

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO



# POSGRADO EN CIENCIAS BIOLOGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

“Efecto del precondicionamiento (*priming*) y la liberación oportuna de las semillas retenidas sobre el éxito del establecimiento en la especie serótina *Mammillaria hernandezii* (Cactaceae)”.

## T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS

P R E S E N T A

BIANCA ARIANA SANTINI GONZÁLEZ



FACULTAD DE CIENCIAS  
UNAM

DIRECTOR DE TESIS:

DR. CARLOS MARTORELL DELGADO

MÉXICO, D.F.

JUNIO, 2009



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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



POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
FACULTAD DE CIENCIAS  
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

OFICIO FCIE/DEP/213/09

ASUNTO: Oficio de Jurado

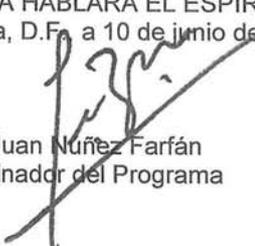
**Dr. Isidro Ávila Martínez**  
Director General de Administración Escolar, UNAM  
**Presente**

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 1 de junio de 2009, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)** del (a) alumno (a) **SANTINI GONZALEZ BIANCA ARIANA** con número de cuenta **401105629** con la tesis titulada **"Efecto del precondicionamiento (*priming*) y la liberación oportuna de las semillas retenidas sobre el éxito del establecimiento en la especie serótina *Mammillaria hernandezii* (Cactaceae)."**, realizada bajo la dirección del (la) **DR. CARLOS MARTORELL DELGADO**:

Presidente: DRA. ALMA DELFINA LUCIA OROZCO SEGOVIA  
Vocal: DRA. MARGARITA COLLAZO ORTEGA  
Secretario: DRA. MARIA DEL CARMEN MANDUJANO SANCHEZ  
Suplente: DR. JOSE ALEJANDRO ZAVALA HURTADO  
Suplente: M. EN C. MARIANA ROJAS ARECHIGA

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

**Atentamente**  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"  
Cd. Universitaria, D.F. a 10 de junio de 2009.

  
Dr. Juan Nuñez Farfán  
Coordinador del Programa

JNF/DCRV/ASR/ipp

## **Agradecimientos**

Este trabajo de tesis se realizó gracias al apoyo de:

-El Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM

- Al apoyo de la beca de maestría otorgada por el CONACyT (Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología).

- A los miembros de mi Comité Tutorial:

-Dra. Alma Delfina Orozco-Segovia

-Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez

-Dr. Carlos Martorell Delgado (Tutor principal)

## **¡Más agradecimientos!**

A mi tutor de tesis Carlos Martorell por escuchar siempre mi opinión, por dejarme hacer siempre lo que quise, por depositar su confianza en mí, siempre guiándome.

A Simona porque sin ella el trabajo en el campo no sería tan satisfactorio. Gracias a la comunidad de Concepción Buenavista Oaxaca por ser tan accesibles y permitirme trabajar en su hogar.

Agradezco a los técnicos:

- M.en C. Beatriz Zúñiga Ruíz
- M. en C. Mariana Rojas-Aréchiga
- Dra. Alejandra Vázquez - Lobo Yurén
- Lic. Yuriana Martínez Orea

por su apoyo en el laboratorio.

Agradezco a la Dra. Margarita Collazo, al Dr. Alejandro Zavala Hurtado, a la Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez, a la M. en C. Mariana Rojas-Aréchiga y a la Dra. Alma Orozco cuyas observaciones y comentarios sobre la tesis hicieron de este un mejor trabajo.

Agradezco a la Dra. María Esther Sánchez-Coronado y al Dr. Nacho Méndez por ayudarme con el análisis de datos.

Otro agradecimiento especial a la Dra. Alma Orozco que impulso mucho mi capacidad de discusión en la tesis.

Agradezco también a la M. en C. Saraí Montes por su paciencia y por ayudarme en el laboratorio.

Al Dr. Daniel Piñero por adoptarme. También agradezco a los del laboratorio, Ale V. , Rodo, Brian, Adán, Ale M., Ale O., Ana Mejía, Valeria, Lev, Joost, Pati, por su calidez.

A todos mis maestros de la maestría: Dr. Carlos Martorell, Dr. Jaime Zúñiga, Dr. Rodrigo Medellín, Dr. Gerardo Ceballos, Dr. Felipe Pimentel, Dra. Sandra Pompa, Dra. María del Carmen Mandujano, M. en C. Mariana Rojas-Aréchiga, Dra. Irene Pisanty, por darme clases y por hacer de la UNAM la mejor escuela.

Por no dejarme sola en el campo y por hacerme la vida feliz: Felipe Gómez, Nadia Santini, Carla Santini, Edgar Liceaga, Antoine Cleirbout, Erick García, Delfín Montañana, Rosa Maricel Portilla, Norma González y Miguel Santini, Alejandra Ortiz, Lalo y Ximena.

Edgar: Glim glim glim no hubiera sonado tan bonito si no es por tu ayuda.

A mi abuelita Telita por sus brillantes ideas con la manufactura de bolsas para semillas.

A Felipe Gómez, por apoyarme en todo, toda la vida, todo el tiempo, en las buenas y en las muy malas. En el campo, por manejar, por ayudarme, por las noches que te desvelas conmigo, por escucharme, por ser tan observador, por buscar lo mejor para que siempre saliera bien el trabajo.

A mis hermanas y a mis hermanas postizas: Ama, Romi y Dani porque no sé qué haría sin ustedes (yu nou guata i min).

## Índice

<u>Tabla de contenido</u>	<u>Página</u>
Resumen.....	1
Abstract.....	2
1. Introducción.....	3
1.1 Tipos de bancos de semillas .....	3
1.2 Preacondicionamiento dentro de un banco de semillas en el suelo .....	5
1.3 Serotinia .....	6
1.4 Banco de semillas y serotinia en cactus .....	7
2.Hipótesis.....	11
3.Objetivos.....	11
4. Materiales y Métodos.....	11
4.1 Sitio de estudio .....	12
4.2 Descripción de la especie .....	12
4.3 Preacondicionamiento de semillas en el laboratorio .....	14
4.4 Germinación a distintos potenciales osmóticos .....	15
4.5 Germinación en el campo de las semillas preacondicionadas y no- preacondicionadas .....	16
4.6 Expulsión oportuna del fruto y las semillas del banco .....	18
5. Resultados.....	20
5.1Preacondicionamiento de semillas en el laboratorio: ciclos de hidratación (Hd) y deshidratación (Dh) .....	20
5.2 Germinación a distintos potenciales osmóticos .....	21
5.3 Germinación en el campo .....	22
5.4 Supervivencia en campo .....	24
5.5 Expulsión oportuna del fruto y las semillas del banco .....	24
6. Discusión.....	26
6.1 Preacondicionamiento en el laboratorio .....	26

6.2 Germinación a distintos potenciales osmóticos .....	27
6.3 Germinación de las semillas en campo .....	28
6.3.1 Número de semillas germinadas .....	28
6.3.2 Velocidad de germinación .....	30
6.3.3 Supervivencia en campo .....	31
6.4 Expulsión de frutos .....	32
6.5 Expulsión de semillas del banco .....	33
7. Conclusiones.....	37
8.Referencias.....	38
Anexo 1 .....	43

## Resumen

La heterogeneidad temporal, como la lluvia impredecible, es característica de las zonas áridas y semiáridas. En este tipo de ambientes el agua es un recurso limitante que afecta la germinación y más tarde la supervivencia de las plántulas. Sin embargo, las especies que los habitan han desarrollado adaptaciones que les permiten enfrentar con éxito esta impredecibilidad y aprovechar al máximo los pulsos de lluvia, ejemplos de estas adaptaciones lo son las semillas latentes, la longevidad de éstas o su almacén, las cuales pueden responder a los pulsos de lluvia. Las semillas pueden estar almacenadas al interior del tallo de la planta madre tiempo después de que éstas han madurado (serotinia), lo que las protegería de factores de descomposición y del granivorismo que es intenso en zonas áridas y semiáridas. En zonas como éstas, el agua es el indicio ambiental de condiciones favorables que promueve la liberación de las semillas que son retenidas.

Por otro lado en los bancos de semillas en el suelo, éstas pasan por un proceso de preacondicionamiento (*priming*) que promueve aspectos de la germinación. Por lo tanto en este estudio evaluamos los beneficios de ser una especie serótina en el cacto *Mammillaria hernandezii*, ya que si las semillas retenidas son liberadas oportunamente (ante condiciones favorables como la lluvia) a la vez que se preacondicionan, entonces tendrán ventajas sobre aquellas que son liberadas inmediatamente después de su producción.

Los resultados indicaron que las semillas del cacto sí se preacondicionan ( $\chi^2 = 69.24$ ,  $P < 0.0001$ ), dando lugar a un mayor porcentaje y velocidad de germinación. Las semillas dentro de la planta madre, así como los frutos recién formados tuvieron una mayor probabilidad de ser expulsados ante la presencia de agua ( $\chi^2 = 38.67$ ,  $P < 0.0001$ ;  $\chi^2 = 4.298$ ,  $P = 0.0381$ , respectivamente). El porcentaje ( $\chi^2 = 16.61$ ,  $P = 0.0023$ ) y la velocidad de germinación de las semillas que permanecieron dentro de la planta madre fue mayor respecto a las semillas recién producidas.

Por lo tanto, podemos decir que la serotinia es una adaptación a través de la cual las semillas que son retenidas se preacondicionan a la vez que son protegidas de factores externos que podrían causar su muerte. El resultado serán semillas que pueden liberarse ante un indicio de condiciones favorables para la germinación, *i.e.*: lluvia, con un mayor porcentaje de germinación. Todo lo anterior, en conjunto, podría dar lugar a una mayor probabilidad de establecerse una vez que se conviertan en plántulas.

## Abstract

Temporal heterogeneity (*e.g.*, unpredictable rain) is a characteristic of semiarid and arid environments. Water is a limiting factor in this kind of environments, it affects germination and lately seedling survival. However, species inhabiting arid and semiarid zones have developed adaptations that allow them to cope successfully with temporal variability. Examples of these adaptations are seed dormancy and longevity, and seed storage. Seeds can remain stored inside the mother plant for more than one year (serotiny), this may protect them from predators and other mortality factors. In arid and semiarid zones water is the environmental cue for favorable conditions that triggers the release of the retained seeds.

On the other hand, seeds in a soil seed bank can commence the germination process without completion as a result of short hydration-dehydration cycles, this causes *natural priming*. Primed seeds germinate quickly and thus seedling survival may be increase. In this study we evaluated the benefits of being a serotinous plant in the cactus *Mammillaria hernandezii*. If retained seeds are released by cues of favorable conditions, such as rain, once they are primed, then these seeds are going to have advantages over the seeds that are immediatly released in the year they are produced.

Results indicated that percentage and germination rates of *M. hernandezii* seeds were enhanced by priming ( $\chi^2 = 69.24$ ,  $P < 0.0001$ ). Seeds retained in the mother plant as well as recently formed fruits had a higher probability of being released in the presence of water ( $\chi^2 = 38.67$ ,  $P < 0.0001$ ;  $\chi^2 = 4.298$ ,  $P = 0.0381$ , respectively). The percentage and germination rates of retained seeds inside the mother plant were higher than in recently produced seeds ( $\chi^2 = 16.61$ ,  $P = 0.0023$ ).

Therefore we can say that serotiny is an adaptation that may promote seed priming and seed protection from mortality factors that occur in the soil. This results in seeds that can be released in the presence of favorable cues such as rain and their higher germination percentage. All in sum may result in a higher probability of establishment once the seeds germinate and become seedlings.

## 1. Introducción

En las zonas áridas y semiáridas el agua es un recurso limitante. La falta de agua impide la germinación, y reduce la supervivencia plántulas (Evenari 1985 en Dubrovsky 1996; Gutterman 1993; Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes 2001; Godínez-Álvarez *et al.*, 2003). Las plantas que habitan este tipo de ambientes han desarrollado distintas adaptaciones que van desde la capacidad de almacenar agua al interior de sus tallos hasta el rápido desarrollo de raíces que permitan aprovechar los pulsos de lluvia que ocurren esporádicamente (Nobel 1988). El banco de semillas (reservorio de semillas que pueden germinar y reemplazar a las plantas adultas; Baker 1989) es un rasgo que les daría a las especies que lo poseen una ventaja para establecerse en ambientes temporalmente variables (Fenner y Thompson 2005). Dentro de un banco, las semillas almacenadas se mantienen inactivas en espera de que se presente un indicio ambiental favorable como un evento de lluvias (Schwilk y Ackerly 2001; Rodríguez-Ortega *et al.*, 2006). Dicho banco permite la permanencia y crecimiento de las poblaciones (Higgins *et al.*, 2000). En la naturaleza existen distintos tipos de bancos de semillas, éstos difieren entre sí dependiendo de la longevidad de las semillas, pero también dependiendo del sitio en que éstas se encuentren almacenadas.

### 1.1 Tipos de bancos de semillas

Las semillas pueden estar en dos tipos de banco dependiendo del tiempo que permanecen viables: los transitorios y los persistentes. Los primeros se refieren a que ninguna de las semillas que son producidas en un año sobrevive a la segunda temporada de producción de la siguiente cohorte. Por el contrario, los bancos de semillas persistentes son aquellos en los que las semillas producidas permanecen viables por más de un año o que sobreviven a la segunda o más temporadas de germinación (Baskin y Baskin 1998). Si las semillas permanecen viables durante 5 años mínimo entonces se trata de un banco persistente a largo plazo o permanente (Fenner y Thompson 2005). Este tipo de banco está asociado a poblaciones cuyo ambiente carece de sitios seguros por un periodo largo poniendo en riesgo a la población (Parker 1989). La longevidad de una semilla será la que defina el tipo de banco que se forma, y es a su vez una característica muy importante en ambientes con lluvias impredecibles, ya que les da la

posibilidad de esperar durante años un pulso de lluvia favorable para que suceda la germinación. De esta forma se distribuye en el tiempo el riesgo de mortalidad como plántulas, ya que tienen una mayor probabilidad de establecerse en un momento adecuado (Guttermann 1993).

Las semillas en un banco pueden estar almacenadas en el suelo. En este caso las semillas son dispersadas y pueden permanecer en la superficie del suelo o ser enterradas (Günster 1992; Grime 1979 en Baskin y Baskin 1998).

