



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO**

---

---

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**Germinación de cinco especies de plantas colonizadoras  
de los hundimientos diferenciales (abras) del Sistema  
Churince, Cuatrociénegas, Coahuila**

**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:**

**B I Ó L O G A**

**P R E S E N T A:**

**Cynthia Peralta García**



**DIRECTORA DE TESIS:  
M. en C. Irene Pisanty Baruch**

**2013**

1. Datos del alumno

Apellido paterno:

Apellido materno:

Nombre(s):

Teléfono:

Universidad:

Facultad:

Carrera:

Número de cuenta:

2. Datos del tutor

Grado:

Nombre(s):

Apellido paterno:

Apellido materno:

3. Datos del sinodal 1

Grado:

Nombre(s):

Apellido paterno:

Apellido materno:

4. Datos del sinodal 2

Grado:

Nombre(s):

Apellido paterno:

Apellido materno:

5. Datos del sinodal 3

Grado:

Nombre(s):

Apellido paterno:

Apellido materno:

6. Datos del sinodal 4

Grado:

Nombre(s):

Apellido paterno:

Apellido materno:

7. Datos del trabajo escrito

Título:

Número de páginas:

Año:

1. Datos del alumno

Peralta

García

Cynthia

55 63 96 42

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Biología

303301518

2. Datos del tutor

M. en C.

Irene

Pisanty

Baruch

3. Datos del sinodal 1

Dra.

María del Carmen

Mandujano

Sánchez

4. Datos del sinodal 2

M. en C.

María Esther

Sánchez

Coronado

5. Datos del sinodal 3

Dr.

Jordan Kyril

Golubov

Figueroa

6. Datos del sinodal 4

Dr.

José Alejandro

Zavala

Hurtado

7. Datos del trabajo escrito

Germinación de cinco especies de plantas colonizadoras de los hundimientos diferenciales (abras) del Sistema Churince, Cuatrociénegas, Coahuila

108

2013

## AGRADECIMIENTOS

A mi asesora Irene Pisanty Baruch porque me dio la oportunidad de trabajar con ella para realizar mi tesis.

Agradezco profundamente a mis sinodales, la M. en C. María Esther Sánchez, la Dra. María del Carmen Mandujano, el Dr. Jordan Golubov y el Dr. José Alejandro Zavala, por aceptar revisar mi tesis y por sus valiosos comentarios que me ayudaron a mejorarla.

Al taller de Ecología y Manejo de Recursos Bióticos de la Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.

A mis profesores del taller, la Dra. María del Carmen Mandujano, el Dr. Zenón Cano, a la M. en C. Irene Pisanty, a la Biól. Concepción Martínez, al Dr. Israel Carrillo, a la Biól. Gisela Aguilar, al Dr. Víctor López, al M en C. Iván Castellanos, al Dr. Jordan Golubov y a la Biól. Mónica Queijeiro, gracias a todos por sus valiosos consejos y comentarios.

A la M. en C. Beatriz Zuñiga, por las facilidades que me otorgó para poder trabajar con la cámara de germinación del laboratorio de Recursos Naturales.

Al M. en C. Manuel Hernández por las ocasiones en las que me ayudo a tener acceso al laboratorio de Recursos Naturales.

Muy especialmente al laboratorio de Especializado de Ecología de la Facultad de Ciencias, y sobre todo al M. en C. Pedro Eloy Mendoza y a la Dra. Mariana Hernández por su continuo apoyo en aspectos prácticos.

Al laboratorio de Ecofisiología del Instituto de Ecología, especialmente a la M. en C. María Esther Sánchez-Coronado quien me ayudo con los análisis de mis datos, y a la Dra. Alma Orozco que me permitió trabajar en las instalaciones a su cargo.

Al laboratorio de Microcine y al M en C. Alejandro Mena por ayudarme con las fotos de las semillas.

A la Dra. Nelly Diego por ayudarme en la identificación de una de las especies.

Al Dr. Israel Carrillo por su apoyo con la realización del mapeo de las abras.

A la Sra. Alma Zertuche y al Dr. Dean Hendrickson quienes nos brindaron el apoyo y la facilidad de poder trabajar y hospedarnos en el Centro de Investigación Científica de Cuatrociénegas.

A la dirección del ANP, especialmente a su subdirector Juan Carlos Ibarra.

A la Dra. Valeria Souza por el apoyo para la realización de algunas de las salidas al campo, bajo el soporte de la alianza WWF-Fundación Carlos Slim.

Al proyecto "Formación, dinámica y colonización de hundimientos diferenciales (abras) en el Valle de Cuatrociénegas, Coahuila" (PAPIIT IN 231811), por el gran apoyo que brindó al proyecto y por la beca otorgada para la realización de mi tesis.

Con amor a mis papás que han guiado mi camino y han sido mi soporte en la vida.

Con mucho cariño a mis hermanos.

De nuevo a Irene porque además de enseñarme muchas cosas de la biología, también me permitió conocer a una buena y muy graciosa amiga.

Con mucho cariño a mis amigas Eli, Anel, Fany, Ana Gaby y Moni; a mis amigos Rubén, Ramiro y Emma que han estado conmigo en todo tipo de circunstancias y que con sus locuras me hacen la vida más fácil.

Quiero agradecer infinitamente a todos aquellos que se torturaron conmigo en el conteo y la siembra de las semillas (Anel, Eli, Fany, Ana, Ramiro, Emma, Rubén, Jackie, Jen, Bety Zuñiga Irving e Inti) y a los que sudaron junto a mí en el campo, en especial a Gabriel y a Cristina. No olvidaré jamás su ayuda.

Con cariño Lidis que me apoyo con algunos de sus datos para compararlos con los míos.

Agradezco muchísimo a Jorge y a Dianita que me apoyaron con la pesadilla de los ajustes y porque siempre fueron muy agradables conmigo.

A Edgar y a sus tíos que dejaron sus ojos esa noche para que yo lograra llegar con mis bolsas a Cuatrociénegas.

Al hermoso lugar que es Cuatrociénegas, el cual siempre tiene un paisaje diferente sin dejar de ser sorprendentemente bello, y que con sus montañas hacía decir a Irene: ¡son una cosa!

## ÍNDICE

Resumen.....	i
<b>1. INTRODUCCIÓN .....</b>	<b>1</b>
1.1 Humedales en zonas áridas .....	1
1.2 El caso de del Valle de Cuatrociénegas, Coahuila.....	1
1.3 Antecedentes.....	4
1.3.1 Germinación .....	4
1.3.2 Factores físicos involucrados en la germinación.....	4
Agua.....	4
Temperatura.....	5
Luz.....	5
Suelo .....	6
1.3.3 Latencia .....	7
1.3.4 Endurecimiento natural ( <i>priming</i> ) .....	9
1.3.5 Colonización y Sucesión .....	10
1.3.6 Microhabitat y sitios seguros .....	11
<b>2. OBJETIVOS E HIPÓTESIS.....</b>	<b>12</b>
<b>3. MATERIALES Y MÉTODOS.....</b>	<b>13</b>
3.1 Sitio de estudio .....	13
3.2 Especies de estudio.....	16
3.3 Colecta de semillas .....	19
3.4 Germinación en el laboratorio.....	19
3.4.1 Prueba preliminar .....	19
3.4.2 Efecto de la luz .....	20
3.5 Germinación en condiciones naturales .....	21
3.5.1 Selección de las abras .....	21
3.5.2 Colocación de las semillas en las abras .....	22
3.5.3 Evaluación de la germinación en el campo .....	23
3.6 Germinación de las semillas en un ambiente controlado después de estar sometidas a condiciones naturales y de las semillas que se mantuvieron almacenadas en el laboratorio (control) .....	24
3.7 Análisis de datos .....	25
3.7.1 Respuesta a la luz.....	25

3.7.2 Germinación de las semillas en condiciones naturales, en un ambiente controlado después de estar sometidas a condiciones naturales y de las semillas que se mantuvieron almacenadas en el laboratorio .....	25
3.7.3 Parámetros de germinación analizados para las semillas que germinaron en un ambiente controlado después de estar en condiciones naturales y para las semillas que se mantuvieron almacenadas en el laboratorio (control) .....	26
3.7.4 Área del abra .....	27
<b>4. RESULTADOS .....</b>	<b>28</b>
4.1 Germinación en el laboratorio.....	28
4.1.1 Prueba preliminar .....	28
4.1.2 Efecto de la luz en la germinación .....	28
4.2 Germinación en condiciones naturales .....	30
4.3 Germinación de las semillas en un ambiente controlado después de estar sometidas a condiciones naturales y semillas que se mantuvieron almacenadas (control) .....	40
4.4 Abras .....	65
<b>5. DISCUSIÓN.....</b>	<b>67</b>
5.1 Efecto de la luz en la germinación .....	67
5.2 Germinación en las tres condiciones experimentales .....	68
5.3 Picos de germinación .....	83
<b>6. CONCLUSIONES.....</b>	<b>86</b>
<b>LITERATURA CITADA.....</b>	<b>88</b>
<b>ANEXO I. Mapa de las 14 abras ubicadas cerca de la Laguna Intermedia.....</b>	<b>102</b>
<b>ANEXO II. Identificación de los dos grupos de semillas de acuerdo a su respuesta germinativa para las tres especies correspondientes. Gráficas realizadas con el programa Table Curve 2D versión 3.....</b>	<b>103</b>
<b>ANEXO III. Características físicas de las 14 abras .....</b>	<b>106</b>

Peralta-García, C. 2013. *Germinación de cinco especies de plantas colonizadoras de los hundimientos diferenciales (abras) del Sistema Churince, Cuatrociénegas, Coahuila*. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México

## RESUMEN

En el estado de Coahuila, al NE de México, se encuentra el Área Natural Protegida de Cuatrociénegas, lugar que presenta muchas características ecológicas relevantes como una alta diversidad ecosistémica, gran riqueza de especies, y un elevado número de endemismos.

En la porción sur de éste Valle está el Sistema Churince, conformado por las pozas Bonita y Churince, el Río Churince y las lagunas Intermedia y Churince o Grande. El sistema está sufriendo alteraciones que han llevado a la desecación acelerada de su laguna terminal y a la pérdida de flujo del manantial y el riachuelo que la alimentan. Una consecuencia de este proceso es la formación de hundimientos diferenciales, localmente conocidos como “abras” y que representan microhábitats húmedos y sombreados, inmersos en una matriz árida. Las abras son colonizadas por algunas especies riparias, herbáceas perennes y anuales, entre las que se encuentran *Samolus ebracteatus* var. *coahuilensis*, *Flaveria chloraefolia*, *Bolboschoenus maritimus* var. *paludosus*, *Sabatia tuberculata* y *Eustoma exaltatum*, cuyos patrones de germinación se analizaron en este trabajo.

Las semillas de las cinco especies se colectaron en las cercanías de la Poza Churince, de la Laguna Intermedia y al final del cauce del río Churince. Las semillas se separaron en el laboratorio y se llevó a cabo un primer experimento para evaluar el efecto de la luz blanca y la oscuridad sobre su germinación. Una parte del resto de las semillas se almacenó en el laboratorio, y las demás se colocaron en 199 bolsas para ponerlas en condiciones naturales. En cada una de las bolsas se pusieron 50 semillas de una sola especie. Una vez en el campo, las bolsas se colocaron en el fondo, la pared y la periferia de las abras y fueron recolectadas bimestralmente (32 bolsas por bimestre). Se contaron las semillas que germinaron y se retiraron; las que no germinaron fueron transportadas y colocadas en un ambiente controlado, en una cámara de germinación.

De esta manera se evaluó: 1) el comportamiento germinativo en condiciones de luz blanca-oscuridad, 2) la probabilidad de germinación en el campo, 3) la probabilidad de germinación, la tasa máxima de germinación y el tiempo de inicio de la germinación de las semillas que fueron sometidas a condiciones naturales, y 4) de las semillas control.

Los resultados mostraron que bajo las dos condiciones lumínicas *S. ebracteatus* var. *coahuilensis* tuvo 100% de germinación y *B. maritimus* var. *paludosus* no mostró diferencias significativas, mientras que las otras especies sí difirieron significativamente entre las dos condiciones lumínicas, con un valor más alto en la oscuridad para *F. chloraefolia* y más alto en la luz para las anuales. A pesar de las diferencias, todas presentaron germinación en ambas condiciones. Esta característica de poder germinar tanto en luz como en la oscuridad es importante en estas especies que son colonizadoras de abras, pues dichos microhábitats varían en profundidad y consecuentemente en la intensidad de la luz también.

En condiciones naturales, las semillas presentaron comportamientos contrastantes dependiendo de la especie y de la edad al momento de la siembra, pero en general la probabilidad de germinación fue baja. Las semillas de *S. ebracteatus* var. *coahuilensis* mostraron la mayor probabilidad de germinación en el campo, mientras que *B. maritimus* var. *maritimus* no germinó nunca en estas condiciones. *F. chloraefolia* tuvo mayor probabilidad de germinación en los meses de mayo y julio correspondientes a la época cálida y en el caso de las semillas de seis meses, la probabilidad aumentó considerablemente después del huracán Alex. *E. exaltatum* y *S. tuberculata*, las dos especies anuales, mostraron una baja probabilidad de germinación, aún después de las fuertes precipitaciones de julio de 2010, causadas por el huracán Alex que ocasionó un aumento en la probabilidad de germinación en las demás especies.

En el ambiente controlado, las semillas de *S. ebracteatus* var. *coahuilenses*, tanto las que fungieron como control como las que fueron expuestas a condiciones naturales, presentaron las mayores probabilidades de germinación, una velocidad alta y un intervalo breve de inicio de la germinación. *F. chloraefolia* tuvo probabilidades más bajas que la especie anterior, pero una velocidad mayor y un tiempo de inicio más corto. La probabilidad de germinación de *B. maritimus* var. *paludosus* tuvo probabilidades altas después de que las semillas fueron expuestas a condiciones naturales. La probabilidad de germinación de *E. exaltatum* disminuyó en el mes de julio y para *S. tuberculata* en los tres últimos meses de recolecta. La probabilidad de germinación de estas especies fue mayor en las semillas control que en aquellas recuperadas en el campo. En el caso de las últimas tres especies mencionadas, se identificaron dos grupos de semillas de acuerdo a sus respuestas germinativas. Esta característica puede deberse tanto a la variabilidad genética como a los factores ambientales y puede ser importante para la adecuación.

Los patrones de germinación no son iguales entre las especies, si no que cada una presenta diferentes estrategias. Esto se ve reflejado en su frecuencia relativa a lo largo del año y dentro



de las abras y al mismo tiempo indica que hay una diversidad funcional en este conjunto de especies.

Palabras clave: abra, microhábitat, ambiente ripario, Sistema Churince, colonización, germinación.

## I. INTRODUCCIÓN

### 1.1. Humedales en zonas áridas

Las zonas áridas se definen como regiones que presentan una precipitación variable e impredecible, con una media anual de menos de 250 mm, tasas de evaporación mayores a la precipitación y altas temperaturas (Noy-Meir, 1973, Gutterman, 2002; Secretaria de la Convención de Ramsar, 2007). En México las zonas áridas, muy áridas y semiáridas representan el 54.3% del territorio, y la mayor extensión la ocupan los desiertos Chihuahuense y Sonorense (Cervantes, 2002).

A pesar de la aridez de estas zonas, algunos sitios presentan humedales que son importantes por albergar una elevada diversidad biológica, y que tienen gran importancia económica ya que son lugares productivos que proveen de agua a personas que habitan en esos lugares (Naiman *et al.*, 1993; Secretaria de la Convención de Ramsar, 2007). Estos cuerpos de agua representan ecosistemas singulares en los que predominan las especies de plantas riparias características de los bordes de los cuerpos de agua (Naiman y Decamps, 1997), y no las xéricas características de los desiertos.

Las condiciones variables de estos ecosistemas provocan que las comunidades vegetales estén sujetas a heladas, sequías, altas temperaturas, diferentes concentraciones de salinidad y materia orgánica, fluctuaciones estacionales, anuales e interanuales de los niveles de agua que influyen en la composición y distribución de la vegetación y rigen muchos de los procesos biológicos así como los ciclos de vida de las plantas (Noy-Meir, 1973; Bagstad *et al.* 2005; Capon y Brock, 2006; Porter *et al.*, 2007). La germinación, por ejemplo, es una etapa muy susceptible a las condiciones extremas del ambiente, que tiene un importante impacto en el establecimiento y desarrollo de las poblaciones y comunidades vegetales (Naiman y Decamps, 1997; Gutterman, 2002).

### 1.2 El caso del Valle de Cuatrociénegas, Coahuila

Existe una gran polémica sobre si la extracción de agua en los valles vecinos de Calaveras-Ocampo, al norte de Cuatrociénegas, Coahuila y especialmente en El Hundido, al suroeste de Cuatrociénegas, ha tenido efectos en la disponibilidad de agua dentro del Área Natural Protegida (ANP) (Souza, 2005). Muchos de los cuerpos de agua de la zona, y en particular en el sistema Churince, han acusado un descenso en los niveles de agua. Independientemente de esta polémica, es necesario resaltar que la Laguna Churince o Grande, que originalmente

cubría 50 ha con una profundidad de 60 cm promedio y con una longitud aproximada de 1000 m de sur a norte y 800 m de este a oeste (CONANP), se ha desecado drásticamente y rápidamente a niveles sin precedentes al menos desde 1970, aún teniendo siempre presente que estos humedales tienen, históricamente, niveles intermitentes. Lamentablemente todo parece indicar que este cuerpo de agua se perderá definitivamente (Figura 1.1) ya que, desde junio de 2009 carece de agua y la parte del río que desembocaba en la laguna se ha secado también, al grado de que actualmente su lecho está cubierto de grietas de desecación.

Esta desecación se debe al menos en parte a que en el último tramo del Río Churince, poco antes de su desembocadura en la laguna, se ha alterado la estructura edáfica a modo de que se han formado abundantes hundimientos diferenciales del suelo localmente conocidos como abras o hundidos. Este tipo de hundimientos son comunes en las zonas áridas y en otras regiones con suelos kársticos, pero la apertura de un número tan grande en tan poco tiempo no parece tener precedente en la zona, según quienes la han estudiado y viven en ella (S. Contreras-Balderas, com. pers., A. Contreras, com. pers., J.C. Ibarra, com. pers.). Estos hundimientos se deben a las variaciones de humedad en suelos granulares como las arenas y las gravas (Redolfi, 2007). La apertura de abras del suelo en el sistema Churince está relacionada con el suelo kárstico que se presenta en el valle, cuyos poros contienen moléculas de agua en un cierto equilibrio que se rompe con la disminución del nivel de los acuíferos. De esta manera la humedad cambia y deforma la estructura, provocando los hundimientos. En caso de que efectivamente, como suponen algunos autores (Rodríguez *et al.*, 2007), la inestabilidad del subsuelo se deba a la extracción desmesurada del agua dentro del valle y en los valles colindantes, es de esperarse que los hundimientos se intensifiquen y el Sistema Churince completo se vea afectado.

La apertura de abras está creando microambientes discontinuos, en los que las condiciones de humedad y temperatura favorecen la germinación y el establecimiento de un grupo reducido de especies. Estas especies pueden encontrarse en otras partes de Cuatrociénegas, siempre asociadas a cuerpos de agua como representantes de la vegetación riparia del valle. La colonización de las abras imprime un carácter claramente diferenciable a las zonas donde éstas se encuentran, y al mismo tiempo las hace una fuente de propágulos a partir de los cuales otros micrositios pueden ser ocupados por estas mismas especies oportunistas (Pérez y Sosa, 2009).

Las especies perennes registradas en la zona de estudio son *Flaveria chloraefolia* A. Gray, *Samolus ebracteatus* HBK var. *coahuilensis* Henrickson, *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla var. *paludosus* A. Nelson, *Sporobolus coahuilensis* Valdés-Reyna, *Jouvea pilosa* (J. Presl) Scribn. y

*Jaumea* sp. A ellas se suman dos anuales, *Sabatia tuberculata* J. E. Williams y *Eustoma exaltatum* (L.) Salisb. Ex G. Don (Pinkava, 1984; Villareal-Quintanilla y Encina-Domínguez, 2005; Pérez y Sosa, 2009). La producción de semillas y el establecimiento de plántulas probablemente tienen un papel importante al menos en las primeras etapas de colonización entre las especies que son clonales, y representan la única forma posible de ocupación de los microhábitats para aquellas que no son capaces de producir ramets.

Pérez y Sosa (2009) estudió la dinámica de las abras, con la cual se pudo relacionar las variaciones estacionales y la forma de vida de las plantas con la morfología de dichos hundimientos, y determinó preliminarmente la secuencia de colonización y la estructura de la comunidad vegetal. Una de las conclusiones de su trabajo es que las abras pueden fungir como un sistema de alerta temprana, que puede permitir identificar pérdidas de agua antes de que éstas sean evidentes en los cuerpos de agua que las están experimentando, y de esta manera utilizarlas como indicadoras que puede extrapolarse hacia otras áreas del valle, siendo de mucha utilidad para la conservación de los acuíferos y la biodiversidad. Por ello, la identificación del patrón de germinación de las semillas de estas especies, así como el papel que juega este tipo de propagación en la dinámica de los micrositos es fundamental para entender los procesos de colonización y establecimiento de las especies involucradas y, en términos más generales, el proceso microsucesional que se da en estos singulares ambientes. Estas especies también pueden ser consideradas como indicadoras de la pérdida de humedad y sus respuestas germinativas pueden brindar más información acerca de las consecuencias que pueden tener las variaciones que existen en el sistema y ofrecer soluciones al problema.

Por otra parte, al ser poca o nula la información existente acerca de la germinación de estas especies, el presente trabajo representa una aportación a su conocimiento y finalmente busca formar cimientos para lograr la conservación y el desarrollo sustentable dentro del Área Natural Protegida del valle de Cuatrociénegas.

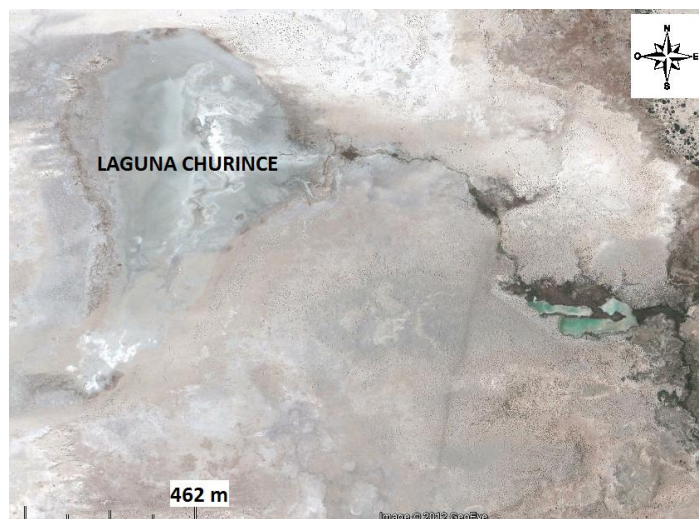


Figura 1.1. Estado actual de la Laguna Churince. Tomado de Google Earth 2012.

### 1.3. Antecedentes

#### 1.3.1. Germinación

La germinación es la transición entre la semilla y la plántula (Pimienta *et al.*, 2006) que inicia con la entrada de agua a la semillas (imbibición) y finaliza con la emergencia del embrión (usualmente la radícula) y un aumento del crecimiento (Tilman, 1988; Bewley y Black, 1994; Bewley, 1997). Se puede dividir en tres etapas: 1) la absorción de agua y la imbibición de la semilla, que provocan el rompimiento de la testa, 2) el inicio de la actividad metabólica, y 3) crecimiento y división celular del embrión, que provocan la emergencia de la radícula y posteriormente de la plúmula. La primera etapa resulta fundamental ya que es la clave para desencadenar los procesos fisiológicos y activar el metabolismo de las semillas que posteriormente llevarán a la germinación (Vázquez-Yanes *et al.*, 1997).

Las semillas requieren de factores ambientales favorables para su germinación, que generalmente incluyen una buena disponibilidad de agua, temperatura apropiada, composición adecuada de gases en la atmósfera, y composición y profundidad adecuadas del suelo, así como la disponibilidad de luz para las semillas fotoblásticas (Mayer y Poljakoff-Mayber, 1996).

#### 1.3.2. Factores físicos involucrados en la germinación

**Agua.** El agua es un elemento cuya disponibilidad en condiciones naturales, es muy cambiante en general, y es sumamente importante en el proceso de germinación ya que las semillas no pueden germinar sin la presencia de agua, pues deben embeberse completamente para que el proceso tenga lugar (Kigel, 1995). En las zonas áridas tiene un efecto

especialmente determinante debido a su escasez. Además de variar estacionalmente, la disponibilidad del agua cambia por el tipo de suelo, que determina su absorción, retención y filtración. Muchas especies germinan sólo después de una fuerte lluvia o incluso de varias precipitaciones intermitentes, y aún así algunas no lo logran debido a que requieren mayor humedad (Mayer y Poljakoff-Mayber, 1996; Kigel, 1995). En algunas otras especies, como las que habitan en ambientes riparios, aunque el agua no se encuentra tan limitada como en los ambientes xéricos, las fluctuaciones en el nivel de agua o las variaciones en el espacio y el tiempo originan periodos de sequía y de humedad que pueden estimular o inhibir la germinación (Brock y Britton, 1995) por modificar las concentraciones de oxígeno, por ejemplo (Mitchell y Rogers, 1985). Sin embargo para que la germinación se dé, es importante que las semillas estén en un suelo húmedo para poder embeberse (Baskin *et al.*, 1989).

**Temperatura.** La temperatura es un factor determinante en el proceso de germinación ya que a pesar de que haya disponibilidad de agua las semillas no pueden germinar si la temperatura no es la adecuada (Baskin y Baskin, 1988; Mayer y Poljakoff-Mayber, 1996). La temperatura puede actuar de tres formas sobre la germinación de las semillas:

1) determinando la capacidad y la tasa de germinación, ya que las semillas sólo pueden germinar dentro de un rango definido de temperatura, dentro del cual existe una temperatura particular bajo la que la germinación es óptima (Bewley y Black, 1994). Por ejemplo, en algunas especies la temperatura define el tiempo de inicio de la germinación, las especies anuales de invierno germinan generalmente sólo en un rango de temperaturas bajas, mientras que las especies anuales de verano, germinan en un rango de temperaturas altas (Kigel, 1995).

2) suprimiendo la latencia primaria o secundaria, cuando las semillas están expuestas a diferentes temperaturas (Bewley y Black, 1994). En las especies de ambientes riparios es común que requieran de temperaturas fluctuantes para terminar con la latencia (Thompson y Grime, 1983).

3) induciendo la latencia secundaria, ya que ciertas condiciones térmicas pueden impedir la germinación de semillas maduras que, de no ser por este factor específico, podrían germinar (Bewley y Black, 1994). En este caso las anuales de verano por ejemplo, pueden entrar a una latencia secundaria provocada por las altas temperaturas (Baskin y Baskin, 1985).

**Luz.** Para muchas especies, conocidas como fotoblásticas positivas, la luz es un requerimiento indispensable para asegurar la germinación de modo que sólo las semillas que estén en o cerca de la superficie del suelo van a poder germinar. La germinación de otras especies puede ser inhibida por la combinación entre la luz y la temperatura; por ejemplo bajo

ciertas condiciones térmicas la luz puede inhibir a la germinación, mientras que en otras la puede inducir (Kigel, 1995). En algunos casos, bajo ciertas condiciones térmicas, la luz inhibe la germinación y las semillas necesitan estar enterradas para poder germinar, por lo que se les conoce como fotoblásticas negativas. Un tercer grupo de semillas es indiferente a la presencia o la ausencia de la luz, de modo que pueden germinar en condiciones de luz, como cuando están en la superficie del suelo; o de oscuridad como las prevalecientes cuando quedan enterradas (Bewley y Black, 1994; Kigel, 1995, Mayer y Poljakoff-Mayber, 1996).

La luz interviene en la germinación al promover la actividad del fitocromo, que es una proteína fotorreceptora, generalmente con la luz roja (600 a 700 nm) el fitocromo cambia su forma de inactiva a activa, mientras que con el rojo lejano (700 a 800 nm) se inactiva (Orozco-Segovia y Vázquez-Yanes, 1992). Este proceso es controlado por las condiciones ambientales, como la presencia de un dosel vegetal, y da lugar a que la germinación pueda o no pueda ocurrir (Vázquez-Yanes *et al.*, 1997). De esta manera, las semillas que se encuentran bajo la sombra de la vegetación o enterradas están sujetas a la luz roja lejana que provoca que las semillas que son fotoblásticas positivas no germinen, mientras las fotoblásticas negativas podrán hacerlo (Pons, 2000).

**Suelo.** La naturaleza del suelo también afecta a la germinación. Algunas semillas, por ejemplo, responden de manera diferente a la concentración de calcio contenido en el suelo, otras responden particularmente al contenido de algunos elementos como el sodio (Mayer y Poljakoff-Mayber, 1996). El tipo de sustrato y la textura determinan la cantidad de agua y de otros componentes que se presentan en el suelo, así la mayoría de los suelos de los desiertos contienen porciones considerables de arena o grava y poca materia orgánica, razón por la que tienen baja retención de agua y poca disponibilidad de nitrógeno.

