



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Dinámica del banco de semillas de Opuntia rastrera Weber: Un banco artificial originado a partir de dos poblaciones contiguas en la Reserva de la Biósfera de Mapimí, Durango., México.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

B I O L O G A

P R E S E N T A :

GISELA AGUILAR MORALES



FACULTAD DE CIENCIAS UNAM

DIRECTORA DE TESIS: DRA. MARIA DEL CARMEN MANDUJANO SANCHEZ

2005



m. 347755



SECRETARÍA NACIONAL
AGRICULTURA Y
REROS

ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito:

"Dinámica del banco de semillas de Opuntia rastrera Weber: Un banco artificial originado a partir de dos poblaciones contiguas en la Reserva de la Biósfera de Mapimí, Durango., México."

realizado por

Aguilar Morales Gisela

con número de cuenta 09559676-5 , quien cubrió los créditos de la carrera de:

Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis
Propietario

Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez.

Propietario

Dra. Alicia Enriqueta Brechú Franco.

Propietario

Dr. Carlos Montaña Carubelli.

Suplente

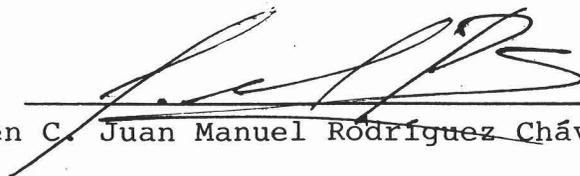
Dr. Carlos Martorell Delgado.

Suplente

Dr. Arturo Flores Martínez.

Consejo Departamental de Biología

FACULTAD DE CIENCIAS

M. en C.  Juan Manuel Rodríguez Chávez.



**UNIDAD DE ENSEÑANZA
DE BIOLOGÍA**

Agradecimientos

A los Drs. Alicia Brechú, Ma. del Carmen Mandujano, Arturo Flores, Carlos Martorell y Carlos Montaña, quienes con sus comentarios, sugerencias y correcciones, me ayudaron a darle claridad y coherencia al manuscrito y a limitar las divagaciones. Pero sobre todo porque en esa labor, de hacerles caso, he aprendido mucho.

Meli ha sido fundamental en todo el proceso de la tesis. Brindando ideas, enseñando métodos, discutiendo puntos de vista, echando una mano, aclarando dudas o alevosamente creándolas. Bueno, ella es la directora de la tesis. Siempre con una gran dosis de humor, entusiasmo y afecto.

Este trabajo se hizo con el esfuerzo de muchos:

Luci compartió conmigo todo el proceso inicial. Ella ayudó a montar el experimento en campo y prácticamente lo montó en su totalidad en el laboratorio. Junto a Adriana, Alejandra, Ángeles y Ruth, pesaron y sembraron casi todas las semillas. No hay forma de agradecer esa chamba y solo puedo enfatizar mi deuda con ustedes. Muchas, muchas gracias.

De nueva cuenta, todas las coludidas, como era en ese entonces, ayudaron con los registros de germinación.

Mariana asesoró en la germinación en oscuridad, con bibliografía y un sinfín de sugerencias metodológicas.

Araceli nos proveyó de la receta y material para la siembra en tierra. Aldo ayudó con material y todas las mañanas de la esterilización y la autoclave.

En Mapimí Quico, Agustina, Pancho y Kari estuvieron al tanto de los riegos. Además Chonita, Cheli y va de nuez, las mujeres del Laboratorio del Desierto, nos apoyaron con la reparación y elaboración de las cajas de sombra. Ni hablar de las comidas, sobremesas, caminatas, salidas a la civilización por lo que hiciera falta y todo el conjunto de cosas que hacen entrañable la estancia ahí.

A Quico quien es el indispensable del Laboratorio y hace que funcione.

Al Dr. Montaña y al Instituto de Ecología A. C. por los permisos para usar el Laboratorio. La UNAM, Ciencias, el Instituto, por lo que me ofrecieron y aprendí en los salones, pasillos, reves, pastos, bibliotecas, cines, foros, asambleas, en fin ¿Qué no cabe en la Universidad?

En la Ciudad ha sido indispensable la compañía, afecto y solidaridad de amigos, familiares y compañeros.

Del viejo lab: Adriana, Ale González, Ale Naranjo, Ángeles, Dolores, Luci, Meli, Ruth, César, Erik, Israel, Lalo, Nico, Rubén.

Del nuevo lab: Cynthia, Laura, Mariana, Violeta y Yup.

Los nuevos compañeritos: Angélica, Belinda, Coni, Karla, Miriam, Paola, Habacuc, Juan, Leo, Rodrigo.

De la fac: Ana Lucía, Ana Martínez, Balbina, Dalia, Erika, Haydeé, Lucía, María, Mercedes, Paloma, Vanesa, Balam, Carlos, los dos Leonel, Marcelino, Vitis.

Del insti: Ana Isabel, Judith, Armando.

Los que me aceptaron en su casa: Sra. Ester, Nina, Tía Fide, Tío Jorge, Diana, Ivette, Miguel, Carlos, Jorge, Oscar.

Por aguantadores a mis papás, María y Jersaín y a mis hermanos Cha y Fran. Los amo.

En memoria de Jersáin Aguilar Morales

ÍNDICE

Resumen	1
Introducción	2
Objetivos	12
Material y métodos	13
Resultados	25
Discusión	47
Bibliografía	54
Apéndice 1	60

RESUMEN

En este trabajo se exploró si había adaptación local a nivel de potencial germinativo entre dos poblaciones (nopalera y pastizal) de *Opuntia rastrera* Weber. Las poblaciones comparadas se encuentran en la Reserva de la Biósfera de Mapimí y la estructura vegetal de los sitios y la historia de vida de *O. rastrera* de cada población son diferentes. *Jatropha dioica* es la nodriza preferente en la nopalera, y los macollos de *Hilaria mutica*, son la nodriza preferente en la población llamada pastizal. En ninguno de los dos sitios la cobertura vegetal es homogénea y hay espacios de suelo sin vegetación denominados peladeros. Un experimento de jardín común se diseñó simulando transplantes recíprocos: colocando semillas de ambos sitios de origen y varias edades en condiciones que reprodujeron los distintos ambientes bajo estos arbustos. Cajas de sombra, que limitaron la radiación solar en distinta medida, imitaron las condiciones imperantes bajo *J. dioica* (43% extinción de la radiación fotosintéticamente activa, ERFA), *H. mutica* (70% ERFA), y el peladero (0% ERFA). La edad de las semillas es una característica que podría disminuir el potencial germinativo si las semillas no son longevas o aumentarlo si hay procesos de latencia que se pierden con la edad. Para probar si el potencial en la respuesta germinativa de *O. rastrera* era el mismo entre orígenes y edades de la semilla se realizó un experimento en cámara de ambiente controlado. Las condiciones de luz, temperatura, humedad y sustrato utilizadas en este experimento corresponden a las reportadas como ideales para la germinación de opuntias. Además, las semillas se pesaron para conocer si había alguna relación entre la masa de la semilla y su probabilidad de germinación, evaluando si había alguna expresión del tamaño de la semilla entre sitios de origen y edades. La comparación de las medias de germinación entre edades, orígenes y tratamientos ERFA se llevó a cabo ajustando modelos lineales con el programa GLIM, función *logit*, suponiendo que los datos tenían distribución del error binomial. Los resultados mostraron que no hay adaptación local a nivel del potencial germinativo entre las poblaciones estudiadas. Las semillas de la población nopalera germinaron mejor en todos los ambientes imitados: bajo *J. dioica*, *H. mutica* y en el peladero. La edad afectó la germinación pero sin mostrar una tendencia del potencial con el envejecimiento de la semilla, cada edad tuvo un efecto particular en el potencial germinativo sugiriendo que es la cosecha y no la edad la que modifica la germinación. No se encontró relación entre la masa y la germinación. La masa de la semilla se reduce al disminuir la edad y la precipitación pluvial. La germinación de las semillas de las dos poblaciones se favoreció en las condiciones que simularon el pastizal y se limitó drásticamente en las condiciones que simularon al peladero. En conclusión, las condiciones favorables creadas por nodrizas son las que primordialmente promovieron la germinación de *O. rastrera*.

INTRODUCCIÓN

La semilla es la estructura u órgano que contiene a un espermatofito capaz de establecerse y desarrollarse hasta adulto (Bold *et al.*, 1987) de ahí que, junto a los meristemas, sea una de los dos formas que tienen las plantas vasculares de regenerarse (Vázquez-Yanes, 1997). Para las poblaciones de una especie las semillas tienen cuatro funciones: reproducción, dispersión dentro de la misma comunidad, expansión a otros territorios y supervivencia de germoplasma. La importancia de cada una de estas funciones para la especie depende de la interacción del ambiente y la historia de vida (Vázquez-Yanes, 1993). Las semillas por su tamaño pequeño, en comparación con los individuos adultos, están sujetas a mayores cambios ambientales en menores espacios. Los cambios ambientales pueden ser el resultado por ejemplo, de la cobertura vegetal, cantidad de escurrimiento y/o erosión de los suelos, nivel de inclinación y exposición a la luz, diferentes tipos de sustratos, madrigueras, rutas de animales, etcétera (Harper, 1979). Debido a esto, semillas de la misma planta madre pueden experimentar condiciones diferentes en el espacio y en el tiempo, situación que se acentúa en ambientes heterogéneos y/o poco predecibles, lo que ha llevado a plantear, con respecto a esta incertidumbre, que las especies que viven en estos ambientes tienden a formar bancos de semillas permanentes (Harper, 1979; Silvertown, 1984).

Los mecanismos que la especie o las poblaciones de una especie ponen a funcionar para formar un banco de semillas se podrían resumir de la siguiente manera: 1) longevidad, lo cual depende de la calidad del embrión y de las características genéticas de la especie para prevenir el envejecimiento (pérdida de la capacidad de germinar); 2) presencia de latencia (Silvertown, 1988;

Venable y Brown, 1988; Rees, 1996), la cual puede ser de tipo: fisiológica, morfológica, morfofisiológica y física, química y/o mecánica (Baskin y Baskin, 1998); 3) características de la progenie determinadas por la “cosecha”, que se refiere al año en el que nace una cohorte de semillas y 4) efecto materno, como son el número de semillas, su tamaño, peso, y contenido, que al afectar en la capacidad de dispersión influyen en la probabilidad de llegar al banco, y 5) la evasión de los riesgos de mortalidad, como la producción masiva de semillas (Janzen, 1974; 1984) o la retención de frutos, lo que le permite a las semillas enfrentar las características microambientales y bióticas permitiéndole sobrevivir.

La longevidad de las semillas es importante en especies que forman bancos permanentes de semillas. Las especies anuales de zonas templadas y áridas son las especies más estudiadas. La única estrategia de supervivencia a largo plazo de estas poblaciones anuales es la generación de nuevos individuos a partir de sus bancos de semillas, característica que comparten con otras especies semélparas perennes; quienes tienen un solo evento reproductivo en su ciclo vital. En cambio, las especies iteróparas arbustivas y arbóreas, las cuales no tienen que garantizar la supervivencia de sus poblaciones en un solo evento de producción de semillas tendrían, en teoría, menores presiones selectivas para crear un banco de semillas de gran longevidad ecológica (>1 año, Thompson y Grime, 1979; Silvertown y Lovett-Doust, 1993). En ciertas zonas áridas, donde las condiciones ambientales son muy heterogéneas en el espacio y el tiempo y no hay un patrón de lluvias o está tan sólo insinuado, una gran cantidad de especies perennes producen semillas con gran longevidad pues están condicionadas a una sola oportunidad de germinar y establecerse (Jelinsky y Cheliak, 1992). Por ejemplo, varios arbustos perennes de zonas salinas (playas) y dunas en los desiertos tienen semillas con longevidades mayores de un año y forman banco persistente (Bowers, 1996; Bilquees y Darrell, 2001); algunas leguminosas de los desiertos,

tienen semillas de testa dura, con longevidad en el suelo al menos de dos años (Bowers, 1994); *Ferocactus wislizeni* forma un banco de semillas interanual sobreviviendo en el suelo hasta 18 meses (Bowers, 2000) y las semillas de *Acacia erioloba* pueden mantenerse viables en el suelo hasta 50 años en las sabanas africanas semiáridas (Barnes, 2001). El reclutamiento de plántulas en varias de estas especies solo ocurre cuando llueve por encima del promedio de precipitación, en ciertas épocas del año, o cuando hay una conjunción de la cantidad de precipitación y los rangos y duración de temperaturas cálidas en el verano y/o frías en el invierno. Este aumento de la longevidad puede ser adaptativo en la medida en que garantiza que cuando existan condiciones adecuadas siempre haya semillas aptas para germinar. En los lugares en los cuales hay poca predictibilidad con respecto a las condiciones ambientales se espera que las plantas produzcan semillas con gran longevidad (Silvertown y Lovett-Doust, 1993) garantizando así el reclutamiento de nuevos genotipos cuando las condiciones que favorecen los procesos de germinación y establecimiento se presenten.

La latencia de una especie puede ser un rasgo filogenético o, por el contrario, un rasgo nuevo (Baskin y Baskin, 1998). Una semilla se considera latente cuando alguna característica del embrión, endospermo o perispermo, tegumentos o testas impide la germinación. La semilla que no germina porque las condiciones ambientales no lo permiten porque falta agua, oxígeno, luz o temperaturas que permiten el metabolismo se encuentra en un estado quiescente (Baskin y Baskin, 1998). El potencial adaptativo de la presencia de latencia se expresa cuando la germinación de las semillas garantiza o mejora el reclutamiento de individuos con respecto a cuando este rasgo no existe en la especie. En algunas especies con amplios rangos de distribución o cuyas poblaciones ocurren en ambientes muy contrastantes entre sí, las semillas pueden presentar diferencias en los requerimientos para la germinación y en los procesos de latencia, lo

que caracteriza a cada población y que, junto con los parámetros demográficos, constituyen el patrón de historia de vida de una especie (Eriksson, 1989; Silvertown y Lovett-Doust, 1993). Las semillas de una misma especie son polimórficas cuando además de los distintos requerimientos germinativos y de término de latencia pueden ser caracterizadas en términos morfológicos (tamaño, forma y/o color) (Baskin y Baskin, 1998). Incluso esta variación puede darse a nivel de individuo (Silvertown, 1984; Venable y Brown, 1988; Evans y Cabin, 1995; Vázquez-Yanes *et al.*, 1997). Venable (1985) le llamó heteromorfismo para incluir a los distintos comportamientos germinativos o a los distintos morfos aunque no estén asociados entre sí. Por ejemplo, en estudios con los aquenios de las compuestas (asteráceas; Silvertown, 1984; Venable, 1985; 1987), reportan que distintos tipos de semillas, en función de su forma y tamaño, tienen distintos tipos de latencia o tan solo se reportan distintos grados de latencia entre aquenios de distintas plantas madre en la misma población (Pérez-García, 1993).

La germinación ha sido generalmente explorada desde el punto de vista fisiológico, básicamente evaluando el efecto de la temperatura y la luz en la germinación (Baskin y Baskin, 1998; Aiazzi y Argüello, 1992; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1993; Sharif-Zadeh y Murdoch, 2001; Sy *et al.*, 2001; Gasque y García-Fayos, 2003; Malcolm *et al.*, 2003). En las cactáceas principalmente se ha explorado si hay latencia o quiescencia, de qué tipo es ésta y los mecanismos que pueden romperla (León de la Luz y Domínguez-Cadena, 1991; Álvarez-Aguirre y Montaña, 1997; Nolasco *et al.*, 1997; Rojas-Aréchiga *et al.*, 1998; De la Barrera y Nobel, 2002; Benítez-Rodríguez *et al.*, 2004; Mandujano *et al.*, 2005). En contraste, poco se han explorado los efectos de caracteres como la edad, el tamaño y el origen sobre el potencial germinativo de la semilla (Mandujano *et al.*, 1997; Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000). Caracteres que permiten

explorar la longevidad, el efecto de la cosecha, efectos maternos y/o aspectos de la dinámica del reclutamiento en la especie.

Harper (1979) propuso el concepto del “sitio seguro”, que se refiere al lugar en el cual una semilla encuentra los siguientes atributos: (1) los estímulos requeridos para romper la latencia de la semilla, (2) las condiciones mínimas para que los procesos de germinación sucedan y lleguen a término exitosamente y (3) los recursos necesarios para ser consumidos durante la germinación. La interacción entre la dispersión y la abundancia y distribución de sitios seguros tiene como consecuencia una distribución espacial y temporal de las plántulas, que incide directamente en la abundancia, densidad y patrón de distribución de los individuos reclutados vía semilla, determinando así la estructura y dinámica de la población (Harper, 1979; Green, 1983; Silvertown y Lovett-Doust, 1993).

