



Influencia de la luz en la germinación de semillas de 14 especies de cactáceas del Perú

Effect of light on seed germination of 14 cactus species from Peru

Enoc Jara-Peña^{1,2} , Aarón J. Quiroz³ , Miguera Vela Arce¹ 

Resumen:

Antecedentes y Objetivos: En Perú, la conservación de los cactus está amenazada principalmente por la expansión de áreas agrícolas, la minería, la construcción de carreteras, la expansión urbana y el aumento de la población, ocasionando la fragmentación y destrucción de los hábitats. Los ecosistemas perturbados se podrían restaurar mediante el uso de semillas y plántulas de cactáceas. El objetivo de este estudio fue evaluar el efecto de la luz en la germinación de semillas de cactáceas peruanas.

Métodos: Las semillas de cactáceas fueron colectadas en los departamentos Ancash, Apurímac, Arequipa y Huánuco. El experimento se realizó en condiciones controladas mediante un diseño experimental completamente aleatorizado. La germinación de semillas de *Austrocylindropuntia floccosa*, *Armatocereus mataranus* subsp. *ancashensis*, *Browningia candelaris*, *Corryocactus aureus*, *C. brevistylus* subsp. *brevistylus*, *Cumulopuntia ignescens*, *Espostoa lanata* subsp. *ruficeps*, *Haageocereus platinospinus*, *Lobivia maximiliana* subsp. *westii*, *Opuntia macbridei*, *Trichocereus cuzcoensis*, *T. santaensis*, *Tunilla soehrensii* y *Weberbauerocereus weberbaueri* fue evaluada con tratamientos de luz y oscuridad, con cinco repeticiones por tratamiento, cada una. La germinación se realizó en una cámara de crecimiento a una temperatura mínima de 18 y máxima de 25 °C y un fotoperíodo de 12 horas luz /12 horas oscuridad. También se calculó la masa y el tiempo promedio de germinación de semillas y el índice de germinación relativa a la luz.

Resultados clave: De las 14 especies evaluadas, 12 germinaron con el tratamiento con luz, y dos germinaron en luz y en oscuridad.

Conclusiones: Las semillas con mayor masa fueron las de *Austrocylindropuntia floccosa* y la menor masa fue registrada en *Espostoa lanata* subsp. *ruficeps*. *Armatocereus mataranus* subsp. *ancashensis* germinó en 20.80 días, mientras que *Weberbauerocereus weberbaueri* lo hizo en 10 días. Doce especies son fotoblásticas positivas; en cambio, *Armatocereus mataranus* subsp. *ancashensis* y *Austrocylindropuntia floccosa* son fotoblásticas neutras.

Palabras clave: cactus peruanos, dormancia, especies endémicas, propagación sexual, semillas fotoblásticas.

Abstract:

Background and Aims: The main threats to the conservation of cacti in Peru are the expansion of agricultural areas, mining, road construction, urban expansion, and population growth, causing fragmentation and habitat destruction. The disturbed ecosystems could be restored with seeds and seedlings of cacti. This research aimed to evaluate the effect of light on the germination of Peruvian cacti seeds.

Methods: Cactaceae seeds were collected in the departments of Ancash, Apurímac, Arequipa and Huánuco. The experiment was conducted under controlled conditions using a completely randomized experimental design. Seed germination of the species *Austrocylindropuntia floccosa*, *Armatocereus mataranus* subsp. *ancashensis*, *Browningia candelaris*, *Corryocactus aureus*, *C. brevistylus* subsp. *brevistylus*, *Cumulopuntia ignescens*, *Espostoa lanata* subsp. *ruficeps*, *Haageocereus platinospinus*, *Lobivia maximiliana* subsp. *westii*, *Opuntia macbridei*, *Trichocereus cuzcoensis*, *T. santaensis*, *Tunilla soehrensii* and *Weberbauerocereus weberbaueri* was evaluated with both light and dark treatments, each with five replicates. Incubation took place in a growth chamber under a 12-hour light/12 hours dark photoperiod and temperature regimes ranging from 18 to 25°C. The average seed mass, germination time, and germination index relative to light were also calculated.

Key results: Of the 14 species evaluated, 12 species germinated with light treatment, and two species germinated in both light and dark.

Conclusions: The highest seed mass was observed in *Austrocylindropuntia floccosa*, while the lowest mass was recorded in *Espostoa lanata* subsp. *ruficeps*. *Armatocereus mataranus* subsp. *ancashensis* exhibited a germination period of 20.80 days, in contrast to *Weberbauerocereus weberbaueri*, which germinated within 10 days. Twelve species exhibited positive photoblastic responses, while *Armatocereus mataranus* subsp. *ancashensis* and *Austrocylindropuntia floccosa* demonstrated photoblastic neutrality.

Key words: dormancy, endemic species, Peruvian cacti, photoblastic seeds, sexual propagation.

¹Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Facultad de Ciencias Biológicas, Laboratorio de Fitología Aplicada, Avenida Venezuela 3400, Lima, Lima, Perú.

²Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Museo de Historia Natural, Laboratorio de Simbiosis Vegetal, Avenida Arenales 1256, Jesús María, Lima, Perú.

³Universidad Nacional de San Agustín de Arequipa, Escuela Profesional de Biología, Avenida Alcides Carrión s.n, El Cercado, Arequipa, Perú.

¹Autor para la correspondencia: ejarap@unmsm.edu.pe

Recibido: 30 de octubre de 2023.

Revisado: 7 de diciembre de 2023.

Aceptado por Marie-Stéphanie Samain: 29 de febrero de 2024.

Publicado Primero en línea: 1 de abril de 2024.

Publicado: Acta Botanica Mexicana 131(2024).



Este es un artículo de acceso abierto bajo la licencia Creative Commons 4.0

Atribución-No Comercial (CC BY-NC 4.0 Internacional).

Citar como: Jara-Peña, E., A. J. Quiroz y M. Vela Arce. 2024. Influencia de la luz en la germinación de semillas de 14 especies de cactáceas del Perú. Acta Botanica Mexicana 131(2024): e2273. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm131.2024.2273>

e-ISSN: 2448-7589

Introducción

La familia Cactaceae es endémica de América con aproximadamente 2000 especies en todo el continente. Se distribuye del norte de Canadá hasta el sur de la Patagonia Argentina, y empezando a nivel del mar en dunas costeras con límite máximo a 5100 metros de altitud en Perú (Palacios, 2010), abarcando desde la isla Fernando de Noronha al este, incluso el archipiélago de Galápagos en el oeste (Barthlott y Hunt, 1993). Únicamente la especie epífita *Rhipsalis baccifera* (Sol.) Stearn ocurre en África tropical, Madagascar, islas del Océano Índico y Sri Lanka, y probablemente ha sido dispersada del Nuevo Mundo a estas áreas, por las aves y por el hombre (Anderson, 2001). Representantes de la familia se pueden encontrar en hábitats diversos, desde desiertos extremadamente secos e inclusive los bosques húmedos tropicales (Hoffmann y Walter, 2005). En consecuencia, la gran diversidad de hábitats ha dado lugar a una enorme variabilidad en formas y tamaños, permitiendo que los cactus sean hermosos, o al menos notables para aquellos que los observan (Anderson, 2001).

Cabe señalar que en el Perú la familia Cactaceae está representada por 40 géneros y 262 especies y subespecies de cactáceas (Ostolaza, 2019). Por su parte, Arakaki et al. (2006) han reconocido la existencia de 199 especies y subespecies, y seis géneros endémicos para el Perú. Las cactáceas peruanas están distribuidas en casi todos los ecosistemas, tanto en los desiertos costeros, vertiente occidental, puna y valles interandinos, como en el bosque tropical amazónico (Calderón Moya-Méndez et al., 2004). La mayoría de los taxones endémicos ocupan las regiones Matorral Desértico y Mesoandina, desde el nivel del mar hasta 4000 metros de altitud (Arakaki et al., 2006). No obstante, Brako y Zarucchi (1993) dieron a conocer que la familia Cactaceae está representada por 43 géneros y alrededor de 250 especies, principalmente con formas de crecimiento arbustivo-columnares.

De otra parte, la germinación de las semillas es un proceso multifactorial que también depende tanto de factores intrínsecos como ambientales (Taiz y Zeiger, 2010), siendo el agua, el oxígeno y la temperatura los factores más importantes (Bradford, 2002). El agua es necesaria para la hidratación de los tejidos, el oxígeno para facilitar la respi-

ración aeróbica, y una temperatura adecuada, para iniciar los procesos fisiológicos (Milberg et al., 2000). En la germinación de semillas también participan las fitohormonas como la auxina bajo la forma de ácido indol acético y ácido giberélico (Bhatla y Lal, 2018).