La elevada irradiación solar y la baja humedad característica de las zonas áridas provocan una rápida evaporación que causa la acumulación de sales en la superficie del suelo, e impide que las semillas se embeban. En este sentido, el agua también tiene una importancia fundamental, ya que las fuertes precipitaciones diluyen la salinidad y causa modificaciones osmóticas que permiten la entrada de agua y consecuentemente la germinación (Kigel, 1995).

La microtopografía del suelo desempeña un papel importante en la germinación de las semillas y el posterior desarrollo de las plántulas, ya que en regiones con bajas precipitaciones como los desiertos, los espacios entre las partículas pueden representar sitios seguros para las semillas, por tener efectos sobre la cantidad de humedad que el suelo puede retener y la materia orgánica que contiene (Bewley y Black, 1994; Kigel, 1995). De hecho, puede suceder

que a pesar de que se presenten precipitaciones bajas con las cuales ciertas especies no germinan, la acumulación de agua en microdepresiones y en espacios entre las partículas del suelo puede favorecer su germinación (Kigel, 1995).

Además de los factores físicos existen factores internos como las características bioquímicas y la madurez del embrión que influyen en la germinación.

### *1.3.3.Latencia*

Los procesos que influyen en el éxito de la germinación, como lo son la quiescencia y la latencia, tienen suma importancia en la supervivencia de las semillas y de las plantas, así como en la adecuación de las plantas que los presentan, ya que impide que las semillas germinen en condiciones y en momentos poco probables para completar su ciclo de vida y permite que las semillas puedan permanecer viables y germinar en otras épocas o en otros años (Vázquez-Yanes *et al.* 1997).

La quiescencia impide la germinación bajo condiciones ambientales inadecuadas (Pimienta *et al.*, 2006) y ocurre cuando se da una disminución del metabolismo, principalmente por la falta de agua, lo que mantendrá a la semilla en estado de reposo y una vez que las condiciones son óptimas, la germinación ocurre (Bewley y Black, 1994; Vázquez-Yanes *et al.*, 1997). La latencia en cambio no sólo es la imposibilidad que tienen las semillas viables de germinar, aún cuando los factores ambientales son favorables (Baskin y Baskin, 2004), sino que también tiene que ver con características de las semillas como la inmadurez del embrión, la dureza de la exina o el balance hormonal (Bewley, 1997). Cuando el embrión es inmaduro o está indiferenciado, se habla de una latencia primaria (Murdoch y Ellis, 2000), y cuando las semillas quiescentes no germinan porque no tienen el conjunto de condiciones ambientales adecuadas para germinar, son inducidas a la latencia que se conoce como latencia secundaria (Hilhorst, 1998), la cual puede darse tanto en semillas con latencia primaria como en semillas que no presentan latencia (Baskin y Baskin, 1985; 2004; Murdoch y Ellis, 2000; Finch-Savage y Leubner-Metzger; 2006). Es un proceso muy complejo que ha sido discutido y descrito ampliamente por ecólogos y fisiólogos. Existen muchas clasificaciones de los diferentes tipos de latencia, y a continuación se describen algunas de las más sobresalientes.

Harper (1977) clasifica a la latencia en tres tipos: 1) innata (o primaria), que se presenta desde que la semilla es liberada por la planta madre y ocurre cuando la germinación de la semilla no se lleva a cabo entre otras causas a la inmadurez del embrión al momento de la dispersión, la presencia de una cubierta seminal impermeable al agua, por la presencia de compuestos inhibitorios en la testa o en el embrión que desaparecen cuando éste está maduro, por un



balance hormonal a favor del ácido abscísico o por una combinación de estos factores; 2) inducida (o secundaria), que se da cuando las semillas ya están en condiciones fisiológicas para germinar pero las condiciones ambientales no son las adecuadas, lo que determina la entrada a un estado de reposo; y 3) forzada, que se presenta cuando las semillas ya están maduras y tienen las condiciones ambientales adecuadas para germinar, pero no lo hacen por el requerimiento de un factor puntual como el contenido de gases que hay en el suelo o de una determinada calidad de la luz (Fenner, 1985; Vázquez-Yanes *et al.*, 1997).

Nikolaeva (1977) reconoce tres tipos de latencia: 1) exógena, relacionada con las propiedades de las cubiertas exteriores de las semillas; 2) endógena, que incluye a las semillas con embriones subdesarrollados (que sólo requieren de crecer para germinar) y limitaciones fisiológicas del embrión; y 3) combinada, que incluye una combinación de los dos tipos anteriores. Así mismo propone que dentro de la latencia exógena se incluya a las semillas que presentan latencia física, química y mecánica. La latencia endógena, por su parte, agrupa a las semillas con latencia morfológica, fisiológica -que a su vez presenta diferentes profundidades de latencia (no profunda, intermedia y profunda)- y morfofisiológica, la cual también está dividida en diferentes tipos (Nikolaeva, 2004; Finch-Savage y Leubner-Metzger, 2006; Baskin y Baskin, 2008).

La clasificación de Baskin y Baskin (1998, 2004), que es la que se emplea en este trabajo, retoma la clasificación de Nikolaeva (1977) y excluye los tipos de latencia mecánica y química, ellos proponen además un sistema jerárquico que comprende clases, niveles y tipos de latencia. Es así que reconocen cinco clases de latencia: 1) fisiológica, la cual es causada por mecanismos inhibitorios del embrión y que se divide en tres niveles (no profunda, intermedia y profunda) y cinco tipos en el caso del nivel no profundo; 2) física, impuesta por las estructuras impermeables del embrión; 3) morfológica, asociada a embriones indiferenciados o diferenciados pero subdesarrollados, 4) morfofisiológica, que es una combinación de la latencia morfológica y fisiológica con sólo ocho niveles, y finalmente 5) latencia combinada que resulta de la combinación de la latencia fisiológica y física (Finch-Savage y Leubner-Metzger, 2006). Es importante destacar que Baskin y Baskin (2004) mencionan que la latencia no es un proceso de todo o nada y de esta manera es que existen estados transicionales entre la latencia primaria, la ausencia de latencia y la latencia secundaria; que se han definido como latencia condicional, y en este caso las semillas germinan sólo bajo un rango de condiciones ambientales limitadas.

Finalmente, Vleeshowers *et al.* (1995) argumentan que en las semillas latentes se desarrollan continuamente procesos bioquímicos que determinan diferentes grados de latencia, aún en semillas ya maduras que ya están en condiciones de germinar. Por ello, puede suceder que las

semillas inmaduras expuestas a condiciones ambientales favorables no maduren. Así, estos autores proponen una definición diferente para la latencia, a la que identifican como una característica de las semillas que se presenta en diferentes grados, mismos que definen qué condiciones debe de haber para que la germinación sea posible.

Las plantas que habitan en las regiones áridas y en ambientes riparios se encuentran sometidas a variaciones extremas; como las altas temperaturas, las lluvias escasas y muy variables en el tiempo, así como las fluctuaciones en el nivel de agua tanto periódica como impredeciblemente (Clevering *et al.*, 1996; Porter *et al.* 2007; Stromberg *et al.*, 2007); que provocan que la germinación de las semillas sea usualmente impedida por diferentes tipos de latencia (Fenner, 1985; Baskin *et al.* 1989; Kigel, 1995). Por lo tanto, diversos estudios se han realizado para conocer los factores físicos y tratamientos que rompen con la latencia de las semillas de estas especies (Baskin *et al.*, 1989; Moravcová *et al.*, 2002; Mandujano *et al.* 2005; Xiao *et al.*, 2010).

#### 1.3.4. Endurecimiento natural (*priming*)

En condiciones naturales es frecuente el endurecimiento natural de las semillas (*priming* natural) (González-Zertuche *et al.*, 2000; González-Zertuche *et al.*, 2001; Gamboa-de Buen *et al.*, 2006; Martínez-Villegas, 2009), que tiene como beneficios el aumento en la probabilidad de germinación, en el vigor de la semilla y en la supervivencia de las plántulas. El endurecimiento consiste en que al embeberse las semillas se activan procesos metabólicos como la síntesis de proteínas, síntesis y reparación de ADN y crecimiento celular, entre otros. El proceso se detiene antes de que se lleve a cabo la emergencia de la radícula y pasa por un periodo de deshidratación. Cuando las semillas son sembradas posteriormente, se rehidratan y tienen ventaja sobre las que no están endurecidas, pues conservan los resultados de los procesos desarrollados durante la primera hidratación (Bray, 1995; González-Zertuche *et al.*, 2001).

Las lluvias inefectivas favorecen el endurecimiento de las semillas ya que, a pesar de ser insuficientes para la germinación, permiten la entrada de una cantidad suficiente de agua como para desencadenar la activación de los procesos metabólicos sin permitir que las semillas germinen. Cuando la disponibilidad de agua en el ambiente es suficiente como para darle continuidad a la imbibición y a la germinación, por ejemplo al iniciarse el periodo de lluvias, estas semillas que ya están activas fisiológicamente, pueden lograr su germinación de forma más rápida y exitosa que las que no se endurecieron (Kigel, 1995).

### 1.3.5. Colonización y Sucesión

La colonización es el establecimiento de especies, conocidas como colonizadoras o pioneras, en espacios libres, en los cuales recién creado el sitio no hay plantas presentes (Brown y Burdon, 1987; Fenner, 1987). Estas especies son las que comienzan el proceso de sucesión tanto primaria como secundaria (Grubb, 1987; Bazzaz, 1996). La colonización es un proceso que incluye una serie de elementos aleatorios como la disponibilidad de semillas (u otros propágulos) y la dispersión en tiempo (época de dispersión, tiempo que permanecen en la planta madre y días de dispersión) y espacio, su patrón de germinación y, desde luego, que el micrositio al que llegan sea realmente un sitio seguro (Gurevitch *et al.*, 2002). El proceso de colonización dependerá también de las condiciones físicas del ambiente, de la historia de vida de cada especie y de la habilidad de producir grandes números de propágulos cuyas características son determinantes a lo largo de la sucesión.

La sucesión es definida por Connell y Slatyer (1977) y Platt y Connell (2003) como el cambio o la secuencia que se observa en la composición de una comunidad después de que ocurre un disturbio en un espacio relativamente grande. Durante mucho tiempo se pensó que la sucesión siempre consistía en un proceso predecible y determinista en el cual las primeras especies en establecerse van creando un ambiente propicio para el establecimiento de especies más tardías que, a su vez, las desplazarán competitivamente. Sin embargo, dado que este proceso no es siempre evidente, Connell y Slatyer (1977) propusieron tres modelos para el proceso de sucesión, la facilitación, la inhibición y la tolerancia.

La sucesión en las zonas áridas es tema de debate, ya que algunos autores mencionan que en el sentido estricto de la definición, independientemente del modelo que se adopte, no existe una sucesión como tal, ya que la colonización se da en pequeñas áreas de disturbio, por especies que se encuentran disponibles y cuyo establecimiento no tiene grandes efectos sobre la comunidad vegetal ya presente (Muller, 1940; Shreve, 1942; Fowler, 1986). Como lo menciona Vega (2000) en estos ambientes las dinámicas biológicas son difíciles de visualizar porque se hacen evidentes después del paso de varios años. Sin embargo, otros autores (Vasek y Lund, 1980; Montaña, 1992; Vega y Montaña, 2004,) aseguran que si hay un proceso de sucesión que ocurre en los arcos de vegetación, como los presentes en el Desierto Chihuahuense, ya que existe un proceso de reemplazamiento florístico que es favorecido por la captación y el transporte del agua, así como la redistribución de nutrientes que hay en los parches (Aguar y Sala, 1999).

### 1.3.6. *Microhabitat y sitios seguros*

La germinación y el establecimiento de cada especie en un sitio están determinados en gran medida por sus características fisiológicas y morfológicas, así como por rasgos ecológicos como son los ciclos e historias de vida. La germinación de las semillas también está influida por las características del hábitat y del microhábitat en el que se encuentran (Harper, 1977; Montaña, 1992; Vega y Montaña, 2004; Olvera-Carrillo *et al.*, 2009). Smith (1990) define microhábitat como el área de distribución de ciertos organismos dentro de una comunidad, la cual puede ser identificada debido a microdiferencias de humedad y luz, entre otras condiciones abióticas y bióticas. Independientemente de sus requerimientos para germinar, todas las semillas necesitan de lo que se ha denominado como “sitios seguros” (Harper, 1977), que son micrositos en los que se presentan las condiciones que permiten que las semillas que están en condiciones fisiológicas para germinar lo hagan. Diversos autores (Fenner, 1985; Silvertown y Charlesworth, 2001; Gurevitch *et al.*, 2002; Martínez-Villegas, 2009) han interpretado la germinación de las semillas en los sitios seguros como un proceso que garantiza el desarrollo y el establecimiento de las plántulas, aunque esto no siempre sucede e incluso, en algunas ocasiones hay contrastes importantes entre los requerimientos para la germinación y los necesarios para el establecimiento de las plántulas. Esta contradicción se conoce como conflicto semilla-plántula (*seed-seedling conflict*) (Schupp, 1995).

## II. OBJETIVOS E HIPÓTESIS

### General

Analizar los patrones de germinación de *Samolus ebracteatus* HBK var. *coahuilensis* Henrickson (Primulaceae), *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla var. *paludosus* A. Nelson (Cyperaceae), *Flaveria chloraefolia* A. Gray (Asteraceae), *Eustoma exaltatum* (L.) Salisb. Ex G. Don (Gentianaceae) y *Sabatia tuberculata* J.E. Williams (Gentianaceae), especies que han sido identificadas como colonizadoras de las abras (Pérez y Sosa, 2009; Pisanty *et al.*, en prensa) en el Sistema Churince, en Cuatrociénegas, Coahuila.

### Particulares

- Identificar los patrones de germinación de las semillas en condiciones naturales.
- Conocer la respuesta germinativa de las semillas de estas especies en condiciones experimentales.
- Identificar, de manera general, el efecto de algunos factores físicos (agua, temperatura y luz) sobre la germinación de estas especies.
- Relacionar el proceso de germinación de cada una de las especies con su capacidad de colonización en las abras.

### Hipótesis

La colonización en las abras dependerá, en parte, de la capacidad, la tasa y del tiempo de inicio de la germinación de las semillas que se encuentren en ellas. Cada especie colonizará a las abras de manera diferente de acuerdo a la rapidez con que germinen sus semillas, así como a las condiciones ambientales de los microhábitats. Esto se deberá a que cada especie a pesar de coexistir en el mismo tipo de micrositio, puede requerir de una combinación de factores ambientales distintos para lograr su germinación además de sus características fisiológicas propias.

### III. MATERIALES Y MÉTODOS

#### 3.1. Sitio de estudio

El Desierto Chihuahuense tiene una extensión de aproximadamente 399,446 km<sup>2</sup>. En México está localizado principalmente en los estados de Chihuahua y Coahuila, y se extiende hasta parte de los estados de San Luis Potosí y Zacatecas. También cubre algunas áreas de los estados de Arizona, Nuevo México y Texas en los Estados Unidos.

Dentro del Desierto Chihuahuense se encuentra el Valle de Cuatrociénegas, entre los 26° 45' 00" y 27° 00' 00" N y los 101° 48' 49" y 102° 17' 53" W (SEMARNAT, 1999), con una altitud de aproximadamente 735 m s.n.m (INE, 2009).

El clima que predomina en el valle es seco-seco semicálido, con un invierno muy frío y con lluvias en el verano, que es extremadamente caluroso (BWhw) (INE, 2009). La precipitación anual es inferior a 400 mm (INE, 2009). La temperatura media anual es de 21.9°C (INEGI, 1993); en verano se alcanzan hasta más de 50° C, mientras que en invierno se han llegado a registrar temperaturas bajo cero (Figuras 3.1 y 3.2).

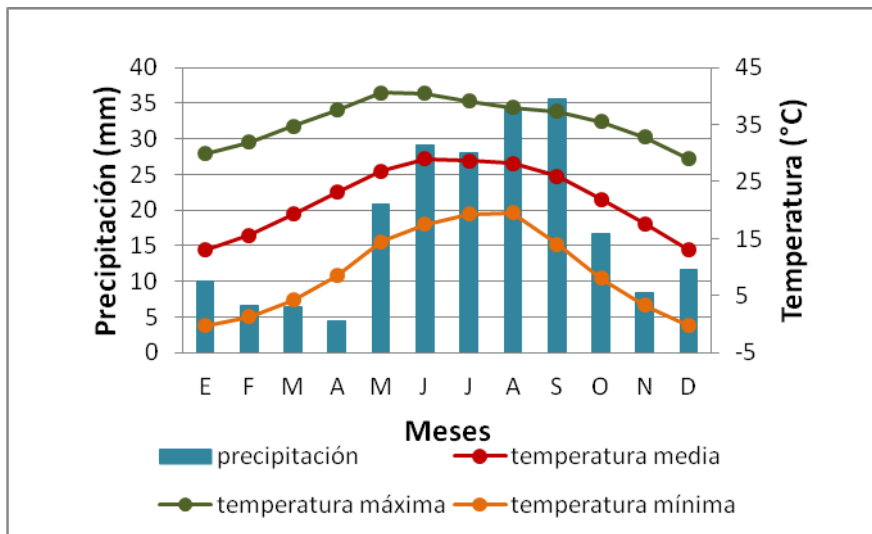


Figura 3.1. Climograma promedio para un periodo de 20 años (1988-2008). Fuente: Comisión Nacional del Agua (CONAGUA).

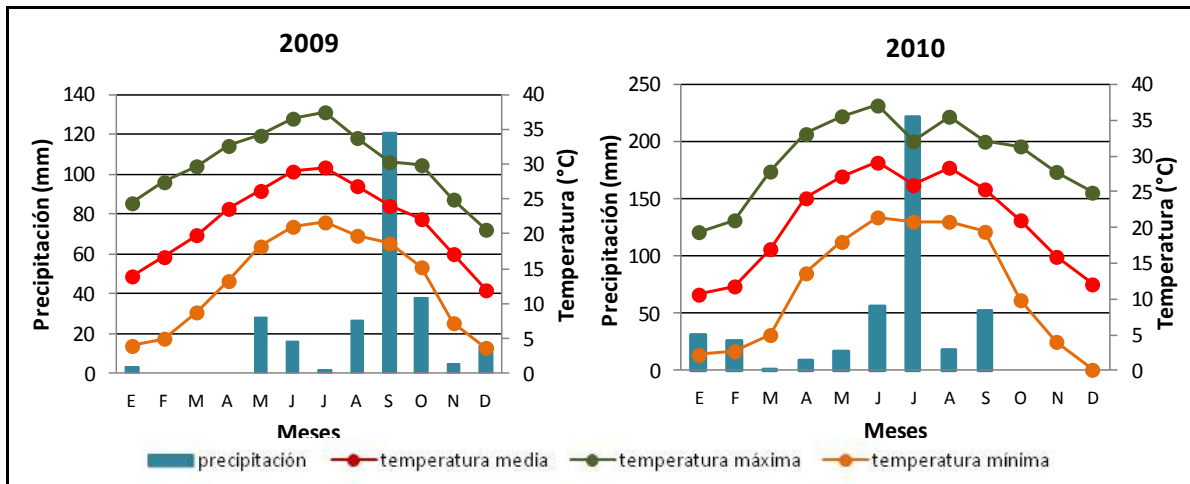


Figura 3.2. Climogramas correspondientes a los años 2009 y 2010 del Rancho PRONATURA, Cuatrociénegas (26° 48' 19.1"N, 102° 1' 4.4"W). Fuente: Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP).

Esta zona fue decretada Área Natural Protegida el 7 de noviembre de 1994, con la categoría de Área de Protección de Flora y Fauna. Inicialmente, el área bajo protección cubría una superficie de 84,347 ha, correspondientes únicamente al valle (SEMARNAT, 1999). Posteriormente, en el 2007 se amplió la extensión del área protegida, que ahora incluye las laderas de las montañas aledañas y abarca una superficie total de 801,000 ha. Al mismo tiempo en que se amplió su superficie, se cambió su categoría a Área de Protección de Recursos Naturales.

El Valle de Cuatrociénegas tiene muchas características ecológicas relevantes, entre las que destacan la diversidad de microambientes; la alta riqueza biológica, estimada en 1,074 especies de plantas y animales, de las cuales 70 son endémicas y que hacen de esta zona la de mayor número de especies endémicas de América del Norte (Hendrickson, 2009 <http://www.desertfishes.org>); la presencia de los humedales, cuya importancia hace que sea un sitio RAMSAR ( La Convención sobre los Humedales, que se ocupa de su conservación, como hábitats de aves), y la alta diversidad ecosistémica, que esto representa (CONANP, 2008). Destaca también la presencia de estromatolitos que constituyen una gran diversidad de comunidades bacterianas extremadamente antiguas, algunas presentes en ambientes acuáticos extremos (Souza *et al.*, 2006).

Dentro del Valle de Cuatrociénegas se encuentran siete sistemas hídricos que están formados por pozas, manantiales, arroyos y lagunas, uno de los cuales es el sistema Churince, localizado en la porción sur del Área de Protección de Flora y Fauna. Este sistema está conformado por la Poza Bonita, la Poza Churince, El Río Churince, la Laguna Intermedia (también conocida como

Los Güeros) y la Laguna Churince o Laguna Grande (Figura 3.3). Este sistema se encuentra en la parte más plana del valle, y es importante porque representa un continuo de cuerpos de agua, en el que se encuentran especies endémicas de peces y comunidades microbianas; además tiene un gran impacto en el funcionamiento ecosistémico ya que de este sistema depende la formación de las dunas de yeso en las cuales se encuentran especies endémicas de plantas. Es en este sistema donde se desarrolla el presente estudio.

En la zona de estudio se reconocen tres tipos de vegetación de acuerdo a la clasificación de Pinkava (1984):

- Vegetación halófila, conformada por hierbas de hojas pequeñas y carnosas que miden menos de un metro de altura, asociadas a suelos con altas concentraciones de salinidad y poca humedad.
- Áreas sin vegetación aparente, donde abunda el *Cynodon dactylon* y algunas especies de compuestas (SEMARNAT, 1999), y que abarca las áreas que se encuentran alrededor de la Laguna Churince.
- Vegetación acuática y semiacuática, que incluye una flora riparia y que se encuentra en y alrededor de los cuerpos de agua.



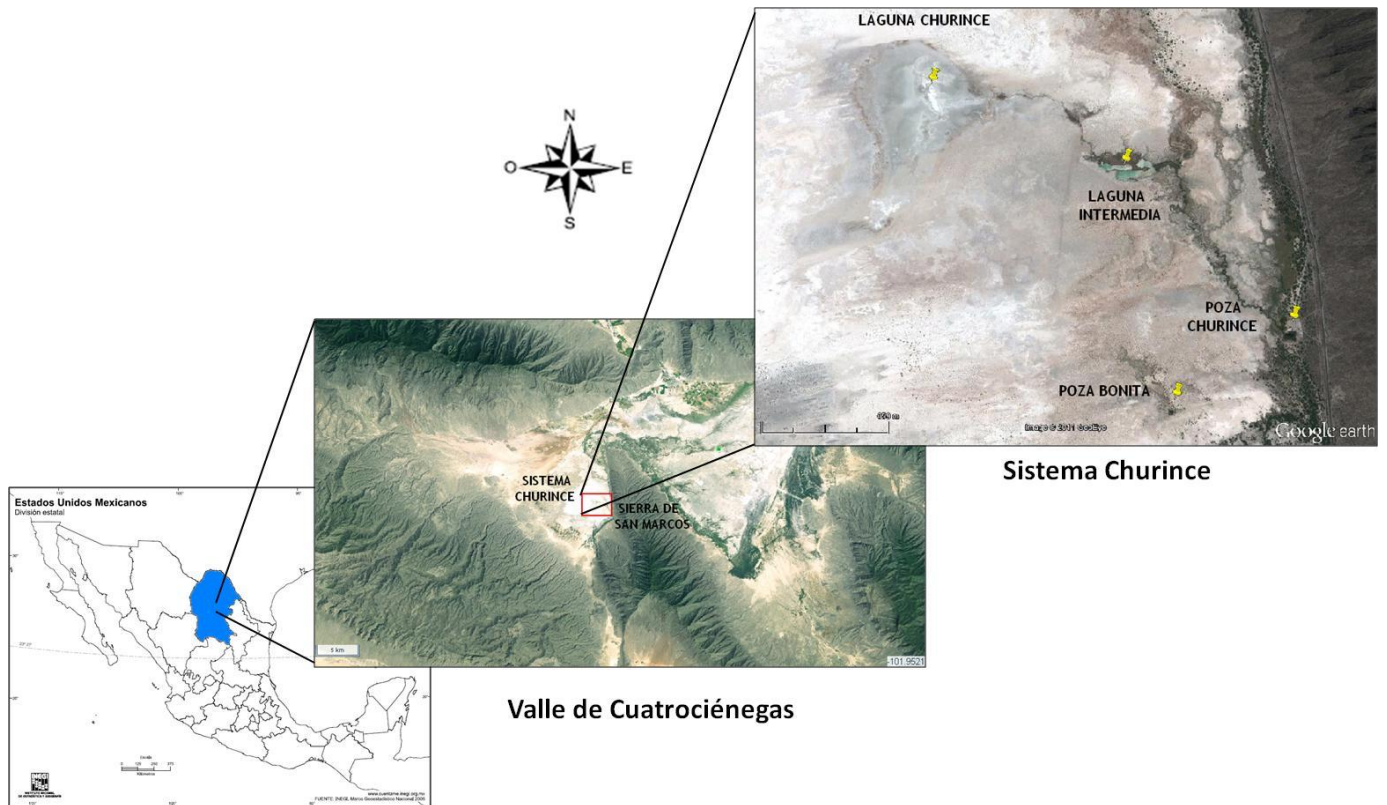

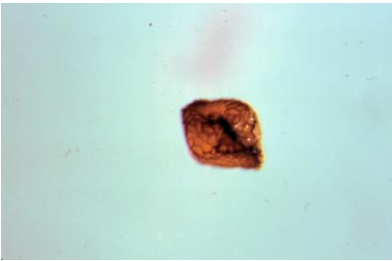



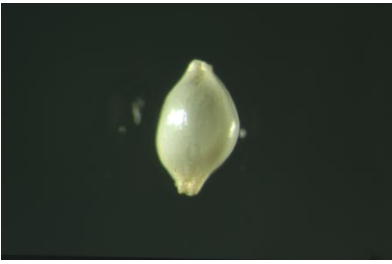


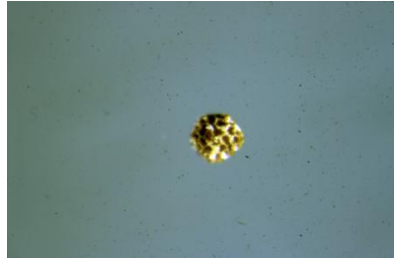
Figura 3.3. Ubicación del sitio de estudio. Fuente de las imágenes: INEGI 2011 y Google Earth 2012

### 3.2. Especies de estudio

En las abras se establecen alrededor de 10 especies diferentes, entre las que se encuentran *Samolus ebracteatus* var. *coahuilensis*, *Bolboschoenus maritimus* var. *paludosus* y *Flaveria chloraefolia*, que generalmente son las primeras en establecerse dentro de estos hundimientos, y otras, que como *Jouvea pilosa* y *Sporobolus coahuilenses* son especies frecuentes (Pérez y Sosa, 2009; Pisanty *et al.*, en prensa). Con base en estos criterios, se seleccionaron cinco especies representativas de las especies perennes y anuales que se encuentran asociadas a estas perturbaciones, cuyas características se resumen en el Cuadro 3.1.

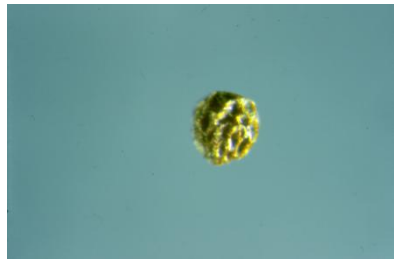
Cuadro 3.1. Principales características de las especies seleccionadas

		Especie	Familia	Características botánicas
		<p><i>Samolus ebracteatus</i> HBK var. <i>coahuilensis</i> Henrickson</p>	<p>Primulaceae</p>	<p>Planta perenne de 25 a 65 cm de altura, usualmente extensa con algunos tallos desde la base. Hojas basales generalmente caulinares y glaucas. Flores rosas a moradas, alternas, obovadas-oblanceoladas. Frutos maduros de 2.5 a 3.6 mm de ancho (Henrickson, 1983). Semillas café oscuro de 0.2 a 0.4 mm de largo, con testa reticulada (Shreve <i>et al.</i>, 1964 y Ocampo, 2000). Se encuentra cerca de los cuerpos de agua en suelos yesosos y dunas (Pinkava, 1981; Henrickson, 1983).</p>
		<p><i>Flaveria chloraefolia</i> A. Gray</p>	<p>Asteraceae</p>	<p>Planta perenne de tallos erectos o subdecumbentes de 3 a 2 m de largo, glaucos, frecuentemente morados. Hojas opuestas, connadas-perforadas, glaucas y frecuentemente moradas. Capítulos con numerosas flores libres o agregadas en un corimbo paniculado. Aquenios de 2.5 a 3 mm de largo, ligeramente dimórficos en longitud, oblanceolados a lineales, papus desigual. Floración a finales del verano u otoño. Se encuentra cerca de cuerpos de agua salinos (Correll y Correll, 1972; Powell, 1978).</p>
		<p><i>Bolboschoenus maritimus</i> (L) Palla (=<i>Scirpus maritimus</i> L.) var. <i>paludosus</i> A. Nelson</p>	<p>Cyperaceae</p>	<p>Planta perenne de 0.7 a 15 m de alto, con rizomas subterráneos ramificados, frecuentemente forma tubérculos. Ápice de la vaina con una zona hialina en forma de "v". Inflorescencias de 3 a varias espigas, erectas, sésiles o pedunculadas. Aquenio generalmente biconvexo de 3 a 4 mm de largo, obovado, ovado, ligeramente café a café oscuro. Especie de hábitats salinos, cerca de marismas, lagos, ríos (Beetle, 1942; Correll y Correll, 1972; Browning <i>et al.</i>, 1995; Hroudová <i>et al.</i>, 2005; González-Elizondo <i>et al.</i>, 2007).</p>



*Eustoma exaltatum*      Gentianaceae  
(L.) Salisb. Ex G.Don

Planta anual de 30 a 80 cm de altura, tallos erectos, uno o varios ramificados desde en medio hacia arriba, hojas elípticas u oblongas, algunas veces obovadas. Flores azules, púrpuras o blancas. Cápsulas de 1.5 a 2 cm de largo. Semillas elípticas o circulares de 0.2 mm de largo y 0.4 mm de diámetro, negras o café oscuro con testa reticulada. Cerca de arroyos y ríos, suelos alcalinos y salinos (Shreve *et al.*, 1964; Correll y Correll, 1972; Villarreal-Quintanilla, 2001; Villarreal-Quintanilla y Encina-Domínguez, 2005).