La influencia de las semillas sobre la forma y el área en la cual las poblaciones están establecidas son procesos que están siendo investigados (Negrón-Ortiz *et al.*, 1996; Price y Marshall, 1999; Rees *et al.*, 2001). La dispersión es preponderante en términos del tamaño de la semilla, muchas semillas aumentan la probabilidad de dispersión y pocas semillas la disminuyen. Se ha probado que existe una disyuntiva entre producir muchas semillas de pequeño tamaño o pocas semillas de mayor tamaño (Harper, 1979; Howe y Smallwood, 1982; Venable y Brown 1988; Venable, 1992). Aparentemente, las semillas más grandes producen, a su vez, plántulas de mayor tamaño, las cuales tienen una mayor supervivencia en condiciones de estrés hídrico y sombreado (Willson, 1993; Leishman y Westoby, 1994; Jordano, 1995; Westoby *et al.*, 1996; Mandujano *et al.*, 1998; Eriksson y Jakobsson, 1999; Kidson y Westoby, 2000). Una posible disyuntiva en especies cuyas plántulas están en ambientes estresantes podría ser que las probabilidades de

encontrar un sitio seguro disminuyan si las semillas son capaces de dar origen a plántulas robustas, puesto que las semillas de mayor tamaño tienen dispersión a cortas distancias o se producen en menor número.

Además del tamaño y número de semillas, debemos sumar la respuesta germinativa variable en el tiempo y en el espacio como una característica que afecta el mantenimiento de las poblaciones y que obedece a factores históricos, ecológicos, fisiológicos, morfológicos y genéticos (Baskin y Baskin, 1998). El peso que tiene cada uno de estos factores para explicar la heterogeneidad fisiológica cambia al considerar las categorías de agrupación de los individuos a nivel población, especie, género, orden y familia (West-Eberhard, 1989). Cuando esta variación la genera un mismo genotipo, al producir más de una alternativa morfológica, de estado fisiológico y/o comportamiento en respuesta a condiciones ambientales, se nombra plasticidad fenotípica y puede ser considerada en sí misma un carácter sujeto a evolución (West-Eberhard, 1989). En algunos ambientes se puede favorecer el mantener una gran capacidad plástica o, por el contrario, se limita o anula ésta capacidad. Por ejemplo, la plasticidad fenotípica de las especies de cultivos aumenta con respecto al de poblaciones silvestres pues el hombre selecciona, a lo largo del tiempo, una respuesta notable y rápida al aumento en la disponibilidad de agua y/o nutrientes, a diferencia de las poblaciones silvestres que tienden a responder en menor medida o con mayor lentitud a cambios ambientales pues la selección actúa en contra de afectar caracteres que disminuyen directamente la adecuación de la población cuando las condiciones son inadecuadas (Schlichting y Levin, 1988; 1990).

Evans y Cabin (1995) proponen que si las diferencias entre los requerimientos para la germinación y posteriores a la germinación tienen base genética, entonces los rasgos

potencialmente adaptativos entre la germinación y la post germinación deben evolucionar correlacionados. Es por esto que es necesario conocer la relación de la semilla con respecto a los escenarios en los cuales tiene posibilidades de germinar y así poder responder si tiene compromisos establecidos con su historia post germinación. En este caso sería posible que las semillas de distintos sitios de origen, edades o tamaños germinen de manera distinta aunque compartan las mismas condiciones ambientales. Es decir, que la respuesta germinativa esté condicionada por los caracteres encontrados en cada ambiente, lo cual favorecerá en cada población determinado “tipo” de semilla que germine mejor en la población en la cual es producida (Evans y Cabin, 1995; Allen y Meyer, 1998; Cabin y Marshall, 2000; Cabin *et al.*, 2000).

Si las poblaciones de una misma especie tienen distintas condiciones y se seleccionan distintos caracteres o rangos de variación de los mismos en cada una de ellas, y al transplantar a los individuos de cada población a otra población distinta, los individuos disminuyen su adecuación con respecto a la que tienen en la población de origen, estas características pueden ser descritas como adaptaciones locales (West-Eberhard, 1989). De ahí la importancia de explorar el potencial germinativo en poblaciones cercanas o incluso a nivel intrapoblacional, pues el origen de la semilla es una variable que puede afectar directamente su desempeño. En cada población puede favorecerse un diferente tipo de semilla como resultado de adaptación o como resultado de plasticidad. Lo que determina que un fenotipo sea más exitoso puede deberse, por ejemplo, a que la dinámica del reclutamiento es distinta entre poblaciones, e incluso, porque las condiciones físicas a las cuales están sujetos los individuos en las etapas iniciales de su ciclo de vida sean distintas, resultando en caracteres de la semilla que difieren significativamente en respuesta a las presiones selectivas del ambiente. Las diferencias en los caracteres o en el intervalo de respuesta

de los mismos pueden cambiar al enfrentar otras condiciones ambientales, si es así, se considera que este comportamiento es plástico, definido como la variación inducida por el ambiente en la forma, el comportamiento, la fisiología y/o la secuencia de módulos producida por los organismos en un particular estadio de crecimiento (West-Eberhard, 1989). En contraste, si estas diferencias en las semillas entre sitios de origen se han establecido como adaptaciones locales, la diferencia entre los caracteres de la semilla o sus rangos de respuesta no se modifican al enfrentar condiciones ambientales distintas a las que imperan en el lugar de donde son originarias o si se modifican, lo hacen disminuyendo su desempeño con respecto al que tienen en el lugar de donde son originarias (Hangelbroek *et al.*, 2003).

El objetivo de este trabajo fue evaluar si el potencial germinativo de *Opuntia rastrera* Weber, el nopal rastrero, una cactácea clonal que presenta historia de vida contrastante en dos poblaciones cercanas, es distinto dependiendo de la edad de la semilla, el origen de la semilla y los ambientes en los cuales podría encontrarse a las semillas. Las dos poblaciones de nopal rastrero se encuentran en el Desierto Chihuahuense, en la Reserva de la Biósfera de Mapimí. Una de las poblaciones se ha nombrado la nopalera, en ella, *O. rastrera* es la especie dominante (Montaña y Breimer, 1988), su densidad promedio es de miles de adultos por hectárea y el reclutamiento de nuevos individuos es principalmente clonal, en este ambiente la presencia de plántulas es preferente bajo la sombra de *Jatropha dioica* (Mandujano *et al.*, 1998). La otra población se ha nombrado el pastizal, en él, la especie dominante es *Hilaria mutica* (Montaña y Breimer, 1988), la densidad promedio de la población de *O. rastrera* en este sitio es del orden de centenares de adultos por hectárea y el reclutamiento de nuevos individuos es primordialmente vía semilla bajo la sombra de los macollos de este pasto (Mandujano *et al.*, 1998). En ambas poblaciones hay áreas de terreno sin vegetación, a estas zonas se les denomina peladeros y se llegan a encontrar

individuos, de nopal rastrero, muy aislados en ellas. Mandujano y colaboradores (1998) reportan que el establecimiento de las plántulas en los distintos sitios no depende de su potencial germinativo (es el mismo, utilizando plántulas obtenidas de semillas de 1 año de edad) sino de la presión de herbivoría y su interacción con nodrizas que generan ambientes favorables. Asimismo, se tiene información sobre la dispersión de las semillas en ambos ambientes (Mandujano *et al.*, 1997) y sobre el tamaño y la dinámica del banco de semillas (Montiel y Montaña, 1999 y 2003). De la información contenida en estos trabajos, se muestran diferencias muy claras: los frutos son removidos en ambas poblaciones por aves y mamíferos medianos (coyotes y venados principalmente) más rápidamente en el pastizal donde la densidad es menor. La lluvia de semillas es 8.5 veces más grande en la nopalera que en el pastizal, la remoción de semillas por roedores es la principal causa en la nopalera mientras en el pastizal es equivalente la remoción por roedores, aves y hormigas y, finalmente, el banco efectivo de semillas es 6 veces más grande en la nopalera que en el pastizal. A pesar de que en la nopalera se produce una mayor cantidad de semillas por adulto que en el pastizal, el reclutamiento vía semilla es mucho mayor en este último sitio. Este reclutamiento diferencial podría deberse a algún tipo de selección de las semillas para germinar en el sitio del cual son originarias o a que sin importar el origen, uno de los ambientes esté proveyendo condiciones que favorecen una mayor germinación. Además, podría estar influido por el potencial germinativo de semillas de distintas edades si pierden viabilidad o modifican su preferencia en los requerimientos de germinación.

Un experimento de jardín común fue diseñado para probar si hay adaptación local en el potencial germinativo de las dos poblaciones. Se simularon los ambientes bajo los cuales hay reclutamiento de plántulas en cada sitio: la sombra bajo macollos de *Hilaria mutica* en el pastizal, la sombra bajo *Jatropha dioica* en la nopalera y también incluimos la exposición total del peladero.

Además en condiciones de laboratorio controladas se probó si el potencial en la respuesta germinativa se mantiene igual entre edades y orígenes de la semilla en condiciones de luz, temperatura, humedad y sustrato reportadas ideales para la germinación de opuntias. Las semillas usadas en este experimento fueron pesadas para conocer si había alguna relación entre la masa de la semilla y su probabilidad de germinación, intentando evaluar de esta manera si había alguna expresión del tamaño de la semilla que explicara las posibles diferencias en la germinación entre sitios de origen y edades.

Comparando la respuesta germinativa de ambos experimentos se evalúa finalmente el efecto del sitio de origen, la edad y los ambientes, en el potencial germinativo de la especie en la Reserva de la Biósfera de Mapimí.

Objetivo general

Determinar si hay adaptación local en el potencial germinativo entre dos poblaciones (nopalera y pastizal) de *Opuntia rastrera* Weber.

Objetivos particulares

- Evaluar el efecto de la edad en el potencial germinativo de *Opuntia rastrera*.
- Evaluar el efecto del sitio de origen en el potencial germinativo de *Opuntia rastrera*.
- Evaluar el efecto de la luz en el potencial germinativo de *Opuntia rastrera*.
- Conocer si la masa de la semilla afecta la probabilidad de germinación de *Opuntia rastrera*.

MATERIAL Y MÉTODOS

Sitio de Estudio

La nopalera y el pastizal son dos tipos de vegetación contiguas, localizadas en el gradiente de la bajada Noroeste del cerro San Ignacio, ubicado en la Zona de Protección Forestal y Reserva Integral de la Biósfera y Refugio Faunístico Mapimí (INE-Semarnat, 2003). La extensión de la Reserva incluye parte de los Estados de Coahuila, Durango y Chihuahua (20,000 hectáreas localizadas entre los 26°29' y 56°52' de latitud norte y los 103°58' y 103°32' longitud oeste), lugar en el cual se forma el Bolsón de Mapimí y donde se encuentra el Laboratorio del Desierto del Instituto de Ecología, A. C. (en el texto nos referiremos al sitio de estudio como Reserva de la biósfera de Mapimí). La temperatura media anual es de 20 °C y la precipitación media anual de 270 mm (Montaña, 1990).

La vegetación de la nopalera está formada por tres estratos: uno de hasta 2 m dominado por *Larrea tridentata*, otro de hasta 80 cm dominado por *Opuntia rastrera* y un último estrato de hasta 30 cm conformado por herbáceas (Montaña, 1990). En esta población la densidad de *O. rastrera*, en promedio, es de 3562 individuos adultos y 12 juveniles por hectárea (Mandujano *et al.*, 1998). En el pastizal, la especie dominante es un pasto amacollado, *Hilaria mutica*, con presencia aislada de elementos arbustivos como: *Prosopis glandulosa*, *Suaeda nigrescens* y *Atriplex canescens* (Montaña, 1990); se presentan también especies suculentas como *O. violacea*, *O. rastrera*, *O. schotii* y *O. leptocaulis* quienes representan el 40% de las especies suculentas encontradas y quienes, junto a *Echinocereus merckerii*, *Ferocactus hamatacanthus*, *Mammillaria*

heyderi, *Coryphantha cornifera* y *C. macromeris* son las cactáceas que podemos encontrar en este ambiente (Golubov *et al.*, 2000). En el pastizal *O. rastrera* disminuye drásticamente su densidad con respecto a la nopalera, en donde es la especie dominante, y presenta únicamente, en promedio, 103 adultos y 94 juveniles por hectárea (Mandujano *et al.*, 1998).

Mandujano *et al.* (1998) reportaron casi nulo reclutamiento vía sexual en la nopalera donde es principalmente clonal a través de la caída de pencas (cladodios), en contraste, en el pastizal el reclutamiento prevalente es vía sexual.

Especie de estudio

Opuntia rastrera Weber es endémica del desierto Chihuahuense, distribuyéndose desde el centro de México en San Luis Potosí hasta el norte del país, creciendo generalmente en las planicies. Pertenece a la serie Phaeacanthae Britton et Rose, subgénero *Opuntia*, subfamilia Opuntioideae. La planta está formada por artículos aplanados, circulares a obovados de hasta 20 cm de diámetro o más, los cuales pueden formar largas cadenas extendiéndose sobre el suelo o arbustos más compactos (Foto 1). Tiene espinas blancas con base oscura, la más larga de 4 cm de longitud, varias en cada aréola y glóquidas amarillas (ahuates). Las flores son amarillas a rosas, perfectas, con estigma y pericarpelo verdes (Foto 2). La floración es en primavera y los frutos maduran en el verano, verdes al principio y púrpuras al madurar, el fruto es ácido y obovado (Bravo-Hollis, 1978; Mandujano *et al.*, 1996). Las semillas son típicas del género *Opuntia*, de color blanco cremoso con un arilo prominente, tienen latencia fisiológica, sugiriendo que esta especie forma banco de semillas (Mandujano *et al.*, 2005). Las plántulas desarrollan un primer artículo cilíndrico y pubescente, la pubescencia es blanca y larga lo cual protege al individuo de una

extrema exposición a la radiación (Mandujano y Aguilar-Morales, obs. personales; Foto 3). El reclutamiento vía sexual en la especie es bajo y el mayor aporte es vía clonal por medio de artículos que caen y enraizan formando otro individuo (Mandujano *et al.*, 2001). La tuna es un importante recurso para aves, roedores y mamíferos de mayor tamaño del desierto (Mandujano *et al.*, 1997; Montiel y Montaña, 1999).

Las semillas

Las semillas usadas en los experimentos fueron cosechadas anualmente de tunas maduras de casi cien plantas diferentes, en cada uno de los lugares de origen (nopalera y pastizal). Los frutos se cosecharon a mediados del verano (agosto) desde el año 1990 hasta el año 2000. Las semillas se extrajeron, se limpiaron en agua para quitar los restos de pulpa, se secaron a temperatura ambiente sobre papel secante y se fueron almacenando en bolsas de papel a la sombra a temperatura ambiente en la Ciudad de México.

Para la nopalera se obtuvieron semillas de 12, 10, 8, 7, 6, 5, 4 y 2 años de edad, correspondientes a los años de cosecha 1990, 1992, 1994, 1995, 1996, 1997, 1998 y 2000, respectivamente. En el pastizal las semillas disponibles fueron de 10, 8 y 7 años de edad de los años de cosecha 1992, 1994 y 1995, respectivamente. La falta de cosechas de pastizal fue debido a la pobre producción de frutos, lo que no permitió una colecta adecuada para todos los años.



Foto 1. Planta de *Opuntia rastrera* en la cual se observan los artículos aplanados, circulares a obovados, formando un arbusto relativamente compacto. Foto: M. C. Mandujano.



Foto 2. Flor de *Opuntia rastrera*, amarilla con estigma verde y visitante floral. Foto: M. C. Mandujano.



Foto 3. Plántulas de *Opuntia rastrera*, en las cuales se nota la pubescencia en los primeros artículos, así mismo su forma cilíndrica. Foto: M. C. Mandujano.



Foto 4. Caja de sombra, ERFA 43%, que cubría en su totalidad al contenedor plástico, en el cual se encontraban las macetas de celulosa donde se colocaron las semillas. Foto: G. Aguilar.

1. Potencial germinativo de *Opuntia rastrera* en tres ambientes simulados: la nopalera, el pastizal y el peladero.

El vivero en el que se estableció el experimento de germinación en donde se simularon las condiciones de la nopalera, el pastizal y el peladero, se encuentra en la Reserva de la biósfera de Mapimí, Durango; a cielo abierto y con exclusión de herbívoros-granívoros. Está aproximadamente a 1 km al NE de las poblaciones de origen de las semillas.