Sin embargo, las semillas también pueden ser almacenadas en bancos aéreos, en los que las semillas son retenidas por encima de la superficie del suelo, típicamente en estructuras de la planta madre, y están asociados a especies serótinas. Sin embargo una planta se considera serótina solamente cuando las semillas en el banco aéreo son retenidas en alguna estructura dentro de la planta madre tiempo después de que han madurado. Este tiempo puede variar de uno a 30 años dependiendo de la especie, siendo 5-10 años el periodo típico de almacén (Lamont *et al.*, 1991; Günster 1992; Lamont y Enright 2000).

El almacenamiento de semillas, ya sea en el suelo o dentro de la planta madre, así como la producción de semillas longevas, son mecanismos que retrasan la germinación, por lo que se consideran en conjunto como estrategias de bajo riesgo, opuestas a las de alto riesgo en las cuales se producen muchas semillas que germinan inmediatamente después de su dispersión (Guttermann 1993). Las estrategias de bajo riesgo son una forma de estrategia de *bet-hedging* o de *apuestas compensatorias*. Esto se refiere al retraso en la reproducción inmediata a cambio de la reducción de riesgos de mortalidad a largo plazo (Venable 2007). La estrategia *bet-hedging* puede asemejarse a la frase popular que recomienda “no poner todos los huevos en una misma canasta”, ya que ello implica correr el riesgo de que esa canasta caiga, resultando en la pérdida de todos los huevos. Del mismo modo, si todas las semillas germinan en un año desfavorable, se perderá toda la cosecha, pero si sólo algunas semillas germinan, entonces se reduce el riesgo de perderla toda. Además de que las semillas que no germinaron pueden permanecer dentro del banco esperando que las condiciones del siguiente año sean favorables para su germinación. Las estrategias de *bet-hedging* abarcan adaptaciones para dispersar los riesgos como las que ya mencionamos, pero también se considera que dispersan los riesgos aquellas especies que tienen ciclos de vida perennes, o con semillas latentes,

entre otras (Parker 1989; Phillipi 1993; Higgins *et al.*, 2000; Levine y Rees 2004; Venable 2007). Estos rasgos o adaptaciones deben conferirles, a los organismos que los presentan éxito a largo plazo, medido como la media aritmética, o con cualquier otro índice de tasa de crecimiento a largo plazo (Hopper 1999; Venable 2007).

### **1.2 Preacondicionamiento dentro de un banco de semillas en el suelo**

Dentro de un banco en el suelo, las semillas enterradas pueden experimentar un proceso semejante al preacondicionamiento (*priming*) que se le da a algunas semillas en el laboratorio. Debido a que ocurre en el suelo se le conoce como *preacondicionamiento natural* (González-Zertuche *et al.*, 2001). El preacondicionamiento es la imbibición regulada de la semilla en agua o soluciones osmóticas (González-Zertuche *et al.*, 2001) en el que la semilla es sometida a ciclos de hidratación y deshidratación (*hydropriming*), y que puede asemejarse a las condiciones del suelo en ambientes áridos y semiáridos, ya que después de una lluvia el potencial hídrico disminuye como consecuencia de la evaporación (Dubrovsky 1998). El preacondicionamiento comienza cuando la semilla absorbe humedad y se inician las primeras etapas de la germinación sin que haya una emergencia de la radícula (Bautista 2007). Durante estas primeras etapas (la fase I y II), la toma de agua por la semilla ocurre rápidamente y luego se detiene, mientras que el metabolismo de la semilla se reinicia con procesos como la actividad respiratoria, el desarrollo de mitocondrias y la síntesis de proteínas, entre otros (Bewley 1997).

El preacondicionamiento puede tener varios efectos positivos en los aspectos de la germinación de las semillas. En las semillas preacondicionadas el proceso de germinación es más rápido, hay una mayor sincronía, el porcentaje de germinación es mayor (aunque no en todos los casos) y finalmente, las plántulas tienen una mayor probabilidad de sobrevivir. Esto puede deberse a que, en las semillas que pasan por un preacondicionamiento (ya sea natural o artificial), se sintetizan proteínas parecidas a las LEA (late embryogenesis abundant), las cuales confieren tolerancia a la desecación a las semillas (González-Zertuche *et al.*, 2001). Por lo que una semilla con preacondicionamiento tendrá mayor probabilidad de germinar en un ambiente heterogéneo, así como mayor vigor y supervivencia como plántula.

Las semillas dentro de un banco en el suelo están sujetas a las variaciones en la temperatura y la precipitación de su hábitat y los embriones pueden sobrevivir a estos

cambios sin ser dañados (Dubrovsky 1998). Al germinar, las semillas han conservado los cambios resultantes de los eventos previos de hidratación y deshidratación (*Seed hydration memory: memoria hídrica de la semilla*), por lo que los eventos experimentados dentro del banco les indica cómo se comporta el ambiente que enfrentarán como plántulas (Dubrovsky 1996; Adams 1999; González-Zertuche *et al.*, 2001).

Además de la hidratación discontinua, las semillas de bancos persistentes experimentan las temporadas en las que la temperatura disminuye (durante el invierno y las noches frías de los ambientes semiáridos). Este enfriamiento (estratificación) podría causar la pérdida de latencia, promoviendo la germinación (Baskin y Baskin 1998). La estratificación se requiere normalmente si las semillas son dispersadas durante el otoño. Las temperaturas para la estratificación fría van de los 0 °C a los 10 °C, siendo 5 °C la óptima para muchas especies (Baskin y Baskin 1998).

### **1.3 Serotinia**

Como ya se señaló, existen bancos de semillas en el suelo, pero también aéreos. Éstos últimos están asociados a especies serótinas (que retienen las semillas en la planta productora o en alguna estructura tiempo después de que han madurado; Lamont 1991; Baskin y Baskin 1998; Lamont y Enright 2000; Ne'eman *et al.*, 2004; Rodríguez-Ortega *et al.*, 2006). El fenómeno ha sido reportado en especies que pueden habitar distintos tipos de ambientes, que van desde aquellos en los que hay poca precipitación hasta en los que ocurren fuegos con una alta frecuencia (Lamont *et al.*, 1991). La serotinia es una adaptación que ha sido encontrada en pinos mediterráneos y de Norte América, donde el grado de retención de las semillas es muy variable entre especies y está relacionado con la frecuencia de los incendios (Ne'eman *et al.*, 2004). Asimismo, la serotinia también se presenta en otro tipo de plantas, como lo son arbustos, hierbas y suculentas longevas de zonas áridas, en las que la lluvia esporádica causa la liberación de semillas (Lamont 1991; Lamont *et al.*, 1991; Günster 1992; Lamont y Enright 2000; Tapias *et al.*, 2004), así como en las cactáceas (Rodríguez-Ortega y Franco 2001). La evolución de la serotinia en plantas que habitan ambientes áridos se ha relacionado con la alta variabilidad temporal y espacial del agua en estas zonas (Günster 1992). En estos casos se ha propuesto que la serotinia funciona como una adaptación para enfrentar ambientes impredecibles en los que la germinación y supervivencia de las plántulas dependen de

aprovechar al máximo los pulsos de germinación y establecimiento, ya que las semillas se encuentran disponibles y pueden ser liberadas en el momento en que se presente el indicio ambiental favorable, en este caso el agua (Ellner y Shmida 1981 en Günster 1992).

Las semillas retenidas pueden alojarse en distintas estructuras dentro de la planta madre y su liberación, que resulta generalmente de la apertura de estas estructuras, puede ocurrir ante distintos indicios ambientales como el fuego (piriscencia), el agua (higrocasia), por la radiación solar, o bien por una combinación de éstos como un evento de fuego seguido de ciclos de hidratación y deshidratación (Lamont *et al.*, 1991; Baskin y Baskin 1998; van Oudtshoorn y van Rooyen 1999). De esta forma, las semillas son liberadas ante condiciones favorables para su germinación (Lamont *et al.*, 1991; van Oudtshoorn y van Rooyen 1999).

Entre las ventajas que ofrece la serotinia está el hecho de que se maximiza la disponibilidad de semillas cuando las condiciones son favorables para su establecimiento (Lamont *et al.*, 1991; Lamont y Enright 2000; Schwilk y Ackerly 2001; Rodríguez-Ortega *et al.*, 2006; Santini 2007; Peters *et al.*, 2009). En esos momentos existe una mayor cantidad de recursos disponibles que pueden ser aprovechados por las plántulas (Lamont *et al.*, 1991; Tapia *et al.*, 2004), o simplemente condiciones ambientales favorables. Además, las semillas permanecen protegidas del granivorismo, que es intenso en zonas áridas (Gutterman 1994; Kamenetsky y Gutterman 1994; Lamont y Enright 2000), se asegura la disponibilidad de semillas aun si ninguna se produjo ese año (Lamont *et al.*, 1991) y asegura que las semillas sean dispersadas cerca del sitio parental, lo que les da una mayor probabilidad de establecerse en un sitio favorable, al igual que la planta madre de la que provienen (Zohary 1937 en Günster 1992).

#### **1.4 Banco de semillas y serotinia en cactos**

En varias especies de cactáceas, el precondicionamiento debido a ciclos de hidratación y deshidratación, ha tenido efectos positivos en la velocidad de germinación (Dubrovsky 1996; Bautista 2007). En ambientes impredecibles, como los áridos y semiáridos, estos ciclos de hidratación y deshidratación pueden ocurrir en un mismo día, entre los pulsos de lluvia, por lo que las semillas que pueden aprovecharlos y

preacondicionarse avanzan en el proceso de la germinación. De esta forma el preacondicionamiento natural puede ser un mecanismo por el cual estos cactus aprovechan y responden ante la falta de agua, asegurando su potencial reproductivo (Dubrovsky 1996).

En cactus, especies como *Pachycereus pecten-aborigium* y *Ferocactus peninsulae* la hidratación discontinua aumenta su germinación (Dubrovsky 1996, 1998). En ambientes variables e impredecibles, como los desiertos, aprovechar al máximo los pulsos de lluvia para germinar puede ser crucial para la permanencia de las poblaciones. El preacondicionamiento puede representar una ventaja ya que, al causar una germinación rápida, permite aprovechar al máximo la temporada de lluvias, lo que puede resultar en un mayor fortalecimiento de la plántula y por ende una mayor probabilidad de supervivencia.

Los bancos de semillas en ambientes áridos son una fuente muy importante de reclutamiento, ya que las semillas constituyen la forma más abundante de la especie y, en el caso de las anuales, pueden ser el único estadio presente de la especie en algunos años (Kemp 1989). Algunas cactáceas como *Ferocactus wislizeni*, *Mammillaria grahamii* y *Opuntia rastrera* forman bancos de semillas en el suelo (Mandujano *et al.*, 1997; Bowers 2000 a y b; Montiel y Montaña 2003).

Rojas – Aréchiga y Batis (2001) reportan semillas que presentan las características morfofisiológicas necesarias para formar un banco de semillas pertenecientes a géneros como: *Ancistrocactus*, *Carnegiea*, *Cleistocactus*, *Epithelantha*, *Escobaria*, *Gymnocalycium*, *Hamatocactus*, *Melocactus*, *Parodia*, *Stenocereus* y *Strombocactus*.

Otros cactus del género *Mammillaria* como *M. theresae*, *M. saboae*, *M. longiflora*, *M. luethyi*, *M. dehertinana*, *M. sanchez-mejoradae*, *M. hernandezii*, *M. napina*, *M. solisioides*, *M. pectinifera* retienen sus frutos o sus semillas, lo que las convierte en plantas serótinas (Rodríguez-Ortega y Franco 2001; Zavala-Hurtado y Valverde 2003; Rodríguez-Ortega *et al.*, 2006). La retención de frutos también se ha reportado en otros géneros como *Ariocarpus*, *Aztekium*, *Coryphantha*, *Dolichotele*, *Echinocactus*, *Lophophora*, *Neobesseya*, *Obregonia* y *Pelecyphora* (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada 1991 en Peters *et al.*, 2009).

Las semillas de las especies que forman bancos generalmente tienen asociada algún tipo de latencia, aunque esta característica no es condición para que formen uno

(Fenner y Thompson 2005). Las semillas de cactáceas pueden ser quiescentes o presentar latencia innata (Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes 2000). La quiescencia está regulada por las condiciones ambientales y se pierde en cuanto se acaba la limitante ambiental (agua, temperatura y/o luz, entre otras), mientras que la latencia innata inicia con el desarrollo de la semilla e impide que las semillas germinen en dentro del fruto (Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes 2000). La quiescencia ha sido reportada para semillas de cactus del género *Mammillaria*, cuyas semillas germinan dentro de los primeros siete días después de haber sido sembradas en condiciones de invernadero (Flores-Martínez *et al.*, 2008) o controladas (Benítez-Rodríguez *et al.*, 2004).

Otro atributo esperado en las semillas de las especies que forman bancos es su longevidad (mantener su viabilidad por periodos largos de tiempo; Flores-Martínez *et al.*, 2008). Ésta característica se asocia a bancos persistentes de semillas (Baskin y Baskin 1998). Dado que las semillas se encuentran dentro de un banco hasta que se presenten las condiciones favorables para germinar, la longevidad sería un atributo que les daría mayores probabilidades de alcanzar un año benigno (Flores-Martínez *et al.*, 2008).

Los experimentos de germinación con especies serótinas del género *Mammillaria* indican que las semillas de éstas pueden ser muy longevas (Rodríguez-Ortega *et al.*, 2006; Santini 2007; Peters *et al.*, 2009). Debido a que las semillas en un banco aéreo pueden permanecer viables por mucho tiempo puede ser probable que pasen por un proceso de precondicionamiento natural, como ocurren con algunas semillas de especies que forman bancos en el suelo.

El precondicionamiento podría ser un mecanismo que se presente de manera natural en más especies que liberan sus semillas con agua, ya que todas tienen en común la presencia de un banco de semillas (Van Oudtshoorn y Van Rooyen 1999), e incluso también podría estar presente en más especies serótinas, debido a que muchas de éstas mantienen a sus semillas expuestas, o en estructuras en la planta madre hasta que registran el o los indicios ambientales favorables para ser liberadas (Lamont *et al.*, 1991). Así, las semillas son capaces de detectar las condiciones fluctuantes en el ambiente, lo que causaría su precondicionamiento.

