P<0.0001$; $F=466.56$, $P<0.0001$, respectivamente), sin embargo no se apreciaron efectos significativos del potencial osmótico, ni de la interacción potencial osmótico X pulsos de luz ($P>0.05$). Se observó un comportamiento similar de las tres categorías, conforme aumenta el pulso de luz disminuye la eficiencia fotosintética (Figura 8).

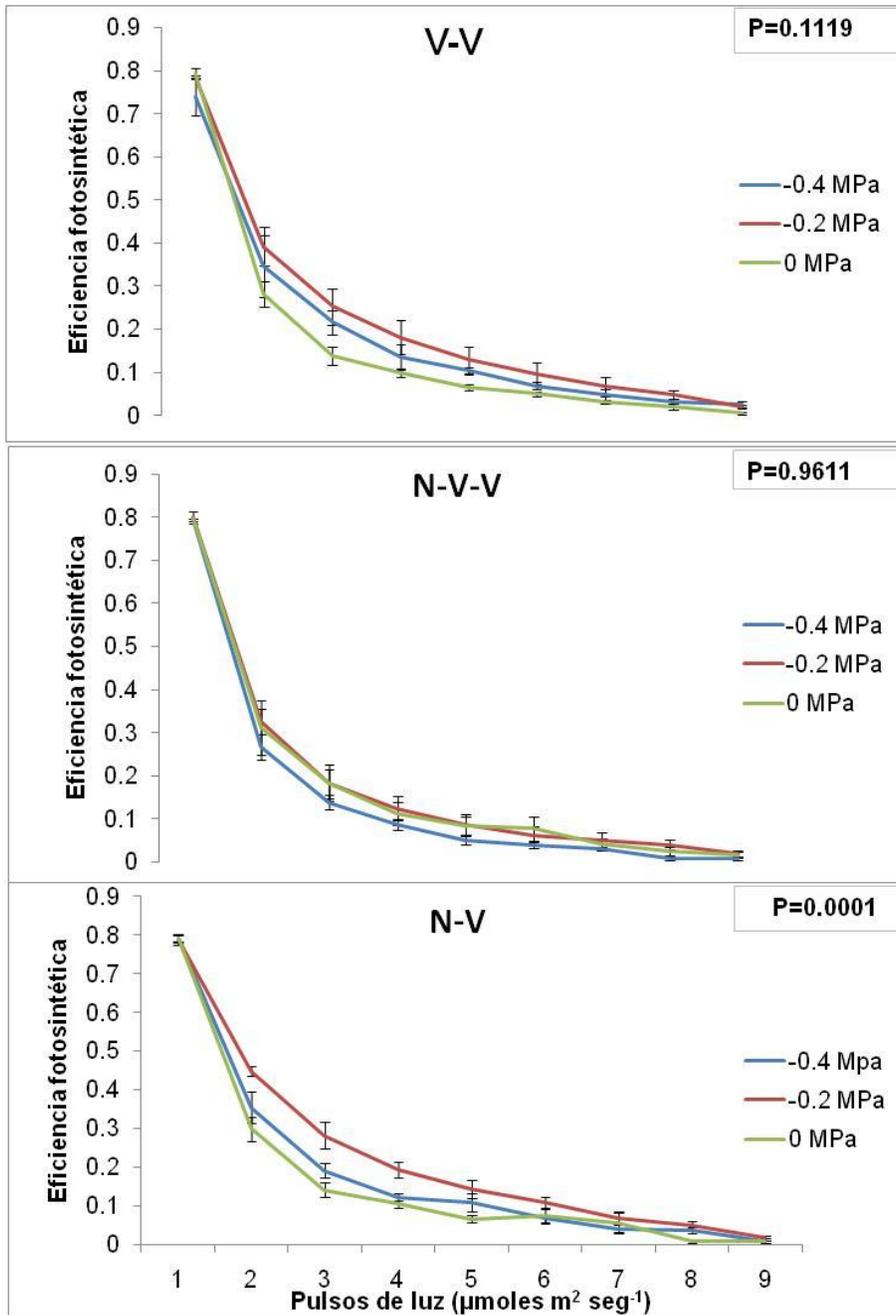


Figura 8. Eficiencia fotosintética de plántulas de *E. platyacanthus*, donde se observan diferencias estadísticas en la interacción de los potenciales osmóticos y el efecto de los pulsos de luz.

9. Discusión

La presencia de viviparidad en *E. platyacanthus* en el Altiplano Potosino es reducida a nivel de plantas (9.1%) y a nivel de frutos (3.4%). Por lo tanto, la incidencia de viviparidad es baja en comparación con la encontrada para cactáceas endémicas del noroeste de México, como *Ferocactus herrerae* (75.5 y 13.3% respectivamente; Aragón, 2009), *Stenocereus thurberi* (72.4 y 54% respectivamente) y *Stenocereus alamosensis* (27.6 y 33% respectivamente; Pérez-González, 2009), así como para el cacto epífito *Epiphyllum phyllanthus* (33.3% y 50% respectivamente) en Brasil (Cota-Sánchez & Abreu, 2007).