Las condiciones físicas de cada ambiente se simularon por medio de tres tipos de cajas de sombra. Cada tipo limitó la radiación fotosintéticamente activa en distinta medida; creando tres hábitats con distinta exposición a la radiación, temperatura y evaporación al interior de las mismas. Particularmente la condición nopalera simuló las condiciones ambientales debajo de *Jatropha dioica*; la nodriza principal en este sitio. La condición pastizal simuló el ambiente bajo *Hilaria mutica*; la nodriza del sitio; y el peladero a los espacios abiertos. Las cajas se implementaron con cubos de estructura de madera, forrados con malla para sombra: una capa de malla, 43% extinción de la radiación fotosintéticamente activa (ERFA 43%); doble capa de malla, 70% de extinción de la radiación fotosintéticamente activa (ERFA 70%); y sin malla, 0% de extinción de la radiación fotosintéticamente activa (ERFA 0%). Cada tipo corresponde a la simulación de la nopalera, el pastizal y el peladero, respectivamente. Esto se hizo siguiendo la metodología usada por Mandujano (1995) y Palleiro (2001).

1.1 Nopalera y Pastizal

El diseño del experimento es un factorial de $2 \times 3 \times 3$; el factor sitio de origen de las semillas con dos niveles: nopalera y pastizal; el factor edad de la semilla con tres niveles: 10, 8 y 7 años; y el factor luz con tres niveles de extinción de la radiación fotosintéticamente activa: 70%, 43% y 0%.

1.2 Nopalera

El diseño del experimento es un factorial de 7×3 ; el factor edad de la semilla con siete niveles: 12, 10, 8, 7, 6, 5 y 4 años; y el factor luz con tres niveles de extinción de la radiación fotosintéticamente activa: 70%, 43% y 0%.

En ambos experimentos, 6 macetas de celulosa de $8 \times 8 \times 8$ cm, se enterraron en un contenedor de plástico de $25.5 \times 29 \times 13$ cm. Cada contenedor y macetas contenían tierra cernida de la nopalera, formando una cama de tierra, de altura uniforme, afuera de las macetas y en su interior (Figura 1). Las macetas interiores se usaron para evitar que durante el experimento, las semillas de distintas edades o sitios de origen se mezclaran, debido a los riegos y al viento, y no pudiéramos mantener la identidad de cada semilla y/o plántula al registrar los datos. Cada maceta se dividió longitudinalmente con una hoja de metal y en cada una se colocaron 20 semillas de una misma edad, 10 de cada origen en cada mitad de la maceta en los casos en los que contábamos con semillas de la nopalera y el pastizal: 10, 8 y 7 años (Figura 1). En los casos en los que solo contábamos con semillas de la nopalera: 12, 6, 5 y 4 años, se colocaron 20 semillas en cada maceta, en parejas de edades, 10 de cada edad en cada mitad, 6-12 y 5-4 (Figura 1). Sesenta contenedores plásticos fueron distribuidos regularmente en el vivero (12×8 m) y se les asignó aleatoriamente el tratamiento de exposición a la radiación, veinte réplicas por tratamiento. Cada

caja de sombra (ERFA 43% y ERFA 70%) cubría cada contenedor de plástico hasta el suelo (Foto 4).

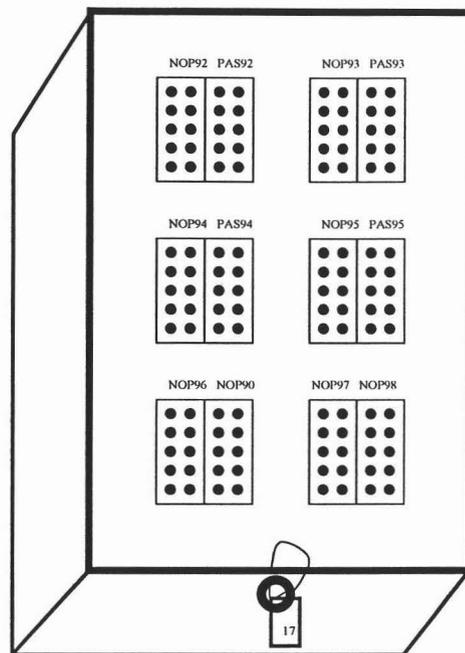


Figura 1. Esquema que representa un contenedor de plástico con 6 macetas de celulosa (jiffy pots) en su interior y en cada maceta 20 semillas. Las leyendas son las siguientes: Nop y Pas, indican el sitio de origen nopalera o pastizal. Los años de cosecha indican la edad de la semilla, 92, diez años de edad; 93, nueve años de edad; 94, ocho años de edad; 95, siete años de edad; 96, seis años de edad; 90, doce años de edad; 97, cinco años de edad y 98, cuatro años de edad.

En la unidad experimental había semillas de nueve años de edad correspondientes al año de cosecha 1993, estas semillas ya habían sido puestas a germinar con anterioridad y estaban

contaminadas por hongos, al examinar posteriormente las semillas, notamos que muchas solo eran las testas ya vacías. Debido a su distinta condición inicial, las semillas de ésta edad fueron excluidas del experimento. Los análisis basados en el diseño original se presentan en el apéndice 1.

El experimento inició el 8 de diciembre de 2001 y finalizó el 8 de febrero de 2003; durante los primeros 5 meses, las macetas se regaron cada 15 días y a partir de mayo de 2002 los riegos se hicieron cada tercer día. El experimento duró un año pues no era deseable sesgar la germinación de las semillas a una época del año. Los riegos se hicieron hasta el anegamiento para mantener el suelo aproximadamente a capacidad de campo, la cantidad de agua por contenedor fue de 1437.5 ml, 1225 ml y 1112.5 ml para cada uno de los tratamientos de extinción de la radiación 0%, 43% y 70%, respectivamente; las cantidades son diferentes entre sí pues la evaporación en cada tratamiento era distinta. Esta cantidad de agua se determinó con un experimento piloto. La germinación se registró cada dos meses hasta el término del experimento.

Los datos (proporción de semillas germinadas) no se pudieron normalizar. La comparación de las medias de germinación entre edades, orígenes y tratamientos de extinción de la radiación en el caso de la nopalera versus pastizal, y entre edades y tratamientos de extinción en el caso de la nopalera, se llevó a cabo ajustando modelos lineales con el programa GLIM [$n = \log(\mu/n-\mu)$], función *logit*, suponiendo que los datos tenían distribución del error binomial (Crawley, 1993). Las significancias de las diferencias entre los niveles de un factor se determinaron mediante contrastes usando el estadístico *t* (Crawley, 1993). En el caso de la edad, los contrastes se realizaron para los pares que gráficamente (valor promedio de germinación ± 1 e.e.) se separaban

como grupos distintos. Una vez corroborado si no eran diferentes entre sí, se formaron tres grupos; los tres grupos resultantes se sometieron nuevamente a un ajuste del modelo lineal con error binomial y finalmente se hicieron contrastes entre ellos, confirmando si las diferencias entre los grupos eran significativas. Agrupar las edades que no tenían germinación diferente fue útil para identificar claramente a las que sí diferían y establecer un gradiente de germinación. También se realizó una regresión lineal que nos permitiera conocer si disminuye el potencial germinativo con el envejecimiento.

2. Potencial germinativo de *Opuntia rastrera* en cámara de ambiente controlado.

Las semillas de *Opuntia rastrera* se pusieron a germinar sobre un sustrato de tierra negra - tepojal 1:1 en frascos de vidrio regados a capacidad de campo y cerrados herméticamente, los cuales se colocaron en una cámara ambiental (Modelo G30; Conviron Winnipeg, Manitoba, Canadá), a 28 °C temperatura constante y un fotoperiodo de 12 h (6 lámparas, 2.57 μmol), durante 8 meses (junio 2002 - marzo 2003). Esta condición de temperatura y fotoperiodo están reportados como universales para promover la germinación de opuntias, también se recomienda mantener el experimento durante tres meses pues hay especies de muy lenta germinación (Potter, 1984; Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000; Mandujano *et al.* 2005). El experimento se condujo por 8 meses y finalizó un mes después de no haber registros de germinación.

2.1 Nopalera y Pastizal

El diseño del experimento es un factorial de $2 \times 3 \times 2$; el factor sitio de origen con dos niveles: nopalera y pastizal; el factor edad de la semilla con tres niveles: 10, 8 y 7 años; y el factor luz con dos niveles: fotoperiodo 12 h y oscuridad total.

2.2 Nopalera

El diseño del experimento es un factorial de 8×2 ; el factor edad de la semilla con ocho niveles: 12, 10, 8, 7, 6, 5, 4 y 2 años; y el factor luz con dos niveles: fotoperiodo 12 h y oscuridad total.

En ambos experimentos, cada semilla fue pesada y colocada, individualmente, en una solución acuosa de captán (fungicida) al 1%. Las semillas de peso conocido con la misma edad y origen ($n = 560$), se sembraron en los frascos descritos anteriormente ($n = 14$, 40 semillas por frasco), siguiendo un orden determinado para no perder el registro de cada una. Aleatoriamente, siete frascos de cada tratamiento, mismo origen y edad, fueron cerrados con papel aluminio para evitar el paso de la luz al interior del frasco y siete sin envoltura. Los frascos fueron colocados en la cámara de ambiente controlado. En total se tuvieron 7 réplicas por cada edad, origen y condición de luz. Los frascos se revisaron cada tres meses. Las semillas germinadas se extraían del frasco y éste se volvía a llevar a la cámara ambiental. Los frascos en condición de oscuridad eran revisados bajo luz verde (550-600 nm) inerte para las semillas, en un cuarto oscuro.

Los datos (proporción de semillas germinadas) no se pudieron normalizar. La comparación de las medias de germinación entre edades, orígenes y condición lumínica en el caso de la nopalera versus pastizal, y entre edades y condición lumínica en el caso de la nopalera, se llevó a cabo ajustando modelos lineales con el programa GLIM [$n = \log(\mu/n-\mu)$], función *logit*, suponiendo que los datos tenían distribución del error binomial (Crawley, 1993). Las significancias de las

diferencias entre los niveles de un factor se determinaron mediante contrastes usando el estadístico t (Crawley, 1993). En el caso de la edad, los contrastes se realizaron para los pares que gráficamente (valor promedio de germinación ± 1 e.e.) se separaban como grupos distintos. Una vez corroborado si no eran diferentes entre sí, se formaron tres grupos; los tres grupos resultantes se sometieron nuevamente a un ajuste del modelo lineal con error binomial y finalmente se hicieron contrastes entre ellos, confirmando si las diferencias entre los grupos eran significativas. Agrupar las edades que no tenían germinación diferente fue útil para identificar claramente a las que sí diferían y establecer un gradiente de germinación. También se realizó una regresión lineal que nos permitiera conocer si disminuye el potencial germinativo con el envejecimiento.

La masa de las semillas entre sitios y/o edades también se comparo ajustando un modelo lineal generalizado ($y = A, B, A*B$, nopalera contra pastizal y $y = A$, nopalera; JMP, SAS Institute, 1995). La distribución de la masa entre edades, en el caso de la nopalera, se analizó con una regresión relacionando la precipitación promedio del año anterior al año de cosecha (datos estación Reserva de la biósfera de Mapimí) con el peso promedio de la semilla. Además se hizo un análisis usando como variable independiente la masa promedio anual de la semilla y como variable dependiente la germinación promedio de cada edad para saber si la masa de la semilla está correlacionada con la germinación. Adicionalmente se realizó una regresión para todo el grupo de semillas. Ya que la unidad experimental era el frasco, en el análisis, la variable independiente era el peso promedio de las semillas y la variable dependiente la germinación promedio, en ambos casos por frasco ($n = 77$). En este análisis se agrupó como un solo conjunto a los distintos sitios de origen y edades, pues el objetivo fue probar si el tamaño de la semilla afectaba su germinación.

RESULTADOS

1. Potencial germinativo de *Opuntia rastrera* en tres ambientes simulados: la nopalera, el pastizal y el peladero.

1.1 Nopalera y pastizal

La germinación promedio del experimento fue de 41.38% y el modelo fue significativo ($\chi^2 = 859.1$, g.l. = 17, $P < 0.0001$). La proporción de germinación entre los distintos tratamientos de luz difirió significativamente ($\chi^2 = 716.3$, g.l. = 2, $P < 0.0001$). La germinación de las semillas en distintas condiciones de exposición a la radiación fue mayor en los tratamientos de menor exposición (Figura 2) y difirieron significativamente entre ellos (Cuadro 1). El promedio de germinación disminuyó al aumentar la radiación (Figura 2).

Cuadro 1. Valores de las pruebas de contraste entre las proporciones de germinación de *Opuntia rastrera* en tres tratamientos de luz. $N = 20$ (cajas con 30 semillas de origen nopalera o pastizal). Los grados de libertad (g.l.) se calcularon como $n_1 + n_2 - 2$.

Contraste	<i>t</i>	g.l.	<i>P</i>
ERFA 43% vs. 70%	4.23	238	<0.0030
ERFA 70% vs. 0%	22.74	238	<0.0001
ERFA 43% vs. 0%	19.57	238	<0.0001

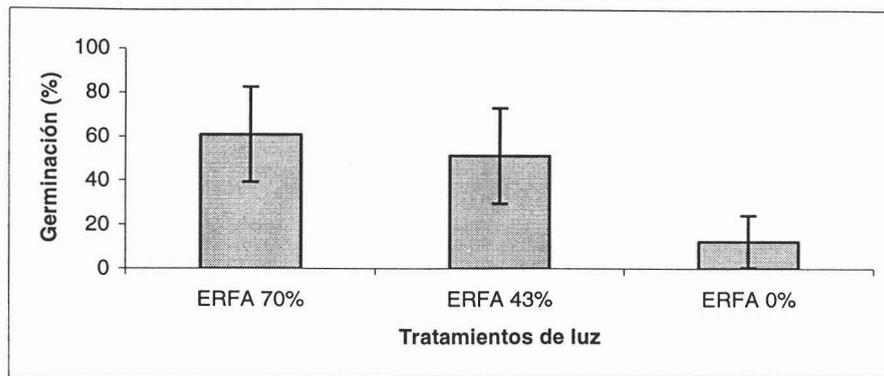


Figura 2. Promedio de germinación (\pm desviación estándar) de *Opuntia rastrera* en tres tratamientos de luz. ERFA = extinción de la radiación fotosintéticamente activa.

La germinación fue significativamente diferente entre las semillas de orígenes nopalera y pastizal ($\chi^2 = 36.77$, g.l. = 1, $P < 0.0001$). Las semillas de la nopalera germinaron mejor (45.88%, promedio entre tratamientos de luz y edades) que las de pastizal (36.88%, promedio entre tratamientos y edades) (Figura 3). Esta relación se cumplió en cada uno de los 3 tratamientos de exposición a la radiación comportándose de la misma forma las semillas de ambos sitios de origen, por lo que la interacción no fue significativa ($\chi^2 = 1.71$, g.l. = 2, $P = 0.424$; Figura 4). No sucedió lo mismo al comparar el origen de la semilla y la proporción de su germinación entre las edades, aunque son las de nopalera las que germinaron más en todos los años (48.33%, 55.66% y 33.66% vs. 40.83%, 39.16% y 30.66% en pastizal, 10, 8 y 7 años de edad, respectivamente), en la nopalera las semillas de 8 años germinaron más y en el pastizal las semillas de 10 años germinaron mejor disminuyendo la germinación con la edad, por ello la interacción entre edad y origen fue significativa ($\chi^2 = 15.22$, g.l. = 2, $P = 0.0005$) (Figura 5).