*Sabatia tuberculata*      Gentianaceae  
J. E. Williams

Planta anual de 18 a 75 cm de altura, tallos erectos y teretes. Hojas opuestas, roseta basal con hojas oblongas-obovadas. Flores rosas o blancas. Cápsulas elipsoidales u ovoides, numerosas semillas de 0.4 a 0.5 mm de ancho, con superficie reticulada, color café o pardusco. Floración desde mediados de julio y a finales de octubre. Se establece en suelos húmedos, gipsófilos y salinos a lo largo de arroyos y pozas (Williams, 1982).

Fotos de las semillas M. en C. Alejandro Martínez Mena (Laboratorio de Microcine. Facultad de Ciencias, UNAM)

### 3.3. Colecta de semillas

Se recolectaron los frutos maduros de las plantas conforme fueron produciéndose para cada una de las especies de estudio (Cuadro 3.2). La recolecta se realizó a lo largo del sistema Churince, sobre todo en las cercanías de la Poza Churince, de la Laguna Intermedia y al final del cauce del Río Churince, que es donde las especies seleccionadas son más frecuentes y abundantes. Los frutos maduros se recolectaron del mayor número posible de individuos, y se almacenaron en bolsas de papel estraza, separados por especie. En el laboratorio se separaron las semillas y se almacenaron en bolsas de papel glassine, en un lugar fresco y seco. Cabe mencionar que sólo se contaba con información fenológica para *S. ebracteatus* (Gálvez-Farías en prep.), por lo que las colectas se realizaron conforme se fueron encontrando los frutos maduros y las semillas.

Cuadro 3.2. Fechas y sitios de colecta de cada una de las especies

Especie	número de colectas	Fecha de colecta	Sitio de colecta
<i>S. ebracteatus</i> var. <i>coahuilensis</i>	3	Septiembre de 2008, enero y mayo de 2009	Cercanía del Pozo Churince, final del cauce del Río Churince y cercanías de la Laguna Intermedia
<i>F. chloraefolia</i>	3	Septiembre y noviembre 2008, y enero 2009	Final del cauce del Río Churince y cercanías de la Laguna Intermedia y Poza Churince
<i>B. maritimus</i> var. <i>paludosus</i>	3	Septiembre y noviembre de 2008, enero 2009	Final del cauce del Río Churince y cercanías de la Laguna Intermedia
<i>E. exaltatum</i>	2	Septiembre 2008 y enero 2009	Cercanías de la Laguna Intermedia y final del cauce del Río Churince
<i>S. tuberculata</i>	2	Septiembre 2008 y enero 2009	Final del cauce del Río Churince y cercanías de la Laguna Intermedia

### 3.4. Germinación en el laboratorio

#### 3.4.1. Prueba preliminar

Para cada una de las cinco especies se sembraron en una caja de Petri, 25 semillas con seis meses de almacenamiento (una especie por caja), con un sustrato de agar-agar al 0.8%. Las

cajas de Petri se colocaron en una cámara de germinación (NuAire™ 1-3 6LL serie 3558.01.02D Fernbrook Lane Plymouth MN, USA), con un régimen térmico de 18°C a 32°C y un fotoperiodo de 12:12 hrs luz-oscuridad. Las temperaturas más altas correspondieron a las 12 hrs de luz y las más bajas a las 12 hrs de oscuridad. La germinación de las semillas se registró tres veces a la semana. Se consideró que la germinación había dado inicio al observar la emergencia de la radícula.

#### 3.4.2. Efecto de la luz

De acuerdo con las observaciones de campo y con lo reportado por Pérez y Sosa (2009), estas especies, pueden establecerse en el fondo, la pared y la periferia de las abras, además de que las condiciones lumínicas dentro de las abras varían de acuerdo a la profundidad, tamaño y cobertura (Lidia Rodríguez, com. pers.), por lo que se realizó un experimento para analizar el efecto de la luz en la germinación de las semillas a fin de conocer su respuesta germinativa y relacionarla con la colonización de las abras.

Para ello se sembraron un total de 100 semillas de cada una de las cinco especies, las cuales fueron igualmente repartidas en 10 cajas de Petri (10 semillas de una sola especie en cada una de las 10 cajas). La mitad de las cajas se cubrieron con papel aluminio para obtener condiciones de oscuridad y la otra mitad fueron expuestas a condiciones de luz blanca, en ambos casos se fijó un fotoperiodo de 12:12 hrs luz-oscuridad y un termoperiodo horas 18°C a 32°C.

A fin de evitar la desecación del agar, todas las cajas se sellaron con plástico flexible, y para minimizar los efectos de las microvariaciones dentro la cámara, las cajas se rotaron de posición una vez a la semana. La germinación de las semillas expuestas a la luz se registró tres veces a la semana, mientras que las que se mantuvieron en la oscuridad fueron revisadas después de cuatro semanas, a excepción de las que tenían *B. maritimus* var. *paludosus*, cuyas semillas fueron revisadas después de cuatro meses con base en los resultados obtenidos en la prueba preliminar.

Las semillas que no germinaron en la oscuridad fueron puestas en cajas de Petri limpias, con un nuevo sustrato de agar dentro de la cámara de germinación, y fueron expuestas a la luz a fin de conocer su respuesta después de haber estado expuestas a la oscuridad. Se registró su germinación tres veces a la semana.

### 3.5. Germinación en condiciones naturales

Las semillas que fueron recolectadas en las fechas arriba mencionadas (Cuadro 3.2) y posteriormente almacenadas se separaron de acuerdo a su edad. Un grupo quedó conformado por semillas de seis meses de edad y el otro grupo por semillas de 12 meses. Se colocaron 50 semillas de cada especie en bolsas de organza de aproximadamente cinco por siete centímetros. Para cada especie se utilizaron 20 bolsas para las semillas de 12 meses, y un número variable para las de seis meses, dada la diferencia en el número de semillas con que se contaba. Las semillas se distribuyeron como se muestra en el Cuadro 3.3. En total, se prepararon 199 bolsas con 50 semillas cada una. Es importante señalar que los seis y 12 meses correspondieron a la edad inicial (es decir la edad que las semillas tuvieron al inicio de los experimentos) y así se identificarán de aquí en adelante, ya que en cada recolecta, las semillas tuvieron edades finales distintas (12, 14, 16, 18, 20 y 22 meses).

Una parte de las semillas se utilizó para este experimento y la otra se mantuvo almacenada por diferentes intervalos de tiempo a fin de utilizarlas como controles y comparar sus respuestas germinativas en ambiente controlado.

Cuadro 3.3. Número de bolsas por especie y por edad.

<b>Especie</b>	<b>Número de bolsas para semillas con un año de almacenamiento</b>	<b>Número de bolsas para semillas con seis meses de almacenamiento</b>
<i>S. ebracteatus</i> var. <i>coahuilenses</i>	20	30
<i>F. chloraefolia</i>	20	20
<i>B. maritimus</i> var. <i>paludosus</i>	20	9*
<i>E. exaltatum</i>	20	20
<i>S. tuberculata</i>	20	20

\*Para *B. maritimus* var. *paludosus* sólo se colocaron 9 bolsas debido a la menor cantidad de semillas disponibles.

#### 3.5.1. Selección de las abras

En la zona de la Laguna Intermedia se seleccionaron aleatoriamente 14 abras con diferentes características, a fin de tener una representación de estas estructuras. Las abras son diferentes entre sí y no deben considerarse como réplicas experimentales. Desde enero de 2009 esta zona se encuentra protegida por una cerca de alambre de púas desde la Poza Churince hasta la Laguna Intermedia a fin de evitar el paso del ganado que abreva en los cuerpos de agua de este valle. Así el propio experimento se encontró protegido de los efectos destructivos del

paso de los animales en esta zona. A cada abra se le midió el largo, en dirección oeste-este; el ancho, en dirección sur-norte; y además se determinó el nivel del agua en su interior (en caso de presentarla), y su profundidad, medida desde el borde hasta el fondo del hundimiento (Figura 3.4). Con base en el trabajo de Pérez y Sosa (2009) cada dos meses (63 días en promedio) se registró la composición, la riqueza y el porcentaje de cobertura general (sin diferenciar por especie) de la vegetación en cada abra. Se realizó un mapeo con coordenadas polares de las abras (Anexo I), utilizando las distancias y la dirección que hay entre cada una de ellas (Carrillo-Angeles *et al.*, 2011.). Cuando las distancias entre las abras eran suficientemente grandes, se ubicaron con la ayuda de un geoposicionador (Garmin eTrex, USA).

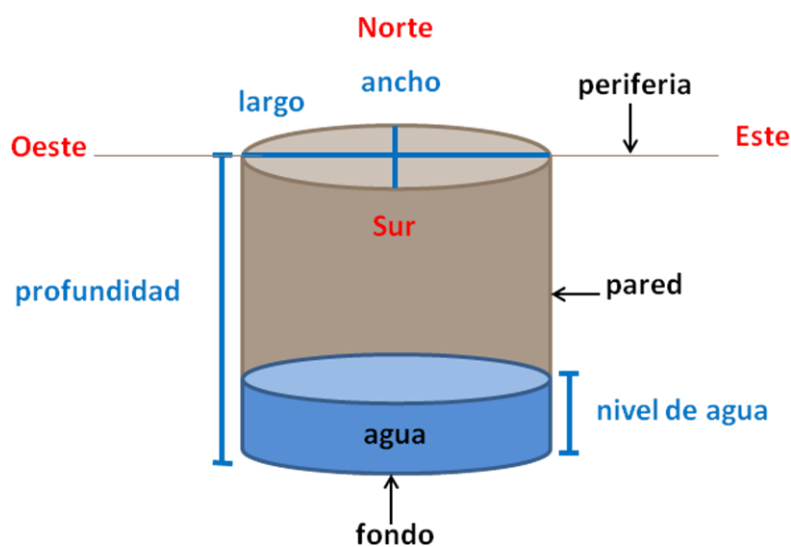


Figura 3.4. Esquema general de las abras, las letras en negro señalan las zonas de las abras y periferia de éstas, las letras en azul muestran los datos que se tomaron de forma bimestral.

### 3.5.2. Colocación de las semillas en las abras

El experimento de campo se montó en agosto de 2009 (uno de los meses de mayor precipitación en esta zona) a partir de los resultados obtenidos de la prueba preliminar, de los que se deduce que basta el agua para disparar el proceso germinativo. Es importante mencionar además, que todo el experimento de campo se aleatorizó lo más posible a fin de contrarrestar la falta de réplicas reales.

Se sabe que las cinco especies de este estudio se establecen tanto dentro como fuera de las abras (Perez y Sosa, 2009) y de esta manera las bolsas con semillas de las dos edades iniciales (seis y 12 meses) se colocaron en tres micrositios: 1) en el fondo y 2) en la pared de las abras, así como 3) en su periferia (en el borde de los hundimientos) (Figuras 3.4 y 3.5 a).

El número de especies colocadas en cada abra varió de una a cinco, dependiendo del tamaño del hundimiento. Así, en las más grandes se colocaron las cinco especies mientras que en las abras más pequeñas se colocaron sólo dos. Las bolsas se fijaron a la superficie del sustrato (no fueron enterradas) con alambre y clavos de tres pulgadas (Figura 3.5 b), y fueron etiquetadas. Una tercera parte de las bolsas que se pusieron en la periferia se colocaron entre un marco de plástico para diapositivas fotográficas cuyas orillas se cubrieron con cinta aislante a fin de protegerlas. Estos marcos se fijaron al sustrato con alambres y clavos, a fin de que permanecieran fijos (Figura 3.5 b).



a)

b)

Figuras 3.5 a y 3.5 b. a) Fondo, pared y periferia de un abra; b) posición de las bolsas (en la pared y el fondo del abra y marcos (en la periferia).

### 3.5.3. Evaluación de la germinación en el campo

Las bolsas se recuperaron bimestralmente de septiembre de 2009 a julio de 2010. A través de un proceso de aleatorización mediante números al azar obtenidos del programa Pop Tools (versión 3.1.0), se asignó a cada una de las bolsas una fecha para ser recolectada.

Después de cada recolecta se determinó el número de semillas que germinaron en cada una de las bolsas (Figura 3.6).





Figura 3.6. Germinación de las semillas de *S. ebracteatus* var. *coahuilensis* (izquierda) y *F. chloraefolia* (derecha) en una bolsa de tela organza, colocada en condiciones naturales.

### **3.6. Germinación de las semillas en un ambiente controlado después de estar sometidas a condiciones naturales y de las semillas que se mantuvieron almacenadas en el laboratorio (control)**

En total, incluyendo las muestras de los tres microambientes (fondo, pared y periferia), cada bimestre se recolectó un total de 33 muestras de 50 semillas cada una, correspondientes a las diferentes especies. Una vez contadas las semillas que germinaron en condiciones naturales (Figura 3.6), las restantes –i. e. las que no germinaron- fueron llevadas al laboratorio e inmediatamente se repartieron en cinco cajas de Petri con agar por cada especie. El número de semillas entre los grupos de réplicas fue variable, debido a la cantidad de semillas que germinaron en el campo y a la pérdida de otras por su deterioro. Las cajas con las semillas se colocaron en la cámara de germinación con un termoperíodo de 18°C a 32°C y un fotoperíodo de 12:12 hrs de luz.

Al mismo tiempo, las semillas de seis y 12 meses de edad inicial que se mantuvieron almacenadas en el laboratorio también fueron sembradas a fin de comparar su respuesta con las de las dos condiciones experimentales anteriores, y por lo tanto fueron consideradas como los controles para cada tiempo de recolecta (Figura 3.7). No se cuenta con datos para los controles correspondientes a las dos primeras recolectas, por lo que no se muestran en las gráficas. Además para el caso de *F. chloraefolia* y *B. maritimus* var. *paludosus* sólo se contó con semillas control de 12 meses de edad inicial debido a la falta de semillas de seis meses de edad inicial. Para los casos de *S. ebracteatus* var. *coahuilensis* y *E. exaltatum* se decidió hacer un promedio con los datos de enero, marzo, mayo y julio para completar la falta de las semillas control en los meses de septiembre y noviembre a fin de mostrar su probable comportamiento, ya que a partir de los resultados de la prueba preliminar y de los mismos

controles se vio que las respuestas de germinación son muy semejantes incluso a lo largo del tiempo.

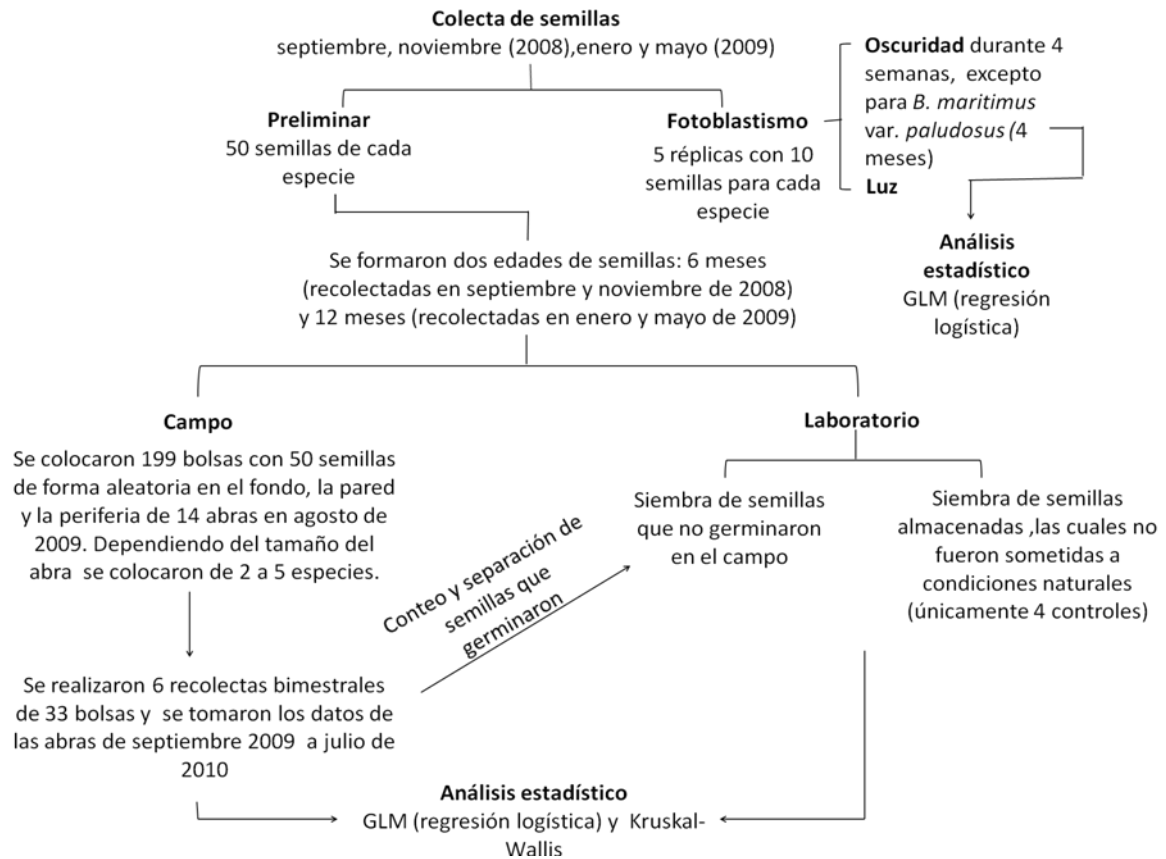


Figura 3.7. Diagrama de flujo para los experimentos de germinación.

### 3.7. Análisis de datos

#### 3.7.1. Respuesta a la luz

La germinación final en la luz y en la oscuridad se analizó para cada una de las cuatro especies, con un modelo lineal generalizado considerando una distribución binomial de los datos y una función de enlace logit mediante el paquete estadístico JMP 8.0 (SAS Institute Inc., Cary, NC, USA). Para *S. ebracteatus* var. *coahuilensis* no se realizó el análisis ya que germinó al 100% en las dos condiciones lumínicas.

#### 3.7.2. Germinación de las semillas en condiciones naturales, en un ambiente controlado después de estar sometidas a condiciones naturales y después de estar almacenadas en el laboratorio

La probabilidad de germinación en el tiempo se calculó mediante regresiones logísticas con el paquete estadístico JMP 8.0 (SAS Institute Inc., Cary, NC, USA), para cada especie y para cada una de las tres condiciones experimentales (germinación en condiciones naturales,

germinación en un ambiente controlado después de estar sometidas a condiciones naturales y después de estar almacenadas.

Con el modelo de regresión logística se evaluó la probabilidad de germinación a través del tiempo en condiciones naturales en función de la edad inicial de las semillas, el tiempo en el que estuvieron sometidas a condiciones naturales y la interacción entre estos factores, así como el efecto cuadrático del tiempo. El factor cuadrático del modelo logístico permitió describir una tendencia curvilínea en las probabilidades de germinación a lo largo del tiempo, con incrementos en algunos meses y decrementos en otros. Por otra parte se realizó una regresión logística para cada mes de recolecta, y de esta manera se calcularon las probabilidades de germinación determinadas por la edad inicial de las semillas. En el caso de *B. maritimus* var. *paludosus* no hubo recolecta de semillas de seis meses en noviembre y julio debido a la forma en que se determinaron las fechas de recolecta de las bolsas, por lo cual no hay datos para estas dos fechas. Para las semillas que no germinaron en campo y por lo tanto fueron colocadas en un ambiente controlado se analizó el efecto de la edad inicial en cada mes de recolecta. En el caso de las semillas control se analizó el efecto del tiempo de almacenamiento, de la edad inicial (seis y 12 meses) y de la interacción de estos factores sobre la probabilidad de germinación en un ambiente controlado. En el caso de *F. chloraefolia* y *B. maritimus* var. *paludosus* lo anterior no se pudo hacer debido a la falta de semillas control de seis meses de edad, y por lo tanto sólo se analizó el efecto a través del tiempo de almacenamiento.

### *3.7.3. Parámetros de germinación analizados para las semillas que germinaron en un ambiente controlado después de estar en condiciones naturales y para las semillas que se mantuvieron almacenadas en el laboratorio (control)*

Los porcentajes de germinación acumulada de cada una de las réplicas de cada tratamiento fueron transformados a arcoseno y se ajustaron a tres funciones exponenciales dependiendo del comportamiento germinativo de las especies en función del tiempo:  $Y=A/(1+B*(exp(-C*x)))$ ,  $Y=A/(1+(B*(x^C)))$ ,  $Y=(exp(-A/X)*(B)/(1+(100*(exp(C*(lag\ time-x))))))$ ; con el software Table Curve 2D versión 3 (AISN, Software, Chicago, IL, USA). A partir de este ajuste se obtuvo la primera derivada máxima que permitió calcular la tasa máxima de germinación. Además, se calculó el tiempo requerido para que diera inicio la germinación (*lag time*), de cada una de las réplicas de cada tratamiento.

Fue posible evaluar todos los factores considerados para las semillas de las cinco especies que permanecieron expuestas a condiciones naturales, mientras que para las semillas de *F.*

*chloraefolia* y *B. maritimus* var. *paludosus*, que se mantuvieron almacenadas, sólo se evaluó el efecto del tiempo de almacenamiento por la falta de semillas suficientes de seis meses de edad inicial para esta condición.

Las curvas de germinación acumulada que se obtuvieron a partir de graficar los porcentajes obtenidos a lo largo del tiempo mostraron que *B. maritimus* var. *paludosus*, *S. tuberculata* y *E. exaltatum* tuvieron un comportamiento escalonado, con el que se identificaron dos grupos de respuesta en las semillas. Se consideraron dos grupos por ser éste el número de picos de germinación más evidente y común en cada réplica (ANEXO II). Es así que en cada parámetro de germinación se realizó el análisis para evaluar las diferencias entre grupos.

Todos los análisis se realizaron con la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis y cuando las diferencias fueron significativas se observaron las gráficas de “cajas y bigotes” para identificarlas.

#### 3.7.4. Área del abra

El área del abra se obtuvo con los datos del largo y ancho de cada abra que después se ajustaron a la fórmula de la elipse:

$$A = \pi * \left[ \left( \frac{a1}{2} \right) * \left( \frac{a2}{2} \right) \right]$$

Donde:

A= área

a1= eje mayor

a2= eje menor

## IV. RESULTADOS

### 4.1. Germinación en laboratorio

#### 4.1.1. Prueba preliminar

Con seis meses de edad, las semillas de todas las especies estudiadas germinaron en altos porcentajes (78–100%, Figura 4.1) en un ambiente controlado. A excepción de las semillas de *B. maritimus* var. *paludosus*, las de las demás especies comenzaron a germinar durante la primera semana después de que fueron sembradas y lo hicieron rápidamente. *B. maritimus* var. *paludosus* comenzó a germinar 33 días después que las demás especies y lo hizo más lentamente (Figura 4.1).

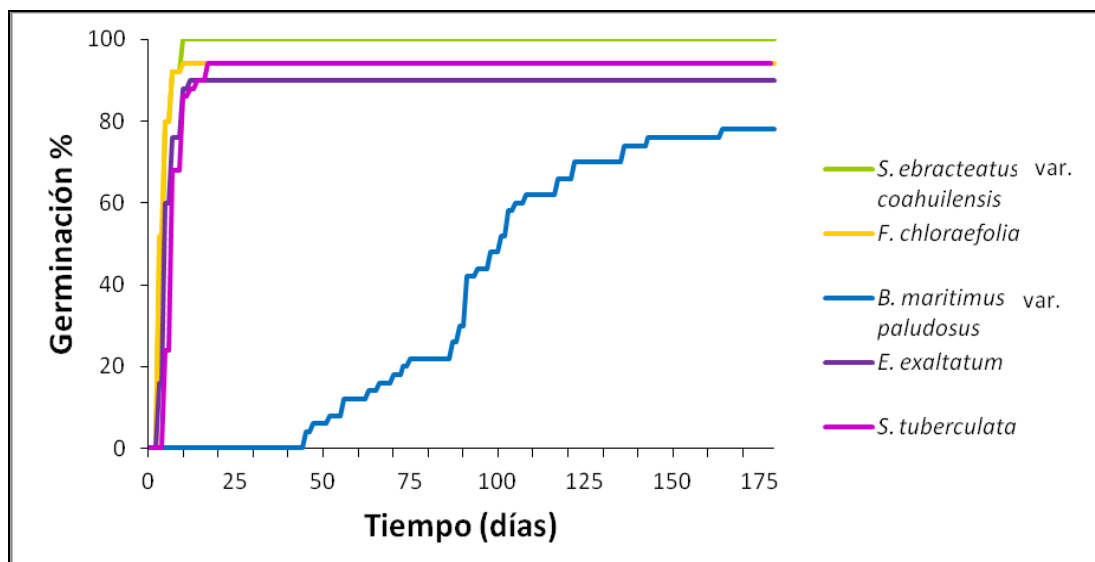


Figura 4.1 . Porcentajes de germinación de cinco especies colonizadoras de abras en el Sistema Churince en Cuatrociénegas, Coahuila, obtenidos en una prueba preliminar de laboratorio.

#### 4.1.2. Efecto de la luz en la germinación

A excepción de las semillas de *B. maritimus* var. *paludosus*, las de las demás especies tuvieron porcentajes finales de germinación mayores a 50%, independientemente de si habían sido expuestas a la luz o a la oscuridad (Figura 4.2). Las diferencias entre los porcentajes finales de germinación en las dos condiciones lumínicas fueron significativas, aunque fueron pequeñas, en *F. chloraefolia*, *E. exaltatum* y *S. tuberculata* (Cuadro 4.1), siendo mayor en la oscuridad para *F. chloraefolia* (98%) y en la luz para las otras dos especies (82% y 98% respectivamente). La germinación de *S. ebracteatus* var. *coahuilensis* fue indiferente a los tratamientos de luz y, además, esta fue la única especie que mostró un 100% de germinación en cualquiera de las dos condiciones. Los porcentajes finales de germinación más bajos correspondieron a *B.*

*maritimus* var. *paludosus* tanto en luz como en oscuridad (32% y 44% respectivamente), los cuales no difirieron significativamente entre sí (Cuadro 4.1).

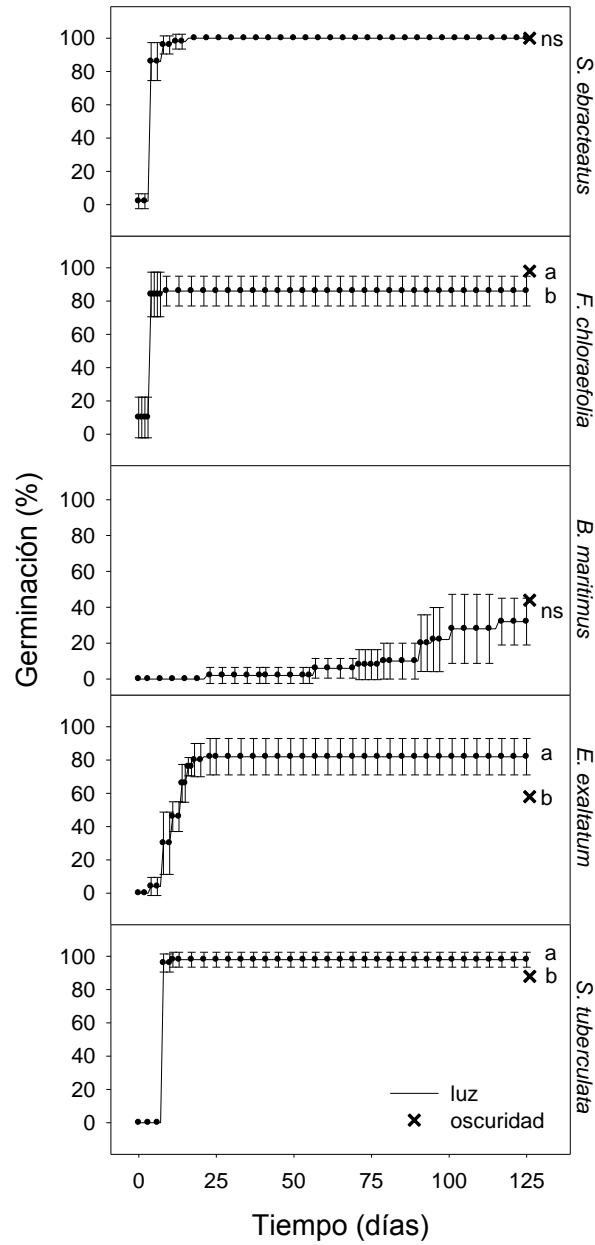


Figura 4.2. Porcentaje de germinación de las semillas que germinaron en condiciones de luz (media  $\pm$  desviación estándar) y en condiciones de oscuridad, con un termoperiodo de 18°C a 32°C y un fotoperiodo de 12:12 hrs luz-oscuridad.