Madison (1977), sugiere que la viviparidad pudiera estar sobrerrepresentada en taxones de frutos carnosos o con pulpa de las familias Araceae, Gesneriaceae e incluso Cactaceae. Los resultados de la incidencia de viviparidad en *E. platyacanthus* muestran lo contrario, ya que aunque el fruto de manera natural presenta pulpa o mucílago, los hallazgos de viviparidad se observaron en los frutos más secos y que carecían de estos componentes (aunque este parámetro no fue medido).

Se han confirmado correlaciones ambientales de la viviparidad con inundación y salinidad en una escala geográfica amplia, superior a la amplitud geográfica de la mayoría de las especies (Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia, 1984; Farnsworth & Farrant, 1998; Farnsworth, 2000; Tweddle *et al.*, 2003;), así como a escala local (Aragón, 2009). Sin embargo; los resultados obtenidos no parecen tener correlación con salinidad, ya que los niveles tanto de bases intercambiables (Ca, Mg, K y Na) como de conductividad eléctrica (CE) son altos en todas las categorías de viviparidad, lo cual indica que la cantidad de sales contenidas en el suelo no difiere entre plantas vivíparas y no vivíparas. Es probable que la salinidad por sí sola no juegue un papel determinante en la aparición de la viviparidad en *E. platyacanthus* y que sean factores ambientales adicionales como el nivel de inundación temporal, los que aporten mayor certidumbre y una más clara correlación con el fenómeno de viviparidad, aunque esta hipótesis no fue comprobada experimentalmente.

La viviparidad involucra una compleja señalización fitohormonal (Farnsworth, 2000; Batygina & Bragina, 2009), principalmente de ácido giberélico (AG_3) y ácido abscísico (ABA), las cuales se encuentran correlacionadas inversamente en el proceso germinativo (Walbot 1978; Farnsworth, 2000; Mayumder *et al.*, 2010). Se ha reportado que la síntesis de ABA se ve interrumpida durante la maduración y la disminución del contenido de humedad de semillas (Hilhorst & Koornneef, 2007), así como bajo estrés salino (Farnsworth, 2000), lo cual también es acompañado con un incremento de AG_3 y es asociado con el fenómeno de viviparidad (Walker-Simmons, 1988; Farnsworth, 2000; Mayumder *et al.*, 2010), posiblemente esta última influya con altos porcentajes de germinación. Lo anterior no coincide con los resultados obtenidos, aunque los niveles de AG_3 en las semillas V-V son altos en comparación con los de ABA, no hay diferencias significativas en las otras dos categorías (N-V-V y N-V) en ambas localidades (Guadalcázar y Vanegas).

Los resultados de los análisis de la viabilidad de las semillas indican que las semillas V-V tienen mayor viabilidad que las N-V. Se ha sugerido que la viviparidad está relacionada con el aumento de los niveles de AG_3 y disminución de ABA en los frutos y semillas (Farnsworth, 2000; Mayumder *et al.*, 2010), por lo que el mayor nivel de AG_3 podría inducir mayor viabilidad en las semillas (mayor desarrollo de embriones). Sin embargo; como se explicó antes, los resultados de AG_3 y ABA encontrados en las semillas de *E. platyacanthus* no apoyan esta hipótesis.

También es importante resaltar que hubo diferencias de viabilidad dentro de los fenotipos vivíparos, ya que las N-V-V tuvieron mayor viabilidad que las V-V. Estas dos categorías de semillas se hallan en la misma planta, pero únicamente hubo semillas germinadas en los frutos V-V. Se esperaría que en estos últimos frutos hubiese habido un mayor gasto de recursos (nutrientes) en la germinación, lo que hubiese resultado en una menor acumulación de AG_3 en las semillas restantes del fruto en comparación con las semillas N-V-V. Lo anterior implicaría

un menor porcentaje de germinación de las semillas V-V, no obstante no fue el caso ya que su comportamiento germinativo fue muy similar a las N-V-V.

Pérez-Sánchez (2009) reporta para *E. platyacanthus* una germinación arriba del 60% con una temperatura de 32°C (la cual también se usó de referencia para este trabajo), a un potencial osmótico de -0.4MPa, lo cual no concuerda con nuestros resultados. Es importante mencionar que en dicho trabajo no se conocía si se evaluaron semillas vivíparas o no vivíparas, por lo cual el presente trabajo cobra sustancial importancia, siendo el primer estudio de germinación en semillas vivíparas y no vivíparas para cactáceas del Desierto Chihuahuense y de todo el Continente Americano en general. Además, los resultados obtenidos fortalecen lo sugerido por Cota-Sánchez *et al.* (2007), que el fenómeno de la viviparidad está más extendido en el reino vegetal y particularmente en la familia *Cactaceae*.

Por otra parte, para que el proceso de germinación se pueda llevar a cabo con éxito se necesita de condiciones favorables (Rojas-Aréchiga, 1995; Rojas-Aréchiga & Vázquez-Yanes, 2000), las cuales son esporádicas en ambientes semisecos, debido a la baja disponibilidad de humedad en el suelo y a las temperaturas extremas (Ruedas *et al.*, 2000; Flores & Briones, 2001; De la Barrera & Nobel, 2003). Lo anterior concuerda con los resultados, ya que se registró una mayor germinación cuando las semillas estuvieron sujetas a condiciones de humedad (0 MPa) y de temperatura (32°C) favorables (Pérez-Sánchez, 2009), pero las N-V germinaron menos. Es probable que las semillas de los cactus vivíparos están adaptadas para germinar inmediatamente después de que inicie la época de lluvia, que por lo regular es un periodo muy corto donde las semillas encuentran las condiciones más favorables para su desarrollo en los ambientes estresantes en los que se distribuyen.