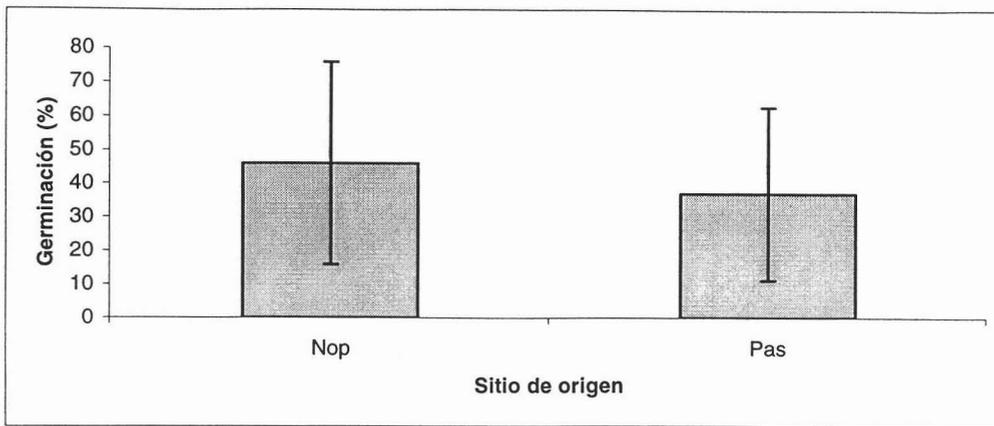


Figura 3. Promedio de germinación (\pm desviación estándar) de *Opuntia rastrera* de los sitios de origen: nopalera y pastizal.

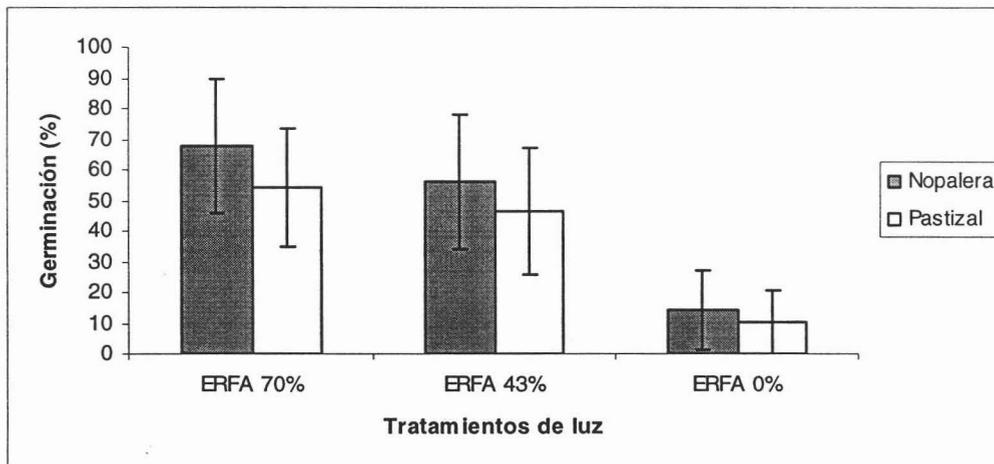


Figura 4. Promedio de germinación (\pm desviación estándar) de *Opuntia rastrera* de los sitios de origen nopalera y pastizal en tres tratamientos de luz. ERFA = extinción de la radiación fotosintéticamente activa.

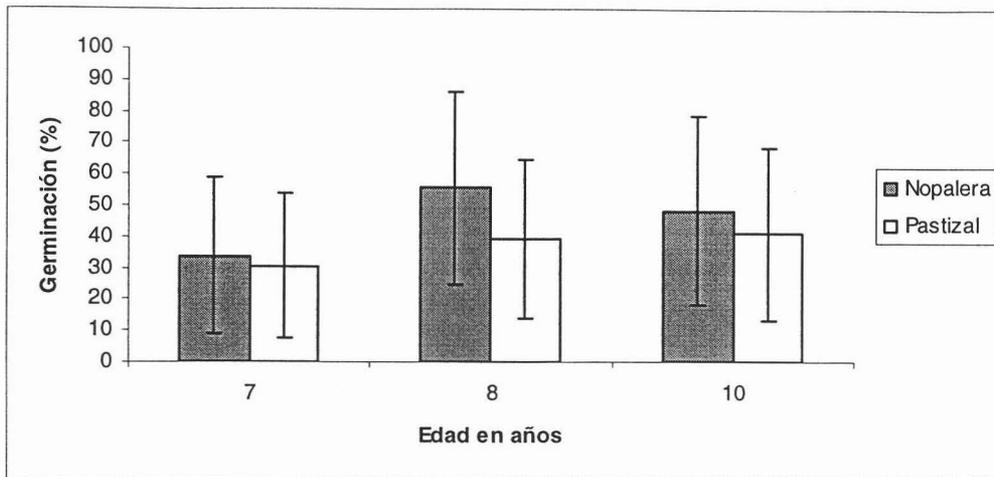


Figura 5. Promedio de germinación (\pm desviación estándar) de *Opuntia rastrera* de los sitios de origen nopalera y pastizal en 3 edades.

La edad de las semillas fue un factor significativo ($\chi^2 = 81.22$, g.l. = 2, $P < 0.0001$; Figura 5). Las semillas de 8 años de edad son las que germinaron más, 47.41% y las de 7 años de edad las que germinaron menos 32.16%, esta diferencia fue significativa (Cuadro 2) y la diferencia entre la germinación de semillas de 8 años de edad (47.41%) y semillas de 10 años (44.58%) también fue significativa (Cuadro 2). La germinación aumentó con la edad y la relación fue significativa ($F = 8.0057$, g.l. = 359, $P = 0.0049$, Figura 6). Al comparar el comportamiento de la edad entre tratamientos de extinción de la radiación fotosintéticamente activa la interacción no resultó significativa ($\chi^2 = 3.37$, g.l. = 4, $P = 0.496$; Figura 7); de igual manera que al evaluar la edad independientemente, en cada uno de los tratamientos ERFA las semillas de 8 y 10 años germinaron más y las de 7 años menos.

Cuadro 2. Valores de las pruebas de contraste entre las proporciones de germinación de *Opuntia rastrera* en tres edades (10, 8 y 7 años). $N = 20$ (cajas con 10 semillas de origen nopalera o pastizal). Los grados de libertad (g.l.) se calcularon como $n_1 + n_2 - 2$.

Contraste	<i>t</i>	g.l.	<i>P</i>
8 vs. 10	4.04	238	<0.0007
7 vs. 8	7.59	238	<0.0001
7 vs. 10	3.67	238	0.0003

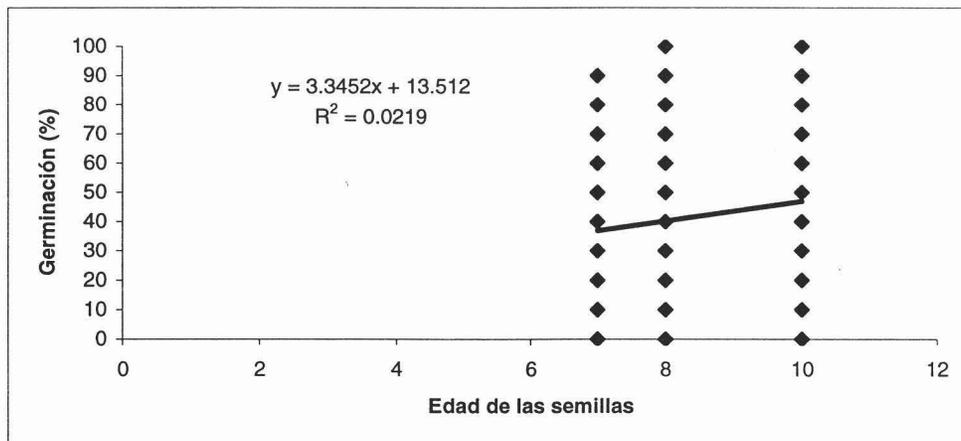


Figura 6. Germinación de *Opuntia rastrera* en relación a la edad de la semilla (años).

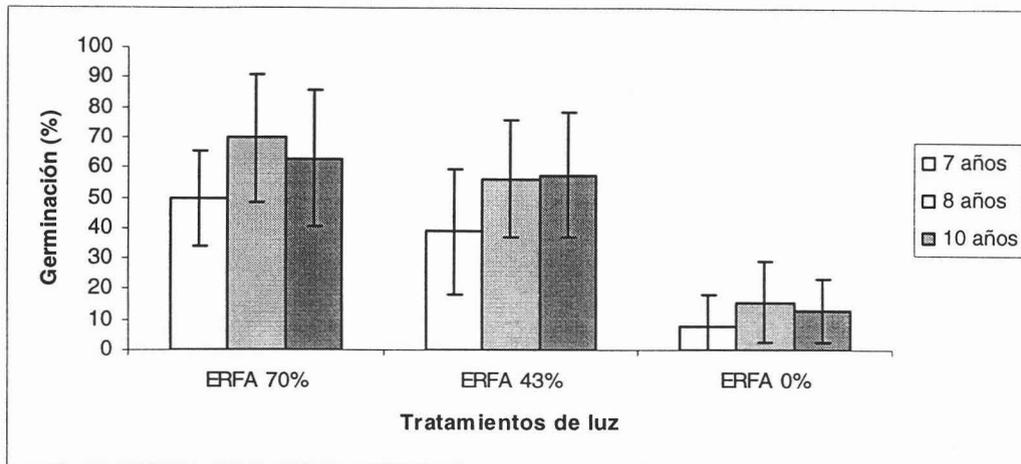


Figura 7. Promedio de germinación (\pm desviación estándar) de *Opuntia rastrera* de tres edades en tres tratamientos de luz. ERFA = extinción de la radiación fotosintéticamente activa.

La interacción entre tratamiento, origen y año no fue significativa ($\chi^2 = 4.54$, g.l. = 4, $P = 0.337$) indicándonos que no se modificó la proporción de la germinación respecto a los comportamientos establecidos por cada una de las variables independientemente unas de otras.

1.2 Nopalera

En el caso de la nopalera con semillas de 7 edades diferentes para un rango de 9 años (cosechas de 1990, 1992, 1994, 1995, 1996, 1997 y 1998); la germinación promedio fue 42.54%. El modelo fue significativo ($\chi^2 = 991.6$, g.l. = 20, $P < 0.0001$). El efecto del tratamiento de luz en la proporción de germinación fue significativo ($\chi^2 = 848.2$, g.l. = 2, $P < 0.0001$; Figura 8). Siendo mayor en el tratamiento en el cual hay una menor exposición a la radiación (70% ERFA,

germinación promedio de 62.14%) y menor en el tratamiento que está expuesto a la radiación total (0% ERFA, germinación promedio de 13.07%). Las diferencias en la germinación de cada uno de los tratamientos entre sí fueron significativas (Cuadro 3).

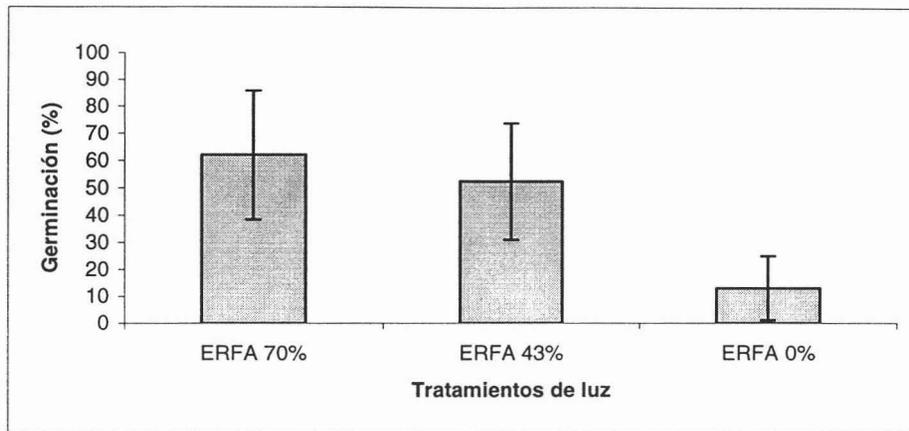


Figura 8. Promedio de germinación (\pm desviación estándar) de *Opuntia rastrera* de origen nopalera en tres tratamientos de luz. ERFA = extinción de la radiación fotosintéticamente activa.

Cuadro 3. Valores de las pruebas de contraste entre las proporciones de germinación de *Opuntia rastrera* en tres tratamientos de luz. $N = 20$ (cajas con 70 semillas de origen nopalera).

Los grados de libertad (g.l.) se calcularon como $n_1 + n_2 - 2$.

Contraste	<i>t</i>	g.l.	<i>P</i>
ERFA 43% vs. 70%	3.91	278	0.0001
ERFA 70% vs. 0%	24.85	278	<0.0001
ERFA 43% vs. 0%	21.92	278	<0.0001

La diferencia en la proporción de la germinación entre las distintas edades fue significativa ($\chi^2 = 109.5$, g.l. = 6, $P < 0.0001$; Figura 9). Las semillas de 8 y 10 años de edad tuvieron el mayor porcentaje de germinación: 55.66% y 48.33%, respectivamente y las semillas de 4 y 7 años de edad tuvieron la menor germinación: 36.16% y 33.66%, respectivamente. Las semillas de 12 años de edad germinaron en mayor proporción que las de 4 y 7 años (37.50%) y junto a semillas de 6 años de edad (41.16%) forman un conjunto que no difirió significativamente en sus promedios de germinación (grupo *a*). No hubo diferencia significativa entre la germinación de semillas de 10 y 5 años de edad (48.33%, 45.33%, grupo *b*) y hay un significativo aumento en la probabilidad de germinar si tienen 8 años (55.66%, Cuadro 4). Las semillas de 6 años de edad no difirieron significativamente en su germinación (41.16%) de las de 5 años, conformando un grupo intermedio entre la edad de mejor germinación y las edades que peor germinaron (grupo *c*, Figura 9). La regresión lineal que realizamos a los datos de germinación por edad indicó un pequeño aumento en la germinación al envejecer la semilla pero la relación no fue significativa ($F = 0.6125$, g. l. = 419, $P = 0.4343$; Figura 10). La interacción entre la edad y el tratamiento de luz también fue significativa ($\chi^2 = 33.95$, g.l. = 12, $P = 0.0006$; Figura 11) pues el tratamiento de exposición total a la radiación (0% ERFA) difirió en el patrón de germinación, sobre todo en las edades más pequeñas.

Cuadro 4. Valores de las pruebas de contraste entre las proporciones de germinación de *Opuntia rastrera* en siete edades. $N = 20$ (cajas con 10 semillas de origen nopalera). Los grados de libertad (g.l.) se calcularon como $n_1 + n_2 - 2$.

Contraste	<i>t</i>	g.l.	<i>P</i>
10 vs. 8	2.540	118	0.0123
10 vs. 6	2.494	118	0.014
8 vs. 6	5.006	118	<0.0001
8 vs. 5	3.573	118	0.0005
4 vs. 5	3.225	118	0.0016

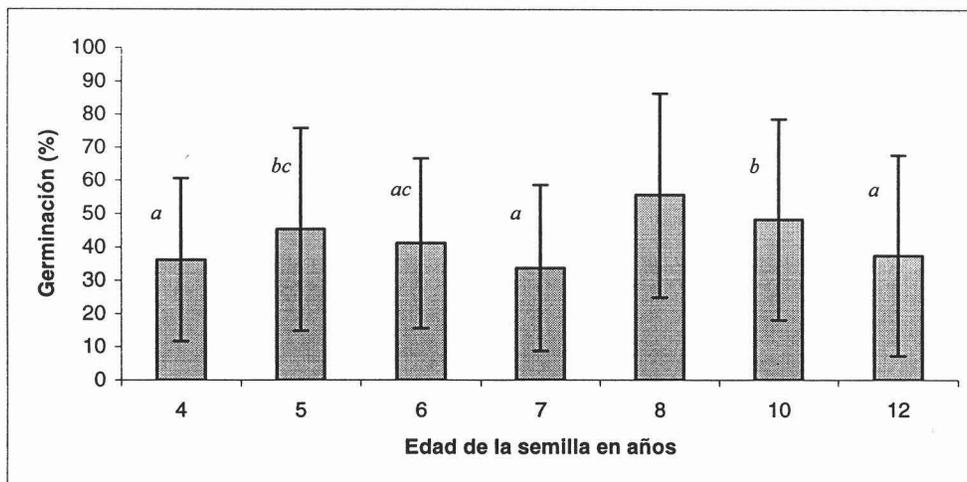


Figura 9. Promedio de germinación (\pm desviación estándar) de *Opuntia rastrera* de sitio de origen nopalera en una serie de edades (4-12 años). Donde *a*, *b* y *c* indican grupos de edades que no difirieron significativamente entre sí; *a* = germinación baja, *b* = germinación alta y *c* = germinación media.