No sabemos si este proceso pueda estar ocurriendo dentro de la planta madre. Si esto ocurre se sumaría a una de las tantas ventajas de ser una planta serótina, ya que además

de estar protegidas y ser liberadas ante el indicio ambiental que les indicaría que pueden germinar, las semillas estarían preacondicionadas, listas para germinar como consecuencia de la acumulación de cambios fisiológicos. En suma, tendríamos un conjunto de mecanismos que funcionarían en ambientes impredecibles dando como resultado un aumento en la adecuación de la especie, en términos de su reproducción. Esto, en conjunto con la protección de las semillas ante el granivorismo y otros factores de mortalidad, como los parásitos, muy importantes en las zonas áridas (Günster 1992; Lamont y Enright 2000; Rojas-Aréchiga y Batis 2001), puede constituir una presión para el desarrollo evolutivo de la serotinia en las plantas que habitan zonas áridas y semiáridas.

El preacondicionamiento natural no ha sido reportado en especies serótinas, hasta donde sabemos, y constituye un mecanismo muy importante en ambientes impredecibles, ya que da una gran ventaja a las semillas: la probabilidad de establecerse con mayor éxito en ambientes en los que este fenómeno es muy raro.

Entre las especies más interesantes que pueden experimentar preacondicionamiento dentro de la planta madre se encuentran varias cactáceas que retienen sus semillas en contacto con las condiciones fluctuantes de humedad de la superficie del suelo. De las cuales existen cuatro especies serótinas del género *Mammillaria* del Valle de Tehuacán: *M. hernandezii*, *M. napina*, *M. solisioides* y *M. pectinifera*. Éstas, entierran gran parte de su tallo, exhibiendo solo una pequeña porción verde sobre el suelo (Rodríguez-Ortega *et al.*, 2006; Peters *et al.*, 2009). Esto resulta interesante en términos del almacenamiento de semillas y de su preacondicionamiento, ya que las pueden guardar dentro del tallo enterrado, por lo que pueden experimentar los ciclos de hidratación y deshidratación (así como la estratificación) que pueden sufrir las semillas que se encuentran libres en el suelo.

## 2. Hipótesis

Mi hipótesis es que la serotinia puede funcionar como un banco de semillas en el cual éstas pueden ser preacondicionadas naturalmente y que permite la liberación oportuna de las semillas retenidas. De ser así, las semillas que han sido retenidas tendrán ventajas para germinar y sobrevivir sobre las que son liberadas inmediatamente después de ser producidas.

## 3. Objetivos

- Evaluar si el preacondicionamiento tiene un efecto sobre las semillas de *Mammillaria hernandezii*.
- Evaluar si, como resultado del preacondicionamiento, la serotinia puede ser ventajosa para la germinación y supervivencia de las semillas retenidas por la planta madre con respecto a las semillas liberadas inmediatamente en el año en que se producen.
- Evaluar si ocurre la expulsión de los frutos y las semillas retenidas ante una señal confiable de lluvia.

## 4. Materiales y Métodos

En este estudio escogimos a uno de los cuatro cactus mencionados anteriormente; *M. hernandezii*, en la cual he observado que las semillas que están dentro del banco pueden ser liberadas cuando la planta madre es humedecida, lo que concuerda con la interpretación clásica de la función de la serotinia, ya que la expulsión ocurre ante un indicio de condiciones favorables para el establecimiento, en este caso el agua (Lamont *et al.*, 1991; Lamont y Enright 2000; Schwilk y Ackerly 2001; Rodríguez-Ortega *et al.*, 2006; Santini 2007; Peters *et al.*, 2009). Sin embargo, ya que las semillas son retenidas en el tallo muy cerca de la superficie del suelo, la serotinia también puede funcionar como un mecanismo para exponer a las semillas a ciclos de hidratación y deshidratación o bien a un proceso de estratificación. Si esto ocurre, las semillas preacondicionadas

tendrían una mayor probabilidad de germinar y establecerse una vez que se convierten en plántulas.

#### 4.1 Sitio de estudio

El sitio de estudio es Concepción Buenavista en el estado de Oaxaca. Esta es una zona semiárida (BS<sub>1</sub>) con una precipitación de 530.3 mm que varía entre años y una temperatura media anual de 14.9 °C. La localidad de estudio está a 2180 m s.n.m. La temporada de lluvias va de mayo a septiembre. Durante los meses de julio y agosto se presenta un fenómeno que se conoce como canícula, en el cual la precipitación típicamente es menor que en los demás meses de la temporada de lluvias como junio o septiembre (Magaña *et al.*, 1999). La canícula también puede variar entre años ya que puede no presentarse o variar en su intensidad.

#### 4.2 Descripción de la especie

*Mammillaria hernandezii* (Glass y Foster), endémica del estado de Oaxaca es una planta simple globosa y hemigeófito (Arias *et al.*, 1997). El tallo mide cerca de 25 mm pero puede alcanzar hasta 35-45 mm de diámetro. Los tubérculos están dispuestos en 8 y 13 series espiraladas de 5.5 mm de altura de color verde intenso. Sus areólas, situadas en el ápice de los tubérculos, miden 2.5 mm de longitud y 1.7 mm de anchura. Generalmente presenta 25 espinas radiales (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada 1991). Florece entre octubre y diciembre (Arias *et al.*, 1997) y produce frutos en marzo-abril (obs.pers.; lámina 1). El fruto es producido en la axila de la planta, en la zona entre las mamilas. Al término de su desarrollo, el fruto emerge de la axila de la planta hasta exponerse completamente. Una gran parte de las semillas son dispersadas al inicio de la época de lluvias (por lo regular a principios de mayo) debido a la caída del fruto, mientras que otras son retenidas en el tallo y se entierran junto con éste conforme la planta crece (Santini 2007). Las semillas recién producidas se encuentran ligeramente por encima de la superficie del suelo. En el año siguiente, las semillas se encuentran al ras del suelo y después se entierran (Fig.1). Al interior del tallo de este cacto se forma entonces un banco de semillas que parecen ser liberadas cuando el tallo es humedecido (Santini 2007). Esto podría suceder en el hábitat natural de esta especie tras una precipitación considerable. Las semillas dentro del tallo se ubican cerca la superficie del

suelo, donde probablemente experimentan las condiciones que caracterizan al microambiente en el cual germinarán. Las semillas requieren de siete días para comenzar a germinar en condiciones controladas (Santini 2007).

Para realizar este trabajo se colectó un total de 950 semillas de distintos años: 2006, 2007 y 2008, éstas se separaron por cohorte y se utilizaron en los tratamientos descritos a continuación. Las semillas de 2006 se colectaron en el 2007 de la zona enterrada del tallo de la planta madre, las de 2007 se colectaron en este mismo año de la zona entre las mamilas, donde permanecen retenidas una vez que ha abierto el fruto. Finalmente, las semillas de 2008 se colectaron en este mismo año directamente de los frutos recién producidos (Fig. 1). Todas las plántulas y semillas obtenidas en estos experimentos fueron devueltas al sitio de estudio.

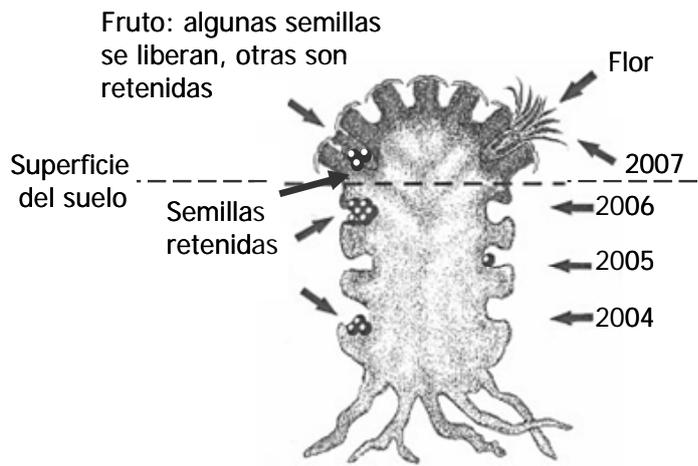


Figura 1. Diagrama de *M. hernandezii*. Modificado de Rodríguez-Ortega *et al.* 2006.



Lámina 1. A la izquierda *M. hernandezii*. A la derecha vista de las flores de *M. hernandezii* (Fotografías: Delfin Montañana)

El análisis de la velocidad y el porcentaje de germinación se realizó de acuerdo al método propuesto por Martínez-Pérez *et al.*, (2006): una regresión logística, con un error binomial de los datos. Esta prueba nos permite obtener estos dos parámetros de la germinación a partir de un único análisis. El cambio significativo en la devianza nos permitió evaluar si existían diferencias entre tratamientos; si éstas no existían fue posible juntar los datos en un mismo tratamiento. El análisis se realizó con el programa estadístico GLIM 4.0 (Numerical Algorithm Group 1993). El término cuadrático del tiempo se incluyó en el modelo ya que permite que la germinación decrezca en el tiempo como ocurre naturalmente.

#### 4.3 Preacondicionamiento de semillas en el laboratorio.

Para evaluar si los aspectos de la germinación (velocidad y porcentaje) de las semillas de *M. hernandezii* aumentaban como resultado de un preacondicionamiento, se realizó un experimento en el laboratorio con ciclos de hidratación (*Hd*) y deshidratación (*Dh*). Esto quiere decir que las semillas se hidrataron durante un tiempo y se deshidrataron antes de que emergiera la radícula. Este procedimiento se repitió varias veces. El tiempo de hidratación es distinto para cada especie, ya que debe ser suficiente para que la semilla se hidrate por completo, pero no el necesario para que emerja la radícula. El tiempo de deshidratación depende del tiempo en que la semilla se seca y vuelve a su peso original. En este estudio, estos tiempos se determinaron a partir de las curvas de hidratación y deshidratación para la especie. Estas se elaboraron al hidratar y deshidratar al máximo a cada grupo de semillas (Bautista 2007), (Anexo 1; Fig.1<sup>a</sup>). Por lo tanto, un ciclo se estableció como cuatro días de hidratación y dos de deshidratación. El número de ciclos se estableció con base en el trabajo de Bautista (2007), en el cual trabajaron con semillas del género *Mammillaria*.

En este experimento se utilizaron 200 semillas producidas en abril de 2007, comenzó el 27 de noviembre de 2007 y la germinación se registró durante 35 días. Se incluyó también un tratamiento en el cual las semillas se estratificaron en frío durante el tercer ciclo de hidratación (ver cuadro 1). Esto se hizo para evaluar el efecto del frío sobre la germinación de las semillas, ya que de manera natural éstas pueden experimentar bajas temperaturas durante el invierno. Las semillas se asignaron a cuatro tratamientos distintos que variaron en el número de ciclos y en la temperatura. Se utilizaron cinco conjuntos de 40 semillas cada uno para cada uno de los tratamientos (cuadro 1).

Cuadro 1. Tratamientos de preacondicionamiento de semillas de 2007 y 2008 de *M. hernandezii* en el laboratorio.

Tratamiento	Número de semillas	No. de cajas de Petri	Fotoperiodo	Temperatura
4 ciclos de <i>Hd-Dh</i>	40	4	12/12	18 y 32 °C
3 ciclos de <i>Hd-Dh</i>	40	4	12/12	18 y 32 °C
3 ciclos de <i>Hd<sup>f</sup>-Dh</i>	40	4	12/12	8 °C
2 ciclos de <i>Hd-Dh</i>	40	4	12/12	18 y 32 °C
Control	40	4	12/12	18 y 32 °C
<b>Total</b>	<b>200</b>	<b>20</b>		

*Hd<sup>f</sup>*: significa que durante el primer ciclo de hidratación, a este conjunto de semillas, se les aplicó frío (8 °C) para observar si existía algún efecto de la estratificación que podría suceder durante el invierno bajo condiciones naturales en el sitio de estudio.

Las semillas asignadas a cada uno de los tratamientos se dividieron en grupos de 10. Éstos se colocaron en cajas de Petri de 10 cm sobre papel filtro humedecido marca Schleicher & Schüll de 90 mm de diámetro. Las cajas se envolvieron en papel aluminio para evitar que las semillas recibieran luz y así germinaran durante la fase de hidratación. Durante esta fase, las cajas se colocaron en la cámara de germinación con las condiciones antes señaladas. La deshidratación se realizó a temperatura ambiente retirando la tapa de la caja de Petri y cambiando el papel filtro húmedo por uno seco.

La germinación de las semillas en el laboratorio se hizo en cámaras de germinación a una temperatura que fluctuó entre los 18 y 32 °C, con un fotoperiodo de 12/12 h, en el periodo de luz la temperatura llega a 32 °C y en la oscuridad a 18 °C. La temperatura se definió con base en la temperatura óptima a la que germinan las cactáceas en general (20 ± 2 °C; Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes 2000), y se aumentaron algunos grados ya que es el intervalo que ha funcionado para la germinación de las semillas de *M. hernandezii* (Santini 2007). La germinación se registró durante 35 días.

#### 4.4 Germinación a distintos potenciales osmóticos

En ambientes áridos y semiáridos el agua en el suelo es un recurso limitado en el tiempo, ya que además de que las lluvias son infrecuentes y ocurren en poca cantidad, el tiempo que el agua permanece disponible se reduce debido a las altas tasas de evaporación (Villareal-Barajas y Martorell, *en prensa*). Las semillas pueden aprovechar estos pequeños pulsos de agua para germinar, y por ende no tendrían la posibilidad de preacondicionarse. Por esta razón, se evaluó el porcentaje de germinación de las semillas de *M. hernandezii* a distintos potenciales osmóticos.

Se esperaba que, si las semillas tenían la posibilidad de pasar por ciclos de hidratación y deshidratación dentro de la planta madre, entonces germinaran a potenciales osmóticos menos negativos o cercanos a 0 MPa, es decir cuando hubiera una mayor disponibilidad de agua en el medio.

Para esto, se prepararon diferentes soluciones de Polietilen Glicol (PEG) 8000: 0, -0.05, -0.2, -0.4, -0.8 y -1.0 MPa. Las soluciones de PEG se calcularon a la temperatura máxima (32 ° C) a la que se expusieron en la cámara de germinación. Esto se hizo con el programa SPM (Solute Potencial & Molar-Molal-g Solute/g Water Interconversion). Se colocaron 5 mL de la solución de PEG en cada caja de Petri y luego tela de organza en la superficie del líquido para evitar que las semillas se hundieran en la solución de PEG. Las semillas se colocaron en grupos de 10 sobre la tela de organza, y se utilizaron dos cajas de Petri por tratamiento. Después, cada caja sin tapa se pesó con una balanza Sartorius BP310P, para seguir su peso a lo largo del tiempo y colocar el agua faltante, si fuera el caso. Las cajas se sellaron con Parafilm para evitar la pérdida de agua y se colocaron dentro de una cámara de germinación bajo las condiciones antes señaladas. Las cajas (junto con las semillas) fueron pesadas diariamente para evaluar si habían perdido agua, si éste era el caso, se les añadió agua destilada (dH<sub>2</sub>O) hasta alcanzar el peso inicial. La germinación se registró durante 32 días. Los datos se analizaron como en el experimento anterior.