Las semillas de los frutos V-V y N-V-V presentaron mayor germinación que las semillas de frutos no vivíparos en potenciales osmóticos distintos de 0 MPa, lo que confirma la hipótesis planteada en este experimento de que las semillas de los frutos vivíparos presentan mayor germinación que las semillas de frutos no vivíparos en ambientes de alto estrés por sequía. Además, las semillas N-V-V de

Vanegas son las de mayor peso en comparación con las semillas de las demás categorías en ambas localidades. Sin embargo; esta diferencia en peso no se relaciona con una mayor viabilidad o germinación.

Otro aspecto importante a considerar es la mayor germinación de las categorías de semillas (N-V, N-V-V y V-V) de Guadalcázar en comparación con Vanegas, incluso dentro de los potenciales osmóticos del suelo (ψ_o ; 0, -0.2, -0.4 MPa), lo cual probablemente se debe a que en Guadalcázar la viabilidad de las semillas fue mayor (o quizá difieren las condiciones ambientales, entre ellas las edáficas). Las diferencias en el comportamiento germinativo de semillas de Guadalcázar y Vanegas pueden explicarse hipotéticamente por una mayor sensibilidad de las semillas al déficit hídrico en la segunda localidad, lo cual coincide con algunas circunstancias: 1) las semillas N-V tuvieron menor viabilidad, determinada por algún factor de estrés; 2) las semillas vivíparas proceden de 5 frutos de una sola planta, lo que podría implicar 5 veces mayor viviparidad que las plantas vivíparas de Guadalcázar que tuvieron un fruto vivíparo cada una; 3) las dos categorías vivíparas (N-V-V y V-V) muestran alta sensibilidad al déficit hídrico y tienen baja germinación, 4) los frutos que mostraron viviparidad se apreciaron secos, lo que pudo reducir su capacidad germinativa, 5) las semillas V-V de Vanegas pesaron menos.

No existen antecedentes en la literatura sobre la eficiencia fotosintética de plántulas vivíparas y no vivíparas, por lo que en este aspecto de nueva cuenta este trabajo se convierte en pionero. De acuerdo a los resultados obtenidos, se puede decir que la eficiencia fotosintética de las plántulas vivíparas (V-V) y no vivíparas provenientes de planta vivípara (N-V-V) de *E. platyacanthus* es independiente del potencial osmótico, a diferencia de las no vivíparas (N-V), las cuales tuvieron una ligera mayor eficiencia fotosintética a -0.2 MPa entre los pulsos de luz 2 y 6, en comparación con los demás potenciales osmóticos y demás categorías de viviparidad. Lo anterior sugiere que las plántulas con algún grado de viviparidad podrán tener mejores tasas de establecimiento en ambientes de alto estrés por sequía, debido a su alta eficiencia fotosintética.

Realizando una comparación de la germinación de semillas y de la respuesta fisiológica de las plántulas en las diferentes categorías de viviparidad (N-V, N-V-V y V-V), se encontraron diferencias importantes. Como ya se indicó, las semillas N-V-V y V-V en ambas localidades (Guadalcázar y Vanegas) alcanzaron los más altos porcentajes de germinación en potenciales osmóticos bajos (0, -0.2 y -0.4 MPa), lo cual se puede interpretar como una dependencia a niveles relativamente altos de humedad para alcanzar una adecuada germinación. Por otra parte, aunque solo se analizaron plántulas de Guadalcázar, el comportamiento en la eficiencia fotosintética de las N-V-V y V-V fue un tanto diferente, ya que es independiente del potencial osmótico.

Se sugiere que en futuros trabajos sobre el tema se realicen estudios más a fondo no solo a nivel de semillas sino también de frutos y de plántulas. Específicamente, se podría realizar una búsqueda mayor de incidencia de viviparidad en campo; determinar el porcentaje de humedad de los frutos y su relación con la viviparidad; evaluar biomasa de plántulas N-V, N-V-V y V-V; aumentar el número de repeticiones por muestra de semillas para los análisis de AG_3 y ABA, así como para los análisis físico-químicos del suelo, y utilizar técnicas más específicas; realizar estudios histológicos para evaluar posibles cambios anatómicos de las plántulas N-V, N-V-V y V-V; así como evaluar su supervivencia en campo y su posible éxito en los ambientes de alto estrés en el que se desarrollan las cactáceas.

10. Conclusiones

La viviparidad es un evento raro en la naturaleza y está presente en baja proporción en *E. platyacanthus*, por lo que no se pudo realizar la comparación del crecimiento de plántulas vivíparas (germinadas dentro del fruto) con el de plántulas germinadas en el suelo. Sin embargo; se evaluó si las semillas de frutos vivíparos y no vivíparos tienen diferente capacidad para germinar y desarrollar sus plántulas.

Los frutos vivíparos fueron aquellos que no contenían pulpa y mucílago y se encontraban secos, así como con bajo número de semillas.