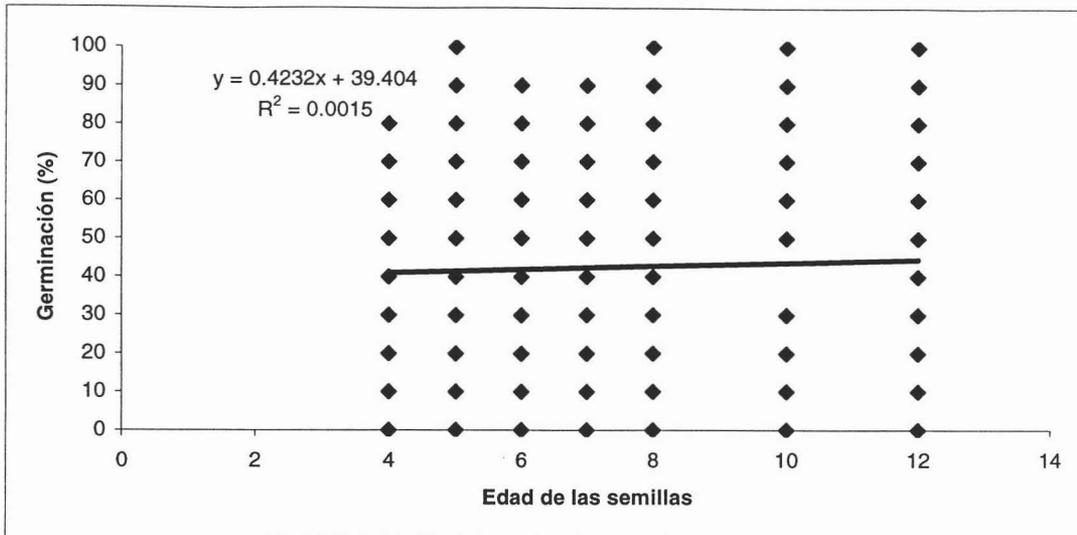


Figura 10. Germinación de *Opuntia rastrera* en relación a la edad de la semilla (años).

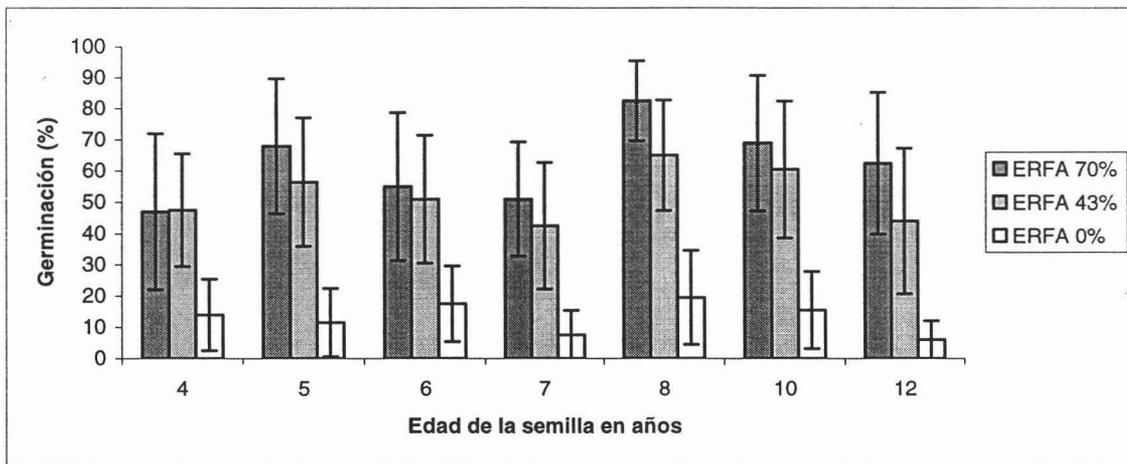


Figura 11. Promedio de germinación (\pm desviación estándar) de *Opuntia rastrera* de sitio de origen nopalera, de edades diferentes, en tres tratamientos de luz. ERFA = extinción de la radiación fotosintéticamente activa.

2. Potencial germinativo de *Opuntia rastrera* en cámara de ambiente controlado.

La germinación

La germinación en el tratamiento de oscuridad fue menor al 5% indicando que las semillas de *Opuntia rastrera* son fotoblásticas positivas. Debido a que la mayoría de las unidades experimentales (frascos) en el tratamiento de oscuridad presentaron 0% de germinación, los análisis se realizaron con la germinación en el tratamiento de luz.

2.1 Nopalera y Pastizal

La germinación promedio de *Opuntia rastrera* de ambos orígenes: nopalera y pastizal; y tres años de edad en común: 10, 8, 7; fue 50.89%, el modelo fue significativo ($\chi^2 = 42.34$, g.l. = 5, $P < 0.0001$). Las diferencias en la germinación entre sitios de origen ($\chi^2 = 10.81$, g.l. = 1, $P < 0.0010$), edades ($\chi^2 = 17.26$, g.l. = 2, $P < 0.0001$) y la interacción también fueron significativas ($\chi^2 = 14.27$, g.l. = 2, $P = 0.0008$). La germinación de nopalera fue mayor (54.88%) que la de pastizal (46.9%; Figura 12) y las semillas que mejor germinaron fueron las de 8 años de edad que alcanzaron el 57.67% de germinación en promedio. La germinación disminuyó con la edad pero la correlación fue baja y no significativa ($F = 0.8532$, g.l. = 41, $P = 0.3612$; Figura 13).

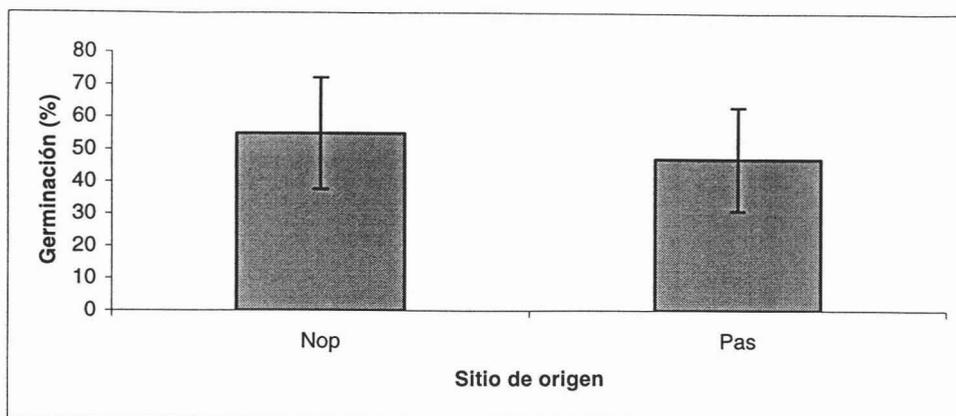


Figura 12. Promedio de germinación (\pm desviación estándar) de *Opuntia rastrera* de los sitios de origen: nopalera y pastizal. Las semillas se mantuvieron en frascos cerrados en una cámara de ambiente controlado; 28 °C temperatura constante, 12 h fotoperiodo durante 8 meses.

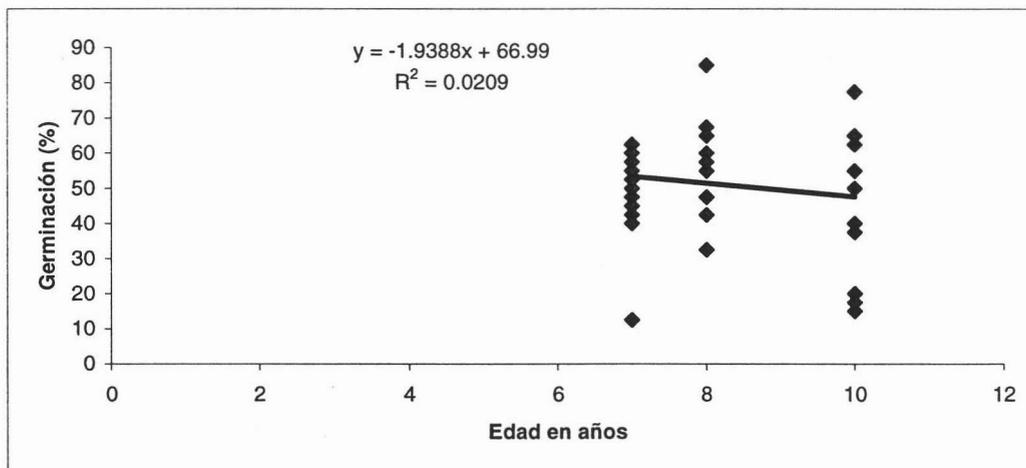


Figura 13. Germinación de *Opuntia rastrera* en relación a la edad de la semilla (años).

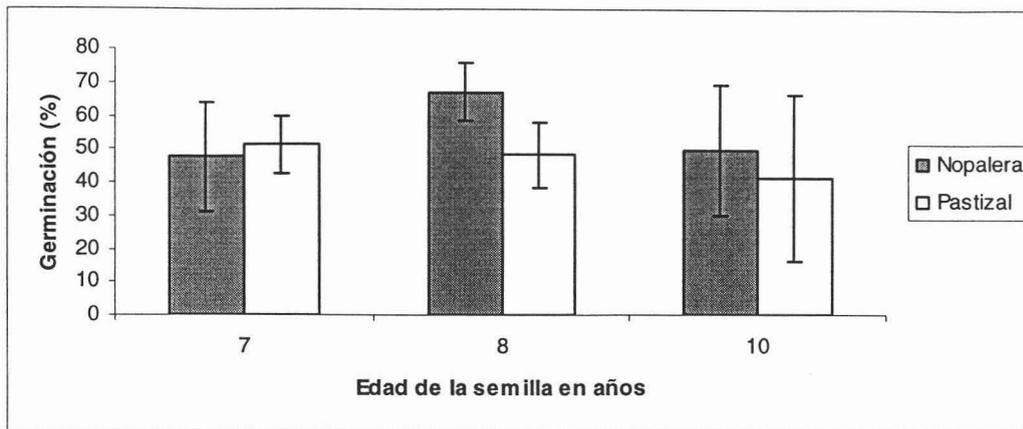


Figura 14. Promedio de germinación (\pm desviación estándar) de *Opuntia rastrera* de los sitios de origen: nopalera y pastizal; y tres edades: 7, 8 y 10 años. Las semillas se mantuvieron en frascos cerrados en una cámara de ambiente controlado; 28 °C temperatura constante, 12 h fotoperiodo durante 8 meses.

La interacción fue principalmente porque las semillas de nopalera germinaron más en 8 años de edad (67.14%) y las de pastizal germinaron mejor a los 7 años (51.07%). Igualmente, el menor porcentaje de germinación lo tuvieron semillas de distintas edades entre los sitios de origen, en el pastizal las semillas de 10 años de edad (41.42%) y en la nopalera las semillas de 7 años de edad (47.85%) fueron quienes menor porcentaje de germinación tuvieron (Figura 14). La edad a la cual las semillas germinan menos fue 10 años (45.53%) este porcentaje fue significativamente diferente del de semillas de 7 años de edad (49.46%, Cuadro 5).

Cuadro 5. Valores de las pruebas de contraste entre las proporciones de germinación de *Opuntia rastrera* de 10, 8 y 7 años de edad. $N = 14$ (frasco con 40 semillas de origen nopalera o pastizal). Los grados de libertad (g.l.) se calcularon como $n_1 + n_2 - 2$.

Contraste	<i>t</i>	g.l.	<i>P</i>
8 vs.10	5.54	26	<0.0001
7 vs. 8	2.75	26	0.0105

2.2 Nopalera

La germinación promedio de semillas de origen nopalera en un rango de 10 años de edad (8 edades distintas, cosechas 1990-2000) fue de 59.33%. Presentó diferencia significativa la media de la proporción de germinación entre edades ($\chi^2 = 53.36$, g.l. = 7, $P < 0.0001$; Figura 15). No fue posible considerar un patrón de germinación con respecto a la edad (i.e. envejecimiento; Figura 16), no se encontró una relación estadísticamente significativa ($F = 1.6730$, g.l. = 55 y $P = 0.2014$). Las pruebas de *t*-contraste (Cuadro 6) indicaron que el porcentaje de germinación más alto lo tuvieron semillas de 4, 5 y 8 años de edad (67.14%, 68.92% y 67.14%; grupo 1) y el menor semillas de 7 y 10 años de edad (47.5% y 49.64%; grupo 3). Un porcentaje de germinación intermedio se presentó en las semillas de 6 y 12 años de edad (57.5% y 56.78%; grupo 2). Finalmente, el ajuste del modelo lineal para comparar si los tres grupos de germinación alta, media y baja difirieron entre sí, mostró que estos grupos se separan estadísticamente (Cuadro 7); siendo el promedio del porcentaje de germinación de semillas del grupo 1 significativamente mayor que del grupo 2 que a su vez fue significativamente mayor que del grupo 3.

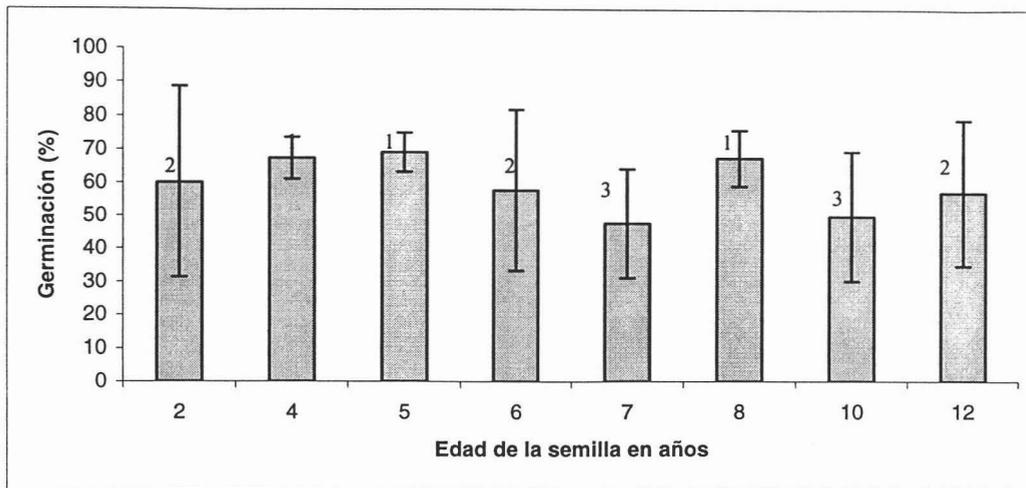


Figura 15. Promedio de germinación (\pm desviación estándar) de *Opuntia rastrera* de origen nopalera entre edades diferentes. Los números indican grupos cuya germinación no difiere significativamente, 1 = germinación alta; 2 = germinación media y 3 = germinación baja.

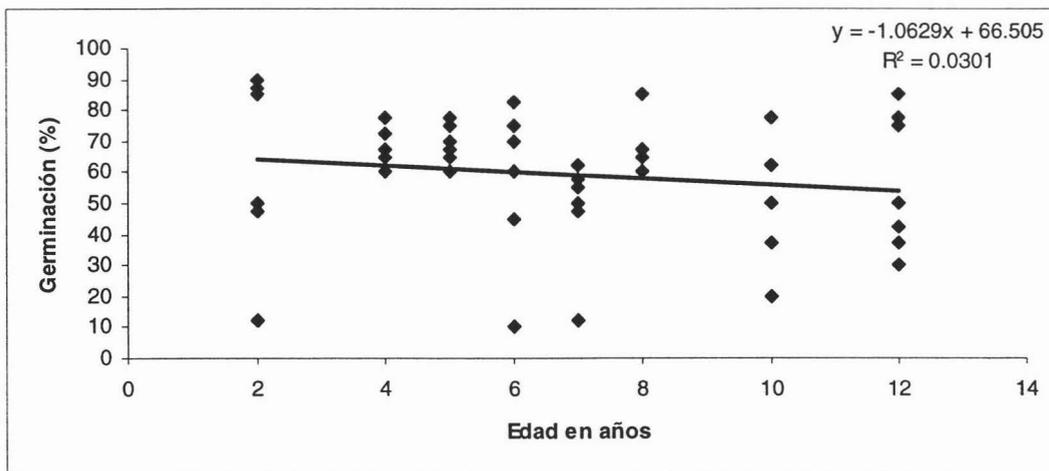


Figura 16. Germinación de *Opuntia rastrera* en relación a la edad de la semilla (años).

Cuadro 6. Valores de las pruebas de contraste entre las proporciones de germinación de *Opuntia rastrera* de 12, 10, 8, 7, 6, 5, 4 y 2 años de edad, en condiciones de cámara de ambiente controlado. $N = 7$ (frasco con 40 semillas de origen nopalera). Los grados de libertad (g.l.) se calcularon como $n_1 + n_2 - 2$.