Cuadro 4.1 Regresión logística para los tratamientos de luz de cuatro especies

Especie	-Loglikelihood	$\chi^2$	g.l.	p
<i>F. chloraefolia</i>	2.72	5.45	1	<0.05
<i>B. maritimus</i> var. <i>paludosus</i>	0.76	1.53	1	0.21
<i>E. exaltatum</i>	3.50	7.00	1	<0.05
<i>S. tuberculata</i>	2.11	4.23	1	<0.05

Para *S. ebracteatus* var. *coahuilensis* no se muestran los resultados porque germinó al 100% en las dos condiciones lumínicas.

#### 4.2. Germinación en condiciones naturales

El número de semillas que germinó en el campo fue bajo en general, y como prueba de ello baste mencionar que sólo hubo germinación (indistintamente de la especie) en el 28.14% del total de las bolsas (56 bolsas de un total de 199) que fueron colocadas en las abras (Figura 4.3). Es evidente que la germinación en condiciones naturales se vio favorecida en julio, después de la aportación de agua provocada por el huracán Alex (2010), pues sólo *S. tuberculata* no germinó en este mes. Por el contrario en los meses anteriores, los porcentajes no fueron tan altos como en julio y algunas especies no germinaron. *S. ebracteatus* var. *coahuilensis* destacó por ser la especie que germinó más frecuentemente y con altos porcentajes. *E. exaltatum* y *S. tuberculata* difirieron en sus respuestas germinativas a pesar de ser especies anuales y pertenecer a la misma familia de plantas. *F. chloraefolia* se inclinó más por los meses cálidos, que fueron septiembre de 2009 y mayo y julio de 2010. El comportamiento germinativo de cada una de las especies a lo largo del tiempo se detalla más adelante.

##### *Probabilidad de germinación*

La regresión logística permitió calcular las probabilidades de germinación de las semillas de las cinco especies en las tres diferentes condiciones consideradas: 1) sembradas en condiciones naturales (en las abras) por diferentes intervalos de tiempo, 2) sembradas en un ambiente controlado (semillas que no germinaron cuando fueron sembradas en condiciones naturales por diferentes intervalos de tiempo) y 3) almacenadas en laboratorio (control) por diferentes intervalos de tiempo y posteriormente sembradas en un ambiente controlado. Estos resultados se describen a continuación.

### *Germinación de las semillas sembradas en las abras*

#### *Samolus ebracteatus var. coahuilensis*

La regresión logística a través del tiempo mostró que de septiembre a mayo no hubo efecto significativo de la edad inicial ni del tiempo de recolecta, pero sí de la interacción entre ambos factores y del ajuste cuadrático del tiempo. Por otro lado, la probabilidad de germinación a través del tiempo de mayo a julio estuvo influida por los dos factores, así como por su interacción y por el tiempo al cuadrado (Cuadro 4.2). De esta forma, se observa que los parámetros que afectan a la probabilidad de germinación en el período de frío son diferentes a los de la estación calurosa.

Las probabilidades de germinación de las semillas de seis meses aumentaron de septiembre 2009 a marzo 2010, con un decremento en mayo 2010, mes en el que no hubo germinación. Hubo un aumento muy importante en julio, cuando se obtuvo el valor más alto (0.71), lo que se explica por las fuertes precipitaciones originadas por el huracán Alex que se presentó en julio de 2010. En este periodo se encontraron numerosos manchones compactos con decenas de plántulas en toda la zona. En las semillas de 12 meses el incremento en las probabilidades de germinación se observó de septiembre a noviembre de 2009, con un decremento posterior, ya que no hubo germinación de enero a mayo 2010. También hubo un aumento en julio 2010. (Figura 4.4).

Los resultados de la regresión logística realizada para cada tiempo de recolecta mostraron que la edad inicial tuvo un efecto significativo sobre la probabilidad de germinación, excepto en mayo debido a que, como ya se mencionó, en este mes no hubo germinación de las semillas de esta especie de ninguna de las edades (Cuadro 4.3).





### *Flaveria chloraefolia*

En el intervalo de septiembre a mayo, la regresión logística mostró efectos significativos de la edad inicial de las semillas, del tiempo de permanencia en las abras, de la interacción de estos dos factores y del tiempo al cuadrado. La regresión logística mostró efectos significativos a través del tiempo de los dos factores y de su interacción en el periodo de mayo a julio, mientras que el efecto del tiempo cuadrático no fue significativo (Cuadro 4.2).

En las semillas de seis meses, la probabilidad de germinación disminuyó de septiembre 2009 a mayo 2010, sin que se registrara germinación en enero. En julio, después del huracán Alex, se obtuvo la máxima probabilidad de germinación (0.40). En las semillas de 12 meses las probabilidades de germinación disminuyeron de septiembre 2009 a marzo 2010 (en enero la germinación fue nula) con un incremento en mayo 2010 y un posterior decremento en julio de 2010 (Figura 4.4).

La regresión logística hecha para cada mes de recolecta mostró que sólo hubo efecto significativo de la edad en los meses de mayo 2010 (mayor probabilidad para las semillas de 12 meses) y en julio 2010 (mayor probabilidad para las semillas de 6 meses). Estos fueron los meses de mayor germinación para esta especie en el campo (Cuadro 4.3).

### *Bolboschoenus maritimus* var. *paludosus*

En esta especie no hubo germinación en el campo en ninguna de las dos edades consideradas.

### *Eustoma exaltatum*

La regresión logística realizada para los datos de septiembre a mayo mostró que en esta especie la edad inicial no tuvo un efecto significativo sobre la probabilidad de germinación, pero el tiempo de recolecta, su interacción con la edad inicial y el tiempo cuadrático sí lo tuvieron. Por otra parte la regresión de mayo a julio mostró que en este intervalo sólo hubo efecto significativo de la edad inicial, del tiempo de recolecta y del tiempo cuadrático (Cuadro 4.2).

Las semillas de seis meses registraron una probabilidad de germinación creciente de septiembre de 2009 (mes en el cual no hubo germinación) a enero de 2010 que posteriormente disminuyó hasta mayo de 2010, mes en el que no hubo germinación, y que finalmente aumentó en el mes de julio de 2010, en el cual se dio la probabilidad más alta (0.39) después de las intensas precipitaciones ya mencionadas. Las semillas de 12 meses de edad solamente germinaron en los meses de marzo de 2010, en el cual se registró la probabilidad más alta (0.23), y en julio de 2010.

La regresión logística hecha para cada tiempo de recolecta mostró que la edad inicial tuvo efecto significativo sobre la probabilidad de germinación en los meses de enero, marzo y julio correspondientes a los tres meses de mayor germinación para las de seis meses (Cuadro 4.3).

#### *Sabatia tuberculata*

La edad inicial tuvo un efecto significativo sobre la probabilidad de germinación en el intervalo de septiembre a mayo, mientras que de mayo a julio sólo hubo efecto del tiempo cuadrático (Cuadro 4.2).

En general las probabilidades de germinación de las semillas de esta especie en el campo fueron bajas. Las semillas de seis meses de edad no germinaron y en el caso de las de 12 meses la probabilidad de germinación disminuyó después de septiembre de 2010, ya que no hubo germinación en los meses de noviembre de 2009 y enero de 2010. La probabilidad más alta se presentó en el mes de marzo de 2010 (0.47) y posteriormente disminuyó en julio después del huracán Alex, a diferencia de las especies anteriores en las cuales la probabilidad de germinación aumentó después de este intenso evento meteorológico (Figura 4.4).

Las regresiones logísticas realizadas por tiempos separados mostraron que hubo un efecto significativo de la edad en los meses de septiembre y marzo, que correspondieron a los meses de mayor germinación para las semillas de 12 meses de edad (Cuadro 4.3).

Cuadro 4.2. Análisis de regresión logística realizada para cada mes de recolecta a partir de las semillas que germinaron en condiciones naturales, (*g.l.*=grados de libertad; Ns=no significativo  $p>0.05$ ). a) Resultado general del análisis y b) resultados de cada variable analizada.

a)

<b>Especie</b>	<b>Tiempo</b>	<b>-Loglikelihood</b>	<b><math>\chi^2</math></b>	<b><i>g.l.</i></b>	<b><i>p</i></b>
<i>S. ebracteatus</i> <i>var. coahuilensis</i>	septiembre	5.12	10.24	1	0.0014
	noviembre	27.05	54.10	1	<0.0001
	enero	3.49	6.99	1	0.0082
	marzo	10.71	21.43	1	<0.0001
	mayo	-2.38e <sup>-12</sup>	-4.8e <sup>-12</sup>	1	Ns
	julio	89.12	178.25	1	<0.0001
<i>F. chloraefolia</i>	septiembre	0.33	0.67	1	Ns
	noviembre	1.72	3.45	1	Ns
	enero	0	0.000321	1	Ns
	marzo	1.58	3.17	1	Ns
	mayo	31.40	62.80	1	<0.0001
	julio	16.90	33.80	1	<0.0001
<i>E. exaltatum</i>	septiembre	-1.19e <sup>-12</sup>	-2.4e <sup>-12</sup>	1	Ns
	noviembre	0.25	0.51	1	Ns
	enero	14.05	28.10	1	<0.0001
	marzo	5.50	11.00	1	0.0009
	mayo	-1.19e <sup>-12</sup>	-2.4e <sup>-12</sup>	1	Ns
	julio	20.71	41.42	1	<0.0001
<i>S. tuberculata</i>	septiembre	6.94	13.88	1	0.0002
	noviembre	-3.276e <sup>-12</sup>	-6.6e <sup>-12</sup>	1	Ns
	enero	-1.19e <sup>-12</sup>	-2.4e <sup>-12</sup>	1	Ns
	marzo	19.99	39.98	1	<0.0001
	mayo	1.53	3.07	1	Ns
	julio	-1.489e <sup>-12</sup>	-3e <sup>-12</sup>	1	Ns

b)

<b>Especie</b>	<b>Tiempo</b>	<b>Intercepto</b>	<b><math>\chi^2</math></b>	<b><i>p</i></b>	<b>Edad</b>	<b><math>\chi^2</math></b>	<b><i>p</i></b>
<i>S. ebractetaus</i>	septiembre	3.04	93.70	<0.0001	-0.84	7.26	0.0071
	noviembre	2.24	177.37	<0.0001	-1.09	42.01	<0.0001
	enero	3.07	66.46	<0.0001	0.81	4.72	0.0298
	marzo	2.46	23.39	<0.0001	1.44	8.11	0.0044
	mayo	3.89	118.75	<0.0001	0	0	Ns
	julio	0.12	2.32	Ns	1.04	154.05	<0.0001
<i>F. chloraefolia</i>	septiembre	1.80	108.14	<0.0001	0.14	0.69	Ns
	noviembre	1.84	55.40	<0.0001	0.46	3.48	Ns
	enero	3.90	47.76	<0.0001	0.01	0	Ns
	marzo	3.38	136.28	<0.0001	0.50	3.07	Ns
	mayo	1.68	108.89	<0.0001	-1.13	49.73	<0.0001
	julio	1.08	77.69	<0.0001	0.68	30.64	<0.0001
<i>E. exaltatum</i>	septiembre	3.89	44.53	<0.0001	1.2934e <sup>-16</sup>	0	Ns
	noviembre	3.62	96.33	<0.0001	0.26	0.50	Ns
	enero	2.72	81.86	<0.0001	1.16	14.93	0.0001
	marzo	1.64	118.18	<0.0001	-0.47	9.80	0.0017
	mayo	3.89	44.53	<0.0001	-1.293e <sup>-16</sup>	0	Ns
	julio	1.28	75.80	<0.0001	0.84	32.78	<0.0001
<i>S. tuberculata</i>	septiembre	3.11	161.71	<0.0001	-0.78	10.17	0.0014
	noviembre	3.89	151.13	<0.0001	-2.801e <sup>-17</sup>	0	Ns
	enero	3.89	59.37	<0.0001	0	0	Ns
	marzo	2.00	15.18	<0.0001	-1.88	13.41	0.0002
	mayo	3.23	63.23	<0.0001	-0.65	2.57	Ns
	julio	3.89	71.25	<0.0001	9.4961e <sup>-17</sup>	0	Ns

Cuadro 4.3. Análisis de regresión logística a través del tiempo de exposición en campo a partir de semillas que germinaron en condiciones naturales (*g.l.*=grados de libertad; Ns=no significativo  $p>0.05$ ). a) Resultado general del análisis y b) resultados de cada variable analizada.

a)

<b>Especie</b>	<b>-Loglikelihood</b>	<b><math>\chi^2</math></b>	<b><i>g.l.</i></b>	<b><i>p</i></b>
<i>S. ebracteatus</i> var. <i>coahuilensis</i> 1	61.97	123.94	4	<0.0001
<i>S. ebracteatus</i> var. <i>coahuilensis</i> 2	283.73	567.46	3	<0.0001
<i>F. chloraefolia</i> 1	51.82	103.63	4	<0.0001
<i>F. chloraefolia</i> 2	54.12	108.25	3	<0.0001
<i>E. exaltatum</i> 1	44.32	88.64	4	<0.0001
<i>E. exaltatum</i> 2	59.50	119.01	3	<0.0001
<i>S. tuberculata</i> 1	39.95	79.90	4	<0.0001
<i>S. tuberculata</i> 2	2.68	5.37	3	Ns

b)

Especie	Intercepto	$\chi^2$	<i>p</i>	Edad	$\chi^2$	<i>p</i>	Tiempo	$\chi^2$	<i>p</i>	Edad x tiempo	$\chi^2$	<i>p</i>	Tiempo x Tiempo	$\chi^2$	<i>p</i>
<i>S. ebracteatus</i> var. <i>coahuilensis</i> 1	1.60	34.09	<0.0001	0.04	0.13	Ns	0.06	0.42	Ns	0.89	43.31	<0.0001	0.56	49.39	<0.0001
<i>S. ebracteatus</i> var. <i>coahuilensis</i> 2	22.71	108.16	<0.0001	0.69	27.93	<0.0001	-3.76	105.23	<0.0001	1.04	8.08	0.0045	0	99999	0.0001
<i>F. chloraefolia</i> 1	4.30	131.71	<0.0001	-0.33	12.34	0.0004	-0.25	14.96	0.0001	-0.30	31.49	<0.0001	-0.46	54.00	<0.0001
<i>F. chloraefolia</i> 2	4.66	16.46	<0.0001	-0.22	5.00	0.0254	-0.59	8.58	0.0034	1.82	80.35	<0.0001	0	99999	0.0001
<i>E. exaltatum</i> 1	3.95	66.63	<0.0001	0.16	2.23	Ns	-0.67	21.39	<0.0001	-0.45	12.82	0.0003	0.60	30.31	<0.05
<i>E. exaltatum</i> 2	16.94	22.44	<0.0001	0.56	6.66	0.0099	-2.61	18.82	<0.0001	0.84	1.96	Ns	0	99999	0.0001
<i>S. tuberculata</i> 1	3.48	138.58	<0.0001	-0.84	38.12	<0.0001	-0.21	2.64	Ns	-0.17	2.61	Ns	0.03	0.34	Ns
<i>S. tuberculata</i> 2	-0.02	0.00	Ns	-0.29	0.85	Ns	0.65	1.12	Ns	0.65	1.12	Ns	0	99999	0.0001

1 se refiere al análisis realizado de septiembre a mayo y 2 al análisis realizado de mayo a julio.

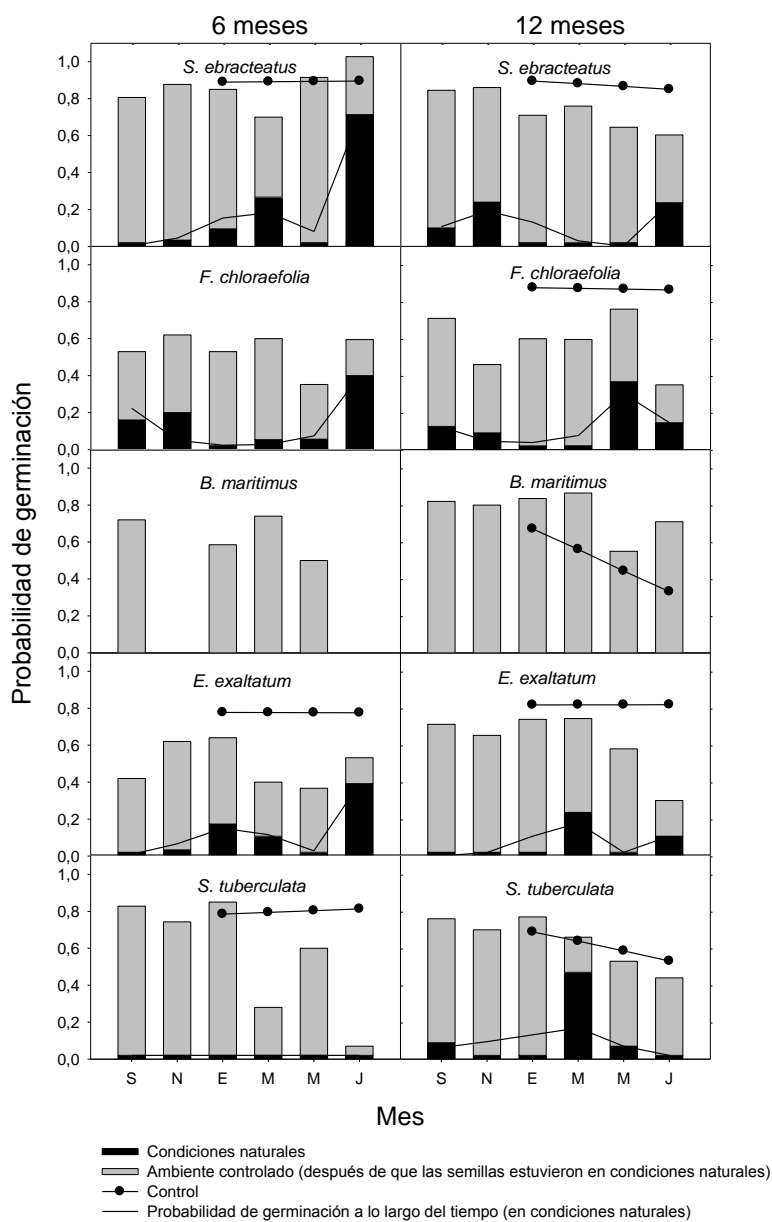


Figura 4.4. Probabilidad de germinación en el tiempo y en las tres condiciones experimentales para cada una de las cinco especies y de sus respectivas edades (seis y 12 meses). Para *F. chloraefolia* y *B. maritimus* var. *paludosus* no se contó con semillas control de seis meses S=septiembre, N=noviembre, E=enero, M=marzo y mayo (respectivamente), J=julio



### **4.3. Germinación de las semillas en un ambiente controlado después de estar expuestas a condiciones naturales y de las semillas que se mantuvieron almacenadas en el laboratorio (control)**

*Samolus ebracteatus* var. *coahuilensis*

*Probabilidad de germinación*

De manera general, las semillas que se mantuvieron almacenadas en el laboratorio registraron un porcentaje final de germinación significativamente más alto que el de las semillas que estuvieron sometidas a condiciones naturales ( $H=37.86$ ,  $p<0.05$ ) (Figura 4.5).

Para las semillas que estuvieron expuestas a condiciones naturales y germinaron en un ambiente controlado, la regresión logística realizada para cada mes de recolecta mostró que la probabilidad de germinación estuvo influida de manera significativa por la edad inicial en los meses de noviembre, marzo y mayo, debido a la presencia de germinación en campo en noviembre y marzo que probablemente dejó menor número de semillas viables que no germinaron (Cuadro 4.6). Dentro de estos tres meses de recolecta, las semillas de 12 meses solamente tuvieron mayor probabilidad de germinación en marzo (Figura 4.4).

De manera general, la probabilidad de germinación de las semillas de seis meses fue mayor en los meses de septiembre, noviembre, enero y mayo (mayor a 0.74), mientras que en los meses restantes fue baja ( $\leq 0.43$ ) ya que hubo mayor germinación en condiciones naturales. Por otra parte las semillas de 12 meses obtuvieron valores mayores a 0.60, excepto para julio (0.36) debido a que hubo mayor germinación en campo (Figura 4.4).

En las semillas almacenadas en el laboratorio la probabilidad de germinación no se vio afectada por ninguno de los factores analizados (Cuadro 4.7), e independientemente de la edad inicial, mostraron altas probabilidades de germinación ( $\geq 0.85$ ) que se mantuvieron constantes en el tiempo para las semillas de seis meses (Figura 4.4).

***Samolus ebracteatus*  
var. *coahuilensis***

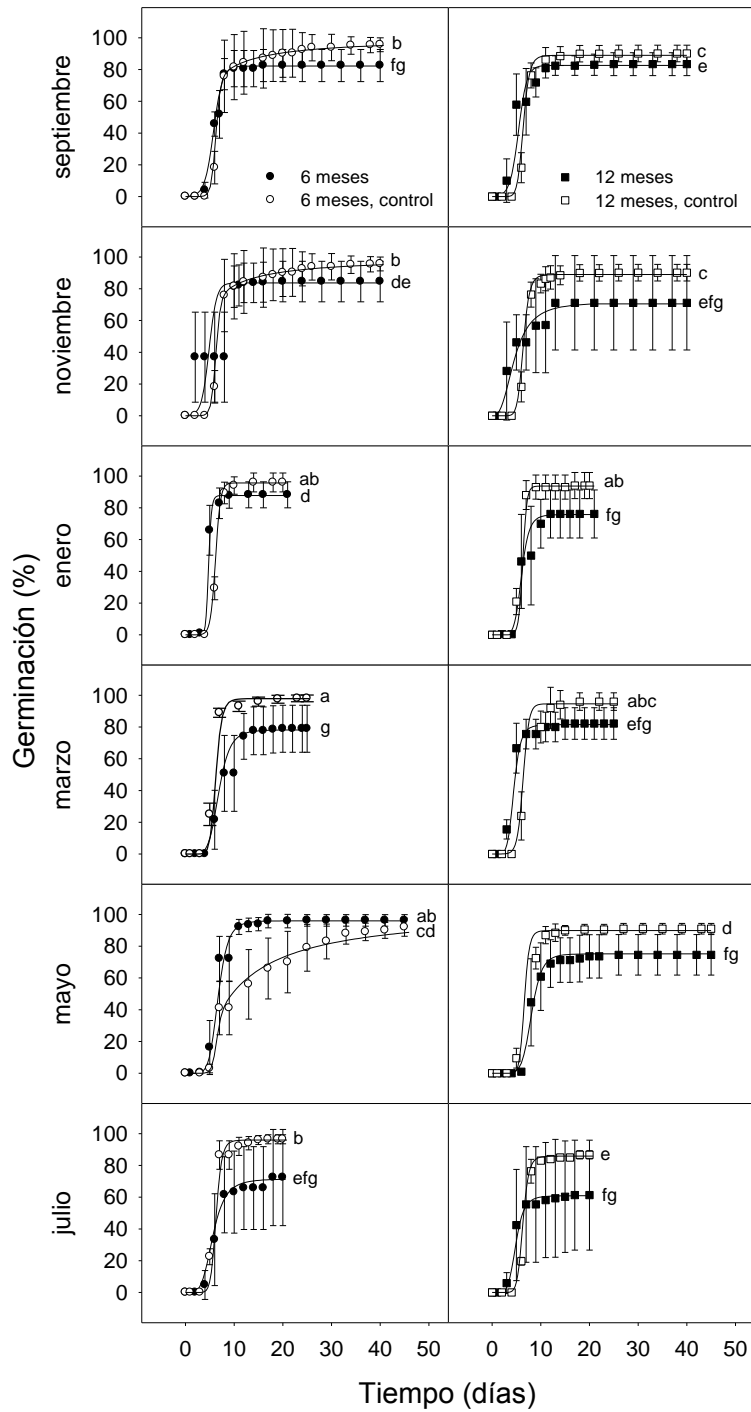


Figura 4.5. Porcentaje de germinación acumulado de semillas expuestas a condiciones naturales (símbolos negros), y almacenadas en el laboratorio (control, símbolos blancos), agrupadas en dos edades iniciales (seis y 12 meses). En el caso de las semillas expuestas a condiciones naturales, se muestran los resultados obtenidos después de su recuperación en los seis bimestres. Las letras al lado de cada curva indican diferencias significativas ( $p < 0.05$ ). Se muestra la media  $\pm$  D. S.

### *Tasa máxima de germinación*

La tasa máxima de germinación fue significativamente mayor en las semillas que se mantuvieron almacenadas en el laboratorio que en las semillas que estuvieron sometidas a condiciones naturales ( $H=6.91$ ,  $p<0.05$ ).

En las semillas que pasaron por condiciones naturales, la velocidad de germinación solamente estuvo influida por el tiempo de recolecta, mientras que para las semillas que se mantuvieron almacenadas estuvo influenciada por el tiempo de almacenamiento y la combinación de éste con la edad inicial de las semillas (Cuadro 4.4). El valor más alto para las semillas expuestas a condiciones naturales se obtuvo en enero, mes correspondiente a la época fría, igual que para las semillas almacenadas de seis y 12 meses de edad inicial (12 y 18 meses de edad final, respectivamente). Los valores significativamente más bajos de la tasa de germinación para las semillas expuestas a condiciones naturales se registraron en varios meses de recolecta (septiembre, noviembre, marzo, mayo y julio), pertenecientes tanto a la época fría como a la de calor, lo que refleja un patrón poco claro, mientras que para las almacenadas en laboratorio el valor más bajo correspondió a mayo con semillas de seis meses (16 meses de edad inicial) (Cuadro 4.4).

### *Tiempo de inicio de la germinación*

Las semillas que se mantuvieron almacenadas en el laboratorio requirieron de más días para comenzar a germinar que las semillas que estuvieron expuestas a condiciones naturales ( $H=23.79$ ,  $p<0.05$ ).

El tiempo de recolecta y su combinación con la edad inicial tuvieron un efecto significativo sobre el tiempo de inicio de la germinación de las semillas que estuvieron expuestas a condiciones naturales, mientras la combinación del tiempo de recolecta y la edad inicial tuvieron un efecto significativo sobre las semillas almacenadas en el laboratorio (Cuadro 4.4). Es así que las semillas de 12 meses de edad inicial, que estuvieron expuestas a condiciones naturales y que fueron recolectadas en mayo (22 meses de edad final) requirieron de más días para comenzar a germinar. Este resultado coincidió con la tasa más baja observada (Cuadro 4.4). Por otra parte las semillas que requirieron de menos días para comenzar a germinar fueron las de seis meses de edad inicial recolectadas en noviembre (10 meses de edad final), mes de la época fría, que registraron una de las probabilidades de germinación más altas y la tasa máxima más baja.

Cuadro 4.4. Análisis estadístico de la respuesta germinativa de las semillas de *S. ebracteatus* var. *coahuilensis*, bajo el efecto del tiempo de recolecta o de almacenamiento, la edad inicial y la combinación de los dos factores, para las semillas que estuvieron sometidas a condiciones naturales y las semillas que estuvieron almacenadas. ↑=valores más altos, ↓=valores más bajos.

Fuente de variación:	Semillas expuestas a condiciones naturales	Valor estadístico	Semillas control	Valor estadístico
<b>Tasa máxima de germinación</b>				
Tiempo de recolecta o de almacenamiento	↑recolectadas en enero (>75) ↓recolectadas en septiembre, noviembre, marzo, mayo y julio (<30)	H=14.33 $p=0.01$	↑sembradas en enero (>40) ↓sembradas en mayo (<25)	H=24.79 $p<0.05$
Edad inicial	-----	H=0.86 $p=0.35$	-----	H=0.42 $p=0.51$
Tiempo de recolecta o de almacenamiento x edad inicial	-----	H=19.12 $p>0.05$	↑6 y 12 meses, sembradas en enero (>74) ↓6 meses, sembradas en mayo (<25)	H=27.69 $p<0.05$
<b>Tiempo de inicio de la germinación</b>				
Tiempo de recolecta o de almacenamiento	↑recolectadas en mayo (6 días) ↓recolectadas en noviembre (1 día)	H=21.85 $p<0.05$	-----	H=3.73 $p=0.58$
Edad inicial	-----	H=0.77 $p=0.38$	-----	H=1.40 $p=0.23$
Tiempo de recolecta o de almacenamiento x edad inicial	↑12 meses, recolectadas en mayo (6 días) ↓6 meses, recolectadas en noviembre (1 día)	H=30.61 $p<0.05$	↑6 meses; sembradas en mayo, septiembre y noviembre (más de 4 días) ↓12 meses; recolectadas en septiembre y noviembre y 6 meses; sembradas en julio (menos de 4 días)	H=20.04 $p=0.04$

Las semillas control más jóvenes requirieron más tiempo para comenzar a germinar cuando fueron sembradas en septiembre, noviembre y mayo (8, 10 y 16 meses de edad final), que sólo en el caso de las semillas de mayo también registraron la velocidad más baja, mientras que las semillas que requirieron de menos días fueron las de 12 meses sembradas en septiembre, noviembre (14 y 16 meses de edad final) y las de seis meses sembradas en julio (18 meses de edad final), que además

en julio también registraron la probabilidad de germinación más baja. El resultado más claro en este caso es que las semillas más viejas requirieron, independientemente de la fecha de siembra, de menos días para comenzar a germinar, aunque también tuvieron los porcentajes finales de germinación más bajos.