Al finalizar, se pesó cada una de las semillas que no germinaron, luego se secaron por 6 días y se pesaron de nuevo para obtener el porcentaje de hidratación (Fig. 1<sup>b</sup>, Anexo 1).

#### *4.5 Germinación en el campo de las semillas preacondicionadas y no-preacondicionadas*

Este experimento se diseñó para evaluar si, como resultado de un preacondicionamiento natural, la serotinia era ventajosa o no para las semillas que fueron retenidas dentro de la planta madre. Para sembramos en campo un total de 750 semillas que se asignaron a cinco tratamientos distintos que se describen a continuación:

*1. Semillas de 2007 del banco de la planta madre (retenidas dentro de la planta madre): (BS)*

En marzo de 2008 se extrajeron 150 semillas de la planta madre que habían permanecido en su interior durante un año. Todas éstas fueron producidas en marzo de 2007. En forma natural, estas semillas se habían mantenido al ras del suelo al interior de la planta madre experimentando las condiciones fluctuantes de humedad que se presentan en su hábitat. Se esperaba que el efecto del preacondicionamiento a través de la serotinia aumentara la tasa y el porcentaje de germinación.

*2. Semillas de 2007 enterradas en el suelo (fuera de la planta madre) durante un año: (S)*

Este tratamiento se inició en mayo de 2007. Se utilizó un total de 150 semillas producidas en ese mismo año. Éstas se introdujeron en bolsas de nylon en grupos de quince para ser enterradas a tres cm de profundidad en el suelo. El propósito de este tratamiento fue someter a las semillas a un preacondicionamiento natural experimentando los ciclos de hidratación y deshidratación del suelo, pero fuera de la planta madre. De esta forma se buscó controlar el efecto materno sobre las semillas que ya han sido producidas, es decir, una vez que han madurado. Estas semillas se desenterraron un año después y se sembraron en el campo. Solamente se utilizaron las semillas que encontraron en buen estado, es decir, que no tenían expuesto al embrión, o semillas cuya testa no estaba rota.

*3. Semillas de 2008 preacondionadas en el laboratorio: (Hd-Dh)*

Un total de 150 semillas producidas y colectadas en enero de 2008 se sometieron a 3 ciclos de *Hd-Dh*, un mes después de su colecta. Esto debido a que, como se ve en los resultados (figura 2), este tratamiento tiene un efecto positivo en la velocidad y porcentaje de germinación sin que las semillas comiencen a germinar durante los ciclos de *Hd-Dh*. El propósito de este experimento fue el de evaluar si existían diferencias en la germinación de las semillas preacondionadas artificialmente con respecto a aquellas preacondionadas de manera natural.

*4. Semillas de 2007 almacenadas durante un año bajo condiciones constantes: (C07)*

Para comparar si existían diferencias en la germinación de semillas de la misma edad con preacondicionamiento natural respecto a las que no lo habían experimentado, se

colectaron 150 semillas producidas en enero de 2007 y se almacenaron bajo condiciones constantes (a temperatura ambiente y en la oscuridad) durante un año hasta su siembra en campo.

#### *5. Semillas de 2008 almacenadas hasta su siembra bajo condiciones constantes: (C08)*

Se colectó un total de 150 semillas producidas en enero de 2008, éstas estuvieron almacenadas en condiciones constantes durante cinco meses hasta su siembra en el campo. En este caso se comparó la germinación de éstas con respecto a las preacondicionadas en el laboratorio del mismo año. De esta forma se eliminaron los efectos de maduración y/o viabilidad de semillas que pueden ocurrir entre distintas cohortes.

Dada nuestra hipótesis, se esperaba que los primeros tres grupos de semillas (BS, S y *Hd-Dh*), los cuales habían pasado por un hidropreacondicionamiento, tuvieran un mejor desempeño que las semillas pertenecientes a los tratamientos que no pasaron por ningún hidropreacondicionamiento (tratamientos C07 y C08).

En mayo de 2008, al inicio de la época de lluvias, se sembraron, de manera aleatoria, las semillas de todos los tratamientos descritos arriba en cinco parcelas para representar la variabilidad ambiental que se encuentra dentro de una población de *M. hernandezii*. Se sembró un total de 750 semillas, 150 en cada parcela, de los distintos tratamientos. Las semillas se colocaron dentro de popotes de plástico de 5 mm de diámetro y 10 mm de altura que fueron clavados 5 mm dentro del suelo. Esto se hizo para evitar que las semillas se perdieran. Las semillas quedaron expuestas a la luz solar, ya que son fotoblásticas positivas y requieren de luz para germinar (Rodríguez-Ortega *et al.*, 2006). La germinación y la supervivencia de las plántulas se registraron durante nueve meses a intervalos de ocho días.

#### *4.6 Expulsión oportuna del fruto y las semillas del banco*

En enero de 2008 se marcaron en el sitio de estudio un total de 50 plantas y sus frutos recién producidos. Para evaluar si las semillas se expulsaban ante una señal de que el ambiente era favorable para germinar, en marzo del mismo año y antes de la época de lluvias se hizo una simulación de lluvia para evaluar tres variables de respuesta: 1)

frutos recién producidos expulsados con el agua, 2) semillas dentro de los frutos recién producidos expulsadas con el agua, 3) semillas dentro del banco (al interior de la planta madre) liberadas con el agua.

Este experimento se realizó durante cinco días, añadiendo distintas cantidades de agua diariamente (de 0 a 23 mm) a cada una de las cinco plantas pertenecientes a diez tratamientos distintos (en el tratamiento 1 se incluyeron seis plantas; cuadro 2). Las cantidades de agua se definieron con base en el evento de lluvia que cae en el sitio de estudio (en promedio 10 mm), esto se hizo aumentando o disminuyendo la cantidad de milímetros de agua suponiendo que no llovió nada (0 mm) hasta abarcar el doble, y un poco más del promedio (cuadro 2). A cada una de las plantas se les añadió la cantidad de agua que les correspondía, según el tratamiento, con un aspersor para evitar que el golpeteo de las gotas fuera la causa de la liberación de las semillas, ya que lo que se quería averiguar era la cantidad de precipitación necesaria para que las semillas fueran liberadas. Alrededor de cada planta se enterró un tubo de aluminio de 10 cm de diámetro y 15 cm de altura, para asegurar que el agua permaneciera cerca de la planta. Para calcular la cantidad de lluvia en mL que se debía rociar a cada planta para simular una lluvia correspondiente a un número dado de milímetros, utilizamos la fórmula para el volumen de un cilindro. Además, sobre cada cilindro se colocó una malla de sombra para evitar la evaporación inmediata de agua, tal como sucedería naturalmente en la época de lluvias, así como para evitar que los granívoros removieran las semillas antes de que se contaran.

Cuadro 2. Cantidad de agua (mm y mL) añadida por día a cada una de las plantas de *M. hernandezii* durante el experimento de simulación de lluvia.

Cantidad de agua por día (mm)	Cantidad de agua por día (mL)	Número de plantas	Número de frutos
0	0	5	8
1	8	6	9
2.5	20	5	9
5	39	5	10
7.5	59	5	10
10	79	5	8
13	102	5	9
17	134	5	8
20	157	5	8
23	181	5	10
		Total : 51	Total : 89

## 5. Resultados

### 5.1 Preacondicionamiento de semillas en el laboratorio: ciclos de hidratación (Hd) y deshidratación (Dh).

El análisis estadístico reveló que la germinación de las semillas de *M. hernandezii* fue diferente dependiendo del tratamiento ( $\chi^2 = 69.24$ ,  $P < 0.0001$ ). El tiempo en que germinaron fue distinto ( $\chi^2 = 45.87$ ,  $P < 0.0001$ ) y cambió dependiendo del tratamiento por el que hubieran pasado ( $\chi^2 = 58.95$ ,  $P < 0.0001$ ). Las curvas de germinación se ajustaron a una función cuadrática del tiempo ( $\chi^2 = 106.2$ ,  $P < 0.0001$ ). El porcentaje final de germinación fue diferente para cada uno de los tratamientos, 4 ciclos *Hd-Dh*: 76%, 3 ciclos *Hd-Dh*: 75%, 3 ciclos *Hd<sup>F</sup>-Dh*: 72.5%, 2 ciclos *Hd-Dh*: 67.5% y control: 72.5%. Al comparar la germinación entre los distintos tratamientos se encontró que los tratamientos de 3 ciclos con y sin estratificación y dos ciclos (a lo que se llamó grupo 1) no mostraron diferencias significativas en cuanto a su efecto en la germinación de las semillas de *M. hernandezii*. El tratamiento con más ciclos (4) difirió significativamente y de manera positiva, del grupo 1 y éste del control. Los resultados indicaron que la velocidad de germinación fue mayor en el tratamiento de 4 ciclos, siguiéndole el grupo 1 y por último el control (Fig.2). En el caso de las semillas que pasaron por 4 ciclos de hidratación y deshidratación, la germinación de 10 de éstas comenzó antes de terminar el último ciclo de *Hd-Dh*. El análisis sólo incluyó a las semillas restantes.

Las semillas que no tuvieron la fase de deshidratación (tratamiento control), germinaron más lento con respecto a las semillas que recibieron preacondicionamiento, esto sugiere que éstas últimas sí conservaron o acumularon los cambios adquiridos durante los ciclos de hidratación y deshidratación (Fig.2).

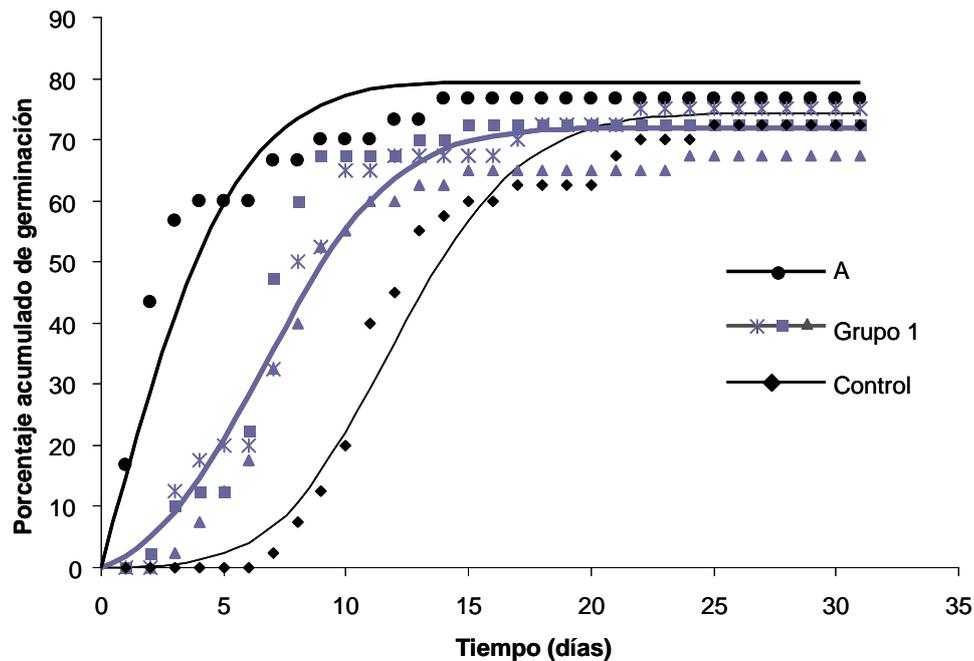


Figura 2. Curvas de germinación acumulada para las semillas de *M. hernandezii* en los tres tipos de preacondicionamiento. Las figuras representan los datos observados para cada uno de los tratamientos de preacondicionamiento (ciclos de hidratación y deshidratación) al que fueron expuestas las semillas: A; 4 ciclos, Grupo 1: ×; 3 ciclos, ■; 3 ciclos con estratificación durante el primer ciclo de hidratación, ▲; 2 ciclos, y el control. El grupo 1 incluye a los tratamientos B, C y D que no tuvieron un efecto diferente sobre la germinación de las semillas. El modelo que describe estas curvas es :  $\text{logit}(g) = a + br + ct + dt^2 + er \times t$ , donde  $g$ : germinación;  $r$ : tratamiento;  $t$ : tiempo;  $a$ ,  $b$ ,  $c$ ,  $d$ , y  $e$ : constantes.

### 5.2 Germinación a distintos potenciales osmóticos

La germinación de estas semillas se dio de forma paulatina, es decir que la germinación no ocurrió al mismo tiempo, sino por pulsos (Fig.3). El número de semillas que germinaron a diferentes potenciales osmóticos fue diferente dependiendo de la concentración de PEG en la que se encontraban ( $\chi^2 = 16.43$ ,  $P < 0.0001$ ). El número de semillas que germinaron fue distinto dependiendo del tiempo y el tiempo al cuadrado ( $\chi^2 = 3.816$ ,  $P = 0.0507$ ,  $\chi^2 = 7.068$ ,  $P = 0.0078$ ; respectivamente) y esto dependió de la concentración de PEG ( $\chi^2 = 3.936$ ,  $P = 0.0473$ ). A pesar de que el tiempo por sí mismo no fue significativo, esta variable se encuentra en la interacción significativa con el tratamiento, por lo que no pudimos eliminarla del modelo. Al tratarse de un modelo lineal, el análisis sugiere que la germinación es mayor conforme disminuye la concentración de PEG, lo cual describe adecuadamente lo que sucede en todos los tratamientos, excepto en el de 0 MPa. En este tratamiento se registró la segunda mayor probabilidad acumulada de germinación, después de -0.05 MPa (Fig.3).