Es pertinente indicar que la luz es una señal ambiental importante que puede afectar y controlar diferentes procesos fisiológicos en las plantas (Baskin y Baskin, 1998); entre ellos el tiempo de germinación de las semillas, así como el crecimiento y supervivencia de las plántulas (Pons, 2000). Los requerimientos de luz en la germinación de las semillas son variables entre especies, ya que pueden necesitar pocos segundos, largos períodos de iluminación continua o pulsos secuenciales intermitentes (Bewley et al., 2013). El dónde y cuándo germinar (control de la germinación) puede estar influenciado por la cantidad y calidad de la luz disponible, y por la capacidad de la semilla para percibirla (Fenner y Thompson, 2005).

Por otra parte, las plantas, en función de su respuesta a la luz para germinar, pueden clasificarse de la siguiente forma: las que requieren luz para germinar, las que requieren oscuridad para germinar y las que presentan un gran porcentaje de semillas neutras a la luz (Luna y Moreno, 2010; Bhatla y Lal, 2018; Baczek-Kwinta, 2022). Por ende, las semillas denominadas como fotoblásticas positivas son aquellas que no germinan en la oscuridad y constituyen el 70% de las especies vegetales, la germinación en fotoblásticas negativas es inhibida por la luz y representa el 25% de las especies, y el 5% restante de las especies es constituido por fotoblásticas neutras (Côme, 1970; Baskin y Baskin, 2014). Particularmente las semillas fotoblásticas positivas requieren de una breve exposición a la luz roja para germinar (Bhatla y Lal, 2018). Por tanto, el fotoblastismo es modulado por un fotorreceptor denominado fitocromo. Las funciones que realiza el fitocromo en las semillas consisten en inducir la dormancia cuando las condiciones lumínicas son desfavorables para el establecimiento de las plantas. También está involucrado en la ruptura de la dormancia en semillas, aunque este último también está relacionado con la reversibilidad de la luz rojo/rojo lejano (Fenner y Thompson, 2005; Donohue et al., 2007; Azcón-Bieto y Talón, 2008).



Perú es considerado como uno de los principales centros de riqueza a nivel de géneros en cactáceas, pero existen pocos estudios realizados referente a la modulación de la luz en la germinación de semillas de cactáceas peruanas; la mayoría de los trabajos pioneros de fotoblastismo en cactáceas han sido realizados en México. Por ejemplo, Flores et al. (2006), cuando evaluaron el efecto de la luz en la germinación de semillas de 28 especies de cactáceas del Desierto Chihuahuense, determinaron que las semillas que tenían un peso menor a un miligramo respondieron como fotoblásticas positivas. Resultados similares dieron a conocer Loza-Cornejo et al. (2008), cuando investigaron la germinación de seis especies de cactus columnares (Pachycereeae), obteniendo una correlación positiva entre la masa de semillas y la velocidad de germinación. Además, Flores et al. (2011) investigaron 136 especies de cactus de diferentes países, concluyendo que la masa de semillas estaba relacionada con la dependencia de la luz y que las especies de cactáceas con semillas con un mayor peso son más indiferentes a la luz, en comparación con las especies que presentan masa menor. Sin embargo, Rojas-Aréchiga et al. (2013) indicaron que encontraron un resultado diferente, y no detectaron una relación entre la masa de semillas y la dependencia de la luz en 54 especies de cactus de la tribu Cacteeae.

Por otra parte, Ortega-Baes et al. (2010), en estudios de la germinación de semillas de varias especies de cactáceas, comprobaron la existencia de un bajo porcentaje de germinación, o nula germinación en respuesta a la luz, demostrando que la baja germinación de las semillas se debía al estado de dormancia fisiológico de la semilla. Para lograr la germinación es necesario romper la quiescencia de las semillas (Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000). Se considera la dormancia en la semilla como una adaptación para aumentar las probabilidades de germinación en un lugar seguro y en un tiempo adecuado, y poder tener éxito en el establecimiento de una plántula (Baskin y Baskin, 2014). También se ha comprobado que algunas especies de cactáceas para germinar requieren de un período de postmaduración de las semillas y poder romper la dormancia, como fue observado en *Turbinicarpus lophophoroides* (Werderm.) Buxb. & Backeb. y *T. pseudopectinatus* (Backeb.) Glass &

R.A. Foster (Flores et al., 2008). Además, se considera que el fotoblastismo positivo también está asociado con la filogenia, y la respuesta de la germinación de semillas de cactáceas podría estar relacionado con las condiciones de su hábitat y microhábitat (Santini et al., 2017).

De otra parte, en Perú la conservación de los cactus está amenazada principalmente por la expansión de áreas agrícolas, actividades mineras, la construcción de carreteras, la expansión urbana y el aumento de la población, ocasionando la fragmentación y destrucción de los hábitats. El objetivo de este estudio fue evaluar la modulación que ejerce la luz en la germinación de semillas de cactáceas peruanas. En ese sentido, nuestra hipótesis fue que cuando las semillas de cactáceas son inducidas por la luz, la respuesta en la germinación está asociada también con la masa y el estado de dormancia de las semillas, así como con la condición particular de cada especie.

Materiales y Métodos

Colecta de frutos y procesamiento de semillas

En los departamentos Ancash, Apurímac, Arequipa y Huánuco, en Perú (Cuadro 1), se colectaron frutos de las siguientes especies de cactáceas: *Austrocylindropuntia floccosa* (Salm-Dyck) F. Ritter, *Armatocereus mataranus* subsp. *ancashensis* (F. Ritter) Ostolaza, *Browningia candelaris* (Meyen) Britton & Rose, *Corryocactus aureus* (Meyen) Hutchison, *Corryocactus brevistylus* Britton & Rose, *Cumulopuntia ignescens* (Vaupel) F. Ritter, *Espostoa lanata* subsp. *ruficeps* (F. Ritter) G.J. Charles, *Haageocereus platinospinus* (Werderm. & Backeb.) Backeb., *Lobivia maximiliana* subsp. *westii* (Hutchison) Rausch ex G.D. Rowley, *Opuntia macbridei* Britton & Rose, *Trichocereus cuzcoensis* Britton & Rose, *Trichocereus. santaensis* Rauh & Backeb., *Tunilla soehrensii* (Britton & Rose) D.R. Hunt & Iloff y *Weberbauerocereus weberbaueri* (K. Schum. ex Vaupel) Backeb. (Fig. 1).

Además, en los lugares de colecta se obtuvieron muestras de plantas, de preferencia en estado reproductivo, y se fotografiaron con una cámara digital Canon modelo EOS R10 18-150 IS STM (Canon Inc., Tokio, Japón). La identificación taxonómica de los especímenes se realizó con la ayuda de una especialista en la familia Cactaceae del



Cuadro 1: Formas de crecimiento, procedencia, masa de semillas (g) y tiempo promedio de germinación (días) de 14 especies y subespecies de cactáceas procedentes de cuatro departamentos del Perú. Masa de semillas (n=40) y tiempo promedio de germinación (n=5) representan la media \pm desviación estándar. Promedios con letras iguales en las columnas (*) son estadísticamente similares ($p < 0.05$), por la prueba de comparación de medias de Tukey ($\alpha = 0.05$).

Tribu	Especies	Formas de crecimiento	Procedencia	Masa de semillas (g)	Tiempo promedio de germinación (días)
Browningieae	<i>Armatocereus mataranus</i> subsp. <i>ancashensis</i> (F. Ritter) Ostolaza	arborescente	Ancash	0.2 \pm 0.00e	20.8 \pm 0.45a
Browningieae	<i>Browningia candelaris</i> (Meyen) Britton & Rose	arborescente	Arequipa	0.0 \pm 0.00g	11.2 \pm 1.79bc
Notocacteeae	<i>Corryocactus aureus</i> Hutchison	arbustivo	Arequipa	0.03 \pm 0.0009ij	10.2 \pm 1.92e
Notocacteeae	<i>Corryocactus brevistylus</i> (K. Schum. ex Vaupel) Britton & Rose subsp. <i>brevistylus</i>	arbustivo	Arequipa	0.03 \pm 0.001j	11.2 \pm 1.79bcde
Opuntioideae	<i>Austrocylindropuntia floccosa</i> (Salm-Dyck) F. Ritter	cespitoso	Apurímac	1.53 \pm 0.0001a	13.2 \pm 2.12b
Opuntioideae	<i>Cumulopuntia ignescens</i> (Vaupel) F. Ritter	cojín denso	Arequipa	0.5 \pm 0.00c	15.2 \pm 0.45cde
Opuntioideae	<i>Opuntia macbridei</i> Britton & Rose	arbustivo	Huánuco	0.62 \pm 0.00b	15.6 \pm 0.55de
Opuntioideae	<i>Tunilla soehrensii</i> (Britton & Rose) D.R. Hunt & Iliff	postrado	Arequipa	0.42 \pm 0.00d	10.2 \pm 0.84e
Trichocereaeae	<i>Espositoa lanata</i> subsp. <i>ruficeps</i> (F. Ritter) G.J. Charles	arbustivo	Ancash	0.01 \pm 0.00k	11.8 \pm 1.64cde
Trichocereaeae	<i>Haageocereus platinospinus</i> (Werderm. & Backeb.) Backeb.	postrado	Arequipa	0.02 \pm 0.0008j	12.2 \pm 1.10de
Trichocereaeae	<i>Lobivia maximiliana</i> subsp. <i>westii</i> (Hutchison) Rausch ex G.D. Rowley	globosa	Apurímac	0.03 \pm 0.00hi	13.4 \pm 0.89de
Trichocereaeae	<i>Trichocereus cuzcoensis</i> Britton & Rose	arborescente	Arequipa	0.04 \pm 0.00hi	11.2 \pm 1.30de
Trichocereaeae	<i>Trichocereus santaensis</i> Rauh & Backeb.	arbustivo	Ancash	0.15 \pm 0.00f	12.4 \pm 1.95e
Trichocereaeae	<i>Weberbauerocereus weberbaueri</i> (K. Schum. ex Vaupés) Backeb.	arbustivo	Arequipa	0.03 \pm 0.0001k	10.0 \pm 0.71e(*)