Las semillas de *E. platyacanthus* germinaron principalmente con altos contenidos de humedad (a 0, -0.2 e incluso -0.4 MPa en las provenientes de Guadalcázar). Esto puede deberse a que las semillas de los cactus vivíparos están adaptadas para germinar inmediatamente después de que inicie la época de lluvias, que por lo regular es un periodo muy corto donde las semillas encuentran las condiciones más favorables para su desarrollo en los ambientes estresantes en los que se distribuyen. Además, las semillas de los frutos V-V y N-V-V presentaron mayor germinación que las semillas de frutos no vivíparos en potenciales osmóticos distintos de 0 MPa, lo cual sugiere que las semillas vivíparas tienen una ventaja con respecto a la no vivíparas para germinar en suelos con poca humedad.

El comportamiento en la eficiencia fotosintética de las plántulas N-V-V y V-V fue independiente del potencial osmótico, contrario a las N-V las cuales tuvieron una ligera mayor eficiencia fotosintética a -0.2 MPa entre los pulsos de luz 2 y 6, en comparación con los demás potenciales osmóticos y demás categorías de viviparidad. Lo anterior sugiere que las plántulas con algún grado de viviparidad podrán tener mejores tasas de establecimiento en ambientes de alto estrés por sequía, debido a su mejor eficiencia fotosintética independientemente de la humedad del suelo.

11. Literatura citada

- Anónimo. (1990). Appendices I, II and III to the Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora. U.S. Fish and Wildlife Service, U.S. Department of the Interior. Washington, D.C. 25 pp.
- Aragón, J. L. (2009). Germinación precoz de *Ferocactus herrerae* J.G. Ortega (Cactaceae) en jardines experimentales. Tesis de Licenciatura en Agronomía. Universidad Autónoma de Sinaloa. Escuela Superior del Valle del Fuerte. Juan José Ríos Ahome, Sinaloa, 55 pp.
- Arias, S., Gama, S. & Guzmán-Cruz, L. U. (1997). Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. **14: Cactaceae**. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México. 146 pp.
- Arriaga-Frias, A., De la Cruz Guzmán, G. H., & Ortiz, G. (1999). Relaciones hídricas en las plantas, teoría y ejercicios. Vol. I. México D. F. 113 pp.
- Augsburger, C. K., & Hogan, K. P. (1983). Wind dispersal of fruits with variable seed number in a tropical tree (*Lachocarpus pentaphyllus*, Leguminosae). *American Journal Botany*, **70**: 1031-1037.
- Ayala-Cordero, G., Terrazas, T., López-Mata, L., Trejo, C. (2004). Variación en el tamaño y peso de la semilla y su relación con la germinación en una población de *Stenocereus beneckeii*. *Interciencia*, **29**: 692-697.
- Baranska, M., Baranski, R., Schulz, H., Nothnagel, T. (2006). Tissue-specific accumulation of carotenoids in carrot roots. *Planta*, **224**: 1028-1037.
- Barthlott, W., Hunt, D. (2000). Seed diversity in the Cactaceae subfam. Cactoideae. *Succulent Plant Research*, **5**: 1–173.
- Baskin, C. C., & Baskin, J. M. (1998). Seed: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination. San Diego, CA: *Academic Press*. Pp. 666.

- Batygina, T. B., Bragina, E. A. (2009). Viviparity. In: Batygina, T.B. (Ed.), *Embryology of Flowering Plants. Reproductive Systems. 3: Science Pub.* Enfield, NH, pp 19-29.
- Becerra, R. (2000). Las Cactáceas, plantas amenazadas por su belleza. *Biodiversitas*, **6**: 2–5.
- Beetle, A. A. (1980). Vivipary proliferation, and phyllody in grasses. *Journal of Range Management*, **33**: 256-261.
- Bewley, J. D., & Black, M. (1994). *Seeds: Physiology of Development and Germination*. New York: *Plenum Press*, 445 pp.
- Bewley, J. D. (1997). Seed germination and dormancy. *Plant Cell*, **9**: 1055-1066.
- Bowers, J.E., Pierson, E. A. (2001). Implications of seed size for seedling survival in *Carnegiea gigantea* and *Ferocactus wislizeni* (Cactaceae). *Southwestern Naturalist*, **46**: 272-281.
- Bravo-Hollis, H., & Sánchez-Mejorada. H. (1991). Las Cactáceas de México. Vol. II. UNAM. México, D. F., 404 pp.
- Cavender-Bares, J., & Bazzaz, F.A. (2004). From leaves to ecosystems: using chlorophyll fluorescence to assess photosynthesis and plant function in ecological studies. In: Papageorgiou, G.C., Govindjee (Eds.). *Chlorophyll a fluorescence: a signature of photosynthesis*. pp 737-755. *Springer*. Minnesota.
- Chang, R. K., & Furtak, T. E. (1982). *Surface Enhanced Raman Scattering*, *Plenum Press*, New York.
- Clarke, S. J., Littleford, R. E., Smith W. E & Goodacre, R. (2005). Rapid monitoring of antibiotics using Raman and surface enhanced Raman spectroscopy. *The Analyst*, **130**: 1019–1026.