Contraste	<i>t</i>	g.l.	<i>P</i>
4 vs. 5	-0.4533	12	0.6578
4 vs. 8	0	12	1
2 vs. 12	-0.5203	12	0.6116
2 vs. 6	0.6012	12	0.5580
7 vs. 10	-0.5073	12	0.6204

Cuadro 7. Valores de las pruebas de contraste entre las proporciones de germinación de los grupos: 1 germinación alta (4, 5 y 8 años de edad), 2 germinación media (2, 6 y 12 años de edad) y 3 germinación baja (7 y 10 años de edad). Los grados de libertad (g.l.) se calcularon como $n_1 + n_2 - 2$.

Contraste	<i>t</i>	g.l.	<i>P</i>
1 vs. 2	11.37	41	<0.0001
2 vs. 3	3.49	34	<0.0013

La masa de las semillas

2.1.1 Nopalera y Pastizal

Una semilla de *Opuntia rastrera* en la nopalera pesó en promedio (8 años, $n = 4480$) 0.010 g y en el pastizal (3 años, $n = 1680$) 0.009 g. El modelo fue significativo ($F = 17.3725$, g.l. = 3359, $P < 0.0001$). En los años de cosecha en los cuales hay datos para los dos sitios, la diferencia entre la masa promedio fue significativa ($F = 51.7873$, g.l. = 1 y $P < 0.0001$; Figura 17). Las diferencias

entre años fueron significativas también ($F = 17.1277$, g.l. = 2 y $P < 0.0001$). La masa disminuyó de mayor edad a menor edad en ambos sitios: 0.010 g a 0.009 g ($F = 13.9021$, g.l. = 83 y $P = 0.0004$; Figura 18) y la interacción entre sitio y año no fue significativa ($F = 0.4099$, g.l. = 2 y $P = 0.6637$; Figura 19) mostrando claramente que ambos sitios seguían la misma tendencia de disminución de tamaño de la semilla con respecto a más recientes años de cosecha.

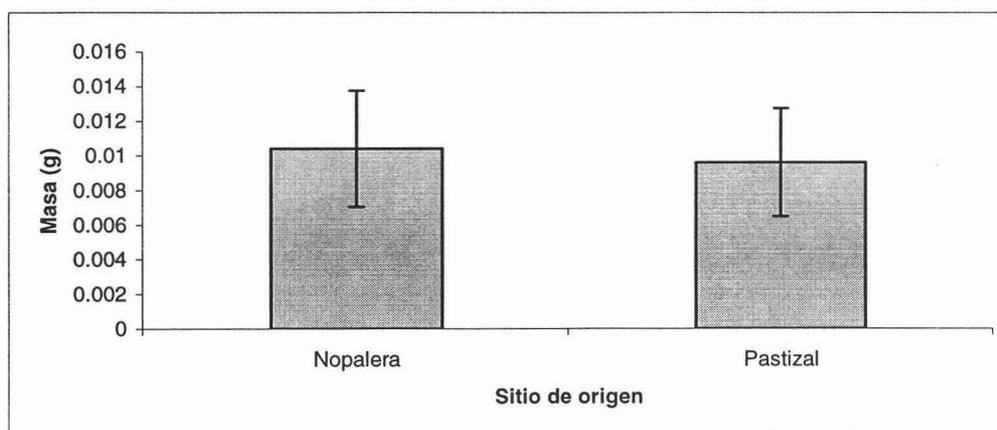


Figura 17. Masa promedio (\pm desviación estándar) de la semilla de *Opuntia rastrera* de los sitios de origen: nopalera y pastizal.

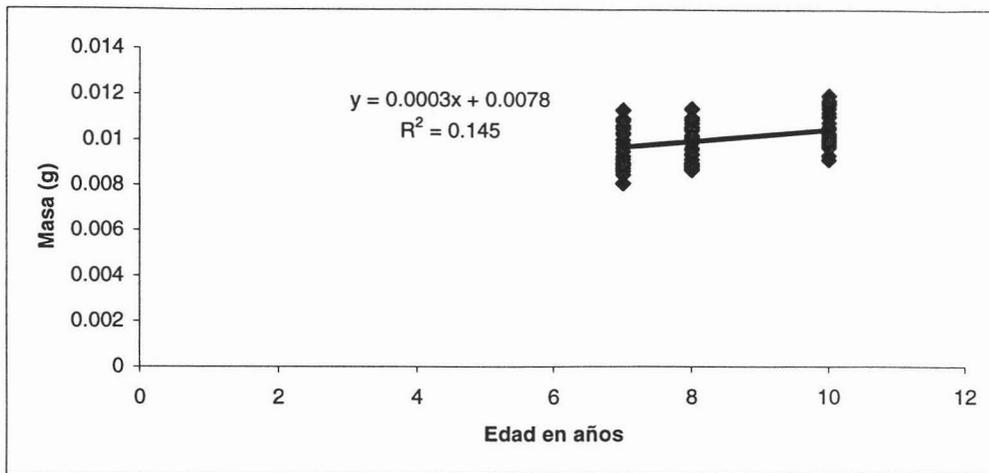


Figura 18. Masa de la semilla de *Opuntia rastrera* en relación a la edad (años).

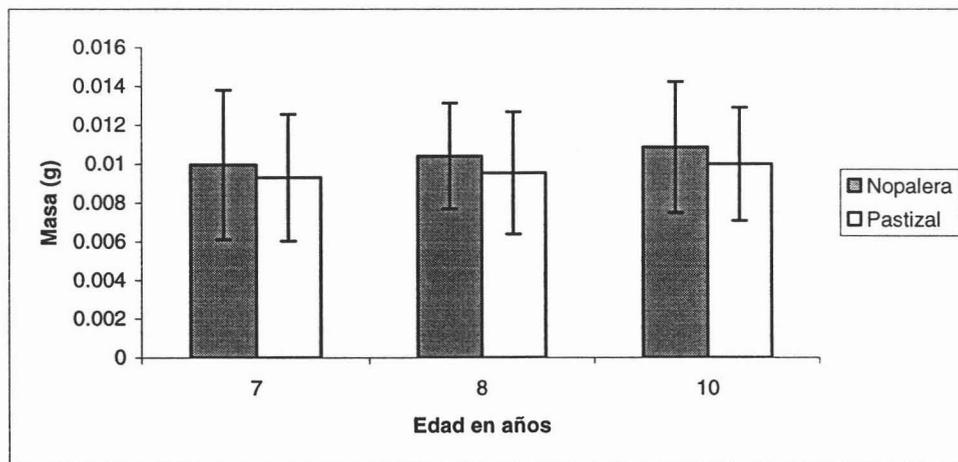


Figura 19. Masa promedio (\pm desviación estándar) de *Opuntia rastrera* de los sitios de origen: nopalera y pastizal; y tres edades: 7, 8 y 10 años.

2.2.2 Nopalera

En la nopalera donde el rango de años de cosecha fue mucho mayor (1990-2000); la tendencia a disminuir el tamaño de la semilla entre más reciente era el año de cosecha fue consistente ($F = 20.6431$, g.l. = 111 y $P < 0.0001$; Figura 20). La diferencia entre los pesos promedio de cada año de cosecha fueron significativamente distintos ($F = 34.8064$, g.l. = 4479 y $P < 0.0001$; Figura 21). Las semillas más pesadas fueron las cosechadas en 1990 (12 años) con 0.011 g por semilla en promedio y las menos pesadas las cosechadas en el año 1996 (6 años) en el cual una semilla pesó en promedio 0.009 g.

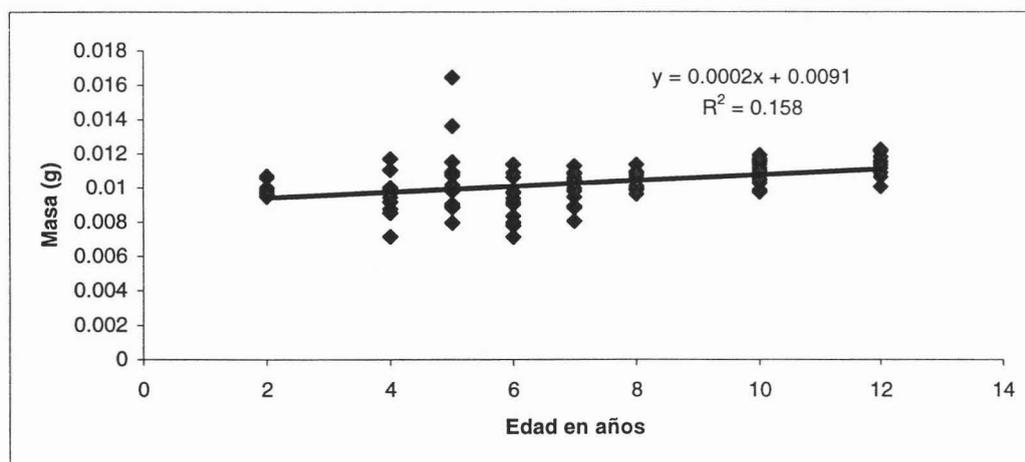


Figura 20. Masa de la semilla de *Opuntia rastrera* en relación a la edad (años).

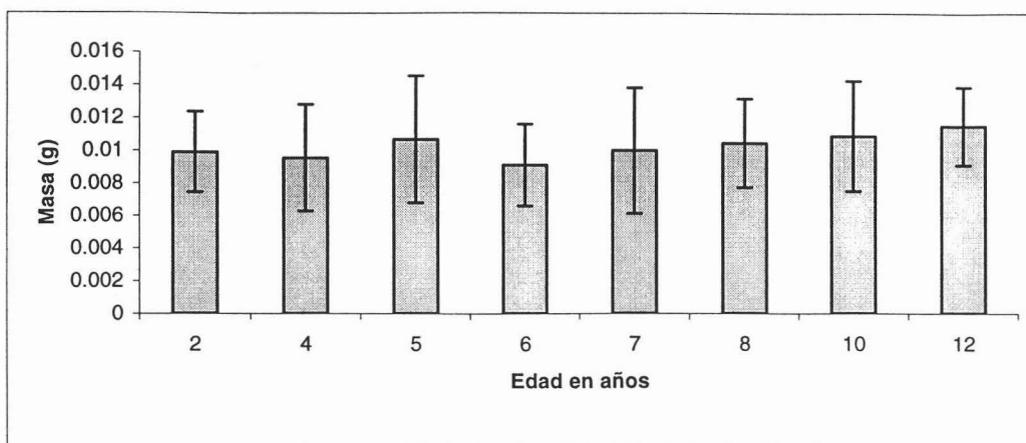


Figura 21. Masa promedio (\pm desviación estándar) de la semilla de *Opuntia rastrera* de la nopalera en una serie de edad.

La precipitación promedio anual de la Reserva de la biósfera de Mapimí explicó la variación en el tamaño de la semilla de cada edad en baja medida ($r^2 = 0.0046$, $F = 20.7226$, g.l. = 4479 y $P < 0.0001$) pues la tendencia de disminución del tamaño de la semilla con respecto a la precipitación del año anterior es casi imperceptible ($y = 3E-06x + 0.0096$).

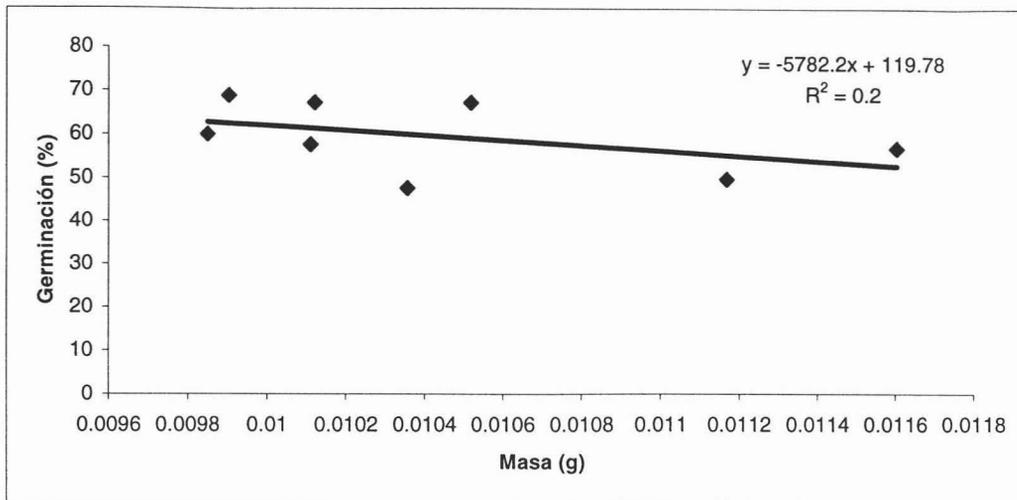


Figura 22. Germinación de *Opuntia rastrera* en relación a la masa promedio de cada edad de la semilla ($n = 8$ edades).

No se encontró ninguna relación entre la masa de la semilla y la probabilidad de germinación, en condiciones controladas, ni entre edades ($F = 1.5009$, g.l. = 7 y $P = 0.2664$; Figura 22) ni tomando independientemente el peso promedio de los frascos con respecto a su germinación ($F = 0.0078$, g.l. = 76 y $P = 0.9297$; Figura 23).

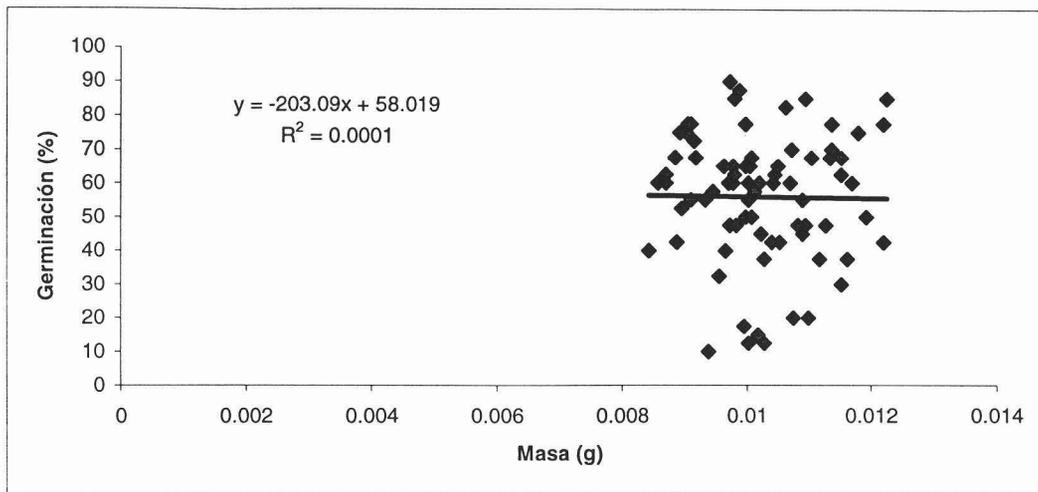


Figura 23. Germinación de *Opuntia rastrera* en relación a la masa promedio de la semilla ($n = 77$ frascos).

DISCUSIÓN

El origen de la semilla.