Herbario Sur Peruano (HSP), Arequipa, Perú. La confirmación de la identidad y las autorías de las especies fueron verificadas en la base de datos de International Plant Names Index (IPNI, 2023).

De cada especie fueron colectados 10 frutos maduros de diferentes individuos. La extracción, limpieza y secado de las semillas se realizó de acuerdo con los procedimientos indicados por Arredondo (2002) y Reyes (2013). El contenido de humedad de las semillas de cada especie fue reducido utilizando un desecador con silicagel Isolab (Berlín, Alemania), hasta lograr obtener una humedad estable de 15%. Finalmente, las semillas fueron almacenadas en bolsas trilaminadas hasta el inicio de los experimentos.

Masa de semillas

Previamente las semillas fueron limpiadas y separadas libre de daños físicos; la viabilidad de las semillas fue determi-

nada con base en su densidad por la prueba líquida con inmersión de semillas en agua destilada, y por la prueba de tetrazolio de la actividad enzimática (Camacho Morfín, 2011). Las semillas se pesaron en una balanza analítica (A&D-HR-250AZ, Seúl, Corea del Sur). Por cada una de las 14 especies, se pesaron 50 semillas con cinco repeticiones.

Tiempo promedio de germinación

El tiempo promedio de germinación es el tiempo que necesitan las semillas para germinar (González-Zertuche y Orozco-Segovia, 1996). Esta variable se calculó utilizando la ecuación:

$$T = \frac{\sum(n_i t_i)}{\sum n_i}$$

Donde: T=tiempo promedio de germinación, t_i =número de días después de la siembra, n_i =número de semillas germinadas el día i .



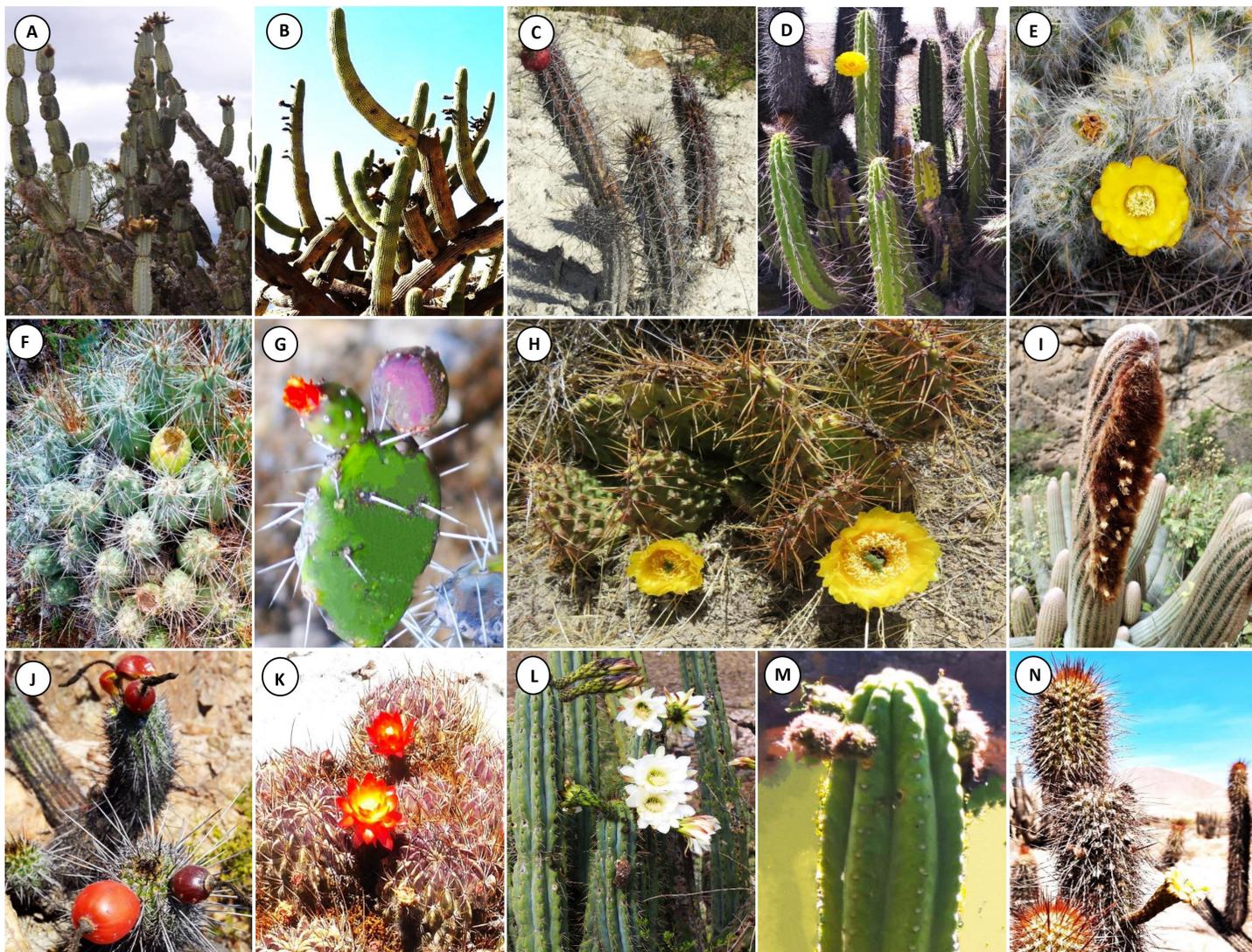


Figura 1: A. *Armatocereus mataranus* subsp. *ancashensis* (F. Ritter) Ostolaza; B. *Browningia candelaris* (Meyen) Britton & Rose; C. *Corryocactus aureus* Meyen; D. *Corryocactus brevistylus* Britton & Rose; E. *Austrocyllindropuntia floccosa* (Salm-Dyck) F. Ritter; F. *Cumulopuntia ignescens* (Vaupel) F. Ritter; G. *Opuntia macbridei* Britton & Rose; H. *Tunilla soehrensii* (Britton & Rose) D.R. Hunt & Iliff; I. *Espostoa lanata* subsp. *ruficeps* (F. Ritter) G.J. Charles; J. *Haageocereus platinospinus* (Werderm. & Backeb.) Backeb.; K. *Lobivia maximiliana* subsp. *westii* (Hutchison) Rausch ex G.D. Rowley; L. *Trichocereus cuzcoensis* Britton & Rose; M. *Trichocereus santaensis* Rauh & Backeb.; N. *Weberbauerocereus weberbaueri* (K. Schum. ex Vaupel) Backeb., procedentes de Perú en los departamentos Ancash, Apurímac, Arequipa y Huánuco.

Germinación de semillas en condiciones controladas

Es necesario precisar que antes de instalar el experimento se realizaron ensayos preliminares de germinación de las 14 especies de cactus en condiciones de iluminación y oscuridad. Del total de especies, *Armatocereus mataranus* subsp. *ancashensis*, *Austrocyllindropuntia floccosa*, *Cumulopuntia ignescens*, *Opuntia macbridei* y *Tunilla soehrensii* obtuvieron un bajo porcentaje de germinación. Luego, en un segundo ensayo preliminar, las semillas de estas cinco especies re-

cibieron un pretratamiento de escarificación física mediante un lijado de la testa de las semillas, lo que permitió una ligera mejora en la germinación. En tal sentido, solamente las semillas de las cinco especies de cactus con dormancia física recibieron un pretratamiento. Este consistió en una escarificación física de lijado de la testa de la semilla utilizando una lija de textura fina (ASALITE No. 180, Lima, Perú) para facilitar la imbibición de las semillas (Baskin y Baskin, 1998).