- CONAFOR. (2006). Coordinación General de Gerencias Regionales. Unidades de Manejo Forestal. Consulta en Internet: enero de 2009. <http://www.conafor.gob.mx>
- Cota-Sánchez, J. H. (2002). Taxonomy, distribution, rarity status and uses of Canadian cacti. *Haseltonia*, **9**: 17-25.
- Cota-Sánchez, J. H. (2004) Vivipary in the Cactaceae: Its taxonomic occurrence and biological significance. *Flora*, **199**: 481-490.
- Cota-Sánchez, J. H., Reyes-Olivas, A. & Sánchez-Soto, B. (2007). Vivipary in coastal cacti: a potential reproductive strategy in halophytic environments. *American Journal of Botany*, **94**: 1577-1581.
- Cota-Sánchez, J. H. & Abreu, D. (2007). Vivipary and offspring survival in the epiphytic cactus *Epiphyllum phyllanthus* (Cactaceae). *Journal of Experimental Botany*, **58**: 14pp.
- Cota-Sánchez, J. H., Reyes-Olivas, A. & Abreu, D. (2011). Vivipary in the cactus family: A reply to Ortega-Baes' et al. evaluation of 25 species from northwestern Argentina. *Journal of Arid Environments*, **75**: 878-880
- Cottrell, H. J. (1947). Tetrazolium salt as a seed germination indicator. *Nature*, **159**: 748.
- Cronk, J. K., & Fennessy, M. S. (2001). *Wetland plants: biology and ecology*. Lewis Publishers, 442 pp.
- Coulter, J. M. & Chamberlain C. J. (1955). Morphology of gymnosperms. Central Book Depot. Allahabad, p. 301-302.
- De la Barrera, E., & Nobel, P. S. (2003). Physiological ecology of seed germination for the columnar cactus *Stenocereus queretaroensis*. *Journal of Arid Environments*, **53**: 297-306.

- Del Castillo, R. F., & Trujillo, S. (1991). Ethnobotany of *Ferocactus hystrix* and *Echinocactus platyacanthus* (cactaceae) in the semiarid central México: past, present and future. *Economic Botany*, **45**: 495-502.
- De Villalobos, A. E., & Peláez, D. V. (2001). Influences of temperature and water stress on germination and establishment of *Prosopis caldenia* Burk. *Journal of Arid Environments*, **49**: 321-328.
- Demir, I., & Samit, Y. (2001). Quality of tomato seeds as affected by fruit maturity at harvest and seed extraction method. *Gartenbauwissenschaft*, **66**:199–202.
- D' Rozario, A., Bera, S. & Mukhopadhyay, R. (2001). Viviparous growth of young sporophytes from aphanizygotes in *Dennstaedtia scabra* (Wall. Ex Hook.) more from Sikkim. *Current Science*, **81**: 347-348.
- D' Rozario, A., & Bera, S. (2006). Occurrence of viviparous gametophytes from capsule of *Marchantia palmate* Nees. From Sikkim. India. *Geophytology*, **36**: 123-124.
- Domínguez, X. Rojas, A. P., Gutiérrez, Armenta, N., & G. de Lara. (1969). Estudio preliminar de 31 cactáceas. *Revista de la Sociedad de Química Mexicana*, **8**: 8-12.
- Domínguez, X. Rojas, A. P., Gutiérrez, N. Armenta, G. de Lara, S., Escarria, & Perez, C. (1970). Chemical studies of cacti. V. *Constituents of the Coryphantha palmeri* Britton-Rose and *Echinocactus grandis*. *Rose. Planta Medica*, **18**: 315-331.
- Elmqvist, T., & Cox, P. A. (1996). The evolution of vivipary in flowering Plants. *Oikos*, **77**: 3-9.
- Evans, L. T. (1964). Reproduction. In: Barnard, C. (ed.), *Grasses and Grasslands*, MacMillan, London, pp. 126-153.
- Eyster, W. H. (1931). Vivipary in maize. *Genetics*, **16**: 574-590.

- Farrant, J. M., Pammenter, N. W., Cutting, J. G. M., & Berjack. P. (1993). The role of plant growth regulators in the development and germination of the desiccation-sensitive (recalcitrant) seeds of *Avicennia marina*. *Seed Science Research*, **3**: 55–63.
- Farnsworth, E. J., & Farrant, J. M. (1998). Reduction in abscisic acid are linked with viviparous reproduction in mangroves. *American Journal of Botany*, **85**: 760-769.
- Farnsworth, E. (2000). The ecology and physiology of viviparous and recalcitrant seeds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **31**: 107-138.
- Favre-Duchartre, M. (1958). Ginkgo, an oviparous plant. *Phytomorphology*, **8**: 337-390.
- Field, C. B., Ball J. T., & Berry J. A. (1989). Photosynthesis: principles and field techniques. In: Pearcy RW, Ehleringer J, Mooney HA, Rundel PW (eds). *Plant Physiological Ecology*. pp 209-254. *Chapman and Hall*, New York.
- Flores, J., & Briones, O. (2001). Plant life-form and germination in a Mexican inter-tropical desert: effects of soil water potential and temperature. *Journal of Arid Environments*, **47**: 485-497.
- Flores, J., Briones, O., Flores, A., & Sánchez-Colón, S. (2004). Effect of predation and solar exposure on the emergence and survival of desert seedlings of contrasting life-forms. *Journal of Arid Environments*, **58**: 1-18.
- Flores, J., Jurado, E., & Arredondo, A. (2006). Effect of light on germination of seeds of Cactaceae from the Chihuahuan Desert, México. *Seed Science Research*, **16**: 149-155.
- Flores, J., Jurado, E., Chapa-Vargas, L., Ceroni-Stuva, A., Dávila-Aranda, P., Galíndez, G., Gurvich, D., León-Lobos, P., Ordóñez, C., Ortega-Baes, P., Ramírez-Bullón, N., Sandoval, A., Seal, C. E., Ulian, T., Pritchard, H. W.