#### *Flaveria chloraefolia*

##### *Probabilidad de germinación*

De igual manera que para *S. ebractaeus* var. *coahuilensis*, las semillas de esta especie que tuvieron el porcentaje final significativamente más alto fueron las control ( $H=6.31$ ,  $p<0.05$ ) (Figura 4.6).

En las semillas expuestas a condiciones naturales, la regresión logística mostró que sólo hubo efecto significativo de la edad inicial en los meses de septiembre y mayo (Cuadro 4.6), y que la probabilidad de germinación fue significativamente mayor en las semillas de 12 meses (0.58 y 0.39 respectivamente). Independientemente de la edad inicial, las semillas de esta especie registraron la probabilidad de germinación más baja en julio (0.19 y 0.20, seis y 12 meses respectivamente).

Debido a la falta de semillas control de seis meses, sólo las semillas de 12 meses fueron analizadas así como el efecto del tiempo de almacenamiento sobre ellas, el cual no fue significativo (Cuadro 4.7). Al igual que para *S. ebractaeus* var. *coahuilensis*, se obtuvieron probabilidades de germinación mayores a 0.85 (Figura 4.4).

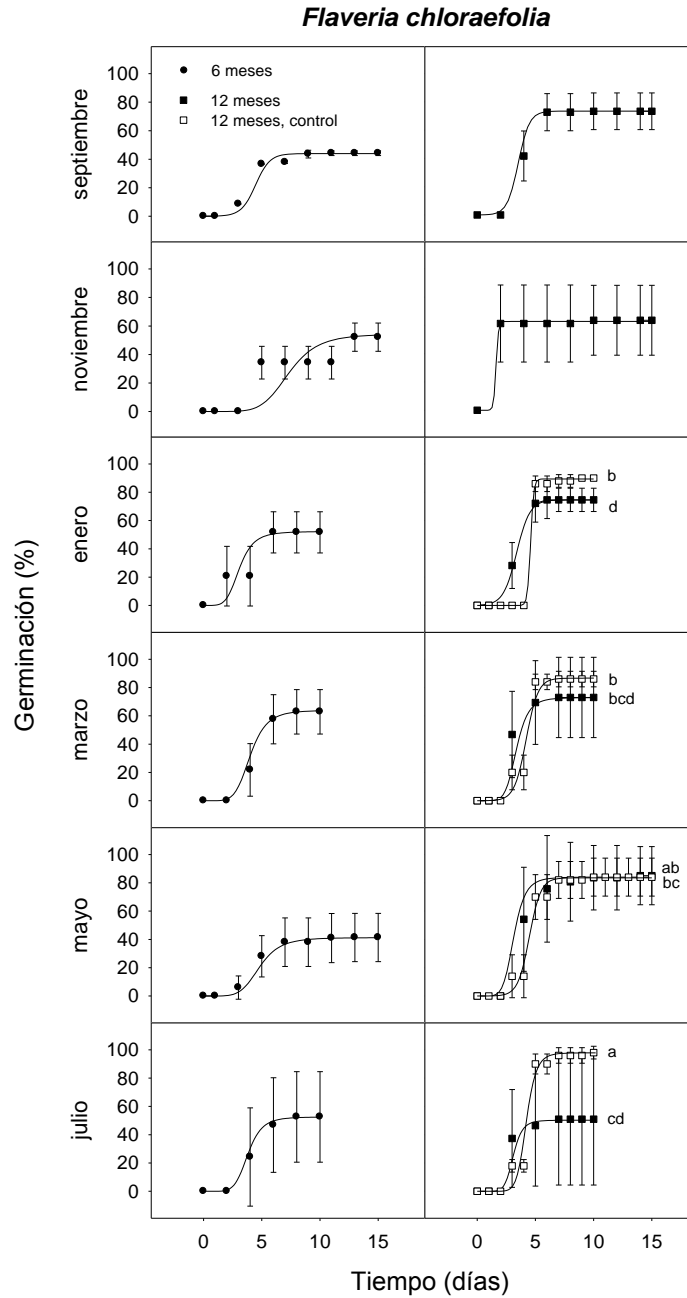


Figura 4.6. Germinación acumulada de las semillas expuestas a condiciones naturales con dos edades iniciales (seis y 12 meses, símbolos negros) y almacenadas en laboratorio con una edad inicial (12 meses, símbolos blancos). Sólo se presenta la respuesta de las semillas control en cuatro meses. En el caso de las semillas expuestas a condiciones naturales, se muestran los resultados obtenidos después de su recuperación en los seis bimestres. Las letras al lado de cada curva indican diferencias significativas ( $p < 0.05$ ). Se muestra la media  $\pm$  D. S.

### *Tasa máxima de germinación*

La velocidad de germinación no difirió significativamente en las dos condiciones experimentales ( $H=1.30$ ,  $p=0.25$ ).

La tasa máxima de germinación de las semillas expuestas a condiciones controladas estuvo influida por el tiempo de recolecta así como por su combinación con la edad inicial, mientras que en las semillas control estuvo influida por el tiempo de almacenamiento (Cuadro 4.5).

En las semillas que fueron expuestas a condiciones naturales, la tasa más alta se registró en semillas de 12 meses de edad inicial recolectadas en noviembre (16 meses de edad final), mientras que la tasa significativamente más baja se dio en semillas de seis meses de edad inicial recolectadas en septiembre y mayo (8 y 16 meses de edad final respectivamente), que también fueron los meses en que se presentaron las probabilidades de germinación más bajas.

La velocidad de germinación más alta en las semillas control se dio en la siembra de enero, mientras que la velocidad significativamente más baja se dio en la siembra de mayo (Cuadro 4.5).

### *Tiempo de inicio de la germinación*

Las semillas que se mantuvieron almacenadas en el laboratorio requirieron de más días para comenzar a germinar a comparación de las semillas que pasaron por condiciones naturales ( $H=9.82$ ,  $p<0.05$ ).

La edad inicial, el tiempo de recolecta y la combinación de los dos factores tuvieron un efecto significativo sobre el tiempo de inicio de la germinación de las semillas expuestas a condiciones naturales. Por otra parte el tiempo de almacenamiento tuvo un efecto significativo en las semillas (Cuadro 4.5). De esta manera, en las semillas expuestas a condiciones naturales, las que menos tiempo requirieron para comenzar a germinar fueron las de 12 meses de edad inicial recolectadas en enero (18 meses de edad final); por el contrario las semillas de seis y 12 meses que fueron recolectadas en los dos últimos meses registraron un tiempo de inicio de la germinación significativamente más largo (16 y 22, 18 y 24, mayo y julio respectivamente).

El comportamiento de las semillas control fue inverso, ya que las que requirieron de más días para comenzar a germinar fueron sembradas en enero, pero también fueron las que germinaron a mayor velocidad. Las semillas que requirieron de menos días fueron sembradas en julio.

Las semillas jóvenes que estuvieron en condiciones naturales requirieron de más días para comenzar a germinar, registraron en general las probabilidades más bajas de germinación y además germinaron a una velocidad baja, mientras que las semillas más viejas tardaron menos en germinar y tuvieron probabilidades más altas (Cuadro 4.5).

Cuadro 4.5. Análisis estadístico de la respuesta germinativa de las semillas *F. chloraefolia*, bajo el efecto del tiempo de recolecta o de almacenamiento, la edad inicial y la combinación de los dos factores, para las semillas que estuvieron sometidas a condiciones naturales y las semillas que estuvieron almacenadas. ↑=valores más altos, ↓=valores más bajos.

Fuente de variación	Semillas expuestas a condiciones naturales	Valor estadístico	Semillas control	Valor estadístico
<b>Tasa máxima de germinación</b>				
Tiempo de recolecta o de almacenamiento	↑recolectadas en noviembre (>200) ↓recolectadas en septiembre (<50)	H=15.15 $p<0.05$	↑sembradas en enero (>160) ↓sembradas en mayo (<50)	H=10.93 $p=0.01$
Edad inicial	-----	H=2.20 $p=0.13$	-----	No se analizó
Tiempo de recolecta o de almacenamiento x edad inicial	↑12 meses, recolectadas en noviembre (>200) ↓6 meses, recolectadas en septiembre y mayo (<50)	H=29.60 $p<0.05$	-----	No se analizó
<b>Tiempo de inicio de la germinación</b>				
Tiempo de recolecta o de almacenamiento	↑recolectadas en julio (4 días) ↓recolectadas en enero (entre 1 y 2 días)	H=33.25 $p<0.05$	↑sembradas en enero (4 días) ↓sembradas en julio (2 días)	H=10.83 $p=0.01$
Edad inicial	↑6 meses (2 días) ↓12 meses (entre 1 y 2 días)	H=3.96 $p=0.04$	-----	No se analizó
Tiempo de recolecta o de almacenamiento x edad inicial	↑6 meses, recolectadas en mayo y julio (3 y 4 días) ↓12 meses, recolectadas en enero (1 día)	H=39.95 $p<0.05$	-----	No se analizó



*Bolboschoenus maritimus* var. *paludosus*

*Probabilidad de germinación*

Las semillas de *B. maritimus* var. *paludosus* que pasaron por condiciones naturales tuvieron el porcentaje final de germinación significativamente más alto con respecto a las semillas que se mantuvieron almacenadas ( $H=18.28$ ,  $p<0.05$ ) (Figura 4.7).

En general para las semillas que fueron sometidas a condiciones naturales, las semillas del primer grupo de respuestas tuvieron porcentajes finales más altos que en el segundo grupo de semillas ( $H=27.50$ ,  $p<0.05$ ) (Figura 4.8), mientras que en las semillas control, no hubo diferencias significativas entre los porcentajes finales de los dos grupos ( $H=0.22$ ,  $p=0.63$ ). En la figura 4.9 se puede ver que las semillas del segundo grupo control son las que tuvieron en general los porcentajes más altos y que en julio se registró el porcentaje más bajo.

El análisis de regresión logística realizado para las semillas expuestas a condiciones naturales, hecho sin diferenciar grupos, mostró que la edad inicial tuvo un efecto significativo sobre la probabilidad de germinación de las semillas recolectadas en enero y marzo (Cuadro 4.6), siendo las de 12 meses de edad inicial las que tuvieron las probabilidades más altas en estos dos meses (0.83 y 0.86 respectivamente).

Por otra parte, el tiempo de almacenamiento tuvo un efecto significativo sobre la probabilidad de germinación de las semillas almacenadas (Cuadro 4.7). En este análisis, la probabilidad de germinación de las semillas control de 12 meses de edad inicial disminuyó a lo largo del tiempo hasta llegar a un valor de 0.33 en julio (Figura 4.4). Esta tendencia fue igual en las semillas que estuvieron en las dos condiciones experimentales, es decir que la probabilidad de germinación tendió a disminuir en los últimos meses de siembra.

***Bolboschoenus maritimus*  
var. *paludosus***

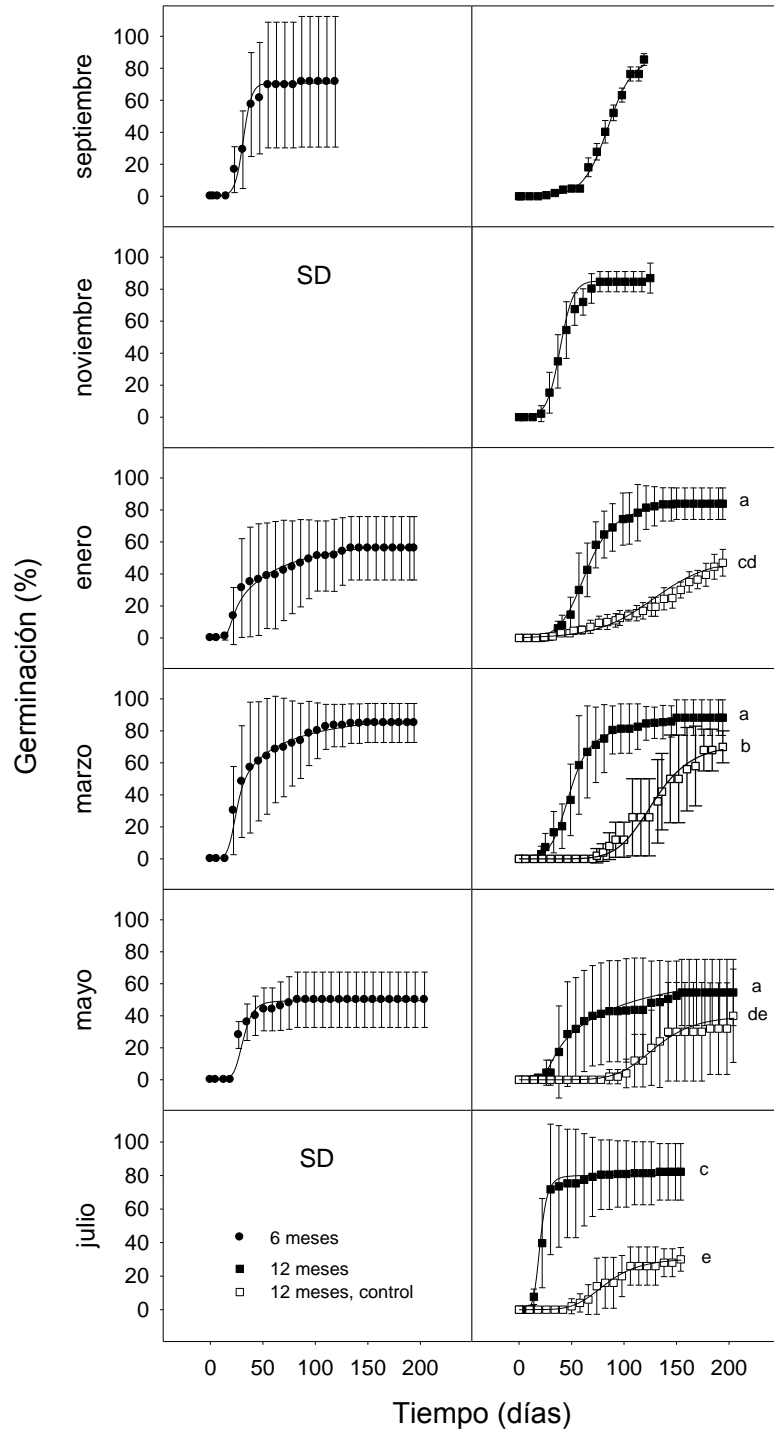


Figura 4.7. Germinación acumulada de las semillas expuestas a condiciones naturales con dos edades iniciales (seis y 12 meses, símbolos negros) y almacenadas en laboratorio con una edad inicial (12 meses, símbolos blancos). En noviembre y julio no hubo recolecta de semillas de seis meses (sin datos, SD) y sólo se presenta la respuesta de las semillas control en cuatro meses. En el caso de las semillas expuestas a condiciones naturales, se muestran los resultados obtenidos después de su recuperación en los seis bimestres. Las letras al lado de cada curva indican diferencias significativas ( $p < 0.05$ ). Se muestra la media  $\pm$  D. S.

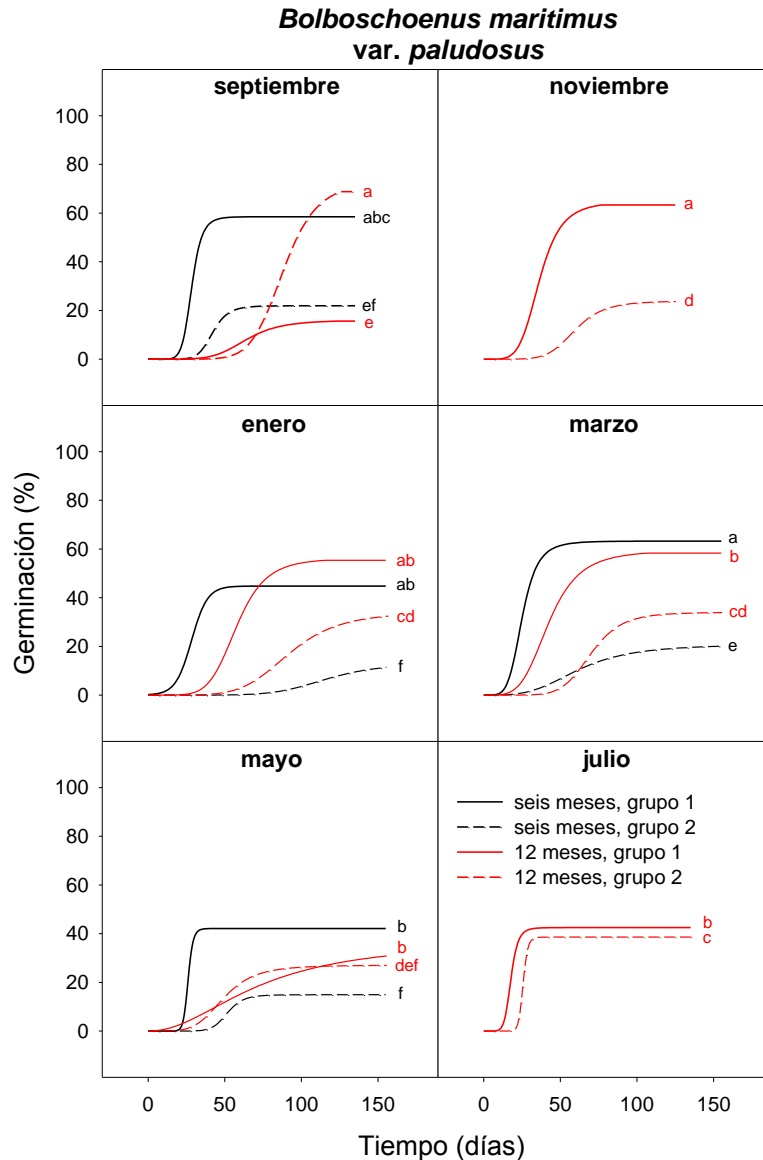


Figura 4.8. Germinación acumulada de los dos grupos de semillas identificados por su respuesta germinativa. Se consideran dos edades iniciales (seis y 12 meses) y seis bimestres de recolecta. Debido a que las recolectas se hicieron de manera aleatoria, en dos de ellas faltaron semillas de seis meses y por ello no se representan en las gráficas correspondientes. Los datos fueron obtenidos a partir de que las semillas germinaron en un ambiente controlado después de haber sido expuestas a las condiciones naturales. Las letras diferentes al lado de cada curva indican diferencias significativas ( $p < 0.05$ ).

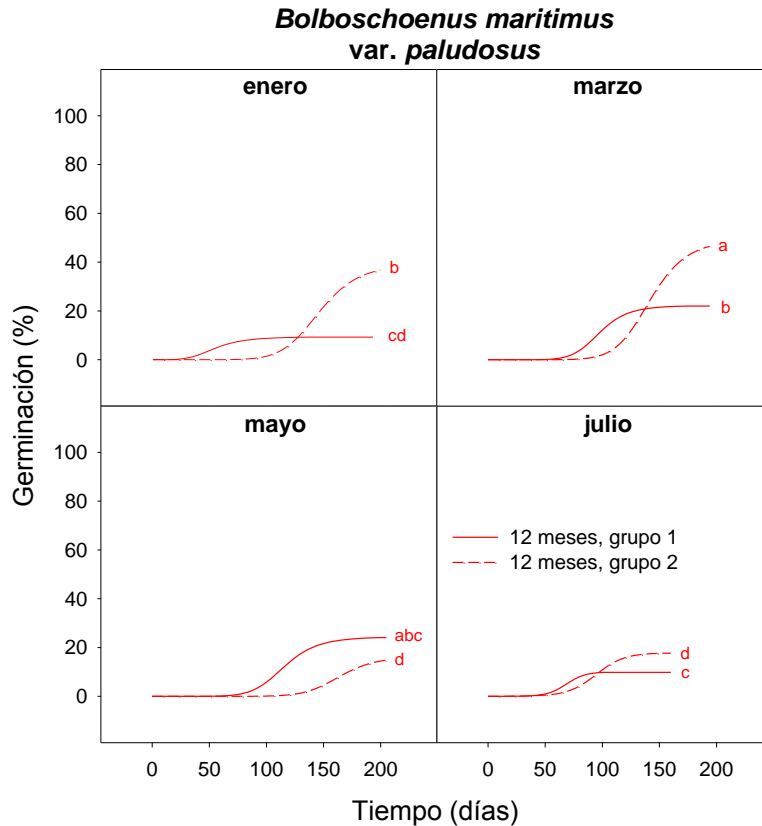


Figura 4.9. Germinación acumulada de los dos grupos de semillas identificados por su respuesta germinativa con edad de 12 meses. Los datos fueron obtenidos a partir de semillas que se mantuvieron almacenadas en laboratorio y sólo se representan cuatro controles. Las letras diferentes al lado de cada curva indican diferencias significativas ( $p < 0.05$ ).

*Tasa máxima y tiempo de inicio de la germinación de los dos grupos de semillas identificados*

No hubo diferencias significativas entre las tasas máximas de germinación de las semillas que estuvieron expuestas a condiciones naturales y las semillas que se mantuvieron almacenadas ( $H=1.26$ ,  $p=0.26$ ), mientras que entre los tiempos de inicio sí lo hubo ( $H=14.18$ ,  $p < 0.05$ ), siendo menos en las semillas que estuvieron sometidas a las condiciones naturales.

En las semillas que estuvieron expuestas a condiciones naturales la tasa máxima y el tiempo de inicio de la germinación de los dos grupos de semillas difirió significativamente entre sí ( $H=11.57$ ,  $p < 0.05$ ;  $H=40.68$ ,  $p < 0.05$  respectivamente). El 44.80% de las semillas, correspondientes al primer grupo, registraron la tasa máxima significativamente más baja (6) y requirieron de menos días para comenzar a germinar (27 días) con respecto al 12.90% correspondiente a semillas del segundo

grupo que registraron la velocidad más alta (9) y el tiempo de inicio de la germinación más largo (76 días).

En las semillas que se mantuvieron almacenadas en el laboratorio, no hubo diferencias significativas entre la tasa máxima de germinación entre los dos grupos ( $H=0.97$ ,  $p=0.32$ ), mientras que el tiempo de inicio de la germinación sí fue significativamente diferente ( $H=7.77$ ;  $p<0.05$ ). El 20.41% correspondiente al primer grupo de semillas, requirió de menos días (70 días) para comenzar con respecto al segundo grupo, que representa el 21.92% (110 días).

### *Eustoma exaltatum*

#### *Probabilidad de germinación*

En general, las semillas que se mantuvieron almacenadas registraron un porcentaje final de germinación significativamente mayor que el de las semillas que estuvieron expuestas a condiciones naturales ( $H=30.84$ ,  $p<0.05$ ) (Figura 4.10).

Para las semillas que estuvieron en condiciones naturales, los porcentajes finales de germinación de los dos grupos de semillas difirieron significativamente entre sí ( $H=25.42$ ,  $p<0.05$ ) (Figura 4.11). De manera general y sin diferenciar grupos, se puede apreciar en la figura 4.10 que los porcentajes tienden a variar a partir de la recolecta de marzo y que en los últimos meses, sobre todo en julio y en particular las semillas de seis meses de edad, disminuyeron significativamente.

En las semillas control, las del primer grupo registraron un mayor porcentaje final de germinación ( $H=83.81$ ,  $p<0.05$ ) (Figura 4.12).

En las semillas que estuvieron expuestas a condiciones naturales la regresión logística realizada sin diferenciar grupos, mostró que la edad inicial influyó en la probabilidad de germinación en los meses de septiembre, enero, marzo y mayo (Cuadro 4.6), es decir, el efecto de la edad inicial no se manifestó en el último mes de recolecta de las semillas y en uno de los meses más fríos del periodo experimental. De esta manera las semillas de 12 meses tuvieron mayores probabilidades de germinación que las de seis meses en todas las recolectas. Las semillas que estuvieron expuestas a condiciones naturales en la mayoría de los casos, mostraron mayores probabilidades de germinación que las que germinaron en campo, excepto en el mes de julio para el caso de las semillas de seis meses, donde se obtuvo la probabilidad más baja ya que hubo mayor probabilidad de germinación en campo (Figura 4.4).

*Eustoma exaltatum*

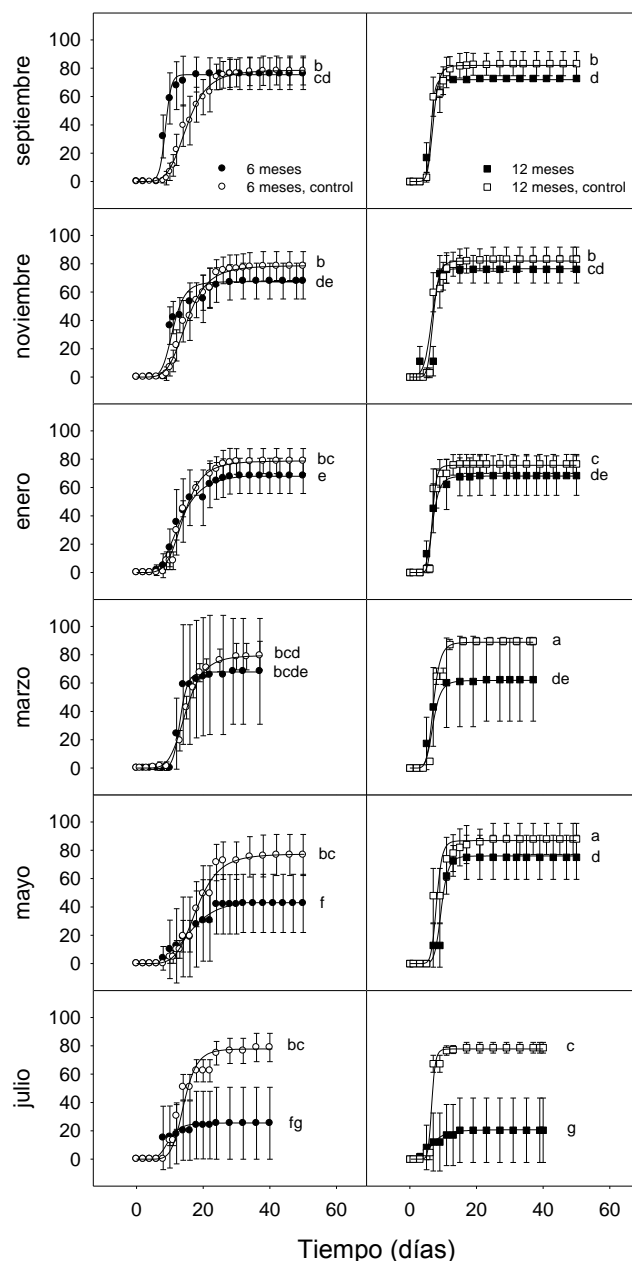


Figura 4.10. Germinación acumulada de las semillas expuestas a condiciones naturales (símbolos negros) y almacenadas en el laboratorio (control, símbolos blancos), agrupadas en dos edades iniciales (seis y 12 meses). En el caso de las semillas expuestas a condiciones naturales, se muestran los resultados obtenidos después de su recuperación en los seis bimestres. Las letras al lado de cada curva indican diferencias significativas ( $p < 0.05$ ). Se muestra la media  $\pm$  D. S.

Ninguno de los factores analizados tuvo un efecto significativo sobre la probabilidad de germinación de las semillas control y es de notarse que las semillas de seis y 12 meses mostraron una probabilidad de germinación alta (0.77 y 0.81 respectivamente) y constante (Figura 4.4; Cuadro 4.7).