El experimento se realizó en condiciones de laboratorio mediante un diseño experimental aleatorizado. La

germinación de semillas de las 14 especies de cactáceas fue evaluada en dos condiciones de luz (con iluminación y en oscuridad). La unidad experimental fue una placa de Petri con medio sólido de agar bacteriológico al 1% y semillas. A cada placa Petri se le agregaron 25 semillas con cinco repeticiones por cada tratamiento y especie.

La incubación de las semillas se realizó utilizando una cámara de crecimiento (Vision modelo VS-3DM, Seúl, Corea del Sur) programada por 30 días, a una temperatura mínima de 18 °C y máxima de 25 °C. La temperatura y fotoperiodo fueron programados de acuerdo con las recomendaciones de Nobel (1988) y Gurvich et al. (2008), que indican que 25 °C es la temperatura más adecuada para la germinación de semillas de agaves y cactus, con un fotoperiodo de 12 horas luz y 12 horas de oscuridad permanente. Las unidades experimentales del tratamiento de oscuridad consistieron en que las placas de Petri con las semillas de las 14 especies de cactus fueron cubiertas con doble capa de papel de aluminio. Su evaluación fue realizada en una cámara con luz verde (EFEC-002, Lima, Perú).

La germinación fue registrada diariamente por cada tratamiento y especie. Se consideró una semilla como germinada cuando la emergencia de la radícula alcanzó 2 mm de longitud (ISTA, 1996). El éxito de la germinación fue medido como porcentaje de semillas germinadas (G) durante el periodo de evaluación (Ranal y Santana, 2006). La germinación se expresó como el número de semillas germinadas (g) en relación con el número total de semillas por repetición (n=25), que fue calculada mediante la ecuación:

$$G = \left(\frac{g}{n} \right) * 100$$

Cálculo del índice de germinación relativa a la luz (GRL)

Este cálculo da a conocer los requerimientos de luz para la germinación de semillas (Milberg et al., 2000). Esta variable se calculó mediante la siguiente ecuación:

$$GRL = \frac{GL}{(GO + GL)}$$

En donde, GL=% germinación de tratamientos con iluminación y GO=% germinación en oscuridad permanente.

Este índice fue calculado solo para aquellas especies que obtuvieron un porcentaje de germinación igual o mayor a 50%. El GRL representa un rango de valores que van desde 0 (germinación solo en oscuridad) a 1 (germinación solo en luz). Las especies con valores de GRL superior a 0.75 se consideran como fotoblásticas positivas, mientras valores de GRL menor a 0.25 se consideran fotoblásticas negativas. Las especies con valores de GRL entre 0.25 y 0.75 se clasificaron como indiferentes a la luz (Milberg et al., 2000).

Análisis estadístico

El análisis estadístico se realizó de acuerdo con el diseño experimental. Previamente todos los datos se transformaron en arco seno (Zar, 1999), luego se procedió con el análisis de varianza (ANOVA) de una sola vía con un nivel de significancia $p < 0.05$. Cuando las variables obtuvieron diferencias significativas, se realizó la prueba de comparación múltiple de medias de Tukey ($\alpha = 0.05$). La estimación de la correlación entre germinación de semillas y masa de semillas, tiempo promedio de germinación y masa, e índice relativo de germinación a la luz con masa se calculó mediante correlación de Pearson, con una probabilidad de $p < 0.001$. Los cálculos fueron efectuados con el programa estadístico Infostat v. 2008 (Balzarini et al., 2011; Di Rienzo et al., 2015).

Resultados

Masa de semillas

Al realizar el cálculo de la desviación estándar y el análisis de comparación múltiple de medias por el método de Tukey, *Austrocylindropuntia floccosa* obtuvo el mayor valor de masa de semillas de las 14 especies evaluadas, con una masa de 1.53 ± 0.0001 gramos (Cuadro 1). El menor valor de masa de semillas fue registrado en *Espostoa lanata* subsp. *ruficeps*, obteniendo el valor de 0.01 ± 0.00 gramos (Cuadro 1).

Hay una correlación negativa de germinación de semillas con la masa de semillas ($r = -0.505$, $p \leq 0.001$; Fig. 2A). Se observa que se obtuvo un mayor porcentaje de germinación en semillas de cactus con menor masa, que fueron inducidas con un tratamiento de iluminación.



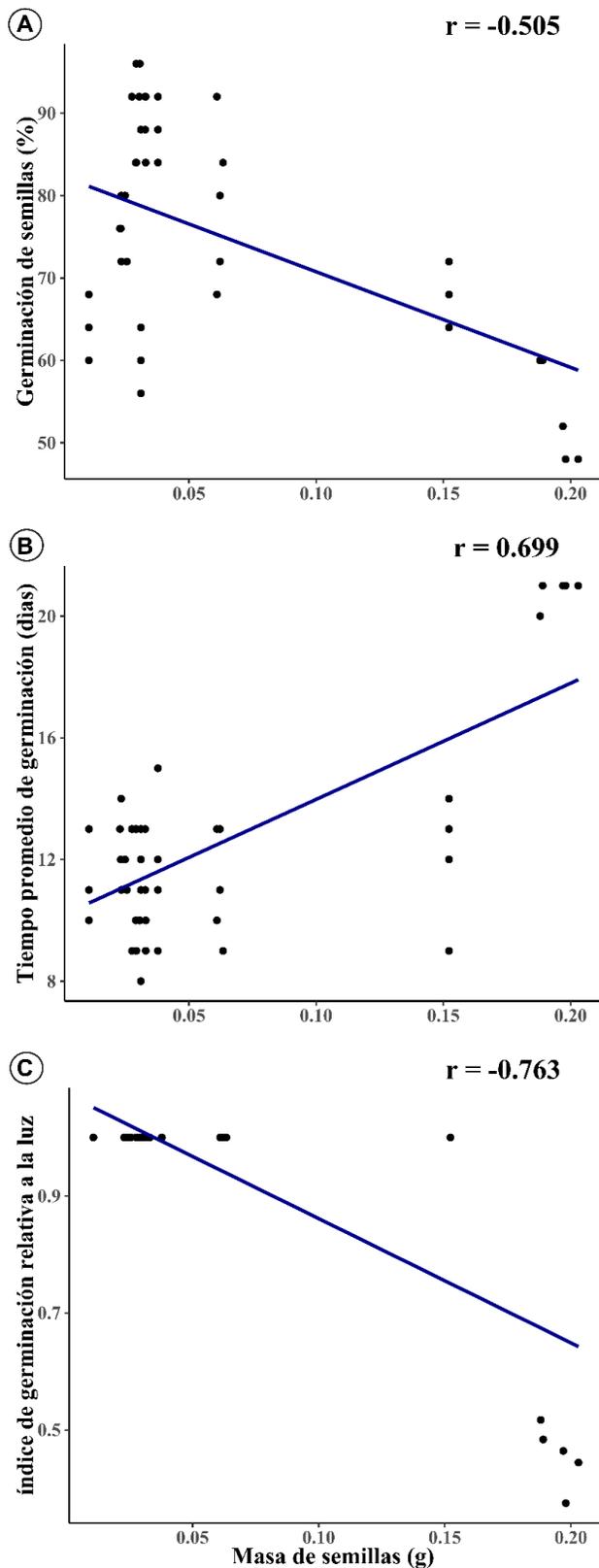


Figura 2: A. correlación de Pearson de masa de semillas (g) y germinación de semillas; B. masa de semillas y tiempo promedio de germinación de semillas (días); C. masa de semillas con índice de germinación relativa a la luz, con valores significativo a una probabilidad de $p < 0.0001$.

De otra parte, el análisis de correlación mostró una asociación positiva significativa del tiempo promedio de germinación con masa de semillas ($r = 0.699$, $p \leq 0.001$; Fig. 2B). Las semillas de cactáceas que presentan un menor peso germinan en menor tiempo, en comparación con las semillas de cactus con mayor peso, que requieren de un mayor tiempo para lograr la germinación. Hay una asociación negativa significativa del índice de germinación relativa a la luz con masa de semillas ($r = -0.763$, $p \leq 0.001$; Fig. 2C). Las semillas de cactáceas con menor masa consiguen valores de índice de germinación relativa a la luz (IGL) muy cercanas a 1. En cambio, los valores de IGL de las semillas de cactus de mayor masa se alejan de 1.

Tiempo promedio de germinación

Al realizar el cálculo de desviación estándar y el análisis de comparación múltiple de medias por el método de Tukey ($\alpha = 0.05$), *Armatocereus mataranus* subsp. *ancashensis* requirió de un tiempo de 20.80 ± 0.45 días (Cuadro 1), para lograr la germinación de más de 50% de semillas. A partir de los 20.80 ± 0.45 días transcurridos ya no se observaron más semillas germinadas en las unidades experimentales. El menor tiempo promedio de germinación fue registrado en la germinación de semillas de *Weberbauerocereus weberbaueri*, logrando germinar a los 10.00 ± 0.71 días (Cuadro 1), luego de haber iniciado el experimento.