- (2011). Seeds photoblastism and its relationship with some plant traits in 136 cacti species. *Environmental and Experimental Botany*, **71**: 79-88.
- Foster, S. A. (1986). On the adaptive value of large seeds for tropical moist forest trees: A review and synthesis *Botanical Review*, **52**: 260-299.
- Gahalain, S. S., Gupta, R. C., & Foteder R. L. (2006). Vivipary in *Biota orientalis* Endl. Rare phenomenon in gymnosperms. *Current Science*, **91**: 1608-1609.
- Gierlinger, N., & Schwanninger, M. (2007). The potential of Raman microscopy and Raman imaging in plant research. *Spectroscopy*, **21**: 69-89
- Godínez, A. H. (1998). Los desiertos de México: sus características e importancia. *Ciencia y Desarrollo*, **143**: 17-22.
- González, M. F. (2003). Las comunidades vegetales de México. SEMARNAT, INE. México. 26 pp.
- González, F. J. (2009). Comment on: "Reflectance Spectrophotometer: the Dermatologist's Sphygmomanometer for Skin Aging?" *Journal of Investigative Dermatology*, **129**: 1582-1583
- González-Salvatierra, C. (2009). Antioxidantes y fotoprotección en dos especies con metabolismo ácido de las crasuláceas en una selva baja de Yucatán. Tesis de Doctorado en Ciencias y Biotecnología de Plantas. Centro de Investigación Científica de Yucatán (CICY), pp. 144-145.
- González-Zertuche, L., & Orozco-Segovia, A. (1996). Métodos de análisis de datos en la germinación de semillas, un ejemplo: *Manfreda brachystachya*. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **58**: 15-30.
- Groot, S. P. C., & Karssen, C. M. (1992). Dormancy and germination of abscisic acid-deficient tomato seeds: studies with the sitiens mutant. *Plant Physiology*, **99**: 952-958.

- Hardegree, S. P., & Emmerich, W. E. (1994). Seed germination response to polyethylene glycol solution depth. *Seed Science and Technology*, **22**: 1-7.
- Harmer, R., & Lee, J. A. (1978a). The growth and nutrient content of *Festuca vivipara* (L.) Sm. plantlets. *New Phytologist*, **80**: 99-106.
- Hernández, H. M., Godínez, H. (1994). Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. *Acta Botánica Mexicana*, **26**: 33-52.
- Hernández, G. O., & Briones, V. O. (2007). Crassulacean acid metabolism photosynthesis in columnar cactus seedlings during ontogeny: the effect of light on nocturnal acidity accumulation and chlorophyll fluorescence. *American Journal of Botany*, **94**: 1344-1351.
- Heyland, A., Hodin, J., Reitzel, A. M. (2004). Hormone signaling in evolution and development: a non-model system approach. *BioEssays*, **26**: 1-12.
- Hilhorst, H. W. M., & Koornneef, M. (2007). Dormancy in plants. *Encyclopedia of Life Sciences*. Netherlands.
- Hunt, D., Taylor, N. P., Charles, G. (2006). The new cactus lexicon e atlas of illustrations. *International Cactaceae Systematics Group*. DH Books, Milborne Port, UK.
- INEGI. (2002). Síntesis de Información Geográfica del Estado de San Luis Potosí. México. Aguascalientes, México, 112 pp.
- Jiménez-Sierra, C. L., & Torres-Orozco. (2003). Estado actual de las poblaciones de la biznaga dulce *Echinocactus platyacanthus* (Cactaceae) en el SE de Puebla. *ContactoS*, **47**: 28-34.
- Latting, J. (1972). Differentiation in the grass inflorescence. in: Youngner, V. B. and McKell, C. M. (ed.), The biology and utilization of grasses, *Academic Press*, London, pp. 365-399.