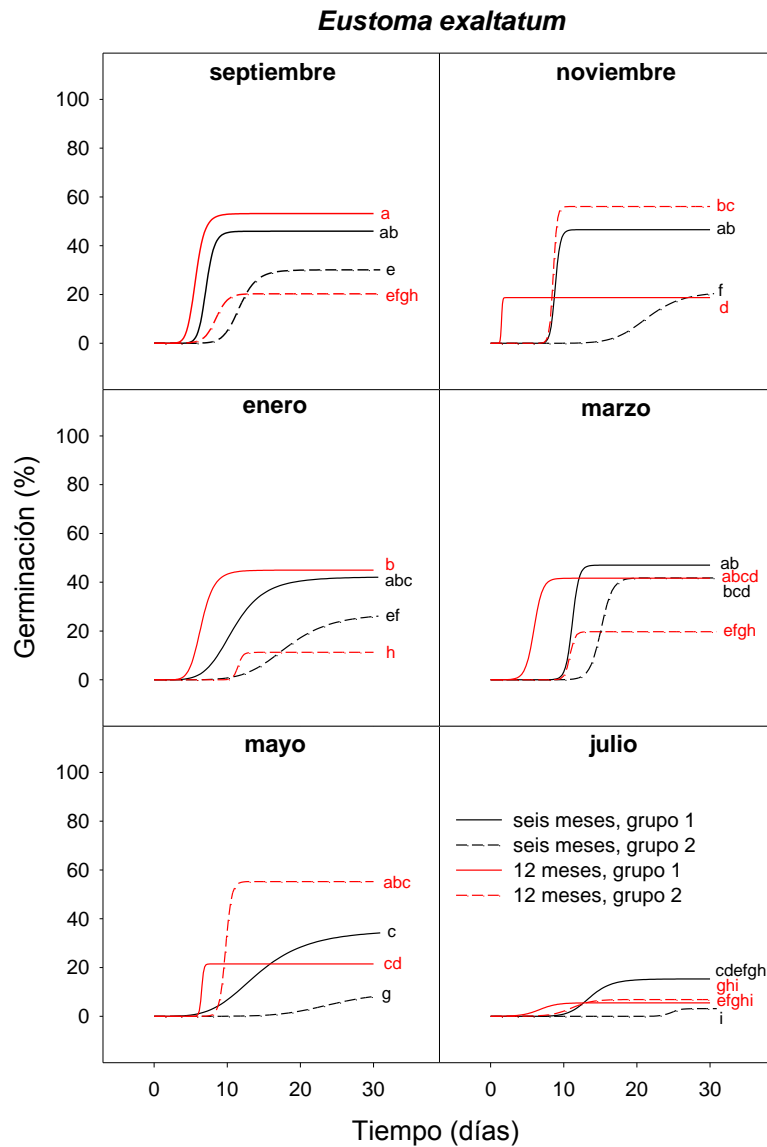


Figura 4.11. Germinación acumulada de los dos grupos de semillas identificados por su respuesta germinativa, con dos edades iniciales (seis y 12 meses) y recolectadas en seis bimestres. Los datos fueron obtenidos a partir de que las semillas germinaron en un ambiente controlado después de haber sido expuestas a las condiciones naturales. Las letras diferentes al lado de cada curva indican diferencias significativas ( $p < 0.05$ ).

***Eustoma exaltatum***

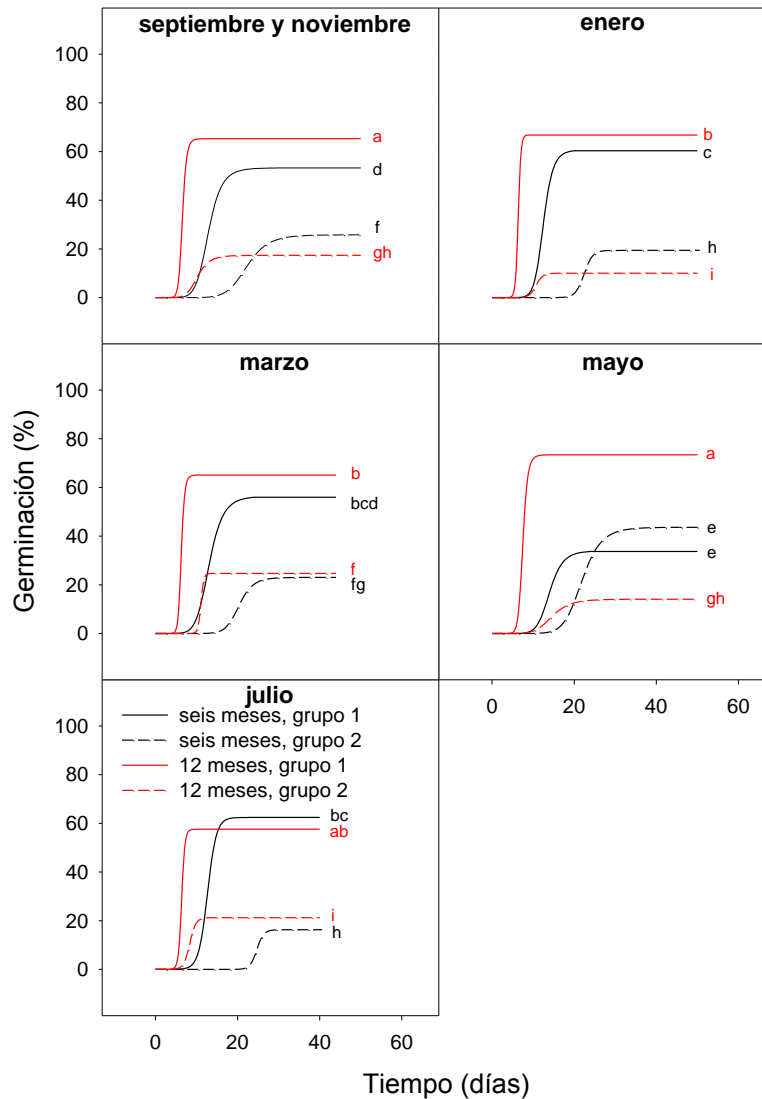


Figura 4.12. Germinación acumulada de los dos grupos de semillas identificados por su respuesta germinativa con dos edades iniciales (seis y 12 meses). Los datos fueron obtenidos a partir de semillas que se mantuvieron almacenadas en laboratorio. En este caso se muestran los datos esperados para septiembre y noviembre y por lo tanto se representan los seis controles. Las letras diferentes al lado de cada curva indican diferencias significativas ( $p < 0.05$ ).

***Tasa máxima y tiempo de inicio de la germinación de los dos grupos de semillas***

La tasa máxima de germinación fue significativamente diferente entre las semillas que estuvieron sometidas a las condiciones naturales y las semillas que se mantuvieron almacenadas en el laboratorio, siendo más alta en las primeras ( $H=6.46$ ,  $p=0.01$ ), mientras que el tiempo de inicio de



la germinación no fue significativamente diferente entre las dos condiciones experimentales ( $H=0.11$ ,  $p=0.73$ ).

En las semillas que estuvieron expuestas a las condiciones naturales la tasa máxima y el tiempo de inicio de la germinación de los dos grupos de semillas difirió significativamente ( $H=5.14$ ,  $p<0.05$ ;  $H=38.21$ ,  $p<0.05$  respectivamente). El 32.5%, correspondiente al primer grupo de semillas registró la tasa máxima de germinación significativamente más baja (35), así como el tiempo de inicio de la germinación más corto (seis días) con respecto a las semillas del segundo grupo que representan el 7.10%, que germinaron a una velocidad más rápida (47) y requirieron de más días para comenzar a germinar (15 días).

En las semillas que se mantuvieron almacenadas en el laboratorio, la tasa máxima de germinación no difirió significativamente entre grupos ( $H=0.18$ ,  $p=0.67$ ), mientras que el tiempo de inicio de la germinación sí lo hizo ( $H=63.12$ ,  $P <0.05$ ). El 59.20% correspondiente al primer grupo de semillas requirió de menos días para comenzar a germinar (6 días) con respecto 6.30% correspondiente al segundo grupo que requirió de más días (14 días).

### *Sabatia tuberculata*

#### *Probabilidad de germinación*

Las semillas que estuvieron almacenadas en el laboratorio registraron el porcentaje final de germinación significativamente más alto con respecto a las semillas que fueron sometidas a las condiciones naturales ( $H=11.27$ ,  $p<0.05$ ) (Figura 4.13).

De manera general para las semillas que estuvieron expuestas a las condiciones naturales, sin tomar en cuenta grupos ni edades, los porcentajes tienden a ser variables y los más bajos se concentran en los últimos tres meses de recolecta, sobre todo para las semillas de seis meses de edad inicial (Figuras 4.13 y 4.14). La prueba de Kruskal-Wallis mostró que las semillas del primer grupo registraron el porcentaje final significativamente más alto que el porcentaje final de las semillas del segundo grupo ( $H=49.51$ ,  $p<0.05$ ) (Figura 4.14). En el caso de las semillas que se mantuvieron almacenadas en el laboratorio, las del primer grupo tuvieron los porcentajes de germinación significativamente más altos que las semillas del segundo grupo ( $H=44.91$ ,  $p<0.05$ ) (Figura 4.15).

Para las semillas que estuvieron expuestas a condiciones naturales, la regresión logística realizada sin diferenciar grupos de semillas mostró que sólo hubo efecto significativo de la edad inicial sobre la probabilidad de germinación en los meses de septiembre y julio (Cuadro 4.6), siendo mayor en septiembre para las de seis meses de edad inicial (0.80) y en julio para las de 12 meses de edad (0.42). La probabilidad de germinación para las semillas de seis meses fue alta en los primeros tres meses (mayor a 0.70) y disminuyó conforme pasó el tiempo, hasta alcanzar la probabilidad más baja en julio (0.05). En el caso de las semillas de 12 meses la probabilidad de germinación también disminuyó conforme pasó el tiempo hasta llegar a julio con un valor de 0.42, que incluso fue el único mes en el cual las semillas de esta edad obtuvieron la probabilidad más alta que las de seis meses.

En las semillas que se mantuvieron almacenadas sólo la edad inicial tuvo un efecto significativo sobre la probabilidad de germinación (Cuadro 4.7); de esta manera, sin diferenciar grupos, las semillas de seis meses de edad mostraron las probabilidades más altas y ligeramente crecientes con el paso del tiempo, hasta obtener su valor máximo en julio (0.81). Por el contrario, las semillas de 12 meses de edad registraron probabilidades más bajas y decrecientes a lo largo del tiempo, hasta obtener el valor más bajo en julio (0.53) (Figura 4.4).

### *Sabatia tuberculata*

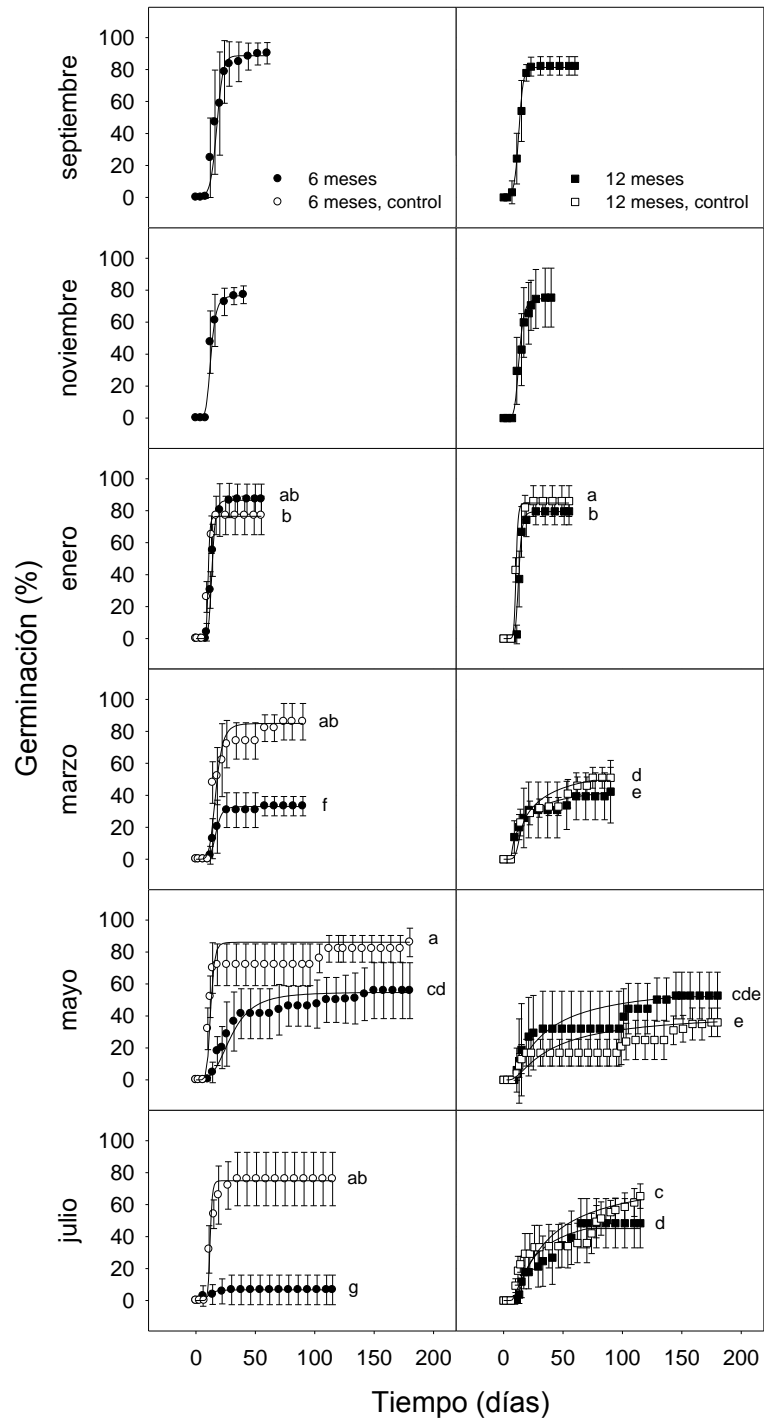


Figura 4.13. Germinación acumulada de las semillas expuestas a condiciones naturales (símbolos negros) y almacenadas en el laboratorio (control, símbolos blancos), agrupadas en dos edades iniciales (seis y 12 meses). Es importante reiterar que sólo se representan cuatro controles. En el caso de las semillas expuestas a condiciones naturales, se muestran los resultados obtenidos después de su recuperación en los seis bimestres. Las letras al lado de cada curva indican diferencias significativas ( $p < 0.05$ ). Sólo se muestra media  $\pm$  D. S.

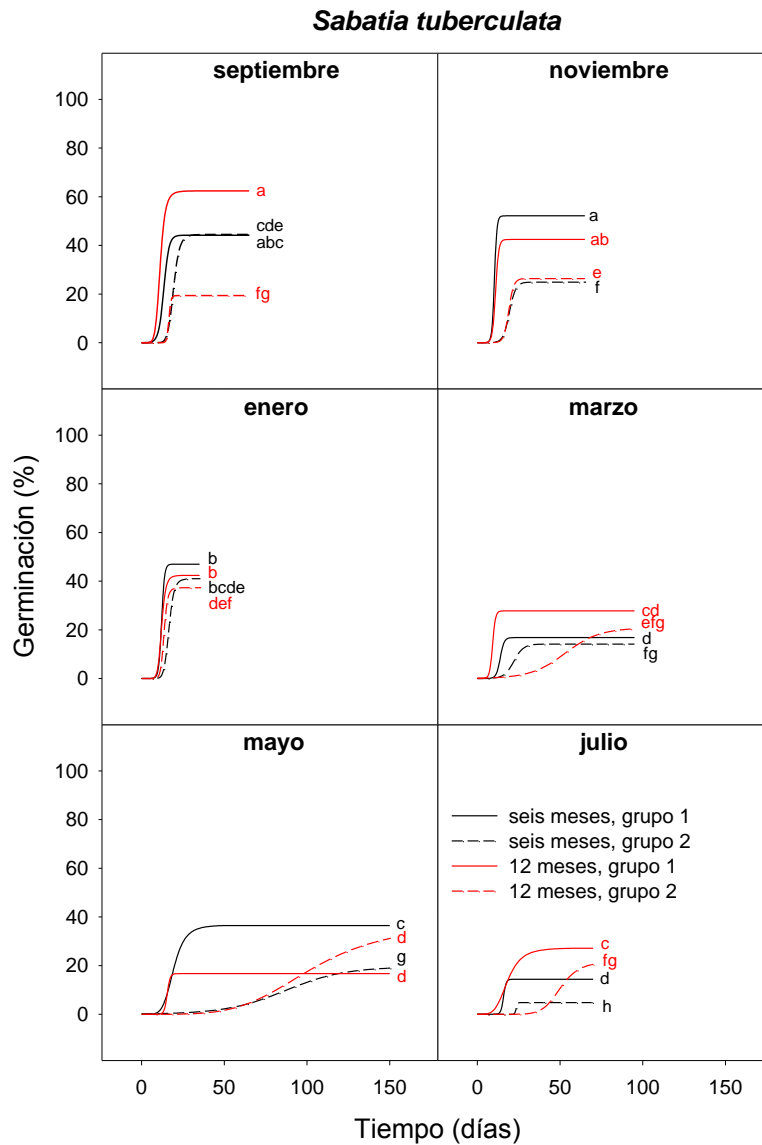


Figura 4.14. Germinación acumulada de los dos grupos de semillas identificados por su respuesta germinativa con dos edades iniciales (seis y 12 meses) y recolectadas en seis bimestres. Los datos fueron obtenidos a partir de que las semillas germinaron en un ambiente controlado después de haber sido expuestas a las condiciones naturales. Las letras diferentes al lado de cada curva indican diferencias significativas ( $p < 0.05$ ).

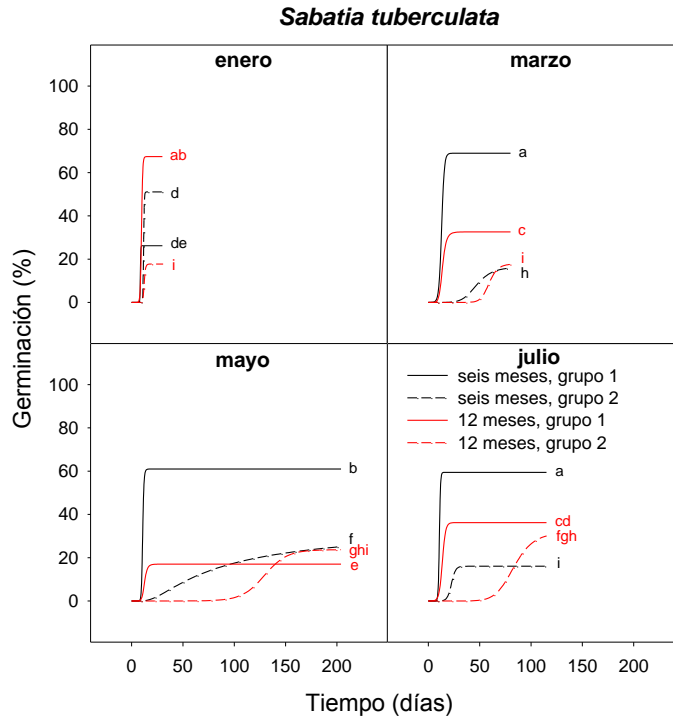


Figura 4.15. Germinación acumulada de los dos grupos de semillas identificados por su respuesta germinativa con edades de seis y 12 meses. Los datos fueron obtenidos a partir de semillas que se mantuvieron almacenadas en laboratorio y sólo se representan cuatro controles. Las letras diferentes al lado de cada curva indican diferencias significativas ( $p < 0.05$ ).

#### *Tasa máxima y tiempo de inicio de la germinación de los dos grupos de semillas identificados*

La velocidad de germinación no fue significativamente diferente entre las semillas que estuvieron en condiciones naturales y las que estuvieron almacenadas ( $H=0.24$ ,  $p=0.62$ ), sin embargo, el tiempo de inicio de la germinación sí lo fue ( $H=11.38$ ,  $p < 0.05$ ), siendo menor en las semillas que se mantuvieron almacenadas en el laboratorio.

En las semillas que estuvieron expuestas a condiciones naturales, la tasa máxima de germinación no fue significativamente diferente entre los grupos ( $H=3.65$ ,  $p > 0.05$ ), mientras que el tiempo de inicio de la germinación sí lo fue ( $H=54.83$ ,  $p < 0.05$ ). De esta manera las semillas del primer grupo que representan el 37.50%, requirieron de menos días (10 días) para comenzar a germinar con respecto al segundo grupo que corresponde el 9.30% (33 días).

Por otra parte, para las semillas que se mantuvieron almacenadas en el laboratorio, la tasa máxima de germinación no difirió significativamente entre grupos ( $H=0.50$ ,  $p=0.47$ ), mientras que el tiempo de inicio sí difirió ( $H=51.42$ ,  $p<0.05$ ).

El 42.68% de las semillas, que corresponde al primer grupo, requirió de menos días para comenzar a germinar (9 días) con respecto al 16.44% correspondiente al segundo grupo de semillas que tardó más días en comenzar a germinar (52 días).

Cuadro 4.6. Análisis de regresión logística para las semillas que pasaron por condiciones naturales y germinaron en condiciones controladas (*g.l.*=grados de libertad; Ns=no significativo  $p>0.05$ ). a) Resultado general del análisis y b) resultados de cada variable analizada.

a)

Especie	Tiempo	-Loglikelihood	$\chi^2$	<i>g.l.</i>	<i>p</i>
<i>S. ebracteatus</i> var. <i>coahuilensis</i>	septiembre	0.41	0.82	1	Ns
	noviembre	16.90	33.81	1	<0.0001
	enero	0.70	1.41	1	Ns
	marzo	8.31	16.62	1	<0.0001
	mayo	20.93	41.86	1	<0.0001
	julio	0.83	1.67	1	Ns
<i>F. chloraefolia</i>	septiembre	6.21	12.43	1	0.0004
	noviembre	0.17	0.34	1	Ns
	enero	0.39	0.78	1	Ns
	marzo	0.16	0.32	1	Ns
	mayo	1.98	3.96	1	0.0465
	julio	0.03	0.06	1	Ns
<i>S. tuberculata</i>	septiembre	6.70	13.40	1	0.0003
	noviembre	0.34	0.68	1	Ns
	enero	13.34	26.68	1	<0.0001
	marzo	9.01	18.03	1	<0.0001
	mayo	3.50	7.00	1	0.0081
	julio	1.28	2.57	1	Ns
<i>E. exaltatum</i>	septiembre	7.06	14.12	1	0.0002
	noviembre	0.56	1.12	1	Ns

	enero	0.96	1.93	1	Ns
	marzo	0.47	0.95	1	Ns
	mayo	1.44	2.89	1	Ns
	julio	24.41	48.82	1	<0.0001
<i>B. maritimus</i> var. <i>paludosus</i>	septiembre	1.09	2.18	1	Ns
	noviembre	-2.7373e-9	-5.47e-9	0	Ns
	enero	15.56	31.12	1	<0.0001
	marzo	4.33	8.67	1	0.003
	mayo	0.20	0.40	1	Ns
	julio	-9.94e <sup>-14</sup>	-2e <sup>-13</sup>	0	Ns

b)

Especie	Tiempo	Intercepto	$\chi^2$	<i>p</i>	Edad	$\chi^2$	<i>p</i>
<i>S. ebractetaus</i> var. <i>coahuilensis</i>	septiembre	-1.18	85.56	<0.0001	0.11	0.82	Ns
	noviembre	-1.08	109.95	<0.0001	0.59	33.10	<0.0001
	enero	-0.96	50.25	<0.0001	0.16	1.43	Ns
	marzo	0.38	5.15	0.0233	-0.65	14.70	0.0001
	mayo	-1.32	94.47	<0.0001	0.81	35.73	<0.0001
	julio	0.66	59.37	<0.0001*	-0.11	1.64	Ns
<i>F. chloraefolia</i>	septiembre	0.09	0.56	Ns	-0.43	12.07	0.0005
	noviembre	0.42	5.85	0.0156	0.10	0.35	Ns
	enero	-0.18	1.29	Ns	-0.14	0.78	Ns
	marzo	-0.24	5.63	0.0177	-0.05	0.33	Ns
	mayo	0.64	35.84	<0.0001	-0.21	3.98	0.0461
	julio	1.38	122.99	<0.0001	-0.03	0.06	Ns
<i>S. tuberculata</i>	septiembre	-0.20	1.47	Ns	-0.61	13.00	0.0003
	noviembre	-0.44	14.31	0.0002	-0.09	0.69	Ns
	enero	-0.40	14.15	0.0002	-0.53	25.01	<0.0001
	marzo	0.42	14.90	0.0001	-0.45	17.24	<0.0001
	mayo	0.19	1.39	>0.05	-0.43	6.92	0.0085
	julio	1.62	124.85	<0.0001			Ns

<i>E. exaltatum</i>	septiembre	-1.07	119.53	<0.0001	0.36	13.47	0.0002
	noviembre	-0.85	78.75	<0.0001	0.10	1.13	Ns
	enero	-1.34	58.01	<0.0001	0.24	1.91	Ns
	marzo	1.24	36.88	<0.0001	0.20	0.97	Ns
	mayo	-0.08	0.32	Ns	0.24	2.87	Ns
	julio	1.63	44.87	<0.0001	-1.31	28.89	<0.0001
	<i>B. maritimus</i> var. <i>paludosus</i>	septiembre	-1.23	41.94	<0.0001	-0.28	2.27
noviembre		-1.38	15.37	<0.0001			-
enero		-0.98	67.86	<0.0001	-0.63	28.72	<0.0001
marzo		-1.45	108.82	<0.0001	-0.40	8.50	0.0036
mayo		-0.10	0.40	Ns	-0.10	0.40	Ns
julio		-0.89	33.01	0.0001			-

Las casillas vacías corresponden a la falta del análisis de regresión logística para evaluar el efecto de la edad inicial de las semillas sobre la probabilidad de germinación *B. maritimus* var. *paludosus*, ya que no hubo recolecta de semillas de seis meses de edad inicial.

Cuadro 4.7. Análisis de regresión logística para las semillas que se mantuvieron almacenadas (*g.l.*=grados de libertad; Ns=no significativo  $p>0.05$ ). a) Resultado general del análisis y b) resultados de cada variable analizada.

a)

Especie	-Loglikelihood	$\chi^2$	<i>g.l.</i>	<i>p</i>
<i>S. ebracteatus</i> var. <i>coahuilensis</i>	1.93	3.86	3	Ns
<i>F. chloraefolia</i>	0.01	0.03	1	Ns
<i>S. tuberculata</i>	1.90	3.80	3	Ns
<i>E. exaltatum</i>	17.90	35.80	3	<.0001
<i>B. maritimus</i> var. <i>paludosus</i>	11.70	23.41	1	<.0001



b)

Especie	Intercepto	$\chi^2$	$p$	Edad	$\chi^2$	$p$	Tiempo	$\chi^2$	$p$	Edad x tiempo	$\chi^2$	$p$
<i>S. ebracteatus</i>	-2.17	80.05	<0.0001	0.11	1.54	Ns	0.05	0.53	Ns	0.07	0.98	Ns
var. <i>coahuilensis</i>												
<i>F. chloraefolia</i>	-1.98	14.60	<0.0001			-	0.03	0.04	Ns			-
<i>S. tuberculata</i>	-1.37	80.88	<0.0001	-0.12	3.75	Ns	0.0001	0.00	>0.05	-0.003	0.00	Ns
<i>E. exaltatum</i>	-1.12	29.26	<0.0001	0.46	23.15	<0.0001	0.08	1.06	Ns	0.14	3.10	Ns
<i>B. maritimus</i> var. <i>paludosus</i>	-1.18	29.35	<0.0001			-	0.47	22.21	<0.0001			-

Las casillas vacías corresponden a la falta del análisis de regresión logística para evaluar el efecto de la edad inicial de las semillas y de su interacción con el tiempo de almacenamiento sobre la probabilidad de germinación de *F. chloraefolia* y *B. maritimus* var. *paludosus*, por no contar con semillas de seis meses de edad inicial.

#### 4.4. Abras (hundimientos diferenciales)

Tres de las abras (7, 8 y 9) mostraron mayor frecuencia de germinación (Cuadro 4.8). Las tres se caracterizaron por presentar agua o humedad continuamente, así como una cobertura vegetal considerable que probablemente ayuda a conservar estas relaciones de humedad al disminuir la evaporación (Anexo III). Este es el caso, por ejemplo, del abra 7, que está ubicada cerca del riachuelo, siempre estuvo húmeda y la cobertura estuvo siempre dominada por *B. maritimus* var. *paludosus*. Por el contrario, las abras más desfavorables para la germinación fueron la 1, 4, 5, 6, 10 y 11, que variaron en tamaño. La más grande de éstas fue la 1, mientras que el abra de menor tamaño fue la 4, que fue la única donde no hubo germinación en ningún mes. Estas abras también variaban en contenido de sal, y algunas formaron una especie de costra en el fondo (abras 5 y 6), profundidad, etc. Sin embargo es importante destacar que a pesar de lo que se acaba de mencionar, las especies también respondieron de manera diferente a pesar de encontrarse en la misma zona dentro de la misma abra, e incluso de haber sido recolectadas en la misma época.

Cuadro 4.8. Presencia de germinación en campo, en las 14 abras durante los seis meses de recolecta

Abra	Septiembre	Noviembre	Enero	Marzo	Mayo	Julio	# total de meses en los que se registró germinación
1		1		1			2
2			1	1		1	3
3		1		1		1	3
4							0
5						1	1
6	1					1	2
7	1	1	1	1	1	1	6
8	1	1		1	1	1	5
9	1			1	1	1	4
10						1	1
11						1	1
12						1	1
13			1		1	1	3
14	1	1				1	3

Las celdas en blanco indican que no hubo recolecta de semillas en el abra y mes correspondiente, debido a la asignación aleatoria. El número 1 representa la presencia de germinación en el mes de recolecta.

Independientemente de la especie y del mes de recolecta, la germinación de las semillas se dio preferentemente en el fondo de las abras, posteriormente en la pared y en menor número en la periferia (Figura 4.16). Esto podría indicar que en el fondo se encuentran las condiciones más favorables para la germinación, sin embargo es necesario probar esta suposición en trabajos posteriores.