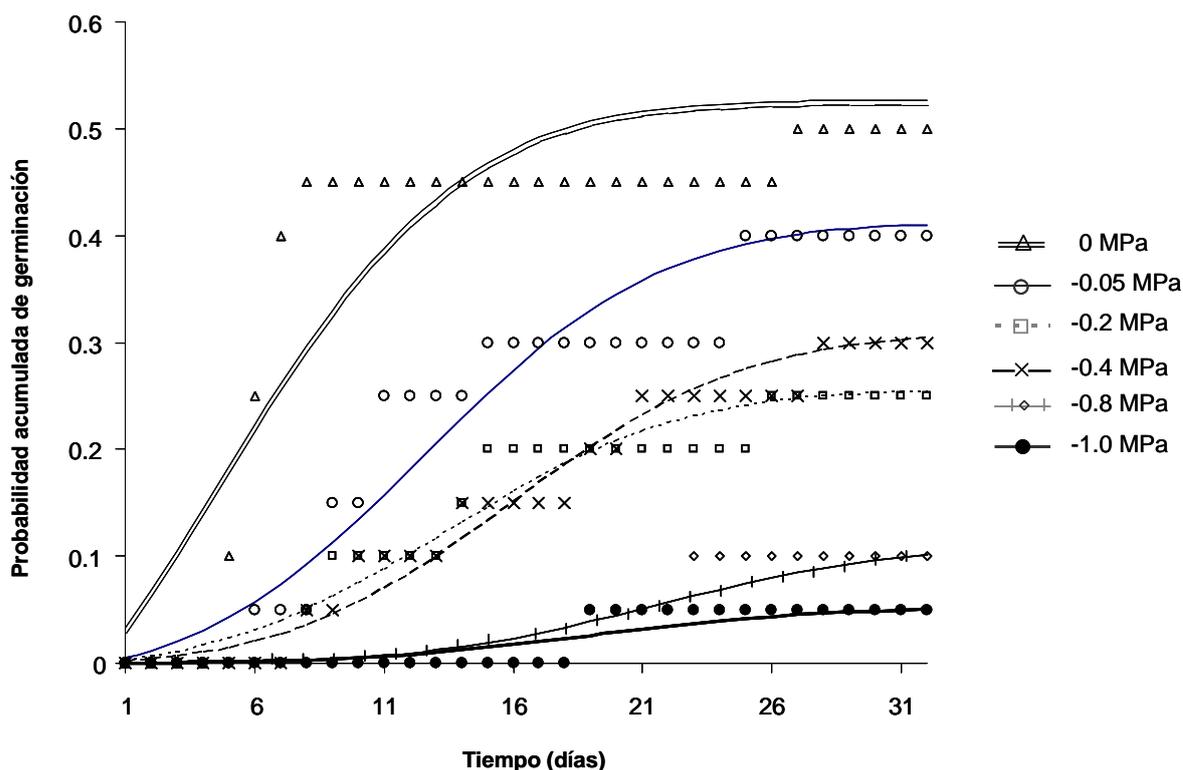


Figura 3. Curvas de germinación acumulada de las semillas de *M. hernandezii* a diferentes potenciales osmóticos. El modelo que describe estas curvas es:  $\text{logit}(g) = a + bp + ct + dt^2 + ep \times t$ , donde  $g$ : germinación;  $p$ : tratamiento;  $t$ : tiempo;  $a$ ,  $b$ ,  $c$ ,  $d$  y  $e$ : constantes. Se muestran las curvas de germinación acumulada ajustadas para cada uno de los tratamientos en forma independiente a fin de mostrar que la germinación fue menor en 0 MPa con respecto a -0.05 MPa.

### 5.3 Germinación en el campo

La germinación de las semillas comenzó 22 días después de haber sido sembradas en el campo, mientras que el último registro de germinación fue 172 días después. Los resultados mostraron que el porcentaje de germinación difirió entre tratamientos ( $\chi^2 = 10$ ,  $P = 0.0404$ ) dependiendo del tiempo y el tiempo al cuadrado ( $\chi^2 = 16.61$ ,  $P = 0.0023$ ;  $\chi^2 = 20.44$ ,  $P = 0.0004$ ). Sin embargo, las diferencias en las curvas entre tratamientos fueron tan grandes que no es posible encontrar una tendencia general para el efecto del tiempo y del tiempo al cuadrado que por sí mismos no fueron significativos.

Las semillas BS, es decir semilla producidas en 2007 que estuvieron dentro de la planta madre durante un año, fueron aquellas que comenzaron a germinar antes y también las que alcanzaron un mayor porcentaje de germinación, estas semillas germinaron a lo largo de todo el periodo (Fig.4).

Las semillas *Hd-Dh*, es decir semillas producidas en 2008 preacondicionadas en el laboratorio comenzaron a germinar después, sin embargo la germinación de todas las semillas de este tratamiento fue la más lenta y tuvieron el menor porcentaje de germinación (Fig.4).

La germinación de las semillas C08 ocurrió lentamente y alcanzó el porcentaje más bajos de germinación (Fig.4).

Las semillas C07, es decir semillas producidas en 2007 y que estuvieron almacenadas bajo condiciones constantes durante un año, germinaron muy rápido, y no germinaron más. El porcentaje de germinación de estas semillas fue menor que el de las semillas BS (Fig.4).

Las semillas S, es decir, semillas producidas en 2007 que estuvieron enterradas en el suelo durante un año tuvieron un menor porcentaje de germinación respecto a las semillas C07 y BS (Fig. 4).

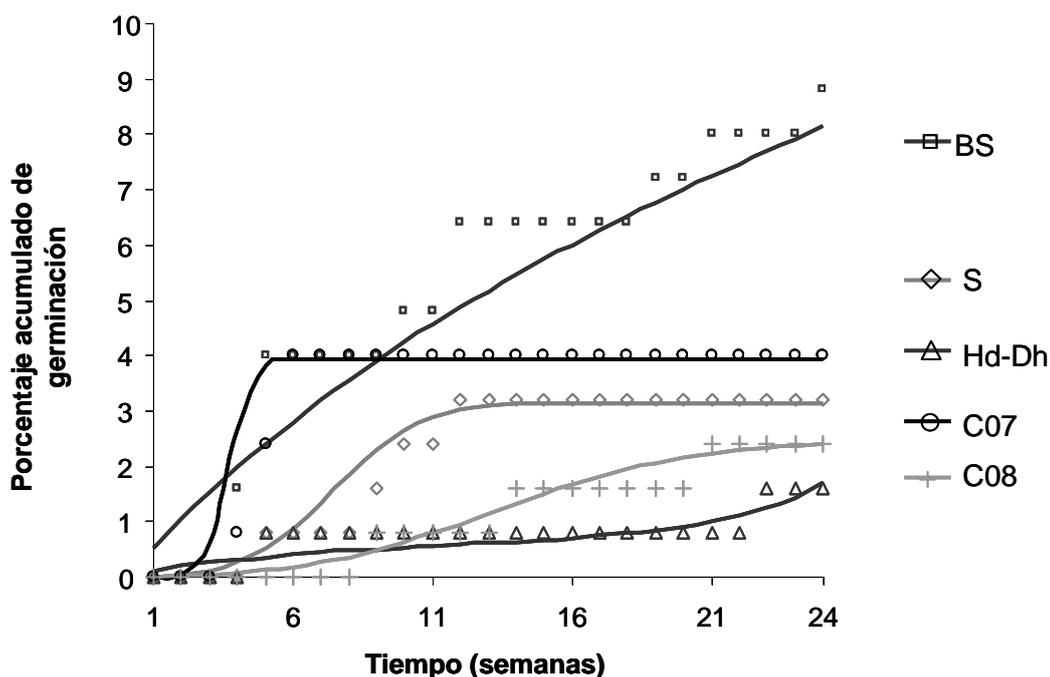


Figura 4. Curvas de germinación acumulada de las semillas de *M. hernandezii* en campo. BS: semillas almacenadas dentro de la planta madre durante un año. S: semillas que permanecieron enterradas en el suelo durante un año. *Hd-Dh*: semillas que pasaron por ciclos de hidratación y deshidratación en el laboratorio. C07: semillas producidas en 2007 que fueron almacenadas bajo condiciones constantes por un año. C08: semillas producidas en 2008 almacenadas durante cinco meses bajo condiciones constantes. El modelo que describe estas curvas es el siguiente:  $\text{logit}(g) = a + br^2 + cr^3 + dr^4 + er^5 + ft + gt^2 + hr^2t + ir^3t + jr^4t + kr^5t + lr^2t^2 + mr^3t^2 + nr^4t^2 + \tilde{n}r^5t^2$ , donde  $g$ : germinación;  $r$ : tratamientos;  $t$ : tiempo;  $a, b, c, d, e, f, g, h, i, j, k, l, m, n$  y  $\tilde{n}$ : constantes.

#### 5.4 Supervivencia en campo

La supervivencia de plántulas no se pudo someter a un análisis estadístico debido al tamaño de muestra, que resultó pequeño. Sin embargo, se presenta una gráfica para discutir más adelante la supervivencia de manera cualitativa.

A pesar de que el número de semillas sembradas para cada tratamiento fue muy parecido, hubo un mayor número de plántulas sobrevivientes que provenían de las semillas que fueron almacenadas dentro de la planta madre. Se observa también que han sobrevivido plántulas de todos los tratamientos, excepto las semillas preacondicionadas en el laboratorio (Fig.5).

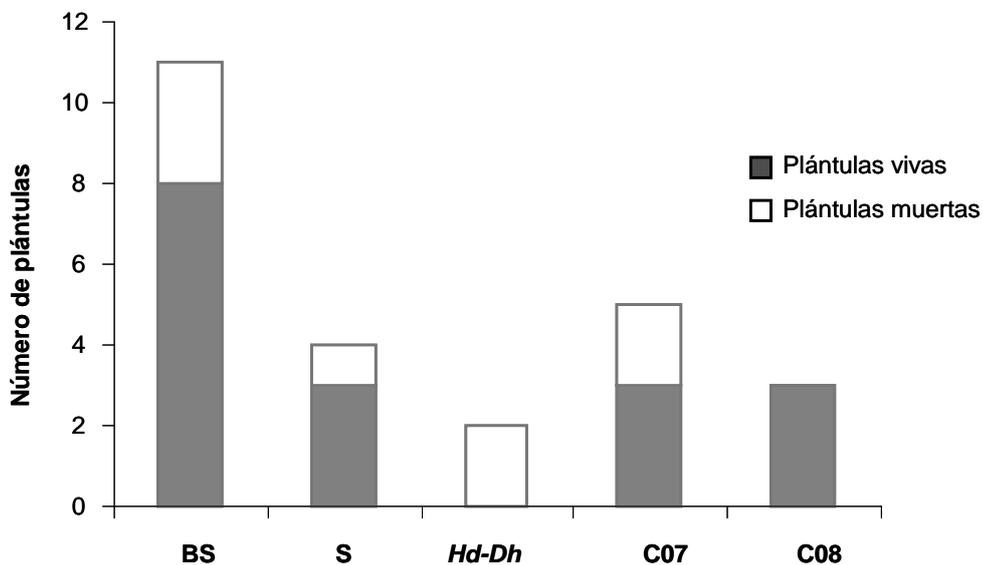


Figura 5. Supervivencia observada en campo de las plántulas de *M. hernandezii*. BS: semillas almacenadas dentro de la planta madre durante un año. S: semillas que permanecieron enterradas en el suelo durante un año. Hd-Dh: semillas que pasaron por ciclos de hidratación y deshidratación en el laboratorio. C07: semillas producidas en 2007 que fueron almacenadas bajo condiciones constantes por un año. C08: semillas producidas en 2008 almacenadas durante cinco meses bajo condiciones constantes.

#### 5.5 Expulsión oportuna del fruto y las semillas del banco

La probabilidad de que los frutos se expulsan al menos parcialmente aumentó conforme lo hizo la cantidad de agua añadida ( $\chi^2 = 4.298$ ,  $P = 0.0381$ ), mientras que la probabilidad de que el fruto fuese totalmente expulsado lo hizo solo en forma marginalmente significativa ( $\chi^2 = 3.821$ ,  $P = 0.0506$ ; Fig.6), esto quiere decir que no fue significativa pero está cerca de serlo.

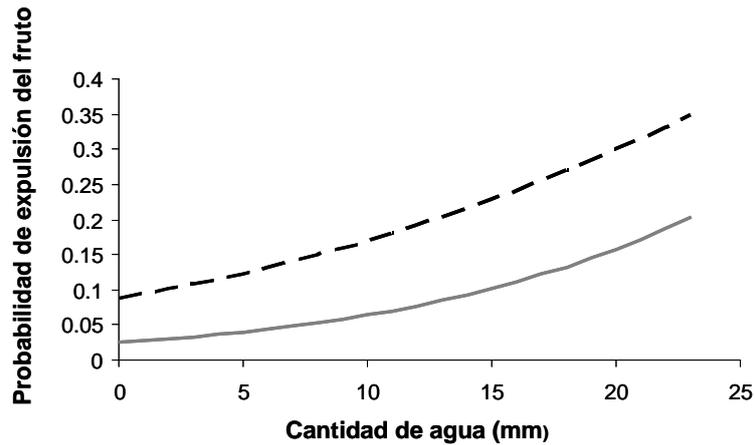


Figura 6. Probabilidad de expulsión de los frutos en el cacto *M. hernandezii* dependiendo de la cantidad de agua añadida diariamente. Línea continua: probabilidad de expulsión total. Línea cortada: probabilidad de que el fruto se expulse al menos parcialmente.

La cantidad de semillas del banco que se expulsaron fue mayor al aumentar la cantidad de agua ( $\chi^2 = 38.67, P < 0.0001$ ). También se observó que conforme pasaron los días la cantidad de semillas que son expulsadas disminuyó ( $\chi^2 = 29.28, P < 0.0001$ ) (Fig.7). Sin embargo, el agua no tuvo un efecto significativo en la liberación de semillas que se encontraban dentro de los frutos recién producidos.

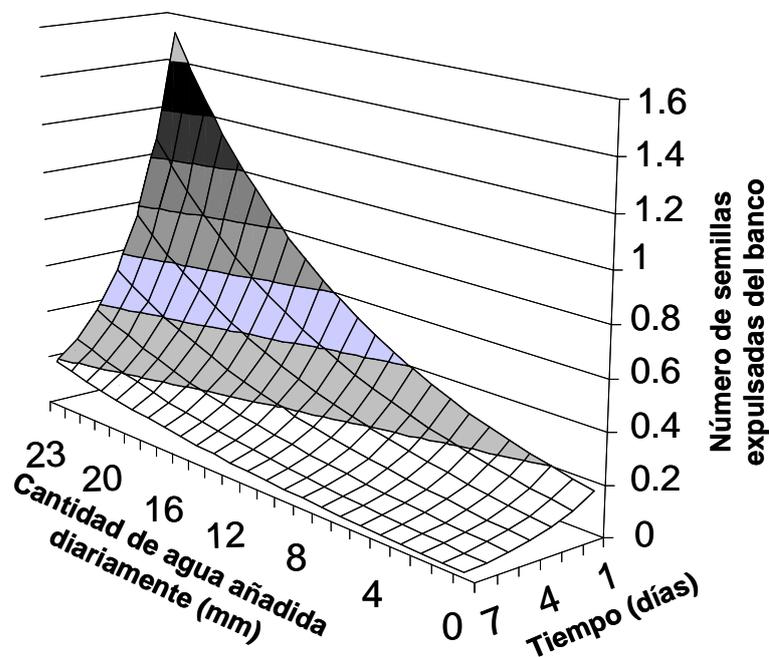


Figura 7. Relación entre el número de semillas expulsadas del banco con la cantidad de agua añadida diariamente y el tiempo (días) de duración del experimento.