Germinación de semillas

De las 14 especies estudiadas, el análisis de comparación múltiple de medias por Tukey ($\alpha = 0.05$) mostró que las semillas de *Weberbauerocereus weberbaueri* con tratamiento de iluminación obtuvieron el más alto porcentaje de germinación (90.4%). Sin embargo, en esta especie con el tratamiento sin iluminación no se obtuvo ninguna germinación (Cuadro 2). Cabe mencionar que de todas las especies evaluadas solamente las semillas de *Armatocereus mataranus* subsp. *ancashensis* y *Austrocylindropuntia floccosa* germinaron con tratamiento de iluminación y en condiciones de oscuridad. *Armatocereus mataranus* subsp. *ancashensis* en condiciones de oscuridad obtuvo el mayor porcentaje de germinación, alcan-



Cuadro 2: Germinación de semillas (%) de 14 especies de cactáceas de Perú procedentes de los departamentos de Ancash, Apurímac, Arequipa y Huánuco, evaluadas con tratamientos de luz y oscuridad. Promedios con letras iguales en las columnas (*) son estadísticamente similares ($p < 0.05$), por la prueba de comparación de medias de Tukey ($\alpha = 0.05$).

Especies	Germinación de semillas (%)	
	con luz	en oscuridad
<i>Weberbauerocereus weberbaueri</i> (K. Schum. ex Vaupés) Backeb.	90.40a	0.00c(*)
<i>Corryocactus aureus</i> Meyen	89.60ab	0.00c
<i>Trichocereus cuzcoensis</i> Britton & Rose	87.20ab	0.00c
<i>Corryocactus brevistylus</i> Britton & Rose	84.80abc	0.00c
<i>Browningia candelaris</i> (Meyen) Britton & Rose	79.20bcd	0.00c
<i>Haageocereus platinospinus</i> (Werderm. & Backeb.) Backeb.	75.20cde	0.00c
<i>Trichocereus santaensis</i> Rauh & Backeb.	68.80de	0.00c
<i>Espostoa lanata</i> subsp. <i>ruficeps</i> (F.Ritter) G.J. Charles	64.80ef	0.00c
<i>Lobivia maximiliana</i> subsp. <i>westii</i> (Hutchison) Rausch ex G.D. Rowley	58.40ef	0.00c
<i>Armatocereus mataranus</i> subsp. <i>ancashensis</i> (F. Ritter) Ostolaza	53.60g	64.00a
<i>Cumulopuntia ignescens</i> (Vaupel) F. Ritter	36.00h	0.00c
<i>Tunilla soehrensii</i> (Britton & Rose) D.R. Hunt & Iliff	32.00h	0.00c
<i>Austrocylindropuntia floccosa</i> (Salm-Dyck) F. Ritter	28.00hi	32.80b
<i>Opuntia macbridei</i> Britton & Rose	18.40i	0.00c

zando 64%; en tanto *Austrocylindropuntia floccosa* con tratamiento de oscuridad alcanzó 32.80% de germinación (Cuadro 2), lo que demuestra que ambas especies son fotoblásticas neutras.

Índice de germinación relativa a la luz

Cuando se realizó el análisis de comparación múltiple de medias por Tukey ($\alpha = 0.05$), de las 14 especies de cactus evaluadas 12 obtuvieron el valor de 1 de índice de germinación relativa a la luz (GRL) (Fig. 3). Por lo tanto, las semillas de *Haageocereus platinospinus*, *Lobivia maximiliana* subsp. *westii*, *Trichocereus cuzcoensis*, *Trichocereus santaensis*, *Weberbauerocereus weberbaueri*, *Browningia candelaris*, *Corryocactus aureus*, *Corryocactus brevistylus*, *Espostoa lanata* subsp. *ruficeps*, *Cumulopuntia ignescens*, *Opuntia macbridei* y *Tunilla soehrensii* son fotoblásticas positivas. Por otra parte, *Armatocereus mataranus* subsp. *ancashensis* obtuvo un valor de 0.46 de GRL y *Austrocylindropuntia floccosa* 0.48 (Fig. 3), por lo que las semillas de estas dos especies responden de forma indiferente o neutra a la luz.

Discusión

De las 14 especies evaluadas, en la subfamilia Opuntioideae, tribu Opuntioideae, *Austrocylindropuntia floccosa* obtuvo el valor más alto de masa (1.53 gramos) de todas las especies evaluadas. *Cumulopuntia ignescens*, *Opuntia macbridei* y *Tunilla soehrensii* obtuvieron un mayor valor de masa que el resto. La masa en las semillas es un factor importante, ya que a mayor masa de la semilla es probable que la respuesta en la germinación sea fotoblástica neutra, porque a mayor masa de semillas tendrá menor dependencia a la luz (Flores et al., 2016).

Asimismo, se ha observado en estas especies que la germinación mejoró con un pretratamiento de escarificación mecánica con lijado de la testa, considerando que las semillas en estas especies son relativamente más grandes. Cabe mencionar que *Cumulopuntia ignescens*, *Opuntia macbridei* y *Tunilla soehrensii* germinaron únicamente con tratamiento de iluminación, obteniendo 36, 32 y 18.40 por ciento de germinación, respectivamente, en comparación con *Austrocylindropuntia floccosa* que germinó tanto en tratamiento de luz como en oscuridad.



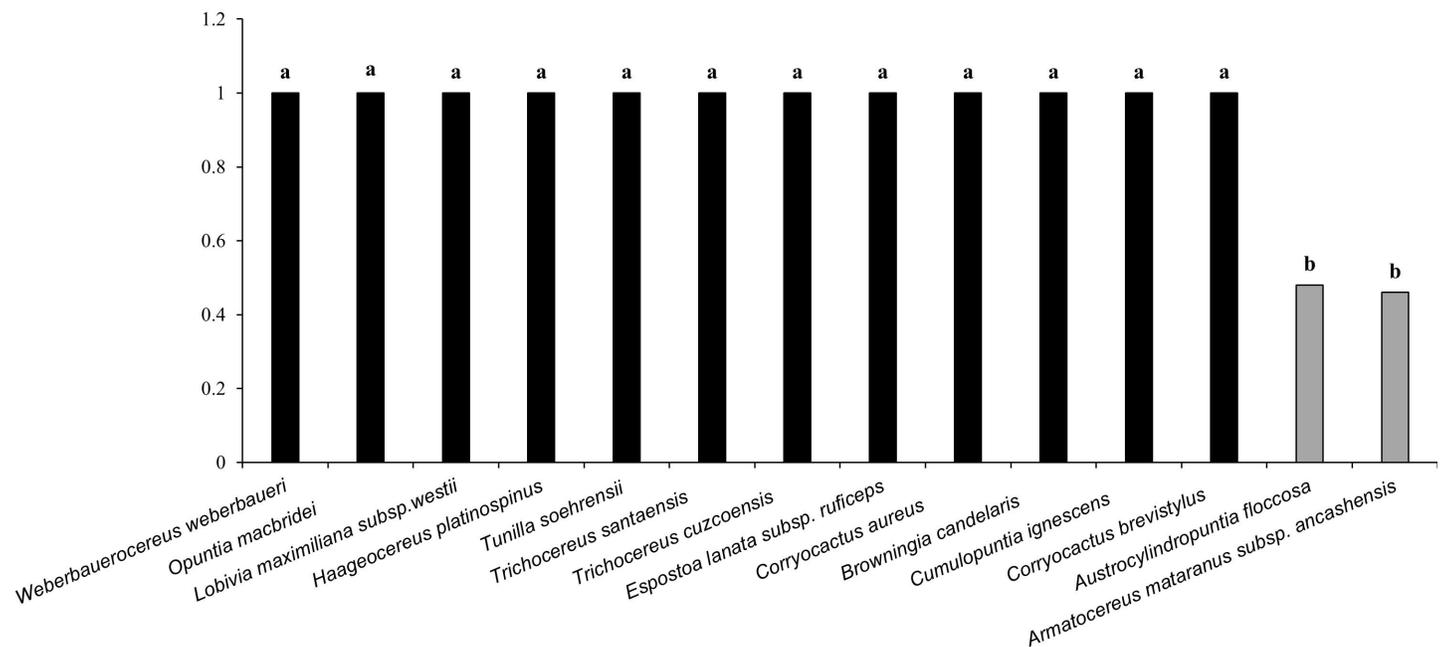


Figura 3: Índice de germinación relativa a la luz (GRL) calculado para las 14 especies de cactus de Perú. En las columnas, promedios con letras iguales son estadísticamente similares ($p < 0.05$), de acuerdo con la prueba de comparación de medias de Tukey ($\alpha = 0.05$).