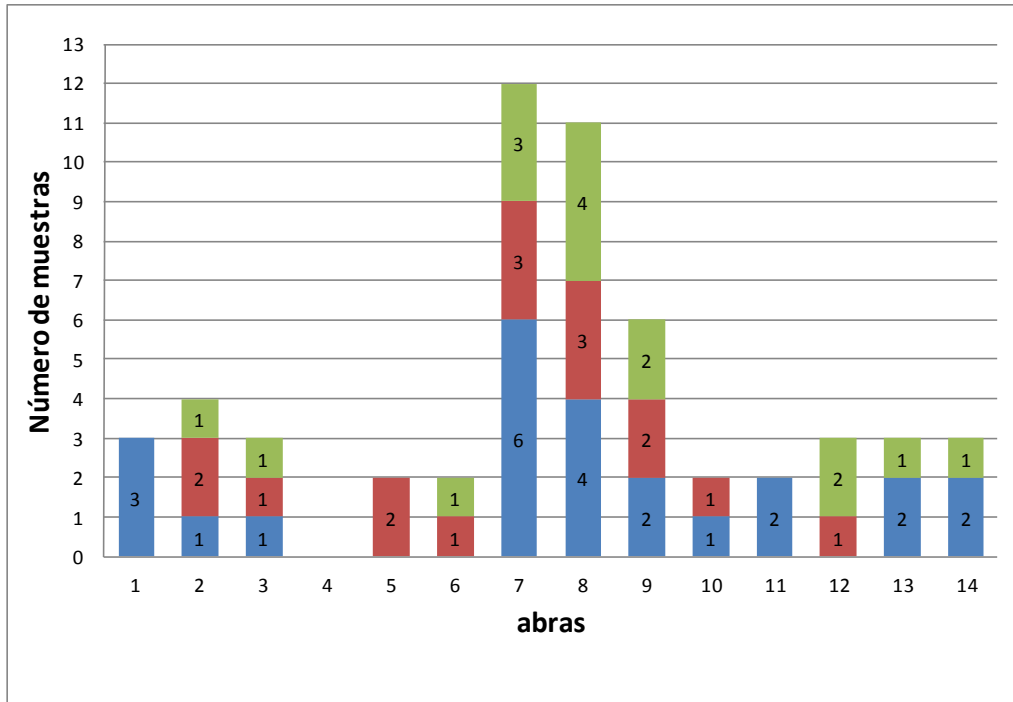


Figura 4.16. Germinación en condiciones naturales. Se muestran la posición y el número de abra. Los números corresponden al número de muestras (56 bolsas en total) en las que hubo germinación. ■ fondo ■ pared ■ periferia

## V. DISCUSIÓN

### 5.1. Efecto de la luz en la germinación

Las semillas de las cinco especies fueron indiferentes al tratamiento de luz u oscuridad. Sin embargo *F. chloraefolia*, *S. tuberculata* y *E. exaltatum* germinaron en porcentajes significativamente diferentes como respuesta a las dos condiciones lumínicas bajo las cuales fueron expuestas, siendo mayor en la oscuridad para *F. chloraefolia* (98% en oscuridad y 86% en la luz) y en la luz para *S. tuberculata* (98% en la luz y 88% en la oscuridad) y *E. exaltatum* (82% en la luz y 58% en la oscuridad). A pesar de que para *B. maritimus* var. *paludosus* no hubo diferencias significativas, sus semillas germinaron en mayor porcentaje en la oscuridad (44%) que en la luz (32%). Es decir que las semillas de *F. chloraefolia* y *B. maritimus* var. *paludosus* tuvieron una mayor inclinación hacia la oscuridad y las de las especies anuales hacia la luz, lo que demuestra que en estas poblaciones de semillas existen variaciones, es decir, que alguna proporción de individuos de la misma especie son fotoblásticas y otras que son indiferentes, como ya se ha observado en otras especies (Mayer y Poljakoff-Mayber, 1996).

El hecho de que las semillas requieran o no de forma estricta de la luz para germinar es de suma importancia en los procesos de colonización y de sucesión, así como para la formación de bancos de semillas en el suelo (Fenner, 1985). La capacidad de percibir el ambiente lumínico en el que se encuentran, y en el que posiblemente se encontrarán sus plántulas, les permite distinguir claramente entre la luz directa del sol y la que es filtrada por las hojas de las plantas, así como detectar diferentes profundidades en el suelo y condiciones favorables para la germinación (Vázquez-Yanes y Smith, 1982; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1990; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1992; Rojas-Aréchiga y Batis, 2001; Orozco-Segovia y Sánchez-Coronado, 2009).

Rojas-Aréchiga *et al.* (1997) mencionan que a diferencia de lo que sucede con las semillas en ambientes tropicales o en ambientes heterogéneos donde se compite por los claros con luz, es difícil pensar que el fotoblastismo determine la posibilidad de germinación de las semillas que se encuentran en ambientes desérticos donde la luz no es un factor limitante. De acuerdo con esta idea se podría pensar en primera instancia que las semillas de las cinco especies que aquí se estudiaron se encuentran en un ambiente donde la luz es abundante y que por lo tanto el

fotoblastismo tiene un papel menos importante. Sin embargo, como Rojas-Aréchiga *et al.* (1997) lo mencionan, esto es distinto si las semillas quedan enterradas a diferentes profundidades en las que la filtración de luz varía de acuerdo a las características del suelo como textura, color, composición y contenido de humedad, lo que provoca una modificación de las proporciones de luz roja/roja lejana (Woolley y Stoller, 1978; Bliss y Smith, 1985; Mandoli *et al.*, 1990; Gutterman, 1993). Esto es lo que muy probablemente sucede en las abras, en las cuales las características físicas cambian de acuerdo a las diferencias de tamaño, profundidad, presencia o ausencia de agua y, de manera muy importante, por la presencia de la cobertura vegetal. Es así que el fotoblastismo podría tener un papel más relevante, y en particular para las cinco especies que aquí se estudiaron, sus respuestas variables ante el efecto de la luz les da la ventaja de poder germinar en cualquiera de las zonas de un abra (fondo, pared o periferia) independientemente de las proporciones de luz prevaletientes, con lo que pueden colonizarlas y establecerse en ellas (Pérez y Sosa, 2009; Pisanty *et al.*, en prensa). Igualmente, a excepción de *B. maritimus* var. *paludosus*, estas especies pueden establecerse en la planicie relativamente húmeda que rodea a las abras. Esta variabilidad en sus respuestas también les puede conferir la ventaja de adaptarse a los cambios que se dan en el hábitat (Mayer y Poljakoff-Mayber, 1996), y a sobrevivir, ya que las condiciones lumínicas son una señal ambiental que les permite identificar las condiciones favorables para germinar y evitar hacerlo en épocas desfavorables que provocaría la muerte de las plántulas (Fenner, 1985; Pons, 2000).

Esta característica, junto con la propagación vegetativa (clonación) que presentan algunas de ellas, les puede conferir una ventaja adaptativa que permite la dispersión a y la colonización de diferentes ambientes, así como una ventaja competitiva tanto para la colonización de microhabitats como en un proceso de sucesión (Fenner, 1987). En el caso de las especies clonales, la combinación de la propagación sexual con la vegetativa representa una gran ventaja (Mandujano, 2007).

## **5.2. Germinación en las tres condiciones experimentales**

A pesar de que las cinco especies que aquí se estudiaron coexisten y se distribuyen en los ambientes riparios, de los que son características (Shreve y Wiggins, 1964; Correll y Correll, 1972; Pinkava, 1981; Powell, 1978; Williams, 1982; Henrickson, 1983; Villarreal-Quintanilla, 2001; Villarreal-Quintanilla y Encina-Domínguez, 2005; González-Elizondo *et al.*, 2007), los

patrones de germinación no son iguales entre ellas, si no que cada una presenta diferentes comportamientos germinativos, lo cual se reflejó en distintas tasas de germinación, distintos tiempos para iniciar la germinación, diferentes respuestas hacia la luz y la temperatura, así como diferentes mecanismos de latencia. Esto indica que hay una diversidad funcional en este conjunto de especies, al menos en lo que a su germinación se refiere, y que si bien todas cuentan con adaptaciones necesarias para sobrevivir en las condiciones que los humedales desérticos tienen, sus historias evolutivas y de vida son diferentes. Lamentablemente no se cuenta con información suficiente sobre estos aspectos, por lo que sería deseable ahondar en ellos en trabajos posteriores. Los aspectos más relevantes de cada una de las especies se discuten a continuación.

#### *Samolus ebracteatus* var. *coahuilensis*

Las semillas de *S. ebracteatus* var. *coahuilensis* germinaron inmediatamente después de entrar en contacto con el agua (entre uno y seis días), sobre todo en el ambiente controlado, y alcanzaron porcentajes de germinación hasta del 100% tanto en campo como en el laboratorio. Esta es la principal característica que la diferencia de las demás especies. En condiciones naturales las semillas de diferentes edades finales germinaron en diferentes épocas del año, sobre todo en invierno y en verano, que es cuando el agua está más disponible tanto en las abras como en la planicie. En 2010 el paso del huracán Alex provocó fuertes precipitaciones en la zona (Figura 3.2) que tuvieron un fuerte efecto sobre la germinación de esta especie, ya que en el sitio de trabajo se pudieron observar numerosos manchones de muchas decenas de plántulas originadas a partir de una germinación masiva (Figura 5.1). En las zonas áridas chilenas se han reportado efectos similares relacionados con el fenómeno de El Niño-Oscilación del Sur (ENOS), que causa precipitaciones que llevan no sólo al incremento de la germinación de las especies de estas zonas sino también de la densidad de semillas en el suelo y de la cobertura vegetal (Clauss y Venable, 2000; Gutiérrez *et al.*, 2000).

Estos resultados indican que las semillas de *S. ebracteatus* var. *coahuilensis* son quiescentes y que el factor principal que determina su germinación es el agua, ya que germinan en cuanto ésta está disponible. Si bien el diseño experimental no permite reconocer el momento preciso en el que germinaron las semillas, los resultados nos permiten suponer que la germinación podría presentarse independientemente de que las temperaturas sean altas o bajas. El efecto

preciso de la temperatura sobre la germinación requiere, sin embargo, estudios posteriores que permitan precisarlo.

La germinación rápida en presencia de agua es común para muchas especies presentes en ambientes tan variables e impredecibles como los desiertos y muchos humedales, donde la disponibilidad de agua es muy variable (Went, 1949; Noy-Meir, 1971), como lo es también en el caso particular de los microambientes que representan las abras. Pérez y Sosa (2009) reporta un porcentaje elevado de abras con agua durante todo el periodo abarcado en su estudio. Sin embargo, conforme se han ido desecando la Laguna Churince y el río, muchas de las abras han perdido agua, al grado de que actualmente son pocas las que llegan a presentarla en su interior (M. Rodríguez-Sánchez e I. Pisanty, com. pers). Es de esperarse que este proceso progresivo de desecación del sistema Churince alcance a las abras de la Laguna Intermedia, con lo cual la probabilidad de establecimiento de *S. ebracteatus* var. *coahuilensis* seguramente disminuirá en algún tiempo.



Figura 5.1. Manchones de plántulas de *S. ebracteatus* var. *coahuilensis* presentes después del huracán Alex (julio 2010).

Una estrategia de germinación oportunista (Guterman, 1993; Kigel, 1995) puede tener efectos contradictorios sobre el éxito en el establecimiento de las plántulas ya que el hecho de que el agua inusualmente abundante esté disponible durante la germinación no significa que también lo estará durante el establecimiento y desarrollo de las plántulas, que se pueden enfrentar a condiciones desfavorables como la sequía o a los cambios repentinos y descensos continuos en el nivel de agua. (Went, 1949; Kigel, 1995). Por otra parte, esta respuesta genera una ventana de oportunidades ante condiciones ambientales particularmente favorables para la germinación y las primeras etapas de desarrollo. Además, una germinación masiva puede ser favorable para la

supervivencia de las plántulas al representar una forma de escape ante la presencia de posibles depredadores oportunistas (Gutterman, 2000), o de tolerancia a la desecación si las raíces de las plántulas se desarrollan y establecen rápidamente a una profundidad adecuada (León *et al.*, 2011). La germinación masiva puede también conferir una ventaja competitiva ante las demás especies que germinan más lentamente (Li *et al.*, 2006; Tielbörger y Prasse, 2009), pues permite que se ocupen los sitios seguros antes de que las especies competidoras lo hagan. Los manchones compactos formados por numerosas plantas, por otro lado, seguramente generan fuertes presiones de competencia intraespecífica que eliminan a muchos individuos a través de procesos como el autoclareo (Silvertown y Charlesworth, 2001).

Pérez y Sosa (2009) y Pisanty *et al.* (en prensa) reportan que *S. ebracteatus* var. *coahuilensis* es la especie más frecuentes en las abras y, dado que es perenne, se encuentra presente a lo largo de todo el año aunque con una proporción variable de tejido foliar seco en cada individuo (Pisanty *et al.*, en prensa; G. Gálvez Farías com. pers.). Su rápida respuesta germinativa, analizada en el presente trabajo, le permite ser una de las primeras especies en establecerse en las abras, y de hecho, es generalmente la primera, lo que la diferencia de las demás colonizadoras (Pérez y Sosa, 2009). De esta especie también se sabe que es una planta con propagación vegetativa (clonación) a corta distancia, (Pisanty *et al.*, en prensa; Gálvez Farías, en prep.). En algunas especies, la supervivencia de los ramets es mayor que la de las plántulas (Fenner, 1985; Mandujano *et al.*, 1996; Mandujano, 2007). A lo largo de este estudio y de los realizados por Pérez y Sosa (2009) y Gálvez Farías (en prep.), se observaron numerosas plántulas recién germinadas dentro de las abras, y algunas también fuera de ellas. En estos casos, no cabía duda alguna de que los individuos presentes eran de origen sexual, y en el presente trabajo queda claro que esto es posible gracias a la velocidad con la que las semillas responden a la presencia de humedad y agua que ha sido encontrado en los presentes resultados.

Otro factor que influyó de manera significativa en su probabilidad de germinación fue la edad inicial, ya que en general las semillas más jóvenes geminaron en más intervalos de tiempo (fechas de recolecta) y tuvieron mayores probabilidades de germinación que las más viejas, no sólo en condiciones naturales si no también en el ambiente controlado. Cuando se mantuvieron almacenadas en el laboratorio, la probabilidad de germinación de las semillas más viejas disminuyó incluso en los últimos meses de recolecta y siembra (sobre todo mayo y julio), y los



resultados no mostraron una clara relación entre la edad final y la tasa máxima de germinación con el tiempo de inicio de la germinación.

Esta disminución en la probabilidad de germinación de las semillas más viejas podría deberse a la pérdida de viabilidad, ya que se sabe que existen tanto especies cuyas semillas pueden vivir por varios años acumuladas en un banco de semillas, mientras que otras pueden perder su viabilidad en cuestión de pocas semanas dependiendo de factores intrínsecos y extrínsecos de las semillas (Priestley, 1985; Burrows, 1989; Mayer y Poljakoff-Mayber, 1996; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1993). Sin embargo, es poco probable que pierdan viabilidad tan rápidamente, pues las semillas de zonas áridas son generalmente muy resistentes, y aunque las aquí estudiadas son características de los humedales no se les encuentra fuera de las zonas áridas, por lo que podemos suponer que también funcionan como estructuras de resistencia. También es probable que las semillas puedan tener ciclos de latencia y que hayan entrado en latencia secundaria o condicional (Pake y Venable, 1996; Baskin y Baskin, 2004), lo cual sólo se podría probar en un estudio posterior específico para probar dicha hipótesis. En el caso de las semillas que estuvieron expuestas a condiciones naturales y germinaron en el ambiente controlado, el efecto de la edad se expresó en el tiempo de inicio de la germinación, ya que las semillas más viejas (22 meses de edad final) requirieron de más días que las jóvenes para empezar a germinar. Por el contrario, las diferentes edades no afectaron a la tasa máxima de germinación, que no fue diferente entre las semillas almacenadas y las que quedaron en condiciones naturales; en los dos casos la velocidad de germinación fue baja. Sin embargo, no ocurrió lo mismo con las semillas control de 8, 10, 14, 16 y 18 meses de edad final, cuyas probabilidades de germinación fueron altas en todos los casos. En esta especie no fue posible identificar un patrón constante de velocidad y de tiempo de inicio de la germinación, pues se registraron velocidades altas y bajas, así como tiempos de inicio tanto cortos como largos. De acuerdo a estos resultados, es posible suponer que la mayor variabilidad ambiental a la que están expuestas las semillas en condiciones naturales tuvo efectos sobre su respuesta germinativa. Las semillas que se mantuvieron almacenadas en un ambiente más estable que el natural parecen tener una longevidad potencial mayor y diferente a las semillas que experimentaron condiciones naturales, que son más variables, como sería de esperarse de acuerdo a otros estudios (Vázquez Yanes y Orozco-Segovia, 1993; Vázquez-Yanes *et al.*, 1997, González-Zertuche *et al.*, 2000; 2001).

Es difícil llegar a una conclusión definitiva con la información con la contamos, pues se ignora el comportamiento de estas semilla en muchos aspectos, entre los que se incluye si forman o no bancos de semillas, y si, en caso de formarse, son permanentes o transitorios.

#### *Flaveria chloraefolia*

Pérez y Sosa (2009) colocó en un segundo grupo de frecuencia relativa de especies a *F. chloraefolia* y a *B. maritimus* var. *paludosus* en las abras cercanas a la desembocadura del río y la laguna Grande, que corresponde a la parte terminal del sistema. Aunque no se cuenta con datos detallados de las abras en las que se realizó este trabajo, ambas son también muy frecuentes en las abras de la laguna Intermedia, aunque no tanto como *S. ebracteatus* var. *coahuilensis*. El comportamiento germinativo general de *F. chloraefolia* y *B. maritimus* var. *paludosus*, sin embargo, es diferente al de *S. ebracteatus* var. *coahuilensis*.

En condiciones naturales las semillas de *F. chloraefolia* germinaron en diferentes épocas del año pero sobre todo en la cálida, en los meses de mayo (a diferencia de las de *S. ebracteatus* var. *coahuilensis*) y julio, en los que se registraron las temperaturas medias atmosféricas más altas del año (27.17 y 25.94° C respectivamente) (Figura 3.2). En estos meses se encontraron las probabilidades más altas de germinación por parte de esta especie y de manera similar a *S. ebractetaus* var. *coahuilensis*, también el porcentaje de germinación de las semillas de *F. chloraefolia* incrementó importantemente después de las fuertes precipitaciones del huracán ya mencionado, sobre todo en el caso de semillas más jóvenes. Cabe mencionar que este incremento no fue tan considerable como en el caso de *S. ebractetaus* var. *coahuilensis*.

A pesar de que las semillas también germinaron al inicio de la época fría, como en el mes de noviembre, no lo hicieron en enero de 2010 (Figura 4.4), que corresponde a uno de los meses más fríos del año, y para el cual se tiene registrada la temperatura media más baja (10.64°C) del periodo abarcado por este trabajo, así como una precipitación importante (30.8 mm) (Figura 3.2). Esta respuesta en campo contrasta con las de las semillas que fueron recuperadas y colocadas en un ambiente controlado, ya que germinaron en los seis intervalos de tiempo y en general con probabilidades altas, lo que se puede atribuir al hecho de que las semillas estaban expuestas a condiciones de temperatura más constantes a lo largo de todo el experimento y que no estuvieron sometidas a temperaturas más bajas.

La temperatura parece tener un papel importante sobre la germinación de esta especie, pues sus semillas claramente responden mejor en la época de calor, lo que indica que probablemente entren en algún tipo de latencia al descender la temperatura y por eso no germinaron en enero de 2010 cuando había también mayor disponibilidad de agua. Esto es coherente con lo que se sabe sobre *Flaveria bidentis* y también sobre otras especies de la familia Asteraceae, que están adaptadas a las altas temperaturas, lo que se ve reflejado en el aumento de su vigor y de su porcentaje de germinación cuando son sometidas a un aumento de temperatura (Grime *et al.*, 1981; Ren *et al.*, 2008).

Mulroy y Rundel (1977) mencionan que las especies anuales que germinan en verano generalmente son especies con ruta metabólica  $C_4$ , la cual les da ciertas ventajas como tolerancia a la desecación, una tasa de productividad neta alta y eficiencia en la asimilación del  $CO_2$ . *Flaveria* es el único género de la familia Asteraceae con especies que tienen rutas intermedias  $C_3$ - $C_4$ , como es el caso de *F. chloraefolia*. Algunas de estas especies han sido objeto de estudio en la evolución de la ruta  $C_4$  (Holaday *et al.*, 1984; Raven *et al.*, 2005; McKown y Dengler, 2007). Estas especies presentan características anatómicas, fisiológicas y bioquímicas similares a las especies que desempeñan cualquiera de los dos procesos metabólicos ( $C_3$  y  $C_4$ ), como la existencia de la anatomía de Kranz y la reducción de la fotorrespiración (Smith y Turner, 1975; Rumpho *et al.*, 1984; Bauwe y Chollet, 1986; Drincovich *et al.*, 1998), lo cual les puede conferir una ventaja en zonas con temperaturas altas al permitirles una mayor eficiencia en el uso del agua y del nitrógeno (Monson y Jaeger, 1991). Estas características pueden ser semejantes en *F. chloraefolia* y, de ser así, también podrían favorecer la supervivencia de las plántulas durante el verano, así como su establecimiento y desarrollo.

De acuerdo con Pérez y Sosa (2009) la frecuencia relativa de esta especie dentro de las abras disminuye en los meses fríos, pues las partes aéreas se secan drásticamente, y aumenta en la época cálida. Con base en estos resultados es posible decir que para *F. chloraefolia* la temperatura es un factor determinante a lo largo de su ciclo de vida.

Por otra parte en condiciones naturales, las semillas más jóvenes de *F. chloraefolia* respondieron mejor que las más viejas, al igual que la semillas de *S. ebracteatus* var. *coahuilensis*. Sin embargo cuando las semillas pasaron por condiciones naturales y germinaron en el ambiente controlado, el comportamiento fue inverso, ya que las semillas más viejas tuvieron mayor probabilidad de

germinar que las más jóvenes, a pesar de que las diferencias sólo fueron significativas en los meses de septiembre y mayo, y además estas semillas generalmente también requirieron de un mayor tiempo para el inicio de la germinación. La tasa máxima de germinación, por su parte, no mostró relación alguna con la edad de las semillas. En el ambiente controlado, las semillas requirieron, en general, de pocos días para comenzar a germinar después de que fueron sembradas (cuatro días como máximo) y lo hicieron rápidamente, incluso con una velocidad mayor a la mostrada por *S. ebracteatus* var. *coahuilensis*. Este comportamiento puede indicar que *F. chloraefolia* tiene la misma estrategia oportunista que *S. ebracteatus* var. *coahuilensis*, por lo que si la mayoría de las semillas germina en el verano, las plántulas no se enfrentan a las temperaturas bajas y también tienen acceso al agua proveniente de las lluvias que, aunque escasas, se presentan característicamente en esta estación.

A pesar de que no se pudo evaluar el efecto de la edad en las semillas control, sí se puede destacar que su probabilidad de germinación fue mayor que las de las semillas de las otras dos condiciones (condiciones naturales y ambiente controlado después de haber estado expuestas a condiciones naturales), lo que probablemente se deba a que las semillas estaban almacenadas en un ambiente poco fluctuante y a que al no haber estado sujetas a las condiciones naturales no sufrieron ningún daño físico, como se pudo observar en algunas de las que sí estuvieron expuestas a condiciones naturales, las cuales tenían la cubierta rota y/o el embrión dañado.

#### *Bolboschoenus maritimus* var. *paludosus*

Como se mencionó anteriormente, esta especie fue colocada por Pérez y Sosa (2009) en el segundo grupo de especies con frecuencia relativa más importante en las abras, junto con *F. chloraefolia*. A diferencia de las demás especies, las semillas de *B. maritimus* var. *paludosus* no germinaron en condiciones naturales, mientras que de manera general en el laboratorio, hubo germinación en los seis intervalos de tiempo (Figura 4.4). Sin embargo, tanto en la prueba preliminar como en las dos condiciones experimentales (semillas recuperadas en el campo y semillas control) el tiempo de inicio de la germinación fue siempre de más de un mes, lo que contrastó con los breves tiempos de germinación observados para las demás especies consideradas. En general, las semillas germinaron lenta e irregularmente lo que concuerda con lo reportado por Clevering (1995) para esta especie en el Hollandsch Diep en Holanda. Este comportamiento se vio reflejado en pulsos o picos de germinación que se discutirán más adelante.

El hecho de que las semillas de *B. maritimus* var. *paludosus* no germinaron en campo y que en el laboratorio requirieron de más de un mes para comenzar a germinar probablemente se deba a la presencia de una latencia primaria o secundaria. En el caso de la latencia primaria, puede estar involucrada la latencia fisiológica, que es común entre las ciperáceas (Finch-Savage y Leubner-Metzger, 2006) y que también se ha reportado para esta especie, aunque no para la variedad, (Moravcová *et al.*, 2002). Baskin y Baskin (1998), Baskin *et al.* (2006) mencionan que las semillas con latencia fisiológica pueden ser permeables al agua y que pueden requerir más de cuatro semanas para comenzar a germinar debido a diversos factores como por ejemplo, que el embrión aún no esté maduro y por lo tanto no sea capaz de germinar, que presente una proporción alta de ABA (ácido abscísico)-AG (ácido giberélico), por restricciones mecánicas de las cubiertas de la semilla, así como un bajo potencial de crecimiento o “poder de empuje” (*sensu* Baskin y Baskin) para romper la testa (Finch-Savage y Leubner-Metzger, 2006). En este trabajo se pudo observar que pocos días después de que las semillas fueron sembradas en el ambiente controlado se embebieron, lo que se hizo evidente por un cambio en el color de la testa, que pasó de blanquecina a traslúcida. Este cambio no conllevó una germinación inmediata, es decir, hubo un intervalo de tiempo entre la imbibición de la semilla y la emergencia de la radícula, que probablemente está determinado por la duración de los procesos internos de la semilla que se acaban de mencionar.

En el campo, probablemente las condiciones ambientales prevalecientes en ese momento pudieron determinar la entrada de alguna proporción de semillas a una latencia secundaria. Uno de los factores que pudo impedir la germinación de estas semillas es la salinidad característica del sitio de estudio, ya que incluso en algunas abras se pudieron observar costras de sal. Hroudová *et al.* (2007) mencionan que la germinación de *B. maritimus* se da cuando hay una disminución de la salinidad, lo que termina con la latencia secundaria. Por su parte, Espinar *et al.* (2005) las pretrataron semillas de *B. maritimus* soluciones salinas de diferentes concentraciones y por tiempos distintos y posteriormente las regaron con agua destilada. Las semillas mostraron ser poco tolerantes a la salinidad, ya que pueden soportar altas concentraciones sólo por un periodo breve, o bien estar expuestas por largo tiempo a bajas concentraciones de salinidad. Esto mismo pudo haber ocurrido con las semillas de *B. maritimus* var. *paludosus* y de aquí que después de que fueron colocadas en un medio sin salinidad en el laboratorio, hayan logrado germinar.

Otro resultado importante que sugiere la presencia de una latencia primaria (fisiológica) o secundaria (inducida por la salinidad) es que cuando las semillas fueron sembradas en el ambiente controlado después de ser recuperadas, el tiempo de inicio de la germinación se redujo con respecto a las semillas control, y las radículas tardaron de 27 a 76 días en emerger, y la probabilidad de germinación aumentó (entre 0.55 y 0.86) con respecto a las semillas control que estuvieron almacenadas en el laboratorio (entre 70 y 110 días para empezar a germinar y entre 0.33 y 0.67 de probabilidad de germinación).

El hecho de que las semillas de *B. maritimus* var. *paludosus* no germinaron en el campo junto con los cambios favorables en el tiempo de inicio y la probabilidad de germinación en condiciones controladas también pueden indicar que, por una parte existen otros mecanismos como la estratificación y la escarificación térmica que rompieron la latencia, y por otra parte que hubo un endurecimiento natural (*priming* natural) que favoreció la germinación.

Con respecto a los mecanismos que pudieron finalizar con la latencia, se sabe que las especies que se encuentran en humedales y otros tipos de ambientes con agua, como es el caso de *B. maritimus*, reportada como una especie muy común en cuerpos de agua salinos y/o eutróficos de Europa Central y el Mediterráneo (Moravcová *et al.*, 2002; Espinar *et al.*, 2005; Hroudová *et al.*, 2005), pueden presentar un retraso en su germinación o una franca latencia como respuesta a las variaciones ambientales que son características de este tipo de hábitats. De acuerdo con los estudios que se han realizado con el fin de conocer los mecanismos óptimos para romper la latencia, las semillas requieren de procesos de estratificación y/o escarificación (Baskin y Baskin, 1988; Elsey-Quirk *et al.*, 2009; Xiao *et al.*, 2010) y las fluctuaciones en el nivel de agua y temperatura son factores de suma importancia en la germinación, en la formación del banco de semillas y en el establecimiento de las plántulas (Thompson y Grime, 1983; Thullen y Eberts, 1995; Clevering *et al.*, 1996; Porter *et al.*, 2007).

Algunas de las semillas recuperadas de las abras presentaban la cubierta rota o muy adelgazada (Figura 5.2), pero a pesar de ello germinaron después de ser colocadas en la cámara de germinación, lo que indica que sí es posible que se haya presentado una estratificación y/o escarificación térmica.