El potencial germinativo de *Opuntia rastrera* tiene un comportamiento que indica diferencias significativas entre poblaciones de origen; las semillas de origen nopalera siempre germinan más, en cualquiera de las tres condiciones ambientales que simulan esquemáticamente los espacios en los cuales potencialmente podrían establecerse las plantas vía semilla, en las poblaciones de origen. En el laboratorio (cámara de ambientes controlados) la diferencia entre orígenes también es significativa en el mismo sentido. Es posible que la continuidad entre las dos poblaciones permita el flujo génico (vía semilla y vía polen) y que no exista aislamiento reproductivo entre ellas. La diferencia en la germinación entre orígenes puede deberse a una mayor adecuación de madres nopalera quienes están produciendo más semillas menos “exigentes” en sus requerimientos germinativos, semillas más pesadas, tal vez mejores imbibidoras o con rasgos morfofisiológicos que les permiten germinar fácilmente. También sería plausible que las madres en ambos sitios sí estén muy diferenciadas genéticamente, en la nopalera donde la reproducción clonal es dominante la variación genética esperada sería menor que en el pastizal y probablemente la germinación es mejor porque hay un efecto de herencia de las plantas fundadoras. Las madres germinaron ahí y heredan esa cualidad o como efecto de una mayor endogamia el carácter se generaliza. Mandujano *et al.* (1998) reportan plántulas de nopalera más grandes que las de pastizal. *Opuntia rastrera* no es una buena competidora y su tamaño se ve afectado significativamente cuando interactúa con *Larrea tridentata* o *Hilaria mutica* (Briones, *et al.*, 1996 y 1998), esto ha de incidir en madres con menos recursos para la reproducción en el pastizal. Aunque la media de producción de frutos por penca no es distinta entre poblaciones

(Montiel *et al.*, 1999) ni la de semillas por fruto (promedio tratamientos polinizaciones; Mandujano *et al.*, 1998), la estructura de tamaños en las distintas poblaciones sí es diferente y tiene consecuencias en la producción de pencas y/o tunas y podríamos suponer que también en la diferencia del peso de las semillas. La producción de tuna per cápita es mayor en el pastizal (Mandujano *et al.*, 2001) donde el tamaño promedio de la semilla es menor. La dispersión aunque distinta en cantidad (un millón de semillas por hectárea en nopalera y cien mil semillas por hectárea en pastizal; Montiel y Montaña, 1999) y llevada a cabo por distintos agentes en ambos sitios (venados y coyotes en ambos sitios, aves frugívoras y granívoras en nopalera y aves insectívoras en pastizal; Mandujano *et al.*, 1997; Montiel y Montaña, 1999) ha funcionado como un homogenizador, lo cual podría ser porque no ha habido en el tiempo y/o en el espacio un destino diferente entre las semillas de ambos orígenes. Mandujano *et al.* (1997) demostraron que la endozoocoria disminuía la germinación de *O. rastrera*, con excepción del venado cuya germinación no difería del control y Montiel y Montaña (1999) registraron que la mayor remoción de frutos es por venados y coyotes en ambos sitios. Estos mamíferos tienen amplio rango de movimiento lo cual favorecería una dispersión amplia y la colonización de nuevos sitios. Ya en el suelo las semillas son removidas de manera significativamente distinta: en la nopalera los roedores son los removedores y en el pastizal es equivalente la remoción por roedores, aves y hormigas y es, hasta este nivel, que podríamos hablar de destinos distintos entre las semillas que encontramos en el suelo de la nopalera y del pastizal por lo que las semillas pueden provenir de ambos sitios de origen.

La edad de la semilla.

Con respecto a la edad de la semilla, el comportamiento es parecido al del origen de la semilla. Hay diferencias significativas en la germinación entre las distintas edades en condiciones de campo y en cámara de ambiente controlado. En los años en los cuales hay semillas de nopalera y pastizal, en el experimento en cámara de ambiente controlado, los porcentajes de germinación son más altos con respecto a los de campo. La masa de la semilla también difiere significativamente entre edades y la tendencia a disminuir el tamaño con la disminución de la edad es significativa. Al intentar explicar por los promedios de las precipitaciones anuales en la zona la disminución de la masa de la semilla, la relación fue significativa pero explicó pobremente la tendencia, sugiriendo que la relación entre la cantidad de lluvia (el recurso más limitante en las zonas áridas es el agua) y el tamaño de la semilla es complejo. No hay ninguna relación directa entre la probabilidad de germinación y el peso de la semilla. En el laboratorio las semillas de 8 años son las que presentan mayor porcentaje de germinación y las de 10 años las que presentaron el menor. En el campo las semillas que germinan en mayor proporción son las de 8 años de edad y las que lo hacen en menor porcentaje son las de 7 años de edad. Esta discrepancia es interesante pues se da porque mientras en semillas de la nopalera se mantiene el patrón de germinación entre edades en los dos experimentos, en el experimento en cámara de germinación, en las semillas de pastizal se modifica el comportamiento germinativo: en el campo germina mostrando una tendencia de disminución con respecto a menor edad y en cámara de ambiente controlado es completamente contrario, disminuye al aumentar la edad. La interacción edad×origen es, en laboratorio y campo, significativa. Este panorama nos indica que a condiciones más estresantes se selecciona la germinación de ciertas semillas (genotipo-fenotipo): que hay características de la edad-cosecha que modifican su comportamiento germinativo dependiendo de las condiciones ambientales (Meyer *et al.*, 1998; Evans y Cabin, 1995; Cabin *et*

al., 2000, II; Alexander y Schrag, 2003). Las semillas de origen pastizal muestran una respuesta plástica de la edad que en la nopalera no se observa.

En el caso de la nopalera, donde tenemos 8 y 7 edades (laboratorio y campo, respectivamente), de igual forma las diferencias en las medias de germinación por edad son significativas en el experimento de cámara de ambiente controlado y son significativas en el experimento de campo. Lo más contrastante entre experimentos es el comportamiento de las semillas jóvenes (4, 5 y 6 años de edad). En el laboratorio estas semillas son las de mayor germinación (desde 2 años de edad) en especial la respuesta germinativa en semillas de 4 y 5 años, las que tienen la mayor germinación de todas; en el campo la mayor germinación es de semillas de 8 y 10 años de edad. En condiciones de campo estas semillas más jóvenes disminuyen drásticamente sus porcentajes de germinación. Las semillas de 7 y 10 años de edad germinan menos en ambos experimentos y las de 8 años de edad son las segundas de mejor germinación junto a las de 4 años de edad en el laboratorio, lo que hace pensar en un fuerte efecto de la cosecha en el comportamiento de las semillas de esta edad. Efecto del envejecimiento podría ser cierta disminución de la receptividad del ambiente, las semillas tienen una mayor respuesta plástica cuando son más jóvenes. Montiel y Montaña (2003) describen la dinámica del banco de semillas de *O. rastrera* dentro de un ciclo anual y encuentran que el banco efectivo de semillas solo se alcanzaría al año de la dispersión [en *O. rastrera* hay una latencia primaria debida probablemente a inmadurez embrionaria (Mandujano *et al.*, 1997; Mandujano *et al.*, 2005) como ha sido reportado para otras opuntias (Pendley, 2001; Olvera-Carrillo *et al.*, 2003)]. El tamaño del banco efectivo de semillas fue significativamente distinto entre hábitats y años (nopalera y pastizal, 2 años de estudio) y basándose en unas pruebas de germinación de semillas de muestras del suelo estiman un potencial de reclutamiento anual de 1% y 2% (proporción del total de la lluvia de semillas del sitio, del año de cosecha, disponible al año siguiente) en la nopalera y en el pastizal,

respectivamente. Este número final se debe a que ya establecido el banco efectivo de semillas, hay una pérdida final, nombrada como la categoría de “viabilidad de la semilla” y es aquí donde es sumamente importante la probabilidad de germinación con respecto a la edad de la semilla. En el suelo hay un conjunto de semillas de distintos años, que cada año están sujetas a las tasas de remoción impuestas por las condiciones de la cosecha de ese año y por la abundancia de consumidores. La abundancia relativa de los conjuntos de semillas de cada edad disminuye al paso del tiempo (suponiendo la misma preferencia entre semillas). Cuando las condiciones son ideales, se favorecería la germinación de semillas de entre 2 a 6 años de edad pero si las condiciones son muy diversas y contrastantes el efecto de la característica (genotipo-fenotipo) de la cosecha se hace determinante, al igual que al pasar el tiempo, cuando el envejecimiento parece disminuir la respuesta plástica de las semillas y entonces las semillas como conjunto de la misma edad que disminuye sus números (probablemente hay un umbral de casi pérdida nula), aumenta la probabilidad de germinar o morir. Es importante resaltar que semillas de hasta 12 años de edad germinaron y no fueron la edad que peor germina, es notable la disminución en la germinación producida por los consumidores de *O. rastrera* (Mandujano *et al.*, 1997) en consonancia con la baja germinación de semillas colectadas de muestras de suelo (18%, Montiel y Montaña, 2003), así como tomar en cuenta las consideraciones de tipo metodológico que afectan esta respuesta. Así aunque los consumidores de los frutos y algunos removedores disminuyan la viabilidad de *O. rastrera*, es importante remarcar que el almacenamiento de éstas en el tiempo genera un banco efectivo de semillas y por lo tanto consecuencias en la estructura de edades en las poblaciones y en su estructura genética también. La gran longevidad de semillas de *O. rastrera* almacenadas es un mirador a lo que puede suceder en las semillas del banco y refuerza la hipótesis de Haper (1977) y retomada por Evans y Cabin (1995) en el sentido que los bancos funcionan como

reservorios de la diversidad de las poblaciones. Estos resultados nos hacen considerar las consecuencias y viabilidad de la conservación *ex situ*.

Los ambientes y la semilla.

Los resultados muestran claramente que no hay rasgos de adaptación local en términos de éxito germinativo entre las semillas de nopalera y pastizal pues su germinación no fue preferencial del escenario que creamos experimentalmente. Todas las semillas de *Opuntia rastrera* germinan más en condiciones que simulan al pastizal (70% de extinción de la radiación) donde de hecho el reclutamiento de nuevos individuos es casi exclusivamente sexual (Mandujano *et al.*, 1998; Mandujano *et al.*, 2001). Esto quiere decir que son las condiciones de radiación con las consecuentes disminución de la temperatura y aumento de la humedad, las que permiten germinar a mayor cantidad de semillas. Aun así es importante que en el tratamiento de 0% extinción de la radiación hay germinación, esto quiere decir que hay semillas aptas para germinar en las más extremas condiciones, pues la evaporación en las macetas expuestas es mucho mayor así como la variación en la temperatura del suelo y en la radiación a la que están expuestas, como sucede en los peladeros o zonas sin vegetación. Estos resultados sugieren que el éxito del establecimiento en peladeros, posiblemente es nulo dada la actividad de los depredadores, herbívoros de plántulas (Mandujano *et al.*, 1998).

Así, aunque la nopalera tenga un banco efectivo de semillas mayor y un potencial germinativo más alto, es claro que son las condiciones favorables creadas por nodrizas (Jordan y Nobel, 1979; Nobel, 1989; Valiente-Banuet *et al.*, 1990; Vargas-Mendoza y González-Espinosa, 1992; Franco-Pizaña *et al.* 1996; Barnes, 2001; Mandujano *et al.*, 2002; Reyes-Olivas *et al.*, 2002; García y Jurado, 2003) las que promueven significativamente la germinación de *O. rastrera* sin importar

su origen o edad. Es en el pastizal donde hay una gran densidad de macollos de *Hilaria mutica* y una menor densidad de roedores donde encontramos “sitios seguros” para las semillas de *Opuntia rastrera*. Ninguno de los factores explorados en este trabajo disminuye la germinación de las semillas de forma tan drástica y significativa como el encontrarse en condiciones de completa exposición a la radiación. Esto tiene implicaciones importantes al indicar que *Opuntia rastrera* depende significativamente del lugar en donde quedan depositadas finalmente las semillas y de la calidad de los años (lluvias y temperaturas, consumidores y consumo) que transcurren para que el reclutamiento vía sexual sea posible. Estos resultados concordarían con la hipótesis de Mauseth (1990) quien sostiene que las cactáceas evolucionaron a partir de ambientes cálidos y húmedos hacia ambientes áridos, tesis que Montiel y Montaña (2003) retoman para el caso de *O. rastrera*. Finalmente, la dinámica descrita por Mandujano y colaboradores (2001) hace hincapié en que en condiciones extremas, la sobrevivencia de las plantas adultas es el parámetro vital que permite la permanencia de la población de *O. rastrera*. Las semillas son en el esquema actual de las poblaciones de Mapimí una apuesta a nuevos sitios para colonizar y de nuevas combinaciones que superen pruebas importantes en el tiempo.

BIBLIOGRAFÍA

- Aiazzi, M. T. y Argüello, J. A. 1992. Dormancy and germination studies on dispersal units of *Atriplex cordobensis* (Gandoger et Stucker) (Chenopodiaceae). *Seed science and technology* **20**:401-407.
- Alexander, H. M. y Schrag, A. M. 2003. Role of soil seed banks and newly dispersed seeds in population dynamics of the annual sunflower, *Helianthus annuus*. *Journal of ecology* **91**: 987-998.
- Alvárez-Aguirre, M. G. y Montaña, C. 1997. Germinación y supervivencia de cinco especies de cactáceas del Valle de Tehuacan: implicaciones para su conservación. *Acta botánica mexicana* **40**:43-58.
- Allen, P. S. y Meyer, S.E. 1998. Ecological aspects of seed dormancy loss. *Seed science research* **8**:183-191.
- Barnes, M. E. 2001. Seed predation, germination and seedling establishment of *Acacia erioloba* in northern Botswana. *Journal of arid environments* **49**:541-554.
- Baskin, J. M. y Baskin, C. C. 1998. *Seeds. Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. Academic Press. California.
- Baskin, J. M. y Baskin, C. C. 1977. Seed and seedling ecology of *Opuntia compressa* in Tennessee cedar glades. *Journal of the Tennessee Academy of Science* **52**:118-122.
- Benítez-Rodríguez, J.L.; Orozco-Segovia, A. y Rojas-Aréchiga, M. 2004. Light effect on seed germination of four *Mammillaria* species from the Tehuacán-Cuicatlán valley, central México. *The Southwestern naturalist* **49**:11-17.
- Bold, H. C.; Alexopoulos, C. J. y Delevoryas, T. 1987. *Morphology of plants and fungi*. Harper and Row, publishers. Nueva York.
- Bowers, J. E. 2000. Does *Ferocactus wislizeni* (Cactaceae) have a between-year seed bank? *Journal of arid environments* **45**:197-205.
- Bowers, J.E. 1996. Seedling emergence on Sonoran Desert dunes. *Journal of arid environments* **33**:63-72.
- Bowers, J. E. y Pierson E. A. 2001. Implications of seed size for seedling survival in *Carnegiea gigantea* and *Ferocactus wislizeni* (Cactaceae). *The Southwestern naturalist* **46**:272-281.
- Bravo-Hollis, H. 1978. *Las cactáceas de México*. Universidad Nacional Autónoma de México. Volumen 1. México.
- Briones, O.; Montaña, C. y Ezcurra, E. (1996) Competition between three Chihuahuan desert species: evidence from plant size-distance relations and root distributions. *Journal of Vegetation Science* **7**:453-460.
- Briones, O.; Montaña, C. y Ezcurra, E. 1998. Competition intensity as a function of resource availability in a semiarid ecosystem. *Oecologia* **116**:365-372.
- Bullock, S. H. y Martijena, N. E. 1998. Growth and reproduction in forest trees of the cactus *Opuntia excelsa*. *Biotropica* **30**:553-558.
- Cabin, R. J. y Marshall, D. L. 2000. The demographic role of soil seed banks. I. Spatial and temporal comparisons of below- and above-ground populations of the desert mustard *Lesquerella fendleri*. *Journal of ecology* **88**:283-292.
- Cabin, R. J.; Marshall, D. L. y Mitchell, R. J. 2000. The demographic role of soil seed banks. II. Investigations of the fate of experimental seeds of the desert mustard *Lesquerella fendleri*. *Journal of ecology* **88**:293-302.