Contrastando nuestros resultados con otros trabajos realizados en la tribu Opuntioideae, como por ejemplo el de Flores et al. (2011), cuando evaluaron la germinación de *Cylindropuntia imbricata* (Haw.) F.M. Knuth consiguieron 47% de germinación con tratamiento de iluminación y 73% de germinación con tratamiento en oscuridad. Reyes-Corral et al. (2022) en *Cylindropuntia leptocaulis* (DC.) F.M. Knuth lograron 13.30% de germinación en un tiempo promedio de germinación de 27.7 días; en contraste con *Cylindropuntia spinosior* (Engelm.) F.M. Knuth que presentó los valores más bajos de porcentaje de germinación (3.30%) en tiempo medio de germinación de 4.60 días. En *Opuntia macbridei* alcanzamos 18.40% de germinación. Flores et al. (2011) en *Opuntia sulphurea* G. Don. obtuvieron 5% de germinación con tratamiento de iluminación y 0% en oscuridad, mientras que *Opuntia* Engelm. tuvo 12% de germinación con tratamiento de iluminación y 0% en oscuridad. Olvera-Carrillo et al. (2003) en *Opuntia tomentosa* lograron un 20% de germinación con tratamiento de iluminación y 0% en oscuridad. González-Cortés et al. (2018), cuando evaluaron la germinación de *Opuntia engelmannii* Salm-Dyck y *Opuntia microdasys* Lehm. con pretratamiento

de semillas lijado de testa y luego remojarlas en peróxido de hidrógeno durante 24 horas, alcanzaron un 82.50% y 67.50% de germinación, respectivamente, mientras que *O. rastrera* F.A.C. Weber alcanzó 72.50% de germinación con semillas lijadas. *Opuntia megacantha* Salm-Dyck consiguió el mayor porcentaje de germinación (100%). Del análisis de estos trabajos se observa que en los experimentos de germinación con iluminación y con pretratamiento de escarificación mejora la germinación de semillas, pero el tiempo promedio de germinación es muy variable, lo que coincide con nuestros resultados.

En la subfamilia Cactoideae, tribu Browningieae, *Armatocereus mataranus* subsp. *ancashensis*, con pretratamiento de escarificación de lijado de la testa de la semilla, fue la que requirió el mayor tiempo promedio de germinación (20.80 días). Asimismo, las semillas de este taxon germinaron tanto con tratamiento de luz como en oscuridad. Además, es necesario resaltar que con tratamiento en oscuridad obtuvo un mayor porcentaje de germinación (64%) que con el tratamiento con luz. Sin embargo, Rojas (2023) al evaluar la germinación de esta subespecie con iluminación reportó 67.40% de germinación. En efecto, cuando



las semillas germinan en condiciones de iluminación y en oscuridad se les conoce como semillas indiferentes o neutras (Rojas-Aréchiga y Batis, 2001). En las cactáceas se han reportado la presencia de semillas fotoblásticas positivas e indiferentes (Rojas-Aréchiga et al., 2013). En el banco de semillas del suelo, cuando las semillas indiferentes a la luz se entierran a poca profundidad pueden ser capaces de germinar a pocos milímetros de la superficie del suelo donde se mantiene la humedad por un periodo más prolongado, y también les permite una protección a las altas temperaturas y de los depredadores (Rojas-Aréchiga y Batis, 2001).

Browningia candelaris requirió de un tiempo promedio de 11.20 días para la germinación. Germinaron solamente con el tratamiento de iluminación con 79.20%, y el valor de 1 del índice de germinación relativa a la luz; en consecuencia, las semillas de esta especie son fotoblásticas positivas. En la tribu Notocactaceae fueron evaluados *Corryocactus aureus* y *Corryocactus brevistylus*, y coincidentemente ambas especies obtuvieron una masa de 0.03 gramos. Sin embargo, *Corryocactus aureus* obtuvo un porcentaje de germinación de 89.60%, mayor que *Corryocactus aureus* (84.80%), y ninguna de estas dos especies germinaron en condiciones de oscuridad. Jara-Peña et al. (2018) informaron que las semillas de *Corryocactus brevistylus* son fotoblásticas positivas, y el mayor número de semillas germinadas se obtuvo solamente con el tratamiento de iluminación (control) y con tratamiento de iluminación más 200 ppm de ácido giberélico; con el tratamiento en oscuridad no consiguió ninguna germinación. Sin embargo, Flores et al. (2011) al evaluar la germinación de *Corryocactus brevistylus* con el tratamiento de iluminación consiguieron 85% de germinación y con tratamiento en oscuridad 1% de germinación, y el valor de GRL de 0.98.

Por su parte, Larrea-Alcázar y Pablo López (2008) evaluaron la germinación de *Corryocactus melanotrichus* en condiciones de laboratorio (16-25 °C) y con iluminación de luz natural, y con pretratamiento de semillas con escarificación mecánica (lijado) e inmersión de semillas en soluciones ácidas. Las semillas germinaron rápidamente durante la primera semana, y en todos los tratamientos aumentaron la capacidad germinativa: 28.50% (control) y con

escarificación mecánica (45%) y con soluciones ácidas 65%, respectivamente.

De la tribu Trichocereaceae fueron evaluadas las semillas de *Espostoa lanata* subsp. *ruficeps*, *Haageocereus platinospinus*, *Lobivia maximiliana* subsp. *westii*, *Trichocereus cuzcoensis*, *Trichocereus santaensis* y *Weberbauerocereus weberbaueri*. En esta tribu las masas de las semillas obtuvieron valores entre 0.01 (*Espostoa lanata* subsp. *ruficeps*) y 0.15 gramos (*Trichocereus santaensis*). Pues bien, los argumentos para explicar la germinación de las semillas en respuesta a la luz han ido cambiando con el tiempo. Flores et al. (2006) informaron que las semillas de cactáceas que requerían luz tenían tamaños pequeños, considerando, que tiempo atrás, había pocos estudios que traten sobre la masa de semillas y el fotoblastismo en cactáceas. Posteriormente, Flores et al. (2011) concluyeron que en las cactáceas, el fotoblastismo positivo está asociado con la forma de vida y la masa de semillas

Referente a la germinación de semillas, en la tribu Trichocereaceae, *Weberbauerocereus weberbaueri* es la especie que obtuvo el más alto porcentaje de germinación (90.40%), seguida de *Trichocereus cuzcoensis* (87.20%), *Haageocereus platinospinus* (75.20%), *Trichocereus santaensis* (68.80%), *Espostoa lanata* subsp. *ruficeps* (64.80%) y *Lobivia maximiliana* subsp. *westii* (58.40%), respectivamente. Las semillas de las seis especies y subespecies de esta tribu germinaron solamente con el tratamiento de iluminación, y también coincide que estas especies y subespecies estudiadas consiguieron el valor de 1 de GRL. Esta respuesta de germinación nos indica un fotoblastismo positivo. Sin embargo, Flores et al. (2011) consiguieron algunas diferencias de GRL entre taxones de Cactaceae, Pachycereaceae y Trichocereaceae; estos tenían mayores valores GRL que Notocactaceae, pese a que nosotros logramos valores altos de GRL en las tribus de Trichocereaceae y Notocactaceae. Por su parte, Flores et al. (2011) en *Espostoa melanostele* (Vaupel) Bullock alcanzaron 94% de germinación en condiciones de iluminación, ninguna germinación en oscuridad y el valor de 1 de GRL. Entre tanto, Villanueva (2018), cuando evaluó la germinación de semillas de cuatro especies de cactus en condiciones de 12 horas de iluminación, alcanzó el mayor porcentaje de



germinación en *Espostoa melanostele* con 95%, seguida de *Melocactus peruvianus* Vaupel con 93%, *Haageocereus pacalaensis* Backeb. con 83% y *Neoraimondia arequipensis* (Meyen) Backeb. con 83%, respectivamente. Flores et al. (2011) en *Espostoa melanostele* obtuvo 95% de germinación. En *Haageocereus acrantus* (Vaupel) Backeb. consiguieron 79% de germinación, en *Haageocereus pseudomelanostele* (Werderm. & Backeb.) Backeb. 91%, en *Haageocereus pseudomelanostele* subsp. *aurispinus* (Rauh & Backeb.) Ostolaza 83% de germinación. Estas tres especies obtuvieron un valor de GRL de 1, y germinaron únicamente con tratamiento de iluminación (Flores et al., 2011). En este sentido, la luz suele favorecer la germinación, y la exposición prolongada de semillas a la oscuridad reduce la sensibilidad a la luz. En cactáceas que habitan en ambientes hostiles, una respuesta rápida a la exposición a la luz es potencialmente ventajosa para el establecimiento de las plántulas (Yang y Pritchard, 2022). Considerando luego del éxito en la germinación de las semillas, la siguiente etapa vital es el establecimiento de plántulas en donde la luz favorece este proceso.