## 6. Discusión

### 6.1 Preacondicionamiento en el laboratorio

El preacondicionamiento aceleró la velocidad de la germinación de las semillas de *M. hernandezii*. La probabilidad de que una semilla germine más rápido, con cuatro ciclos de *Hd-Dh*, e incluso con dos o tres ciclos es mayor que si no hay un preacondicionamiento (Fig.2). Este resultado ha sido encontrado en semillas de *Echinocactus platyacanthus*, *Neobuxbaumia tetetzo* y *Myrtillocactus geometrizans*, las cuales alcanzaron una mayor velocidad de germinación cuando fueron preacondicionadas (Bautista 2007). En otras especies esto sucede dado que existe una conservación de los cambios en el embrión que hace que responda rápidamente ante un pulso de lluvia una vez que ya ha pasado por eventos de sequía (Dubrosky 1996), por lo que es probable que también sea el caso en *M. hernandezii*.

Por otro lado, el número y la duración de los ciclos de *Hd-Dh* que requieren para preacondicionarse es variable entre especies (Fenner y Thompson 2005), incluso entre aquéllas del mismo género. En el caso del género *Mammillaria*, se ha reportado que las semillas de *M. lanata* y *M. solisoides* no responden al preconditionamiento si los ciclos son pocos o de corta duración, lo que se ha relacionado con el tiempo que tardan las semillas de estas especies en germinar. Si las semillas requieren de más tiempo para completar la germinación, los ciclos de *Hd-Dh* deben durar más para que el preacondicionamiento tenga un efecto positivo (Bautista 2007). Los experimentos realizados por Bautista (2007) indican que otras especies del género *Mammillaria* no responden a los ciclos de hidratación y deshidratación si estos son de corta duración. En particular, las semillas de *M. hernandezii* requieren de ciclos de hidratación de varios días para poder preacondicionarse (Fig.1<sup>a</sup>, Anexo 1).

Estos eventos de *Hd-Dh* podrían presentarse en la naturaleza a lo largo del tiempo. Después de un evento de lluvia, las semillas que se encuentran dentro de la madre se mojan (observaciones personales) lo que iniciaría el proceso de hidratación, el periodo de deshidratación podría ocurrir después ya que el suelo en el sitio de estudio se seca muy rápido, y he observado también que las semillas retenidas por la planta madre están secas cuando el suelo pierde su humedad. Este ciclo puede repetirse varias veces

antes de que las semillas germinen durante una temporada de lluvias o durante varias. Sin embargo sería necesario evaluar si realmente las semillas se hidratan y se deshidratan dentro de la planta madre.

En cuanto al porcentaje final de germinación, los resultados indicaron que sí hubo una diferencia significativa entre el control y las semillas que recibieron tres y dos ciclos de *Hd-Dh*, aunque esta diferencia es pequeña y que no hubo diferencias entre estos dos últimos tratamientos (Fig. 2). Esto coincide con otras especies de cactáceas y de otras familias, en las cuales el hidropreacondicionamiento no causó un efecto en este aspecto de la germinación (Sánchez-Soto *et al.*, 2005; Bautista 2007). Sin embargo, sí hubo un efecto positivo en el porcentaje final de germinación de las semillas de *M. hernandezii* cuando se trata del tratamiento de más ciclos, es decir cuatro. Lo que sugiere que si los ciclos son varios y de mayor duración, el porcentaje de germinación de las semillas puede ser mayor.

El frío aplicado a las semillas en el tratamiento de tres ciclos no tuvo un efecto significativo (Fig.2). La estratificación se utiliza para romper la latencia, y las semillas de la especie estudiada no presentaron una latencia. Además, en la naturaleza, las semillas de *M. hernandezii* pasarían por este periodo de estratificación durante el invierno si estuvieran en un sustrato húmedo, sin embargo, en esta época las plantas están muy secas, y podría pensarse que las semillas también.

### 6.2 Germinación a distintos potenciales osmóticos

La germinación a distintos potenciales osmóticos se dio de manera escalonada (Fig.3). Es decir, no todas las semillas germinan al mismo tiempo, hubo un número de semillas que germinaron por pulsos a lo largo del tiempo. Este tipo de germinación, o el grado de quiescencia de las semillas, es resultado de la diversidad funcional que existe en un conjunto de semillas. Esto quiere decir que cada individuo o semilla perteneciente al conjunto tiene su propio estadio fisiológico y que juntos forman un continuo que presenta distintas tasas de germinación (Orozco-Segovia y Sánchez-Coronado *en prensa*). Ecológicamente, la germinación intermitente tiene otra ventaja más, y es que de esta forma la planta enfrenta el riesgo de mortalidad en un ambiente tan impredecible, si las primeras plántulas mueren, digamos por falta de agua, habrán más semillas que germinen después y que podrán sobrevivir (Cavers *et al.*, 2000). Esta

variabilidad en el comportamiento germinativo de las semillas existe para plantas que habitan distintos ambientes y depende fuertemente de los indicios ambientales (Venable 1985, 1989). Es una forma de *bet-hedging* ya que se dispersa la germinación a lo largo del tiempo, lo que a la vez dispersa los riesgos de mortalidad, ya que las semillas pueden encontrar condiciones apropiadas para germinar y establecerse en alguno de los pulsos de germinación (Stebbins 1974; Harper 1977; Real 1980; Westoby 1981; en Venable 1985).

Otro hecho que apoya la hipótesis del hidropreacondicionamiento dentro de la planta madre es que la probabilidad de que germine una semilla con poca agua, es decir a potenciales osmóticos muy negativos, es muy baja (Fig.3). Esto quiere decir que las semillas dentro de la planta madre pueden ser capaces de recibir pulsos de lluvia sin germinar. De esta manera las semillas experimentan ciclos de hidratación y deshidratación naturales, lo que les confiere ventajas en un ambiente heterogéneo.

### 6.3 Germinación de las semillas en campo

#### 6.3.1 Número de semillas germinadas

La germinación de las semillas sembradas en campo fue diferente dependiendo de su procedencia. Recordemos que se esperaba que las semillas de la planta madre (BS), las del suelo de 2007 (S), y las hidropreacondicionadas en el laboratorio de 2008 (*Hd-Dh*) fueran las que germinaran más, bajo el supuesto de que estarían todas preacondicionadas. Sin embargo esto no sucedió así. Por un lado, las semillas que estuvieron dentro de la planta madre durante un año son aquellas que germinaron más (Fig.4). Las que estuvieron enterradas en el suelo son las que le siguieron, junto con las almacenadas de 2007. La germinación de las semillas del suelo (S) pudo verse mermada ya que se observó que se deterioran con gran frecuencia. En algunos casos la testa estaba rota y se podía ver al embrión, lo que pudo ocasionar la muerte de la semilla. Inouye *et al.*, (1980), señalan que el granivorismo es intenso en las zonas áridas, éste aumenta la diversidad de especies y juega un papel muy importante en la estructuración de la vegetación como en los pastizales debido a que se reduce la competencia entre especies. Sin embargo, las semillas pequeñas (< 1mg de peso), como es el caso de las de *M. hernandezii*, (peso: 0.25 mg) tienden a enterrarse y formar bancos de semillas persistentes para poder escapar a la mortalidad por granívoros, que ocurre en la

superficie (Hulme 1994). Por lo que en el caso de las semillas de *M. hernandezii* parecen ser otros factores los que causan que las semillas dentro del suelo se deterioren. Estos factores pueden ser: la germinación dentro del banco aun a mayores profundidades, envejecimiento de la semilla y pérdida de viabilidad, o el ataque por patógenos. La mortalidad del 90% de las semillas en un banco en el suelo es causada por alguno de los factores antes mencionados (Leishman *et al.*, 2000).

En el caso de las semillas de *M. hernandezii*, la germinación a una profundidad de 3 cm parece poco probable ya que las semillas son fotoblásticas positivas, sin embargo no descartamos que pueda ocurrir. El envejecimiento de la semilla y la pérdida de viabilidad por edad tampoco son probables ya que las semillas que fueron enterradas tenían un año de edad, además de que no se ha encontrado que pierdan viabilidad con la edad (Santini 2007). Sin embargo, el almacén de semillas a altas temperaturas puede provocar el envejecimiento de las semillas de soya (*Glycine max*; Stewart y Bewley 1980). Se puede pensar entonces que podrían haber sido las altas temperaturas que alcanza el suelo en el sitio de estudio (32 °C, datos no publicados) o los patógenos dentro del suelo los que causaron la descomposición y en algunos casos la muerte de las semillas enterradas (Van Mourik *et al.*, (2005) sugieren que el método de enterramiento en bolsas deriva en una mayor densidad de semillas de lo que en realidad ocurre en un banco en el suelo, lo que en consecuencia aumenta los niveles de patógenos que influyen en la mortalidad de las semillas.

Esto sugiere que dentro de la planta madre las semillas de *M. hernandezii* podrían ser protegidas de factores externos, como las altas temperaturas, los patógenos y las hormigas, lo que no sucede en el suelo donde son más vulnerables a los factores antes mencionados, de allí la ventaja de ser una planta serótina.

Por otro lado, las semillas hidroprecondicionadas en el laboratorio que fueron colectadas en 2008 estaban inmaduras, ya que el color de éstas era rojizo y no pardo-oscuro como lo son aquellas que están maduras. Esta inmadurez pudo ser la causa de la poca germinación general de las semillas de dicho año. Sin embargo, al comparar las semillas preacondicionadas con las que estuvieron almacenadas del mismo año se observó que éstas últimas germinaron más, lo que quizá se deba a que al estar almacenadas tuvieron el tiempo para madurar y poder germinar, mientras que aquellas que fueron colocadas en agua inmediatamente pudieron no haber alcanzado la madurez fisiológica necesaria para poder embeberse completamente y así germinar (Welbaum *et al.*, 1991).

Finalmente, las semillas que estuvieron dentro de la planta madre por un año germinaron más que las que estuvieron almacenadas del mismo año, y su germinación se dio de manera escalonada. Esto sugiere que dentro de la planta madre, las semillas pasan por procesos de hidroprecondicionamiento que causan una mayor germinación, ya que como se mencionó antes, se observó que las semillas están completamente mojadas después de un evento de lluvias y en el laboratorio las semillas con más ciclos de hidratación y deshidratación fueron aquellas con una mayor velocidad y porcentaje de germinación. Esto aunado a la protección de factores de descomposición y depredación en el suelo como la presencia de microorganismos, les podría conferir más ventajas a las semillas almacenadas dentro de la planta madre con respecto a aquellas que se liberan inmediatamente después de ser producidas. Lo que sugiere que la serotinia en esta especie puede ser un carácter adaptativo al tipo de ambiente en el que se encuentra *M. hernandezii*.

En este caso, no podemos decir que el hidroprecondicionamiento dentro de la planta madre haya sido la única causa de la mayor germinación de las semillas almacenadas en ella, ya que pudo deberse a efectos maternos. Estos efectos maternos pueden ser varios: genéticos o por interacciones de la planta madre con el ambiente (Baskin y Baskin 1998). En este caso, podemos decir que las semillas de *M. hernandezii* que están retenidas pueden experimentar estos efectos maternos ya que la planta madre puede actuar como un amortiguador de la temperatura en el suelo, también para darles sombra o para retener la humedad por más tiempo.

### 6.3.2 Velocidad de germinación

Las semillas de *M. hernandezii* germinaron lentamente y lo hicieron a distintos tiempos. Esto concuerda con una estrategia de bajo riesgo ya que las semillas no germinan de manera masiva ni lo hacen inmediatamente después de la primera lluvia. Encontramos diferencias en cuanto a la velocidad de germinación. Las semillas que permanecieron dentro de la planta madre durante un año fueron aquellas que germinaron más rápido, y también aquellas que germinaron más (Fig.4).

Este resultado es muy importante, ya que el preacondicionamiento en el laboratorio tiene el mismo efecto, lo que sugiere que la causa detrás del mejor desempeño de las semillas retenidas por la madre puede deberse también al hidroprecondicionamiento.

Lo que quiere decir que permanecer dentro de la planta madre durante un año es tiempo suficiente para tener una mayor probabilidad de germinación.

### 6.3.3 Supervivencia en campo

A pesar de que no fue posible comparar la supervivencia estadísticamente entre tratamientos debido a la falta de datos suficientes, es importante hablar sobre el posible efecto que puede tener el reclutamiento de unos pocos individuos sobre el crecimiento poblacional y, por ende, en la adecuación de la especie a largo plazo. Los datos observados indican que hubo un mayor número de plántulas sobrevivientes provenientes de semillas que estuvieron almacenadas dentro de la planta madre (Fig.5). También hubo plántulas que sobrevivieron de los otros tratamientos, excepto en el tratamiento de semillas de 2008 que fueron preacondicionadas en el laboratorio (Fig.5). Como ya se mencionó, los datos no nos permiten concluir si las semillas retenidas darán lugar a plántulas más vigorosas que tengan una mayor supervivencia. Sin embargo, podemos decir que la retención de semillas no redujo la supervivencia de las plántulas, y sí da lugar a una mayor germinación de semillas. Lo que resulta en un mayor establecimiento. La fase de plántula es el estadio más vulnerable (Gutterman 1993), y las cactáceas presentan, por lo general, una curva de supervivencia tipo III, lo que quiere decir que la mayor probabilidad de muerte se concentra en las categorías pequeñas (Esparza-Olguín *et al.*, 2002; Godínez-Álvarez *et al.*, 2003). Estudios demográficos con *M. hernandezii* demuestran que el estadio de plántula, así como el de semilla hacen una baja contribución a la tasa de crecimiento poblacional (Ureta 2006; Santini 2007). Quizá en *M. hernandezii* el aspecto de la supervivencia aumentado por el almacén de semillas no sea tan crítico como lo es en otras especies en las que la retención de semillas parece promover la supervivencia de las plántulas (Lamont *et al.*, 1991). Sin embargo, el incremento en la fecundidad (expresado como el incremento en el número de plántulas o de semillas o ambos) resultó en un incremento en la tasa de crecimiento poblacional de la especie *Neobuxbaumia macrocephala* (Esparza-Olguín *et al.*, 2002). Por lo que tanto es necesario evaluar, mediante modelos matriciales, si como resultado de la mayor probabilidad de germinación de las semillas que son retenidas la tasa de crecimiento poblacional de *M. hernandezii* aumenta.