- Limberk, J., & Ulrychová, M. (1972). Vivipary in fruits of tomato plants infected with a mycoplasma disease potato Witches' Broom. *Journal of Phytopathology*, **73**: 227 – 234.
- Lindsay, G. (1955). Some new varieties and nomenclatural changes in *Ferocactus*. *Cactus and Succulent Journal*, **27**: 163-175.
- Lira-Saldívar, R. H. (2003). Fisiología Vegetal. *Editorial Trillas*, UAAAN, 237 pp.
- Lloyd, F. E. (1902). Vivipary in *Podocarpus makoyi* Thunb. *Torreya*, **2**: 113-113.
- Madison, M. (1977). Vascular epiphytes: their systematic occurrence and salient features. *Selbyana*, **2**: 1–13.
- Mahabale, T. S. (1961). Vivipary in *Podocarpus macrophyllus*. Professor S. P. Agharkar Commemoration Vol. Poona pp. 82-88.
- Marrush, M., Yamaguchi, M., & Saltveit, M. E. (1998). Effect of potassium nutrition during bell pepper seed development on vivipary and endogenous levels of abscisic acid (ABA). *Journal of the American Society for Horticultural Science*, **123**: 925-930.
- Marsall, D. L. (1986). Effect of seed size on seedling success in three species of *Sesbania* (Fabaceae). *American Journal. Botany*, **73**: 457-464.
- Maxwell, K., & Johnson, G. N. (2000). Chlorophyll fluorescence. A practical guide. *Journal of Experimental Botany*, **51**: 659-668.
- Mayer, A. M. & Poljakoff-Mayber, A. (1963). The germination of seeds. 1st Edn. *MacMillan*. New York. USA., pp. 198-203.
- Mayumder, S., D' Rozario, A., & Bera, S. (2010). Vivipary in indian Cupressaceae and its ecological consideration. *International Journal of Botany*, **6**: 59-63.
- McGovern, A. C., Broadhurst, D., Taylor, J., Kaderbhai, N., Winson, M. K., Small, D. A., Rowland, J. J., Kell, D. B. & Goodacre, R. (2002). Monitoring of complex industrial bioprocesses for metabolite concentrations using modern

- spectroscopies and machine learning: Application to gibberellic acid production. *Biotechnology & Bioengineering*, **78**: 527–538.
- McWilliam, J. R. (1964). Cytogenetics. In: Barnard, C. (ed.), *Grasses and Grasslands*, Macmillan, London, pp. 154-167.
- Medina, G. G., Díaz, P. G., Loredo, O. C., Serrano, A. V., & Cano G. M. A. (2005). *Estadísticas Climatológicas Básicas del Estado de San Luis Potosí. Vol. II. Centro de Investigación Regional Noreste Campo Experimental San Luis, México, SLP. 331pp.*
- Mickel, J. T. (1967). An advanced course in pteridophyte biology in Costa Rica. *American Fern. Journal*, **57**: 145-161.
- Michel, B. E., & Kaufmann, M. R. (1973). The osmotic potential of polyethylene glycol 6000. *Plant Physiology*, **51**: 914-916.
- Miranda, K., M. Espey, M. G., & Wink, D. A. (2001). A rapid, simple spectrophotometric method for simultaneous detection of nitrate and nitrite. *Biology and Chemistry*, **5**: 62-71.
- Mooney, H. A., & Ehleringer J. R. (1997). Photosynthesis In: Crawley MJ (ed). *Plant Ecology*. pp 1-27. *Blackwell Science Ltd., Cambridge*. Massachusetts.
- Moore, D. M., & Doggett, M. C. (1976). Pseudo-vivipary in Fuegian and Falkland Island grasses. *British Antarctic Survey Bulletin*, **43**: 103-110.
- Nannfeldt, J. A. (1940). On the polymorphy of *Poa arctica* R. Br., with special reference to its Scandinavian forms. *Symbolae Botanicae Upsalienses*, **4**: 1-85.
- Neill, S. J., Horgan, R., & Rees, A. F. (1987). Seed development and vivipary in *Zea mays* L. *Planta*, **171**: 358-364.
- Nolasco, H., Vega-Villasante, F., Romero-Schmidt, H. L., & Díaz-Rondero, A. (1996). The effects of salinity, acidity, light and temperature on the

- germination of seeds of cardón (*Pachycereus pringlei* (S.Wats) Britton & Rose, Cactaceae). *Journal of Arid Environments*, **33**: 87-94.
- NOM-021-RECNAT. (2000). Especificaciones de fertilidad, salinidad y clasificación de los suelos, estudios muestreos y análisis. Diario Oficial de la Federación, México, D.F.
- NOM-059-ECOL. (2010). Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de Riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación, México, D.F.
- Ortega-Baes, P., & Godínez-Álvarez, H. (2006). Global diversity and conservation priorities in the Cactaceae. *Biodiversity and Conservation*, **15**: 817- 827.
- Pereira, J. S. (1995). Gas exchange and growth In: Schulze E-D, Caldwell MM (eds) *Ecophysiology of Photosynthesis*. pp 147-181. *Springer-Verlag*, Berlin.
- Pérez-González, S. B. (2009). Reproducción vivípara de *Stenocereus thurberi* y *S. alamosensis* (Cactaceae) en ambientes naturales del noroeste de México. Tesis de Licenciatura en Agronomía. Universidad Autónoma de Sinaloa. Escuela Superior del Valle del Fuerte. Juan José Ríos Ahome, Sinaloa, 67 pp.
- Pérez-Sánchez, R. M. (2009). Germinación de semillas de especies útiles y/o en categoría de riesgo del sur del desierto Chihuahuense: efecto de la temperatura y del potencial hídrico. Tesis de Maestría. Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica. San Luis Potosí, S.L.P., 82. pp.
- Poorter, H. N. (2000). The role of biomass allocation in the growth response of plants to different level of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. *Australian Journal of Plant Physiology*, **27**: 597-607.
- Rabinowitz, D. (1978). Dispersal properties of mangrove propagules. *Biotropica*, **10**: 47-57.