Lindow-López et al. (2018), cuando investigaron los efectos de temperaturas constantes y alternantes en la germinación de semillas fotoblásticas positivas de seis especies de cactus nativas de Argentina, notaron que las semillas de las especies evaluadas no germinaron en oscuridad, independientemente de los regímenes de temperatura. A una temperatura constante, *Cereus hankeanus* F.A.C. Weber, *Trichocereus atacamensis* Phil., *Trichocereus terscheckii* J. Parm. y *Parodia aureicentra* Backeb. mostraron una mayor proporción de germinación máxima que *Echinopsis ancistrophora* Speg. y *Gymnocalycium saglionis* F. Cels. Estos resultados coinciden con la germinación obtenida en *Trichocereus cuzcoensis* y *Trichocereus santaensis*, en la cual las semillas de estas dos especies germinaron solamente en condiciones de iluminación. Un resultado similar también fue obtenido por Ortega-Baes y Rojas-Aréchiga (2007) en semillas de *Trichocereus terscheckii* que germinaron en el rango de temperatura entre 15 a 35 °C, y los porcentajes máximos de germinación obtuvieron con luz blanca, sin registrar ninguna germinación en condiciones de oscuridad. Ortega-Baes et al. (2010) en *Trichocereus candicans* (Gillies

ex Salm-Dyck) Britton & Rose registró 82% de germinación, en *Echinopsis thelegona* (F.A.C. Weber) H. Friedrich & G.D. Rowley 93%, y en *Haageocereus pseudomelanostele* subsp. *aurispinus* 83%. Estas tres especies obtuvieron valor de GRL de 1 y germinaron únicamente en tratamiento de iluminación (Flores et al., 2011).

Conclusiones

La mayor masa de semillas fue obtenida en *Austrocyliodropuntia floccosa* (1.53 g) y la menor masa se obtuvo en *Espostoa lanata* subsp. *ruficeps* con 0.01 gramos. *Armatocereus mataranus* subsp. *ancashensis* requirió del mayor tiempo promedio de germinación necesitando 20.80 días, y *Weberbauerocereus weberbaueri* fue la especie que menos tiempo promedio de germinación requirió, germinando en 10 días. De las 14 especies evaluadas, 12 especies son fotoblásticas positivas, que son: *Haageocereus platinospinus*, *Lobivia maximiliana* subsp. *westii*, *Trichocereus cuzcoensis*, *Trichocereus santaensis*, *Weberbauerocereus weberbaueri*, *Browningia candelaris*, *Corryocactus aureus*, *Corryocactus brevistylus*, *Espostoa lanata* subsp. *ruficeps*, *Cumulopuntia ignescens*, *Tunilla soehrensii* y *Opuntia macbridei*. De otra parte, *Armatocereus mataranus* subsp. *ancashensis* y *Austrocyliodropuntia floccosa* son fotoblásticas neutras.

Contribución de autores

EJP realizó el planeamiento del estudio, su ejecución y redacción del manuscrito con la participación de AQ y MV. Los análisis estadísticos y la interpretación de resultados fueron realizados por EJ, con la participación de AQ y MV. Todos los autores contribuyeron en la discusión, revisión y aprobación del manuscrito final.

Financiamiento

Este estudio fue apoyado por el Vicerrectorado de Investigación y Posgrado de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos, con el proyecto “Establecimiento de un banco de germoplasma de especies promisorias y endémicas de los bosques secos y montano como base para su restauración ecológica de los servicios ecosistémicos” (Código de proyecto B2110195/2021).



Agradecimientos

Al Servicio Forestal y Fauna Silvestre del Ministerio de Desarrollo Agrario y Riego por el permiso de colecta otorgado mediante la Resolución N° 00105-2020-MINAGRI-SERFOR-DGGPFFS. A Jakov Quinteros, Profesor del Departamento de Botánica de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos, por su apoyo en la revisión de los análisis estadísticos.

Literatura citada

- Anderson, E. F. 2001. *The Cactus Family*. Timber Press. Portland, USA. 776 pp.
- Aarakaki, M., C. Ostolaza, F. Cáceres y J. Roque. 2006. Cactaceae endémicas del Perú. *Revista Peruana de Biología* 13(2): 193-219. DOI: <https://doi.org/10.15381/rpb.v13i2.1821>
- Arredondo, A. 2002. Propagación y mantenimiento de cactáceas. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP). San Luis Potosí, México. 28 pp.
- Azcón-Bieto, J. y M. Talón. 2008. *Fundamentos de Fisiología Vegetal*. Mc Graw Hill Interamericana. Barcelona, España. 651 pp.
- Baczek-Kwinta, R. 2022. An Interplay of Light and Smoke Compounds in Photoblastic Seeds. *Plants* 11(13): 1-12. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants11131773>
- Balzarini, M., J. Di Rienzo, M. Tablada, L. Gonzalez, C. Bruno, M. Córdoba, W. Robledo y F. Casanoves. 2011. Introducción a la Bioestadística: Aplicaciones con InfoStat en Agronomía. Universidad Nacional de Córdoba. Córdoba, Argentina. 390 pp.
- Barthlott, W. y D. R. Hunt. 1993. Cactaceae. In: Kubitzki, K., J. G. Rohwer y V. Bittrich (eds.). *Flowering Plants Dicotyledons-The Families and Genera of Vascular Plants*, vol. 2. Springer. Berlin, Germany. Pp. 161-197. DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5_17
- Baskin, C. C. y J. M. Baskin. 1998. *Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. Academic Press. San Diego, USA. 666 pp. DOI: <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-080260-9.X5000-3>
- Baskin, C. C. y J. M. Baskin. 2014. *Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination* (2nd ed.). Edit. Academic Press, San Diego, USA. 1600 pp.
- Bewley, J. D., K. J. Bradford, H. W. M. Hilhorst y H. Nonogaki. 2013. *Seeds: Physiology of Development, Germination and Dormancy* (3rd ed.). Springer. New York, USA. 392 pp. DOI: <https://doi.org/10.1007/978-1-4614-4693-4>
- Bhatla, S. C y M. A. Lal. 2018. *Plant Physiology, Development, and Metabolism*. Springer. Singapore, Singapore. 1237 pp. DOI: <https://doi.org/10.1007/978-981-13-2023-1>
- Bradford, K. J. 2002. Applications of hydrothermal time to quantifying and modeling seed germination and dormancy. *Weed Science* 50(2): 248-260. DOI: [https://doi.org/10.1614/0043-1745\(2002\)050\[0248:AOHTTQ\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1614/0043-1745(2002)050[0248:AOHTTQ]2.0.CO;2)
- Brako, L. y J. Zarucchi. 1993. Catálogo de las Angiospermas y Gimnospermas del Perú. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 45(1): 1-1286.
- Calderón Moya-Méndez, N., A. Ceroni Stuva y C. Ostolaza Nano. 2004. Distribución y estado de conservación del género *Haageocereus* (Familia Cactaceae) en el departamento de Lima, Perú. *Ecología Aplicada* 3(1-2): 17-22.
- Camacho Morfín, F. 2011. *Dormición de semillas: causas y tratamientos*. Ed. Trillas. México, D.F., México. 232 pp.
- Côme, D. 1970. Les obstacles à la germination. Tema 6 de *Monographies de physiologie végétale*. Masson editor. Paris, France. 162 pp.
- Di Rienzo, J. A., F. Casanoves, M. G. Balzarini, L. Gonzalez, M. Tablada y C. W. Robledo. 2015. InfoStat Ver. 2015. Grupo InfoStat. Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Córdoba. Córdoba, Argentina. <http://www.infostat.com.ar> (consultado octubre, 2023).
- Donohue, K., M. S. Heschel, G. C. K. Chiang, C. M. Butler y D. Barua. 2007. Phytochrome mediates germination responses to multiple seasonal cues. *Plant, Cell & Environmental* 30(2): 202-212. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2006.01619.x>
- Fenner, M. y K. Thompson. 2005. *The Ecology of Seeds*. Cambridge University Press. Cambridge, UK. 296 pp. *Annals of Botany* 97(1): 151-152. DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mcj016>
- Flores, J., E. Jurado y A. Arredondo. 2006. Effect of light on germination of seeds of Cactaceae from the Chihuahuan Desert, Mexico. *Seed Science Research* 16(2): 149-155. DOI: <https://doi.org/10.1079/ssr2006242>
- Flores, J., E. Jurado y J. F. Jiménez-Bremont. 2008. Breaking seed dormancy in specially protected *Turbinicarpus lophophoroides* and *Turbinicarpus pseudopectinatus*