#### 6.4 Expulsión de frutos

El agua es un factor ambiental que cuando se presenta en ciertas cantidades y con cierta frecuencia tiene efectos significativos en la expulsión de los frutos de *M. hernandezii* (Fig. 6). La probabilidad de expulsión de un fruto aumentó conforme lo hizo la cantidad de agua añadida. El fruto tuvo una mayor probabilidad de ser expulsado, al menos parcialmente, cuando la planta recibió una mayor cantidad de agua. Esto sugiere que la planta responde ante la señal de lluvia, ya que sólo expulsará sus frutos totalmente ante un evento de lluvia mayor (Fig.6).

En el hábitat de esta especie, un evento promedio de lluvia corresponde a 10 mm de agua, por lo que es muy probable que las plantas expulsen sus frutos de forma natural si este evento de lluvia ocurre al menos durante siete días. Esto nos habla del indicio ambiental que indica condiciones favorables ya que para que la expulsión ocurra, el evento de lluvia debe presentarse seguido. Lo que excluye la posibilidad de que los frutos sean expulsados ante una lluvia incidental de temporada de secas. En este experimento se añadió la cantidad de agua correspondiente a cada planta diariamente. El fruto, con una gran proporción de semillas (80 %; Santini 2007), es liberado ante condiciones favorables. Por lo que este mecanismo sería adaptativo ante ambientes impredecibles, debido a que las semillas que están dentro del fruto pueden encontrar condiciones óptimas para germinar y establecerse, después de que se ha asegurado que las condiciones favorables están presentes.

El almacén de semillas está asociado a ambientes impredecibles (Kemp 1989; Lamont 1991; Lamont y Enright 2000; Gutterman 1993). Sin embargo, el grado de serotinia está relacionado con el grado de impredecibilidad ambiental (Rodríguez-Ortega *et al.*, 2006, Peters *et al.*, 2009). Por lo que a mayor heterogeneidad temporal, ya sea por el decremento en la precipitación anual o el incremento en la aridez, mayor será el grado de retención de las semillas (Cowling *et al.*, 1985; Rodríguez-Ortega *et al.*, 2006). Esto puede explicar porqué *M. hernandezii* libera inmediatamente la gran mayoría de las semillas que produce, mientras que solo retiene una pequeña porción, porque el ambiente en el que habita, a pesar de ser impredecible, no es tan árido como lo son otras zonas cuya precipitación media anual es menor (de 60-100 a 150-250 mm; Noy-Meir 1973), lo que las convierte en zonas más heterogéneas y por ende más impredecibles (Griffiths 1972). A pesar de que *M. hernandezii* libera una gran cantidad de semillas,

puede ser considerada una especie *bet hedger* ya que almacena unas cuantas semillas para poderlas liberar con el tiempo.

Recordemos que la fase de plántula es la más vulnerable del ciclo de vida de una planta (Gutterman 1993), y el reclutamiento de nuevos individuos es poco común en ambientes áridos y semiáridos, por lo que poseer un mecanismo que responde a la lluvia da a la especie que lo posea una ventaja para enfrentar la variabilidad temporal.

La expulsión de frutos también ha sido observada en *Mammillaria pectinifera*. Esta planta libera sus frutos ante condiciones óptimas de humedad. Se piensa que este mecanismo es muy importante ya que permitiría que la población de este cacto se regenere ante estas ventanas de oportunidad que ocurren en su hábitat natural (Peters *et al.*, 2009).

### 6.5 Expulsión de semillas del banco

Las semillas almacenadas (aquellas que permanecen dentro de la planta madre) fueron liberadas con el agua (Fig.7). A este mecanismo de dispersión por lluvia o humedad se lo conoce como ombrohidrocoria, es uno de los mecanismos de dispersión por agua. En particular, la higrocasia (apertura de estructuras ante condiciones de humedad) es el mecanismo asociado a especies bradisporicas, es decir que dispersan a sus diásporas lentamente, como ocurre con las especies serótinas (Van Oudtshoorn y Van Rooyen 1999). Sin embargo, en el caso de *M. hernandezii*, las semillas que se quedan en la planta madre están almacenadas en la zona entre las mamilas de la planta, es decir, el lugar donde están almacenadas ya está abierto. Es posible entonces que las semillas dentro del banco sean liberadas por causa de la hidratación de la planta madre, ya que cuando ésta se hidrata se hace más grande el espacio entre las mamilas, dejando expuestas a las semillas. Una vez que la planta madre ha abierto los espacios entre mamilas es probable que la lluvia que cae cause la liberación de las semillas. Este fenómeno se conoce como *rain wash* o lavado por la lluvia y es también un tipo de ombrohidrocoria (Van Oudtshoorn y Van Rooyen 1999).

El almacenamiento de algunas semillas para ser liberadas con la siguiente lluvia disminuye el riesgo de mortalidad de todas las semillas y, por lo tanto, aumenta la probabilidad de que estas pocas semillas logren germinar en condiciones más apropiadas y que las plántulas tengan más probabilidades de sobrevivir. Este tipo de

estrategias dispersan los riesgos a los que se enfrentan las plantas del desierto (Guttermán 1993; Van Oudtshoorn y Van Rooyen 1999).

El hecho de que las semillas se liberen con el agua no había sido reportado, e indica que la serotinia puede ser una adaptación ventajosa ya que las semillas son dispersadas cuando se presentan condiciones favorables para su germinación, como la lluvia. Esta expulsión también puede ser considerada como un mecanismo adaptativo, que, aunque se asemeja a la expulsión de frutos ya que ocurren tras los mismos indicios, le confiere a las semillas otra ventaja si consideramos que han pasado un año dentro del banco preacondicionándose. Esto implica que además de que pueden ser liberadas ante un pulso favorable, estas semillas podrán germinar más rápidamente y aprovechar el pulso favorable durante todo el tiempo que éste dure. En las zonas áridas la germinación rápida da lugar a que la plántula aproveche tempranamente la temporada de lluvias para poder desarrollar suficiente tejido de reserva de agua y raíces antes de la llegada del periodo seco (Gibson y Nobel 1986; Adams 1999).

Por otro lado, la cantidad de semillas liberadas del banco disminuyó conforme pasó el tiempo, probablemente porque hay un número limitado de semillas dentro del banco que se va agotando. El hecho de que se agoten las semillas sugiere que las semillas retenidas tienen una alta probabilidad de ser liberadas en algún momento antes de ser enterradas por el propio crecimiento de la planta madre en la que se encuentran almacenadas. El número promedio de semillas por fruto que permanecen dentro de la planta madre por más de un año es de dos (Santini 2007). Una vez que estas semillas han sido enterradas, su liberación puede ocurrir por la muerte de la planta madre, como sucede con otras especies serótinas (Enright y Lamont 1989), ya sea por la muerte natural de la planta madre o porque los roedores y liebres de la zona se alimentan del cacto (Rodríguez-Ortega *et al.*, 2006).

Al igual que sucedió con los frutos, la liberación de las semillas no ocurrió inmediatamente sino que aumentó conforme lo hizo la cantidad de agua añadida, lo que nos habla de la cantidad del indicio ambiental que requieren las semillas para ser liberadas en mayor número, este indicio debe ser sustancioso. Las semillas fueron liberadas a lo largo de varios días, no en un sólo día. Esta estrategia puede ser efectiva para asegurar la germinación de algunas cuantas semillas y permitir que la planta

termine su ciclo de vida. Esto ya ha ido reportado para otras plantas desérticas del género *Blepharis* que regulan la dispersión de sus semillas almacenadas en la parte muerta de la planta a lo largo del tiempo (Gutterman 1993).

Podemos decir que *M. hernandezii* presenta dos estrategias con las que libera sus semillas en presencia de agua: la dispersión inmediata de frutos con semillas y la dispersión de semillas preacondicionadas dentro del banco. La presencia de dos estrategias en la misma planta ya ha sido reportada en otra especie serótina: *Parkia pendula*. En esta leguminosa, las semillas son liberadas en presencia de agua pero sólo un tercio de las semillas germinan inmediatamente (24 horas después de la expulsión), mientras que el resto permanecen latentes dentro de un banco de semillas en el suelo esperando el momento indicado para germinar (Prado de Oliveira y Kossman- Ferraz 2003).

En *M. hernandezii* y en *P. pendula*, la dispersión de algunas semillas y la retención o latencia de otras, promueve la reducción de los riesgos de mortalidad, de las semillas y de las plántulas, dispersándolos a lo largo del tiempo. Estas son especies que presentan una estrategia de bajo riesgo, y de tipo *bet-hedging*, ya que aseguran la germinación de una porción de las semillas después de una fuerte lluvia, es decir ante condiciones que dan una mayor probabilidad de germinar y de establecerse (Gutterman 1993).

Pocas veces se llevan a cabo estudios de germinación en campo debido a las dificultades asociadas a esto (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003). Por lo tanto, este estudio es importante dado que nos habla acerca de la capacidad germinativa de esta especie en condiciones naturales, y nos da herramientas para evaluar el efecto demográfico que puede tener el almacenamiento de semillas, su preacondicionamiento, y su expulsión ante condiciones favorables. Es necesario incorporar los resultados obtenidos a un modelo demográfico que nos indique con precisión si la retención de semillas y su preacondicionamiento son procesos que impactan la tasa finita de crecimiento poblacional de la especie. A su vez, es necesario evaluar la presencia del preacondicionamiento en más especies serótinas, lo cual es probable que sea necesario debido a que muchas de éstas retienen sus semillas por periodos prolongados de tiempo, exponiéndolas a las fluctuaciones de temperatura y precipitación. Si el preacondicionamiento natural ocurre en más especies serótinas podríamos hablar de que el preacondicionamiento no sólo es una consecuencia de la formación de un banco de semillas en el suelo, sino de un almacenamiento prolongado de semillas sin importar su ubicación.

El hidroprecondicionamiento de manera natural se ha considerado como uno de los procesos que evolucionó en el banco de semillas en el suelo (González-Zertuche *et al.*, 2001), y como un proceso al cual las semillas del desierto han tenido que adaptarse para poder completar la germinación ante un ambiente en donde el agua es limitada (Dubrovsky 1996).

En *M. hernandezii*, el hidroprecondicionamiento natural parece ser una respuesta ante un ambiente impredecible temporalmente, en el cual las lluvias escasas y esporádicas dan lugar a los ciclos de hidratación y deshidratación, y que resulta adaptativa ya que favorece aspectos de la germinación, dándole una ventaja para enfrentar un ambiente en el que el reclutamiento de las cactáceas es un evento raro y con poco éxito dadas las bajas probabilidades de germinación (Godínez *et al.*, 2003).

Asimismo, podríamos pensar que la evolución de la serotinia no sólo es favorecida como resultado de las ventajas del *bet-hedging*, sino que puede ser el resultado de otros procesos que aumentan concurrentemente la adecuación, tal como puede ser el preacondicionamiento.

## 7. Conclusiones

1. Las semillas de *M. hernandezii* alcanzan un mayor porcentaje de germinación y germinan más rápido en el laboratorio si pasan por ciclos de hidratación y deshidratación.
2. Las semillas dentro de la planta madre tienen la posibilidad de pasar por estos ciclos de hidratación y deshidratación, es decir de preacondicionarse, sin germinar con la primera lluvia inmediata a su producción. Esto se suma a las ventajas tradicionalmente reconocidas de ser una especie serótina.
3. La velocidad y el porcentaje de germinación en condiciones naturales de las semillas que permanecen un año dentro de la planta madre, indican que la serotinia es un carácter ventajoso, ya que las semillas que son retenidas tendrán mayores probabilidades de germinar y de hacerlo más rápido.
4. La expulsión de los frutos y las semillas retenidas ocurre ante una señal confiable, en este caso el agua, que les indica que es el momento adecuado para germinar.
5. *M. hernandezii* presenta dos estrategias: la primera la hace expulsando el fruto con una gran cantidad de las semillas el mismo año de producción. Y la otra la hace almacenando algunas semillas para dispersar los riesgos de mortalidad a corto plazo.
6. *M. hernandezii* parece ser una especie *bet-hedger*, ya que dispersa los riesgos de mortalidad a largo plazo almacenando unas cuantas semillas que son preacondicionadas.
7. Las semillas de esta especie han evolucionado desarrollando distintas adaptaciones que les permiten enfrentar un ambiente temporalmente variable: aprovechando los pulsos de lluvia, pueden completar el proceso de germinación y aumentar su probabilidad de establecerse. De esta forma podrían aumentar la adecuación de la población.