- Robertson, D. S. (1955). The genetics of vivipary in maize. *Genetics*, **40**: 745-760.
- Rojas-Aréchiga, M. (1995). Estudios sobre la germinación de cactáceas del Valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla. Tesis de Maestría en Ciencias (Biología) UNAM. Facultad de Ciencias. México, D.F.
- Rojas-Aréchiga, M., & Vázquez-Yanes, C. (2000). Cactus seed germination: a review. *Journal of Arid Environments*, **44**: 85-104.
- Ruedas, M., Valverde, T., & Castillo, A. S. (2000). Respuesta germinativa y crecimiento de plántulas de *Mammillaria magnimamma* (Cactaceae) bajo diferentes condiciones ambientales. *Boletín Sociedad Botánica de México*, **66**: 25-35.
- Rzedowski, J. (1991). Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botánica Mexicana*, **14**: 3-21.
- SAS Institute (1999). SAS/STAT User's Guide, Version 8.1 Cary, NC: SAS Institute Inc. 3809 p.
- Savile, D. B. O. (1972). Arctic adaptations in plants. Monograph No. 6, Canadian Department of Agriculture. Ottawa.
- Schulze, E. D., & Caldwell M.M (1996). Overview: Perspectives in ecophysiological research. In: Schulze E.D. & Caldwell M.M. (eds). *Ecophysiology of Photosynthesis*, pp. 553-562. *Springer-Verlag*, Berlin.
- Scifres, C. J., & Brock, J. H. (1971). Thermal regulation of water uptake by germinating honey mesquite seeds. *Journal of Range Management*, **24**: 157-158.
- Schrader, B., Klump, H. H., Schenzel, K., Schulz, K. (1999). Non-destructive NIR FT Raman analysis of plants. *Journal of Molecular Structure*, **509**: 201-212.

- Singh, B. N., & Lal, B. N. (1937). Investigation of the physiological and chemical changes accompanying viviparous germination in mango. *Journal of Indian Botanical Society*, **16**: 129-136.
- Sokal, R. & J. Rohlf. (1994). *Biometry: The Principles and Practices of Statistics in Biological Research*, 3rd. Ed. *W. H. Freeman*, 880 pp.
- Sprague, G. (1936). The relation of moisture content and time of harvest to germination of immature corn. *Journal of the American Society of Agronomy*, **28**: 472-478.
- Tomlinson, P. B. (1986). *The Botany of Mangroves*. *Cambridge University Press*, Cambridge, UK.
- Trujillo-Argueta, S. (1982). Estudio sobre algunos aspectos ecológicos de *Echinocactus platyacanthus* Link & Otto en el estado de San Luis Potosí. Tesis de Licenciatura en Biología, Escuela Nacional de Estudios Profesionales – Iztacala, UNAM. México, D.F., 126 pp.
- Trujillo-Argueta, S. (1984). Distribución geográfica y ecológica de *Echinocactus platyacanthus*, un ejemplo de distribución disyunta. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*, **4**: 75-81.
- Tsiantis, M. (2006). Plant development: multiple strategies for breaking seed dormancy. *Current Biology*, **16**: 25-27.
- Tweddle, J. C., Dickie, J. B., Baskin, J. M. (2003). Ecological aspects of seed desiccation sensitivity. *Journal of Ecology*, **91**: 294-304.
- Vázquez-Yanes, C., & Orozco-Segovia, A. (1984). Ecophysiology of seed germination in the tropical humid forests of the World: a review, pp. 37- 50. *En*: E. Medina, H.A. Mooney & C. Vázquez- Yanes (eds). *Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics*. *Dr. W. Junk Publishers*, The Hague.

- Wang, X., Felker, P., Paterson, A., Mizrahi, Y., Nerd, A., & Mondragón-Jacobo. C. (1996). Cross-hybridization and seed germination in *Opuntia* species. *Journal of the Professional Association for Cactus Development*, **1**: 49-60.
- Walbot, V. (1978). Control mechanisms for plant embryogeny. In: Dormancy and developmental arrest. Experimental analysis in plants and animals. Clutter, M. E., ed. *Academic Press*, New York, pp. 113-166.
- Wali, M. K., & Tikku, S. N. (1965). Vivipary in *Pinus wallichiana* A. B. Jackson. *Current Science*, **34**: 294-294.
- Walker-Simmons, M. (1988). ABA levels and sensitivity in developing wheat embryos of sprouting resistant and susceptible cultivars. *Plant Physiology*, **84**: 61-66.
- Walz, H. G. (1999). Photosynthesis yield analyzer -MINI-PAM portable chlorophyll fluorometer: Handbook of Operation, 2nd. Ed. Walz, Eichenring, 106 pp.
- Welbaum, G. E., Bradford, K. J., Yim, K. O., Booth, D. T., & Oluoch, M. O. (1998). Biophysical, physiological and biochemical processes regulating seed germination. *Seed Science Research*, **8**: 161-172.
- Wycherley, P. R. (1953b). The distribution of the viviparous grasses in Great Britain. *Journal of Ecology*, **41**: 275-288.
- Yaxley, J .L., Weller, J .L., & Reid, J .B. (1996). A novel viviparous mutant (Vip). *Pisum. Genetics*, **28**: 24-28.
- Zeng, Y. J., Wang, Y. R., Zhang, J.M. (2010) Is reduced seed germination due to water limitation a special survival strategy used by xerophytes in arid dunes? *Journal of Arid Environments*, **74**: 508-511.