- (Cactaceae). *Plant Species Biology* 23(1): 43-46. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1442-1984.2008.00206.x>
- Flores, J., E. Jurado, L. Chapa-Vargas, A. Ceroni-Stuva, P. Dávila-Aranda, G. Galíndez, D. Gurvich, P. León-Lobos, C. Ordoñez, P. Ortega-Baes, N. Ramírez-Bullón, A. Sandoval, C. E. Seal, T. Ullian y H. W. Pritchard. 2011. Seeds photoblastism and its relationship with some plant traits in 136 cacti taxa. *Environmental and Experimental Botany* 71(1): 79-88. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2010.10.025>
- Flores, J., C. González-Salvatierra y E. Jurado. 2016. Effect of light on seed germination and seedling shape of succulent species from Mexico. *Journal of Plant Ecology* 9(2): 174-179. DOI: <https://doi.org/10.1093/jpe/rtv046>
- González-Cortés, A., M. H. Reyes-Valdés, V. Robledo-Torres, J. A. Villarreal-Quintanilla y F. Ramírez-Godina. 2018. Pre-germination treatments in four prickly pear cactus (*Opuntia* sp.) species from Northeastern Mexico. *Australian Journal of Crop Science* 12(10): 1676-1684. DOI: <https://doi.org/10.21475/ajcs.18.12.10.pne1430>
- González-Zertuche, L. y A. Orozco-Segovia. 1996. Métodos de análisis de datos en la germinación de semillas, un ejemplo: *Manfreda brachystachya*. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 58(1): 15-30. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.1484>
- Gurvich, D. E., G. Funes, M. A. Giorgis y P. Demaio. 2008. Germination characteristics of four Argentinean endemic *Gymnocalycium* (Cactaceae) species with different flowering phenologies. *Natural Areas Journal* 28(2): 104-108. DOI: [https://doi.org/10.3375/0885-8608\(2008\)28\[104:GCOFAE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.3375/0885-8608(2008)28[104:GCOFAE]2.0.CO;2)
- Hoffmann, A. E. y H. E. Walter. 2005. Cactáceas de la flora Silvestre de Chile. 2da ed. Fundación Claudio Gay. Santiago, Chile. 272 pp.
- IPNI. 2023. International Plant Names Index. The Royal Botanic Gardens, Kew, Harvard University Herbaria and Libraries and Australian National Botanic Gardens. <http://www.ipni.org> (consultado noviembre, 2023).
- ISTA. 1996. International rules for seed testing. International Seed Testing Association (ISTA). Zurich, Suiza. 335 pp.
- Jara-Peña, E., K. Quispe y N. Cano-Flores. 2018. Evaluación de la propagación sexual de *Corryocactus brevistylus* (Schumann) Britton & Rose "sancayo" (Cactácea) una especie endémica del Perú. *Memorias XII Congreso Latinoamericano de Botánica*. 21-27 de octubre 2018, Quito, Ecuador. pp. 294-295.
- Larrea-Alcázar, D. y R. Pablo López. 2008. Seed germination of *Corryocactus melanotrichus* (K. Schum.) Britton & Rose (Cactaceae): an endemic columnar cactus of the Bolivian Andes. *Ecología en Bolivia* 43(2): 135-140.
- Lindow-López, L., G. Galíndez, M. Aparicio-González, S. Sühling, M. Rojas-Aréchiga, H. W. Pritchard y P. Ortega-Baes. 2018. Effects of alternating temperature on cactus seeds with a positive photoblastic response. *Journal of Arid Environments* 148(1): 74-77. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.jaridenv.2017.10.006>
- Loza-Cornejo, S., L. López-Mata y T. Terrazas. 2008. Morphological seed traits and germination of six species of Pachycereaceae (Cactaceae). *Journal of the Professional Association for Cactus Development* 10(1): 71-84.
- Luna, B. y J. M. Moreno. 2010. Range-size, local abundance and germination niche-breadth in Mediterranean plants of two life-forms. *Plant Ecology* 210(1): 85-95. DOI: <http://doi.org/10.1007/s11258-010-9740-y>
- Milberg, P., L. Andersson y K. Thompson. 2000. Large-seeded spices are less dependent on light for germination than small-seeded ones. *Seed Science Research* 10(1): 99-104. DOI: <http://dx.doi.org/10.1017/S0960258500000118>
- Nobel, P. S. 1988. *Environmental Biology of Agaves and Cacti*. Cambridge University Press. Cambridge, UK. 270 pp.
- Olvera-Carrillo, Y., J. Márquez-Guzmán, V. L. Barradas, M. E. Sánchez-Coronado y A. Orozco-Segovia. 2003. Germination of the hard seed coated *Opuntia tomentosa* S.D., a cacti from the Mexico valley. *Journal of Arid Environments* 55(1): 29-42. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0140-1963\(02\)00268-9](https://doi.org/10.1016/S0140-1963(02)00268-9)
- Ortega-Baes, P. y M. Rojas-Aréchiga. 2007. Seed germination of *Trichocereus terscheckii* (Cactaceae): Light, temperature and gibberellic acid effects. *Journal of Arid Environments* 69(1): 169-176. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2006.09.009>
- Ortega-Baes, P., M. Aparicio-González, G. Galíndez, P. del Fueyo, S. Sühling y M. Rojas-Aréchiga. 2010a. Are cactus growth forms related to germination responses to light? A test



- using *Echinopsis* species. *Acta Oecologica* 36(3): 339-342. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.actao.2010.02.006>
- Ostolaza, C. 2019. Todos los Cactus del Perú, Sociedad Peruana de Cactáceas y Suculentas, 2da ed. Lima, Perú. 572 pp.
- Palacios, M. P. 2010. Efectos del cambio climático sobre la distribución de nopales (género *Opuntia* y *Nopalea*: Cactaceae) en la región central de México. Tesis de maestría. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México. 107 pp.
- Pons, T. L. 2000. Seed responses to light. In: Fenner, M. (ed.). *Seeds: the Ecology of Regeneration in Plant Communities*. CABI Publishing. New York, USA. pp. 237-260.
- Ranal, M. A. y D. G. Santana. 2006. How and why to measure the germination process? *Brazilian Journal of Botany* 29(1): 1-11. DOI: <http://doi.org/10.1590/S0100-84042006000100002>
- Reyes, J. 2013. Conservación y restauración de cactáceas y otras plantas suculentas mexicanas-Manual práctico. Comisión Nacional Forestal. México, D.F., México. 109 pp.
- Reyes-Corral, V. I., R. González-Fernández. M. Quiñónez-Martínez, J. Rodrigo-García, J. Garza-Vallejo y J. Valero-Galván. 2022. Characterization of the morphometry, germination process, phytochemicals, and antioxidant capacity of seeds of three species of the genus *Cylindropuntia* (Cactaceae) of Chihuahua state. *Journal of the Professional Association for Cactus Development* 24(1): 251-268.
- Rojas, L. 2023. Caracterización citogenético-molecular de *Armatocereus mataranus* subsp. *ancashensis*: mapeo y análisis de los loci 5S Y 18S. Tesis de pregrado. Escuela Profesional de Genética y Biotecnología, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Mayor de San Marcos. Lima, Perú. 109 pp.
- Rojas-Aréchiga, M. y A. I. Batis. 2001. Las semillas de cactáceas ¿forman bancos en el suelo? *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 46(1): 76-82.
- Rojas-Aréchiga, M. y C. Vázquez-Yanes. 2000. Cactus seed germination: a review. *Journal of Arid Environments* 44(1): 85-104. DOI: <https://doi.org/10.1006/jare.1999.0582>
- Rojas-Aréchiga, M., M. C. Mandujano y J. K. Golubov. 2013. Seed size and photoblastism in species belonging to tribe Cacteeae (Cactaceae). *Journal Plant Research* 126(3): 373-386. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10265-012-0526-2>
- Santini, B. A., M. Rojas-Aréchiga y E. García Morales. 2017. Priming effect on seed germination: Is it always positive for cacti species? *Journal of Arid Environments* 147(1): 155-158. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2017.07.013>
- Taiz, L. y E. Zeiger. 2010. *Plant Physiology*. 5th ed. Sinauer Associates. Sunderland, UK. 782 pp.
- Villanueva, A. 2018. Germinación de semillas y crecimiento de plántulas de las especies de cactáceas del ACP Lomas del Cerro Campana, Trujillo, Perú, 2018. Tesis de pregrado. Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Nacional de Trujillo. Trujillo, Perú. 42 pp.
- Yang, X. y H. W. Pritchard. 2022. Stimulatory and inhibitory effects of light on *Cereus repandus* (Cactaceae) seed germination are strongly dependent on spectral quality. *Seed Science Research* 32(3): 166-174. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0960258522000150>
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall. New Jersey, USA. 944 pp.