## 8. Referencias

- Adams, R. 1999. Germination of *Callistris* seeds in relation to temperature, water stress, priming and hydration - dehydration cycles. *Journal of Arid Environments* 43: 437-448.
- Arias, S., Gama, S. y Guzmán, L. 1997. Flora del Valle de Tehuacán – Cuicatlán. Fascículo 14. Cactaceae A.L. Juss. Instituto de Biología. UNAM.
- Baker, H.G. 1989. Some aspects of the natural history of seed banks. En : Alessio, M., Parker, V.T. y Simpson, R.L (eds.). 1989. Ecology of soil seed banks. EUA: Academic Press.
- Bautista, V. 2007. Efecto de la hidratación-deshidratación en la germinación de semillas de cinco especies de cactáceas del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Puebla. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Benítez-Rodríguez, J.L., Orozco-Segovia, A. y Rojas-Aréchiga, M. 2004. Light effect on seed germination on four *Mammillaria* species from Tehuacán-Cuicatlán Valley, Central Mexico. *The Southwestern Naturalist* 49: 11-17.
- Bewley, J.D. 1997. Seed germination and dormancy. *The Plant Cell*, 9: 1055-1066.
- Bravo-Hollis, H. y Sánchez-Mejorada, H. 1991. Las cactáceas de México, vol. III. Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F., México.
- Bowers, J.E. 2000a. New evidence for persistence or transient seed banks in three sonoran desert cacti. *The Southwestern Naturalist* 50, 482-487.
- Bowers, J.E. 2000b. Does *Ferocactus wislizeni* (Cactaceae) have a between-year seed bank? *Journal of Arid Environments* 45, 197–205.
- Burlyn E. Michael y Radcliffe, D. SPM, Solute Potencial & Molar-Molal-g Solute/g Water Interconversion .
- Cavers, P.B., Qaderi, M.M., Manku, R. y Downs, M.P. 2000. Intermittent germination: causes and ecological implications 375-388. En: Black, M., Bradford, K.J. y Vázquez-Ramos, J. (eds.). 2000. Seed Biology, advances and applications. Inglaterra: University Press Cambridge.
- Cowling, R.M. y Lamont, B.B. 1985. Variation in serotiny of three *Banksia* species along a climatic gradient. *Austral Ecology*, 10: 345-350.
- Crawley, M. 1993. *GLIM for ecologists*. Inglaterra: Blackwell Scientific Publications.
- De Souza, M., F.C., Maia y M.A. Pérez. 2006. Bancos de semillas en el suelo. *Agriscientia* 22,33-44.
- Dubrovsky, J.G. 1996. Seed hydration memory in Sonoran desert cactus and its ecological implications. *American Journal of Botany* 83, 624-632.
- Dubrovsky, J.G. 1998. Discontinuous hydration as a facultative requirement for seed

- germination in two cactus species of the Sonoran desert. *Journal of the Torrey Botanical Society* 125: 33-39.
- Enright, N.J. y Lamont, B.B. 1989. Seed banks, fire season, safe sites and seedling recruitment in five co-occurring *Banksia* species. *Journal of ecology*, 77: 1111-1122.
- Fenner, M. y Thompson, K. 2005. The Ecology of Seeds. Cambridge University Press. United Kingdom.
- Flores-Martínez, A., Manzanero M. , G.I., Rojas-Aréchiga, M., Mandujano, M.C., Golubov, J. 2008. Seed germination responses and seedling survival of an endangered cactus that inhabit cliffs. *Natural Areas Journal* 28: 58-64.
- Gamboa-de Buen, A., Cruz-Ortega, R., Matínez-Barajas, E. , Sánchez-Coronado, M.E. y Orozco-Segovia, A. 2006. Natural priming as an important metabolic event in the life history of *Wigandia urens* (Hydrophyllaceae) seeds. *Physiologia Plantarum*, 128: 520-530.
- Gibson, A.C. y Nobel, P.S. 1986. The Cactus Primer. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Godínez-Álvarez, H., Valverde, T. y Ortega-Báes, P. 2003. Demographic trends in Cactaceae. *Botanical Review* 69, 173-203.
- González- Zertuche, L., Vázquez-Yanes, C., Gamboa, A., Sánchez-Coronado, M.E., Aguilera, P. y Orozco-Segovia, A. 2001. Natural priming of *Wigandia urens* seeds during burial: effects on germination, growth and protein expression. *Seed Science Research* 11, 27-34.
- González- Zertuche, L. y Orozco-Segovia, A.1996. Métodos de análisis de datos de la germinación de semillas, un ejemplo: *Manfreda brachystachya*. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 58, 37-52.
- Griffiths, J.F. 1972. Climate. En: W.T.W. Morgani East Africa. Its people and resources. Oxford University Press. Londres.
- Günster, A. 1992. Aerial seed banks in the central Namib: distribution of serotinous plants in relation to climate and habitat. *Journal of Biogeography* 19: 563-572.
- Gutterman, Y. 1993. Seed germination in desert plants. Adaptations of desert organisms. Springer-Verlag. Berlin. 253p
- Gutterman, Y. 1994. Strategies of seed dispersal and germination in plants inhabiting deserts. *The Botanical Review*, 60: 373– 425.
- Higgins, S., Pickett, S. y Bond, W. 2000. Predicting extinction risks for plants: environmental stochasticity can save declining populations. *Trends in Ecology and Evolution*: 15, 516-520.
- Hooper, K.R. 1999. Bet-hedging in insect population biology. *Annual Review Entomology*: 44, 535-560.

- Hulme, P.E. 1994. Post-dispersal seed predation in grassland: its magnitude and sources of variation. *Journal of Ecology*, 82: 645-652.
- Inouye, R. S. , Byers, G.S. y Brown, J.H. 1980. Effects of predation and competition on survivorship, fecundity, and community structure of desert annuals. *Ecology*, 60: 1344-1351.
- Kemp, P.R. 1989. Seed Banks and Vegetation Processes in Deserts. En : Allesio, M., Parker, V.T. y Simpson, R.L (eds.). 1989. Ecology of soil seed banks. EUA: Academic Press.
- Lamont, B.B. 1991. Canopy seed storage and release-what's in a name? *Oikos*, 60: 266-268.
- Lamont, B.B., Le Maitre, D.C., Cowling, R.M., y Enright, N.J. 1991. Canopy seed storage in woody plants. *The Botanical Review*, 57: 277-317.
- Lamont, B.B. y Enright, N.J. 2000. Adaptative advantages of aerial seed banks. *Plant species Biology* 15, 157-166.
- Leishman, M.R., Masters, G.J., Clarke, I.P. y Brown, V.K. 2000. Seed banks dynamics: the role of fungal pathogens and climate change. *Functional Ecology*, 14: 293-299.
- Levine, J.M. y Rees, M. 2004. Effects of temporal variability on rare plant persistence in annual Systems. *American Naturalist*, 164: 350-363.
- Magaña, V., Amador, J. y Medina, S. 1999. The Midsummer Drought over Mexico and Central America. *Journal of Climate*: 12, 1577-1588.
- Mandujano, M.C., Golubov , J. y Montaña, C. 1997. Dormancy and endozoochorous dispersal of *Opuntia rastrera* seeds in the southern Chihuahuan Desert. *Journal of Arid Environments*, 36: 259-266
- Martínez-Pérez, G., Orozco-Segovia, A. y Martorell, C. 2006. Efectividad de algunos tratamientos pre-germinativos para ocho especies leñosas de la Mixteca Alta Oaxaqueña con características relevantes para la restauración. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 49, 9-20.
- 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
- Ne'eman, G., Shirrinka, G. y Nathan, R. 2004. Reproductive traits of *Pinus halepensis* in the Light of fire-a critical review. *Plant Ecology*, 171:69-79.
- Nobel, P.S. 1988. Environmental Biology of Agave and Cacti. Editorial Cambridge University Prees, Londres.
- Noy-Meir, I. 1973. Desert Ecosystems: Environment and Producers. *Annual review of Ecology and Systematics*, 4: 25-51.

- Oliveira, M.C.P. y Kossmann-Ferraz, I.D. 2003. Seed behaviour of *Parkia pendula* (Willd.) Walp. (visgueiro) in aerial seed bank. *Pesquisa florestal. Amazonia 2. Projeto Jacaranda*. XVIII, 252 p.
- Orozco-Segovia y Sánchez-Coronado (*In press*). Functional Diversity in Seeds and its implications for ecosystem functionality and restoration ecology.
- Parker, V.T. 1989. Pattern and Process in the Dynamics of Seed Banks. En: Allesio, M., Parker, V.T. y Simpson, R.L (eds.). 1989. *Ecology of soil seed banks*. EUA: Academic Press.
- Peters, E.M., Martorell, C. y Ezcurra, E. 2009. The adaptive value of cued seed dispersal in desert plants: seed retention and release in *Mammillaria pectinifera* (Cactaceae), a small globose cactus. *American Journal of Botany* 96:1-6.
- Phillipi, T. 1993. Bet-hedging germination of desert annuals: beyond the first year. *The American Naturalist*, 142: 574-478.
- Rodríguez-Ortega, C.E. y Franco, M. 2001. La retención de semillas en el género *Mammillaria* (Cactaceae). *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 46, 32–38.
- Rodríguez-Ortega, C.E., Franco, M. y Mandujano, M.C. 2006. Serotiny and seed germination in three threatened species of *Mammillaria* (Cactaceae). *Basic and Applied Ecology* 7, 533- 544.
- Rojas-Aréchiga, M. y Vázquez-Yanes, C. 2000. Cactus seed germination: a review. *Journal of arid environments*, 44: 85-104.
- Rojas-Aréchiga, M. y Batis, A. 2001. Las semillas de cactáceas ¿forman bancos en el suelo? *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*, 46: 76-82.
- Rzedowski, J. 1991b. El endemismo en la flora fanerógama mexicana: una apreciación analítica preliminar. *Acta Botánica Mexicana*, 15: 47-64.
- Sanchez-Soto, B.H., García-Moya, E. Terrazas, T. y Reyes-Oliva, A. 2005. Efecto de la hidratación discontinua sobre la germinación de tres cactáceas del desierto costero de Topolobampo, Ahome, Sinaloa. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*, 504-14
- Santini, B. 2007. Efecto de la heterogeneidad temporal y el disturbio sobre la dinámica poblacional de dos especies raras del género *Mammillaria* (Cactaceae). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Schwilk, D.W. y Ackerly, D.D. 2001. Flammability and serotiny as strategies: correlated evolution in pines. *Oikos*, 94: 326-336.
- Stewart, R.R. y Bewley, J.D. 1980. Lipid Peroxidation Associated with Accelerated Aging of Soybean Axes. *Plant physiology* 65, 245-248.
- Tapias, R., Climent, J., Pardos, J.A. y Gil, L. 2004. Life histories of Mediterranean pines. *Plant Ecology* 171, 53–68.

- Ureta, C. 2006. Evaluación del disturbio antropogénico crónico sobre el comportamiento demográfico de dos especies de *Mammillaria* (Cactaceae). Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Van Mourik, T. A. , Stomph, T.J., y Murdoch, A.J. 2005. Why high densities within buried mesh bags may overestimate depletion rates of soil seed banks. *Journal of Applied Ecology*, 42:299-305.
- Van Oudtshoorn RK, Van Rooyen MW. 1999. *Dispersal biology of desert plants*. Berlin, Germany: Springer-Verlag.
- Venable, D.L. 1989. Modeling the Evolutionary Ecology of Seed Banks. En : Ecology of soil seed En : Allesio, M., Parker, V.T. y Simpson, R.L (eds.). 1989. Ecology of soil seed banks. EUA: Academic Press.
- Venable, D.L. 2007. Bet Hedging in a guild of desert annuals. *Ecology*, 88: 1086-1090.
- Villareal-Barajas, T. y Martorell, C. *En prensa*. Species-specific disturbance tolerance, competition, and positive interactions along an anthropogenic gradient. *Journal of Vegetation Science*.
- Welbaum, G.E. y Bradford, K.J. 1991. Water relations of seed development and germination in Muskmelon (*Cucumis Melo L.*). *Journal of Experimental Botany*, 42: 1137-1145.
- Zavala-Hurtado, J.A. y Valverde, P.L. 2003. Habitat restriction in *Mammillaria pectinifera*, a threatened endemic Mexican cactus. *Journal of Vegetation Science*, 14: 891-898.

**Curvas de Hd-Dh**

Un total de 25 semillas producidas en 2006 fueron utilizadas para realizar la curva de Hd-Dh. Para ello se obtuvo el peso inicial de conjuntos de cinco semillas en una balanza Sartorius CP225D. Las semillas se colocaron encima de papel filtro humedecido marca Schleicher & Schüll (90 mm de diámetro) dentro de cajas de Petri a temperatura ambiente. Se hicieron mediciones cada 15 minutos para registrar el aumento en el peso hasta que el peso de las semillas se estabilizó y no hubo un aumento significativo, es decir después de cuatro días. Estos conjuntos de semillas fueron colocado en un papel filtro seco dentro de cajas de Petri para hacer mediciones cada 15 minutos y registrar la deshidratación, hasta que se alcanzó el peso inicial, después de 1.5 días. Una vez que se obtuvo la curva, se estableció un ciclo de hidratación de cuatro días y de dos días de deshidratación.

Las semillas alcanzaron su hidratación máxima a los cuatro días después de haber iniciado el experimento. Y se deshidrataron rápidamente después de un día y medio (Fig.1<sup>a</sup>).

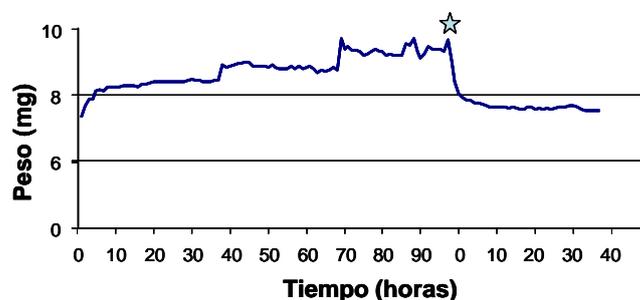


Figura 1<sup>a</sup>. Curva de hidratación y deshidratación para las semillas de *M. hernandezii*. La estrella indica el momento en que comenzó la deshidratación. La máxima hidratación de las semillas ocurrió después de cuatro días y la deshidratación después de 1.5 días.

### Porcentaje de hidratación

El porcentaje de hidratación se obtuvo con la siguiente fórmula:

$$Ch = ((P_0 - P_1) / P_1) \times 100$$

donde,

$P_0$ : peso de las semillas hidratadas

$P_1$ : peso de las semillas secas

En general, las semillas tuvieron un mayor porcentaje de hidratación en potenciales osmóticos cercanos a cero, es decir en los que la disponibilidad de agua es mayor (Fig.1<sup>b</sup>).

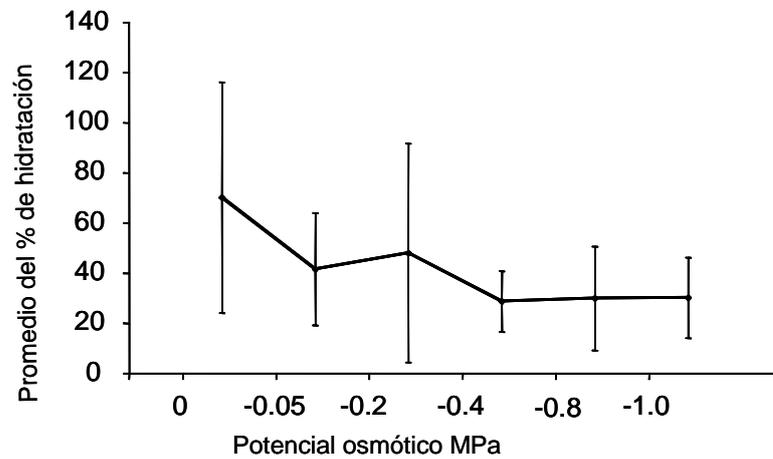


Figura 1<sup>b</sup>. Promedio del porcentaje de hidratación de las semillas de *M. hernandezii* a diferentes potenciales osmóticos.