- Cornet, A. 1988. Principales Características Climáticas. Páginas 45-76. En Montaña, C. (ed). *Estudio integrado de los recursos, vegetación, suelo y agua en la reserva de la biosfera de Mapimí. I. Ambiente Natural y Humano*. Instituto de Ecología, A.C. México, D.F.
- Crawley, M.J. 1993. *GLIM for ecologists*. Blackwell scientific publications. Oxford.
- De la Barrera, E. y Nobel, P. S. 2003. Physiological ecology of seed germination for the columnar cactus *Stenocereus queretaroensis*. *Journal of arid environments* **53**:285-439.
- Eriksson, O. 1989. Seedling dynamics and life histories in clonal plants. *OIKOS* **55**:231-238.
- Eriksson, O. y Jakobsson, A. 1999. Recruitment trade-offs and the evolution of dispersal mechanisms in plants. *Evolutionary ecology* **13**:411-423.
- Evans, A. S. y Cabin, R. J. 1995. Can dormancy affect the evolution of post-germination traits? The case of *Lesquerella fendleri*. *Ecology* **76**: 344-356.
- Fenner, M. 1985. *Seed ecology*. Chapman and Hall Ltd. New York, USA.
- Forbis, T. A.; Floyd, S. K. y De Queiroz, A. 2002. The evolution of embryo size in angiosperms and other seed plants: implications for the evolution of seed dormancy. *Evolution* **56**:2112-2125.
- Franco-Pizaña, J. G.; Fulbright, T. E.; Gardiner, D. T. y Tipton, A. R. 1996. Shrub emergence and seedling growth in microenvironments created by *Prosopis glandulosa*. *Journal of vegetation science* **7**:257-264.
- Franco, M. y Silvertown, J. 1996. Life history variation in plants: an exploration of the fast-slow continuum hypothesis. *Philosophical transactions of the Royal Society of London B* **351**:1341-1348.
- García, J. F. y Jurado, E. 2003. Influence of plant cover on germination in matorral in northeastern Mexico. *Forest Ecology and Management* **117**:11-16.
- Gasque, M. y García-Fayos, P. 2003. Seed dormancy and longevity in *Stipa tenacissima* L. (Poaceae). *Plant ecology* **168**:279-290.
- Golubov, J.; Mandujano, M.C. y Montaña, C. 2000. Cactáceas asociadas a pastizales de *Hilaria mutica* (Bucal.) Benth. en la Reserva de la biosfera de Mapimí, México. *Cactáceas y suculentas mexicanas* **45**:84-89.
- Green, D. S. 1983. The efficacy of dispersal in relation to safe site density. *Oecologia* **36**:356-358.
- Gul, B. y Weber, D. J. 2001. Seed bank dynamics in a Great Basin salt playa. *Journal of arid environments* **49**: 785-794.
- Guo, Q.; Rundel, P. W. y Goodall, D. W. 1999. Structure of desert seed banks: comparisons across four North American desert sites. *Journal of arid environments* **42**:1-14.
- Hangelbroek, H. H.; Santamaría, L. y De Boer, T. 2003. Local adaptation of the pondweed *Potamogeton pectinatus* to contrasting substrate types mediated by changes in propagule provisioning. *Journal of ecology* **91**: 1081-1092.
- Harper, J. L. 1979. *Population Biology of Plants*. Academic Press INC. London.
- Harper, J. L.; Lovell, P. H. y Moore, K.G. 1970. The shapes and sizes of seeds. *Annual review of ecology and systematics* **1**:327-356.
- Howe, H. F. y Smallwood, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual review of ecology and systematics* **13**:201-228.
- Huang, Z.; Zhang, X.; Zheng, G. y Gutterman, Y. 2003. Influence of light, temperature, salinity and storage on seed germination of *Haloxylon ammodendron*. *Journal of arid environments* **55**:453-464.
- Janzen, D. H. 1974. Why bamboos wait so long to flower. *Annual review of ecology and systematics* **7**:347-391.
- Janzen, D. H. 1984. Dispersal of small seeds by big herbivores: Foliage is the fruit. *American naturalist* **123**:338-353.

- Jakobsson A. y Eriksson, O. 2000. A comparative study of seed number, seed size, seedling size and recruitment in grassland plants. *OIKOS* **88**:494-502.
- Jelinsky, D. E. y Cheliak, W. M. 1992. Genetic diversity and spatial subdivision of *Populus tremuloides* (SALICACEAE) in a heterogeneous landscape. *American journal of botany* **79**:728-736.
- Jordan, P. W. y Nobel, P. S. 1979. Infrequent establishment of seedlings of *Agave deserti* (Agavaceae) in the Northwestern Sonoran Desert. *American journal of botany* **66**:1079-1084.
- Jordano, P. 1995. Angiosperm fleshy fruits and seed dispersers: a comparative analysis of adaptation and constraints in plant-animal interactions. *The american naturalist* **145**:163-191.
- Kidson, R. y Westoby, M. 2000. Seed mass and seedling dimensions in relation to seedling establishment. *Oecologia* **125**:11-17.
- Kindell, C. E.; Winn, A. A. y Miller, T. E. 1996. The effects of surrounding vegetation and transplant age on the detection of local adaptation in the perennial grass *Aristida stricta*. *Journal of ecology* **84**:745-754.
- Leishman, M. R. y Westoby, M. 1994. The role of seed size in seedling establishment in dry soil conditions – experimental evidence from semi-arid species. *Journal of ecology* **82**:249-258.
- Leishman, M. R. y Westoby, M. 1994. The role of seed size in shaded conditions: experimental evidence. *Functional ecology* **8**:205-214.
- Leon de la luz, J. L. y Domínguez-Cadena, R. 1991. Evaluación de la reproducción por semilla de la pitaya agria (*Stenocereus gummosus*) en Baja California Sur, México. *Acta botánica mexicana* **14**:75-87.
- Malcom, P. J.; Holford, P.; McGlasson, W. B. y Newman, S. 2003. Temperature and seed weight affect the germination of peach rootstock seeds and the growth of rootstock seedlings. *Scientia horticulturae* **98**: 247-256.
- Mandujano, MC. 1995. Establecimiento por semilla y propagación vegetativa de *Opuntia rastrera* en dos ambientes contrastantes en la reserva de la biosfera de Mapimí, Durango. Tesis doctoral UNAM. Instituto de Ecología. México, D.F.
- Mandujano, MC.; Flores-Martínez, A.; Golubov, J. y Ezcurra, E. 2002. Spatial distribution of three globose cacti in relation to different nurse-plant canopies and bare areas. *The Southwestern naturalist* **47**:162-168.
- Mandujano, MC.; Golubov, J. y Montaña, Carlos. 1997. Dormancy and endozoochorous dispersal of *Opuntia rastrera* seeds in the southern Chihuahuan Desert. *Journal of Arid Environments* **36**:259-266.
- Mandujano, MC.; Montaña, C.; Franco, M.; Golubov, J. y Flores-Martínez, A. 2001. Integration of demographic annual variability in a clonal desert cactus. *Ecology* **82**:344-359.
- Mandujano, MC.; Montaña, C.; Méndez, I. y Golubov, J. 1998. The relative contributions of sexual reproduction and clonal propagation in *Opuntia rastrera* from two habitats in the Chihuahuan Desert. *Journal of ecology* **86**:911-921.
- Mandujano, MC.; Montaña, C. y Rojas-Aréchiga. 2005. Breaking seed dormancy in *Opuntia rastrera* from the Chihuahuan desert. *Journal of arid environments* **62**:15-21.
- Maron, J. L. y Gardner, S. N. 2000. Consumer pressure, seed versus safe-site limitation, and plant population dynamics. *Oecologia* **124**:260-269.
- Mauseth, J. D. 1990. Continental drift, climate and the evolution of cacti. *Cactus and succulent journal (U.S.)* **62**:302-308.
- Mazer, S. J. 1989. Ecological, taxonomic, and life history correlates of seed mass among Indiana dune angiosperms. *Ecological monographs* **59**:153-175.

- Meyer, S. E.; Carlson, S. L. y Garvin, S. C. 1998. Seed germination regulation and field seed bank carryover in shadscale (*Atriplex confertifolia*: Chenopodiaceae). *Journal of arid environments* **38**:255-267.
- Montaña, C. 1990. A floristic-structural gradient related to land forms in the southern Chihuahuan Desert. *Journal of vegetation science* **1**:669-674.
- Montaña, C. y Breimer, R. F. 1988. Major Vegetation and Environment Units. Páginas 99-114. En Montaña, C. (Ed.). *Estudio integrado de los recursos, vegetación, suelo y agua en la reserva de la biosfera de Mapimí. I. Ambiente Natural y Humano*. Instituto de Ecología, A.C. México, D.F.
- Montiel, S. 1999. Ecología de la dispersión y banco de semillas de *Opuntia rastrera* (Cactaceae) en el sureste del Desierto Chihuahuense, México. Tesis de doctorado Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, Veracruz, México.
- Montiel, S. y Montaña, C. 1999. Vertebrate frugivory and seed dispersal of a Chihuahuan Desert cactus. *Plant ecology* **0**:1-9.
- Montiel, S. y Montaña, C. 2003. Seed bank dynamics of the desert cactus *Opuntia rastrera* in two habitats from the Chihuahuan Desert. *Plant ecology* **166**:241-248.
- Negrón-Ortiz, V.; Gorchov, D. L. y Breckon, G. J. 1996. Population structure in zamia (Zamiaceae) in Northern Puerto Rico. II. Seed germination and stage-structured population projection. *International journal of plant science* **157**:605-614.
- Nobel, P. S. 1989. Temperature, water availability and nutrient levels at various soil depths—consequences for shallow-rooted desert succulents, including nurse plant effects. 1989. *American journal of botany* **76**:1486-1492.
- Nolasco, H.; Vega-Villasante, F. y Díaz-Rondero A. 1991. Seed germination of *Stenocereus thurberi* (Cactaceae) under different solar irradiation levels. *Journal of arid environments* **36**:123-132.
- Olvera-Carrillo, Y.; Márquez-Guzmán, J.; Barradas, V. L.; Sánchez-Coronado, ME. y Orozco-Segovia, A. 2003. Germination of the hard seed coated *Opuntia tomentosa* S.D., a cacti from the México valley. *Journal of arid environments* **55**:29-42.
- Orozco-Segovia, A. y Vázquez-Yanes, C. 1992. Los sentidos de las plantas. La sensibilidad de las semillas a la luz. *Ciencia* **43**:399-411.
- Palleiro, N. 2001. Propagación vegetativa a través de frutos abortados de *Opuntia microdasys* (Lehmann) Pfeiffer, en el desierto Chihuahuense. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Pendley, G. K. 2001. Seed germination experiments in *Opuntia* (Cactaceae) of the Northern Chihuahuan Desert. *Haseltonia* **8**:42-50.
- Potter, R. L.; Petersen J. L. y Ueckert, D. N. 1984. Germination responses of *Opuntia* spp. to temperature, scarification and other seed treatments. *Weed science* **32**:106-110.
- Price, E. A. C. y Marshall, C. 1999. Clonal plants and environmental heterogeneity. *Plant ecology* **141**:3-7.
- Rees, M. 1996. Evolutionary ecology of seed dormancy and seed size. *Philosophical transactions of the Royal Society of London B* **351**:1299-1308.
- Rees, M.; Condit, R.; Crawley, M.; Pacala, S. y Tilman, D. 2001. Long-term studies of vegetation dynamics. *Science* **293**:650-655.
- Reyes-Olivas, A.; García-Moya, E. y López-Mata, L. 2002. Cacti-shrub interactions in the coastal desert of northern Sinaloa, México. *Journal of arid environments* **52**:431-445.
- Rojas-Aréchiga, M. y Vázquez-Yanes, C. 2000. Cactus seed germination: a review. *Journal of arid environments* **44**:85-104.

- Rojas-Aréchiga, M.; Vázquez-Yanes, C. y Orozco-Segovia, A. 1998. Seed response to temperature of Mexican cacti species from two life forms: an ecophysiological interpretation. *Plant ecology* **135**:207-214.
- SAS Institute. 1995. JMP statistics and graphics guide. SAS Institute, Cary, North Carolina, USA.
- Schlichting, C. D. y Levin, D. A. 1988. Phenotypic plasticity in *Phlox*. I. Wild and cultivated populations of *P. drummondii*. *American journal of botany* **75**: 161-169.
- Schlichting, C. D. y Levin, D. A. 1990. Phenotypic plasticity in *Phlox*. II. Variation among natural populations of *P. drummondii*. *Journal of evolutionary biology* **3**: 411-428.
- Semarnat-INE. 2003. Áreas naturales protegidas de México con Decretos Federales. Instituto Nacional de Ecología. México.
- Sharif-Zadeh, F. y Murdoch, A. J. 2001. The effects of temperature and moisture on after-ripening of *Cenchrus ciliaris* seeds. *Journal of arid environments* **49**:823-831.
- Sibly, R. M. 1996. Life history evolution in heterogeneous environments: a review of theory. *Philosophical transactions of the Royal Society of London B* **351**:1349-1359.
- Silvertown, J. 1988. The demographic and evolutionary consequences of seed dormancy. Páginas 205-219. En Davy, A.J.; Hutchings, M.J. Y Watkinson, A.R. (eds). *Plant Population Ecology*. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- Silvertown, J. W. 1984. Phenotypic variety in seed germination behavior: the ontogeny and evolution of somatic polymorphism in seeds. *The american naturalist* **124**: 1-16.
- Silvertown, J. W. y Lovett-Doust, J. 1993. *Introduction to plant population biology*. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- Simons, A. M. y Johnston, M. O. 2000. Variation in seed traits of *Lobelia inflata* (Campanulaceae): sources and fitness consequences. *American journal of botany* **87**:124-132.
- Sokal, R. R y Rohlf, F. J.. 1995. *Biometry*. W. H. Freeman and company. New York.
- Sy, A.; Grouzis, M. y Danthu, P. 2001. Seed germination of seven Sahelian legume species. *Journal of arid environments* **49**:875-882.
- Thompson, K. y Grime, J. P. 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *Journal of ecology* **67**:893-921.
- Valiente-Banuet, A.; Vite, F. y Zavala-Hurtado, J. A. 1991. Interaction between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse shrub *Mimosa luisana*. *Journal of vegetation science* **2**:11-14.
- Vargas- Mendoza, M. C. y González-Espinosa, M. Habitat heterogeneity and seed dispersal of *Opuntia streptacantha* (Cactaceae) in nopaleras of central México. *The Southwestern naturalist* **37**: 379-385.
- Vázquez-Yanes, C. y Orozco-Segovia, A. 1993. Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. *Annual review of ecology and systematics* **24**:69-87.
- Vázquez-Yanes, C.; Orozco-Segovia, A.; Rojas-Aréchiga, M.; Sánchez, M. E. y Cervantes, V. 1997. *La reproducción de las plantas: Semillas y meristemos*. La ciencia para todos. Fondo de cultura económica. México.
- Venable, D. L. 1985. The evolutionary ecology of seed heteromorphism. *The american naturalist* **126**:577-595.
- Venable, D. L.; Búrquez, A.; Corral, G.; Morales, E. y Espinosa, F. 1987. The ecology of seed heteromorphism in *Heterosperma pinnatum* in Central México. *Ecology* **68**: 65-76.
- Venable, D. L. 1992. Size-number trade-offs and the variation of seed size with plant resource status. *The american naturalist* **140**:287-304.
- Venable, D. L. 1996. Packaging and provisioning in plant reproduction. *Philosophical transactions of the Royal Society of London B* **351**:1319-1329.

- Venable, D. L. y Brown, J. S. 1988. The selective interactions of dispersal, dormancy, and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments. *The american naturalist* **131**:360-384.
- Volis, S.; Mendlinger, S. y Ward, D. 2002. Adaptive traits of wild barley plants of Mediterranean and desert origin. *Oecologia* **133**:131-138.
- Washitani, I.; Takenaka, A.; Kuramoto, N. e Inoue, K. 1997. *Aster kantoensis* Kitam., an endangered flood plain endemic plant in Japan: its ability to form persistent soil seed banks. *Biological conservation* **82**: 67-72.
- West-Eberhard, M. J. 1989. *Phenotypic Plasticity and the origins of diversity*. *Annual review of ecology and systematics* **20**:249-278.
- Westerbergh, A. y Doebley, J. 2002. Morphological traits defining species differences in wild relatives of maize are controlled by multiple quantitative trait loci. *Evolution* **56**:273-283.
- Westoby, M. 1981. How diversified seed germination behavior is selected? *The american naturalist* **118**:882-885.
- Westoby, M.; Leishman, M. y Lord, J. 1996. Comparative ecology of seed size and dispersal. *Philosophical transactions of the Royal Society of London B* **351**:1309-1318.
- Willson, M. F. 1993. Dispersal mode, seed shadows, and colonization patterns. *Vegetatio* **107/108**:261-280.
- Wood, D. M. y Morris, W. F. 1990. Ecological constraints to seedling establishment on the pumice plains, Mount St. Helens, Washington. *American journal of botany* **77**:1411-1418.

Apéndice 1.

Cuadro de resultados del experimento: 1. Potencial germinativo de *Opuntia rastrera* en tres ambientes simulados: la nopalera, el pastizal y el peladero. En el análisis se incluye a las semillas de 9 años de edad. Modelo lineal generalizado (JMP, SAS Institute, 1995). $y = A, B, A*B$, nopalera y pastizal; $y = A$, nopalera.

Nop y Pas		F	g.l.	P
modelo		58.8208	479	<.0001
sitio de origen		29.2837	1	<.0001
edad		196.5624	3	<.0001
erfa		281.0024	2	<.0001
sitio de origen * edad		5.3968	3	0.0012
sitio de origen * erfa		3.1156	2	0.0453
edad * erfa		24.1815	6	<.0001
sitio de origen * edad * erfa		0.7321	6	0.624
Nop		F	g.l.	P
modelo		41.8509	479	<.0001
edad		42.7292	7	<.0001
erfa		290.1508	2	<.0001
edad*erfa		5.9404	14	<.0001

Las semillas de nueve años de edad, cosecha 1993, ya habían sido puestas a germinar con anterioridad y estaban contaminadas por hongos. Debido a su distinta condición inicial, estas semillas fueron excluidas en los análisis presentados en el manuscrito.