Clevering (1995) realizó un estudio con *B. maritimus* (*Scirpus maritimus* L.) y dos subespecies de *Scirpus lacustris* L. y observó que las semillas de 14 meses de edad germinaron mejor después de que fueron escarificadas químicamente con hipoclorito de sodio y que los mayores porcentajes de germinación se dieron después de 80 semanas de estratificación, tanto en condiciones de luz-oscuridad como en completa oscuridad. Por su parte Moravcová *et al.* (2002) quienes también trabajaron con *B. maritimus* y otras especies del mismo género, hallaron que las semillas germinaron mejor después de una estratificación húmedo-fría en condiciones de laboratorio, mientras que en campo las semillas germinaron mejor después de una estratificación bajo el agua. En otro estudio, Espinar *et al.* (2004) observaron que el porcentaje de germinación de semillas escarificadas por su paso por el sistema digestivo de unos patos y de las no escarificadas es afectado por un aumento en la salinidad, y que las semillas que fueron escarificadas requirieron de menos días para comenzar a germinar en condiciones de baja salinidad que las que no fueron escarificadas.

En este trabajo no se realizaron pruebas experimentales de estratificación y escarificación, pero los resultados mostraron que las semillas deben pasar por estos procesos en el campo para romper la latencia. Sin embargo, es importante destacar que, como lo menciona Clevering (1995), las semillas no requieren estrictamente de estos tratamientos, ya que las semillas utilizadas como controles también germinaron después de cuatro semanas sin ningún tratamiento para romper la latencia tanto en su experimento como en este. Por otra parte el presente estudio mostró que las semillas germinaron bajo el rango de temperatura fluctuante al que estuvieron expuestas en la cámara de germinación, lo cual coincide con los trabajos de Clevering (1995) y Moravcová *et al.* (2002), y esto puede apuntar hacia una estratificación térmica, sin embargo es importante realizar más estudios para confirmar estas hipótesis. Otra posibilidad es que algunas semillas de una cohorte requieran de alguno de estos procesos, mientras que otras no los necesiten. Estas posibilidades subrayan la importancia de la latencia y de los mecanismos de ruptura de la misma como caracteres fenotípicos variables, sujetos a selección, que afectan directamente a la adecuación (Venable, 1996).



Figura 5.2. Semilla dañada de *B. maritimus* var. *paludosus* en condiciones naturales. El daño que presenta no impidió que germinara. Foto: Cynthia Peralta

Finalmente, otro proceso importante es el *priming* natural que les pudo conferir una ventaja sobre semillas más jóvenes o recién producidas, así como sobre las que se mantuvieron almacenadas en el laboratorio (Bray, 1995). Dicho proceso puede estar relacionado con la salinidad (*osmopriming*) presente en el sitio de estudio que puede estar regulando la imbibición de las semillas por efectos osmóticos o iónicos (Bajii *et al.*, 2002; Duan *et al.*, 2004; Fenner y Thompson, 2005). En este sentido, se ha encontrado que las semillas de algunas especies que pasan por un pretratamiento en laboratorio bajo diferentes niveles de salinidad y que después son colocadas en las cámaras de germinación y regadas con agua destilada suelen aumentar el porcentaje, la sincronización y la velocidad de germinación (Gulzar y Khan, 2001; Rubio-Casal, 2003).

Los resultados obtenidos en este estudio indican que la germinación de las semillas de *B. maritimus* var. *paludosus* se ve limitada severamente en condiciones naturales, pero que al ser colocadas en un medio sin salinidad germinan muy exitosamente, después de un cierto intervalo de tiempo, aun después de haber estado expuestas a ellas. Los procesos que se acaban de discutir seguramente participan en conjunto dando origen a diferentes respuestas germinativas.

Es posible que las semillas, al ser latentes, formen bancos que permitan almacenar diferentes genotipos y permitan a las semillas sobrevivir en los meses cálidos, cuando la evaporación es alta y el contenido de sal aumenta como lo menciona Hroudová *et al.* (2007). Las semillas pueden germinar cuando las condiciones les resultan favorables, y es muy probable que a partir de ello, en momentos específicos que representan una ventana de oportunidad, se dé el establecimiento masivo de individuos de origen sexual que posteriormente se expanden



vegetativamente y ocupan los micrositios disponibles en los que alcanzan coberturas considerables. Sin embargo, es necesario realizar estudios posteriores para determinar si es la salinidad lo que limita la germinación en condiciones naturales, o bien si se trata de otro factor o de un conjunto de factores del que la salinidad es parte. Con ello se podría también diferenciar si se trata de una especie realmente halófila, o si sólo es tolerante a la salinidad.

#### *Sabatia tuberculata*

Uno de los resultados más claros para las semillas de esta especie es que en condiciones naturales las de 12 meses de edad inicial, que fueron las únicas que germinaron, tuvieron la probabilidad de germinación más alta durante marzo, un mes que registró temperaturas relativamente bajas en el periodo de estudio (Figura 3.2). Sin embargo, esta observación dista de ser suficiente para asegurar que se trata de una especie que germina cuando las temperaturas son bajas y la disponibilidad de agua es mayor, como es el caso de las especies anuales de invierno que germinan y completan su ciclo de vida durante el otoño, el invierno o la primavera (Went, 1948, 1949; Newman, 1963; Caudle y Baskin, 1968; Mulroy y Rundel, 1977; Bouwmeester y Karssen, 1993; Baskin y Baskin, 2003).

Por otra parte y como ya se mencionó, las semillas de seis meses de edad inicial no germinaron en condiciones naturales, mientras que las de la misma edad que estuvieron expuestas a condiciones naturales y posteriormente fueron colocadas en el ambiente controlado, así como las que se mantuvieron almacenadas en el laboratorio, registraron en general probabilidades de germinación más altas que las de 12 meses. Incluso, las semillas control mostraron una probabilidad de germinación creciente a lo largo del tiempo, al contrario de las de 12 meses, cuya probabilidad de germinación fue decreciendo a través del tiempo. De esta forma, todo parece indicar que la probabilidad de germinación incrementa hasta alcanzar una edad umbral, que en este caso es de 12 meses, después de la cual la respuesta germinativa disminuye importantemente. No se cuenta con datos para determinar si pasados otros 12 meses estas semillas pueden presentar otro pico de germinación que permite a las que no germinaron un año después de haber sido producidas hacerlo dos años después. De acuerdo con esto, se puede decir que es probable que las semillas de *S. tuberculata*, y sobre todo las jóvenes, se hayan encontrado en un estado de latencia condicional que provocó que las semillas que en campo no lograron germinar, lo hicieran en la cámara de germinación, en donde encontraron condiciones favorables. De esta manera, en condiciones naturales las semillas pueden estar pasando por

ciclos de latencia/no latencia o latencia condicional/latencia como respuesta a cambios ambientales que pueden ser impredecibles o predecibles, tal como se ha reportado para las especies anuales *Eriogonum abertianum* y *Eriastrum diffusum* que habitan en el desierto Chihuahuense (Baskin *et al.*, 1993).

A diferencia del caso de *B. maritimus* var. *paludosus* no se puede establecer si *S. tuberculata* presenta algún tipo de latencia o no, ya que además de lo que se describió anteriormente, en el ambiente controlado tanto las semillas que estuvieron sometidas a condiciones naturales como las que estuvieron almacenadas en el laboratorio respondieron diferencialmente en cuanto al tiempo de inicio de la germinación. Sin diferenciar condiciones experimentales, un porcentaje mayor de semillas germinó durante las dos primeras semanas y el menor porcentaje requirió de más de 30 días después de que fueron sembradas, por lo tanto es más probable que se trate de semillas con latencia condicional o quiescentes que no tuvieron las condiciones adecuadas para lograr germinar en lugar de semillas latentes.

Dentro de los probables factores ambientales que pudieron restringir la germinación en campo y que seguramente están involucrados en los cambios de ciclos de latencia o latencia condicional de esta especie, se encuentra la salinidad presente en el sitio de estudio que pudo impedir que las semillas se embebieran y lograran germinar (como en el caso de *B. maritimus* var. *paludosus*) debido a efectos osmóticos o iónicos (Bajji *et al.*, 2002; Duan *et al.*, 2004; Fenner y Thompson, 2005), proceso ya reportado para más especies de la familia Gentianaceae (Živković *et al.*, 2007). Cabe señalar que no se cuenta con datos comparativos de la salinidad entre ambientes riparios sanos y alterados—como el que nos ocupa—en el valle de Cuatrociénegas. Es importante destacar que ni con la presencia de dos fuertes precipitaciones correspondientes a julio y septiembre, que seguramente ocasionaron que el contenido de sal u otros componentes inhibitorios de la germinación se diluyeran al menos parcialmente, hubo germinación de las semillas de seis meses, y para las de 12 meses que germinaron en septiembre la probabilidad de germinación fue baja y en julio fue nula. Esta respuesta indiferente a la mayor disponibilidad de agua durante estos meses puede deberse a dos causas. La primera es que probablemente las altas temperaturas sean el factor que inhibe su germinación y la segunda es que tal vez las semillas requieran de más días de imbibición, lo cual funciona como un mecanismo para asegurar que la germinación se dé en el momento con una adecuada disponibilidad de agua y por ello es que

algunas semillas no lograron germinar a pesar de las precipitaciones mencionadas (Kigel, 1995; Juhren *et al.*, 1956). Esto se vio reflejado en los resultados obtenidos en el ambiente controlado, ya que las semillas requirieron de un mínimo de nueve días y de un máximo de 52 para comenzar a germinar.

Otra variable que seguramente influyó son las características de las abras, que son microambientes distintos entre sí, por lo que tuvieron un efecto propio. Como ejemplo baste citar que las abras de donde se recolectaron las semillas correspondientes a la fecha de marzo presentaban agua (5 y 2 cm de nivel de agua) que pudo favorecer que la mayor probabilidad de germinación se diera en ese mes, mientras que las abras de donde se recolectaron las semillas de seis meses no tuvieron agua. Además, la mayoría de estas últimas fueron recolectadas del fondo de las abras, donde las fluctuaciones de temperatura y de humedad no son tan amplias como en la periferia de las abras (L. García y M. Rodríguez, com. pers). Estas variaciones podrían estar relacionadas con la respuesta germinativa diferencial entre las dos edades iniciales, por lo que se requieren estudios que permitan esclarecer los detalles de las respuestas observadas en el presente estudio.

#### *Eustoma exaltatum*

A diferencia de *S. tuberculata*, las semillas de seis meses de edad de *E. exaltatum* germinaron en condiciones naturales y en más intervalos de tiempo (meses de recolecta) que las de 12 meses de edad inicial. Si los datos se analizan sin diferenciar edades, se observa que más semillas germinaron en julio durante el huracán Alex, al igual que las especies perennes *S. ebracteatus* var. *coahuilensis* y *F. chloraefolia*. Otra característica que sobresale es que de igual manera que *S. ebracteatus* var. *coahuilensis* y *S. tuberculata*, esta especie parece inclinarse por los meses fríos para germinar, y que el comportamiento de la germinación de las semillas de seis meses es semejante al de *S. ebracteatus* var. *coahuilensis*.

*Eustoma exaltatum* germinó en los meses fríos, de noviembre, enero y marzo y en un mes cálido (julio), sin embargo en este último la presencia del huracán pudo provocar que las semillas respondieran favorablemente ante la disponibilidad de agua. Al igual que en el caso de la otra especie anual analizada, la mayor parte de las semillas de *E. exaltatum* que germinaron entre noviembre y marzo en condiciones naturales provenían del fondo de las abras, mientras que entre las que lo hicieron en julio no había ninguna de esa parte de las abras. Es posible que hayan quedado cubiertas por el agua y que esto haya limitado su germinación.

Al contrario de las que germinaron en campo, las semillas de 12 meses que fueron colocadas en ambiente controlado después de haber sido recuperadas, tuvieron mayor probabilidad de germinación que las de seis meses, sin embargo esta diferencia no fue estadísticamente significativa. Las probabilidades de germinación de las semillas que estuvieron almacenadas fueron altas y constantes en el tiempo, y no mostraron diferencias significativas entre sí. La tasa máxima de germinación fue más alta en las semillas que pasaron por condiciones naturales, aunque el tiempo de inicio no fue diferente.

Las semillas de esta especie mostraron dos picos de germinación, al igual que *B. maritimus* var. *paludosus* y *S. tuberculata*.

### 5.3. Picos de germinación

El hecho de que las semillas de *B. maritimus* var. *paludosus*, *S. tuberculata* y *E. exaltatum* hayan germinado en dos o más picos de germinación pudo deberse a diferentes causas. Kigel (1995) menciona que la heterogeneidad en el comportamiento de las semillas es un caso de polimorfismo, que puede originarse debido a la variabilidad genética o al polimorfismo somático (Harper, 1977) debido, por ejemplo, a la variación en procesos del desarrollo o fisiológicos atribuida a los factores ambientales y a los efectos de la planta madre, por ejemplo (Harper, 1970; Silvertown, 1984).

Sin embargo, como se discutía anteriormente, estos picos de germinación se pueden atribuir a otras causas, por ejemplo la presencia de una latencia como es el caso de las semillas de *S. tuberculata* de seis meses que no lograron germinar en condiciones naturales y que en cambio en la cámara de germinación sí lo hicieron, lo cual apunta a que están respondiendo a las condiciones ambientales desfavorables en el campo, y no son resultado de un polimorfismo. Si estas semillas son capaces de permanecer viables por más tiempo pueden germinar en años posteriores, cuando las condiciones sean óptimas, lo que puede interpretarse como una estrategia de *bet-hedging* (Stearns, 1976; Venable, 2007) en la que el retraso de la germinación puede influir de manera positiva en la supervivencia y, finalmente, en la adecuación. Esta característica se debe tanto a la variabilidad genética como a los factores ambientales, y puede provocar respuestas como que, por ejemplo, en *B. maritimus* var. *paludosus* haya una variabilidad en el tiempo de latencia, y en el caso de las anuales se observen diferencias en los patrones generales de germinación aun cuando pertenecen a la misma familia. Granados y

López (2001) mencionan que en ambientes contrastantes sometidos a perturbación el polimorfismo es muy importante por el hecho de que si las semillas germinan sincrónicamente hay un riesgo mayor de mortalidad de las plántulas que en un futuro puede ocasionar la extinción de las especies.

Es importante aclarar que realmente no se sabe si en este caso hay polimorfismo o si se trata de una diversidad funcional que provoca diferencias en los comportamientos germinativos de cada especie como una respuesta a las variaciones en el ambiente en el que habitan (Orozco-Segovia y Sánchez-Coronado, 2009). El hecho de que las semillas de estas tres especies no germinen y permanezcan latentes o quiescentes contribuye a su adecuación, ya que si una fracción de las semillas logra permanecer viva por un período prolongado puede formar un banco de semillas con varias cohortes que representan un acervo genético diverso y, por ende, deferentes capacidades de respuesta a un rango de condiciones ambientales. En el caso de las anuales también es de esperarse que existan semillas que no logren germinar hasta que las condiciones adecuadas se den, como en el caso de *S. tuberculata*. Si la proporción de semillas de *F. chloraefolia* que no germina permanece viable en el suelo, estaríamos ante una especie que conjuga dos estrategias que incluyen, por un lado, a una respuesta germinativa rápida en cuanto las condiciones ambientales son adecuadas y, por el otro, al retraso de la germinación, que solo se dará en condiciones selectivas muy específicas. La falta de información sobre estas especies en general y sobre su germinación en particular hace necesario insistir en que se requieren estudios específicos y de mayor duración para probar si hay o no polimorfismo, y si el comportamiento germinativo es o no parte de una historia de vida específica y si estas especies tengan el potencial de generar un banco de semillas en estas condiciones o no.

Una visión global del comportamiento germinativo de las especies consideradas en este estudio deja ver que no hay un patrón común, independientemente de si se trata de especies anuales o perennes. El hecho de que un conjunto de especies riparias, características de los humedales de Cuatrociénegas, que son además muy eficaces como colonizadoras de microambientes discretos presenten patrones de germinación diferentes, permite ver que el comportamiento observado no representa solamente una respuesta inmediata a estos ambientes recién creados por el desequilibrio hídrico, si no que está determinado por la historia de la especie en general y de las poblaciones locales en particular.

Las cinco especies analizadas son buenas colonizadoras en el sentido de que logran ocupar exitosamente los sitios que resultan de la desecación progresiva de las diferentes partes del sistema Churince. Tanto *S. ebracteatus* var. *coahuilensis* como *B. maritimus* var. *paludosus* son claramente especies clonales, pero todo parece indicar que la germinación juega un papel muy importante en la primera. La respuesta observada en los experimentos más la presencia de plántulas en la zona afectada por el flujo casi superficial del agua que el río pierde, indica que la rápida respuesta de las semillas de esta especie a condiciones adecuadas para la germinación juega un papel importante en su éxito como colonizadora.

Las cinco especies estudiadas crecen en las tres zonas de las abras y en la región terminal del sistema Churince, y también se encuentran en la planicie en las que éstas habitan, más lejos del río de lo que se esperaría si no se presentaran los efectos de la alteración del sistema hídrico. Por ello, es difícil hablar de sucesión en términos generales en las zonas adyacentes a los cuerpos de agua. Sin embargo, el recambio de especies sí es claro en las abras, donde indudablemente se presenta un proceso de sucesión en el que interviene de forma importante, aunque no única, la germinación de las semillas. Sin embargo, para *B. maritimus* var. *paludosus* es imposible decir que la germinación representa una fuente de individuos nuevos dado que no germinó nunca en condiciones naturales. Su respuesta germinativa en condiciones experimentales nos deja ver que tiene requerimientos más específicos que las otras especies colonizadoras, lo cual probablemente indique que es una especie con eventos germinativos esporádicos pero masivos, y que probablemente las semillas puedan formar un banco de semillas. Estas consideraciones, aunadas a la sustitución de unas especies por otras en las abras, que se hace evidente entre abras de diferentes edades, permite concluir que existe un proceso microsucesional dentro de las abras, cuyo efecto a mayor escala previsiblemente se expandirá fuera de ellas sólo mientras las condiciones de humedad edáfica que acompañan a su formación prevalezcan. Así, no podemos hablar de un proceso sucesional a nivel ecosistémico, pero sí de un proceso progresivo de colonización de microambientes en los que se está dando una sucesión a una escala mucho menor.

## VI. CONCLUSIONES

- A pesar de que las cinco especies que aquí se estudiaron se encuentran bajo condiciones ambientales semejantes, mostraron diferentes patrones de germinación, lo que se refleja en su frecuencia a lo largo del año, dentro de las abras y en la planicie de la zona de estudio. Esto fue así aun para las especies anuales, que además pertenecen a la misma familia.
- Las cinco especies fueron indiferentes al tratamiento de luz u oscuridad, lo que significa que las semillas no son fotoblasticas y que tienen la capacidad de germinar en cualquier zona de las abras, donde las proporciones de luz varían.
- El agua y la temperatura son los factores más importantes que regulan la germinación de todas las especies. De esta manera es que en 2010 se observó un incremento en la germinación de *S. ebracteatus* var. *coahuilensis*, *F. chloraefolia* y *E. exaltatum*, sobre todo de las semillas de seis meses, después de las fuertes precipitaciones ocasionadas por el huracán Alex.
- *S. ebracteatus* var. *coahuilensis* es una especie perenne que en campo germinó a lo largo del año, frecuentemente también en los meses fríos, y en porcentajes altos. En un ambiente controlado tuvo una probabilidad y una tasa máxima de germinación altas y un tiempo de inicio corto, lo cual junto con su capacidad de clonación (Pisanty *et al.*, en prensa; Gálvez Farías, en prep.) puede explicar su mayor frecuencia en las abras y fuera de ellas. Estas características explican también el hecho de que es una de las especies más abundantes en la zona de estudio en general y en las abras en particular, como lo mostró Pérez y Sosa (2009).
- *B. maritimus* var. *paludosus* es la segunda especie más frecuente en las abras (Pérez y Sosa, 2009; Pisanty *et al.*, en prensa), sin embargo es la especie con el comportamiento de germinación más complejo ya que no observamos germinación en campo. Probablemente esta especie presenta latencia primaria de tipo fisiológica o una latencia secundaria, originada por la salinidad del suelo, sobre la cual es necesario realizar estudios para conocer los procesos que pueden romperla y, al mismo tiempo, saber si

realmente tienen el potencial para formar un banco de semillas, que explicaría junto con su propagación por medio de rizomas, su alta frecuencia en las abras.

- En campo, *F. chloraefolia* no tuvo probabilidades de germinación más altas que *S. ebracteatus* var. *coahuilensis* y en un ambiente controlado no tuvo probabilidades más altas que las dos especies anteriores, pero su tasa máxima de germinación fue la más alta y el tiempo de inicio fue el más corto con respecto a las otras dos especies perennes. Esta característica puede conferirle una ventaja competitiva y a la vez una desventaja en cuanto a su supervivencia si las condiciones posteriores no son óptimas para las plántulas. La temperatura parece ser un factor que regula más notablemente la germinación de esta especie, con respecto al resto.
- Las especies anuales a pesar de formar parte de la misma familia requieren de un rango diferente de condiciones, probablemente presentan una latencia condicional que les permite germinar en cuanto se dan las condiciones favorables para hacerlo, y cada una respondió diferencialmente a la disponibilidad de agua que se presentó durante el huracán Alex.



## LITERATURA CITADA

Aguilar, M. R. y Sala, O. E. 1999. *Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems*. Trends in Ecology and Evolution 14(7): 273-277

Bagstad, K. J; Stromberg, J. C. y Lite, S. J. 2005. *Response of herbaceous riparian plants to rain and flooding on the San Pedro river, Arizona, USA*. Wetlands 25(1): 210-223

Bajji, M.; KineT, J. M. y Lutts, S., 2002. *Osmotic and ionic effects of NaCl on germination, early seedling growth, and ion content of Atriplex halimus (Chenopodiaceae)*. Canadian Journal of Botany 80: 297-304

Baskin, C. C. y Baskin, J. M. 1988. *Germination ecophysiology of herbaceous plant species in a temperate region*. American Journal of Botany 72(2): 286-305

Baskin, C. C. y Baskin J. M. 1998. *Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. Academic Press, Nueva York

Baskin, C. C. y Baskin, J. M. 2003. *When breaking seed dormancy is a problem. Try a move-along experiment*. Native plants, Spring

Baskin, C. C.; Chesson, P. L. y Baskin, J. M. 1993. *Annual seed dormancy cycles in two desert winter annuals*. Journal of Ecology 81(3): 551-556

Baskin, C. C.; Thompson, K. y Baskin, J. M. 2006. *Mistakes in germination ecology and how to avoid them*. Seed Science Research 16: 165-168

Baskin, J. M y Baskin, C. C. 1985. *The annual dormancy cycle in buried weed seeds: A continuum*. Bioscience 35(8): 492-498

Baskin, J. M. y Baskin, C. C. 2004. *A classification system for seed dormancy*. Seed Science Research 14:1-16

Baskin, J. M. y Baskin, C. C. 2008. *Research opinion. Some considerations for adoption of Nikolaeva's formula system into seed dormancy classification*. Seed Science Research 18: 131-137

- Baskin, J. M.; Baskin, C. C. y Spooner, D. M. 1989. *Role of temperature, light and date: seeds were exhumed from soil on germination of four wetland perennials*. Aquatic Botany 35: 387-394
- Bauwe, H. y Chollet, R. 1986. *Kinetic properties of phosphoenolpyruvate carboxylase from C3, C4, and C3-C4 intermediate species of Flaveria (Asteraceae)*. Plant Physiology 82: 695-699
- Bazzaz, F. A. 1996. *Plants in changing environments: linking physiological, population, and community ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, Ucrania
- Beetle, A. A. 1942. *Studies in the genus Scirpus L. IV. The sections Bolboschoenus Palla*. American Journal of Botany **29**(1): 82-88
- Bewley, J. D. y Black, M. 1994. *Seeds physiology of development and germination*, Segunda edición, Plenum press, New York
- Bewley, J. D. 1997. *Seed germination and dormancy*. The Plant Cell 9: 1055-1066
- Bliss, D. y Smith, H. 1985. *Penetration of light into soil and its role in the control of seed germination*. Plant, Cell and Environment 8: 475-483
- Bouwmeester, H. J. y Karssen, C. M. 1993. *Annual changes in dormancy and germination in seeds of Sisymbrium officinale (L.) Scop*. New Phytologist **124**(1):179-191
- Bray, C. M. 1995. Biochemical processes during osmopriming of seeds. En: Kigel y Galili (eds.) *Seed development and germination*, Marcel Dekker, Estados Unidos de América
- Brock, M. A. y Britton, D. L. 1995. The role of seed banks in the revegetation of Australian temporary wetlands. En: Wheeler, B. D., Shaw, S. C., Fojt, W. y Robertson, R. A. (eds.), *Restoration of temperate wetlands*. John Wiley & Sons, Cambridge, Londres
- Brown, A. H. D. y Burdon, J. J. 1987. Mating system and colonizing success in plants. En: Gray, A. J., Crawley, M. J. y Edwards, P. J. (editores). *Colonization, succession and stability*. Symposia of the British Ecological Society, 26, Blackwell Scientific Publications, Oxford
- Browning, J.; Gordon-Gray, K. D. y Smith, S. G. 1995. *Achene structure and taxonomy of North American Bolboschoenus (Cyperaceae)*. Brittonia **47**(4): 433-445

Burrows, C. J. 1989. *Patterns of delayed germination in seeds*. New Zealand Natural Sciences 16: 13-19

Capon, S. J. y Brock, M. A. 2006. *Flooding, soil seed dynamics and vegetation resilience of a hydrologically variable desert floodplain*. Freshwater Biology 51: 206- 223

Carrillo-Angeles, I; Golubov, J; Milligan, B. G. y Mandujano, M. C. 2011. *Spatial distribution pattern of a clonal species: effects of differential production of clonal and sexual offspring*. Evolutionary Ecology 25: 1357-1383

Caudle, C. y Baskin, J. M. 1968. *The germination pattern of three winter annuals*. Bulletin of the Torrey Botanical Club **95**(4): 331-335

Cervantes, M. C. 2002. *Plantas de importancia económica en las zonas áridas y semiáridas de México*, Instituto de Geografía, UNAM, primera edición, México

Clauss, M. J. y Venable, D. L. 2000. *Seed germination in desert annuals: an empirical test of adaptive Bet Hedging*. The American Naturalist **155**(2): 168-186

Clevering, O. A. 1995. *Germination and seedling emergence of Scirpus lacustris L. and Scirpus maritimus L. with special reference to restoration of wetlands*. Aquatic Botany 50: 63-78

Clevering, O. A.; Blom, C. W. P.M. y Van Vierssen, W. 1996. *Growth and morphology of Scirpus lacustris and S. maritimus seedlings as affected by water level and light availability*. Functional Ecology 10: 289-296

Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP). *En el Valle de Cuatrociénegas la Laguna Churince recupera en un 90 % su perímetro regular*, disponible en: <http://entorno.conanp.gob.mx/images/ene107/pdf31/hoy3101.pdf> [Visitado el 31 de Octubre 2008]

Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP). 2008. *El Garabatal. Órgano informativo de la dirección del Área de Protección de Flora y Fauna Cuatrociénegas* Número 22.

Connell, J.H y Slatyer, R.O. 1977. *Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization*. The American Naturalist **111**(982): 1119-1144

- Correll, D. S. y Correll, H. E. 1972. *Aquatic and wetland plants of southwestern United States*. Environmental Protection Agency, Washington, D. C.
- Drincovich, M. F.; Casati, P.; Andreo, C. S.; Chessin, S. J.; Franceschi, V. R.; Edwards, G.E. y Ku, M. S. B. 1998. *Evolution of C4 photosynthesis in Flaveria species. Isoforms of NADP-Malic Enzyme* Plant Physiology 117: 733- 744
- Duan, D.; Liu, X.; Khan, M. A. y Gul, B. 2004. *Effects of salt and water stress on the germination of Chenopodium glaucum seed*. Pakistan Journal of Botany 36(4): 793–800
- Elsley-Quirck, T.; Middleton, B. A. y Proffitt, C. E. 2009. *Seed flotation and germination of salt marsh plants: The effects of stratification, salinity, and/or inundation regime*. Aquatic Botany 91: 40-46
- Espinar, J. L.; García, L. V. y Clemente, L. 2005. *Seed storage conditions change the germination pattern of clonal growth plants in Mediterranean salt marshes*. American Journal of Botany 92(7): 1094-1101
- Espinar, J. L.; García, L. V.; Figuerola, J.; Green A. J. y Clemente; L. 2004. *Helophyte germination in a Mediterranean salt marsh: Gut-passage by ducks changes seed response to salinity*. Journal of Vegetation Science 15: 313-320
- Fenner, M. 1985. *Seed Ecology*, Chapman and Hall, Londres
- Fenner, M. 1987. Seed characteristics in relation to succession. En: Gray, A. J., Crawley, M. J. y Edwards, P. J. (eds.) *Colonization, succession and stability*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, Reino Unido
- Fenner, M. y Thompson, K. 2005. *The ecology of seeds*. Cambridge University Press, New York
- Finch-Savage, W. E. y Leubner-Metzger. 2006. *Seed dormancy and the control of germination*. New Phytologist 171: 501-523
- Fowler, N. 1986. *The role of competition in plant communities in arid and semiarid regions*. Annual Review Ecology, Evolution and Systematics 17:89-110

Gamboa-de Buen, A.; Cruz-Ortega, R.; Martínez-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

González-Elizondo, M. S.; González-Elizondo, M.; Tena-Flores, J. A.; López-Enríquez, I. L.; Reznicek, A. A.; y Diego-Pérez, N. 2007. *Sinopsis de Scirpus s.l. (Cyperaceae) para México*. *Acta Botánica Mexicana* 82: 15-41

González-Zertuche, L.; Orozco-Segovia, A. y Vázquez-Yanes, C. 2000. *El ambiente de la semilla en el suelo: su efecto en la germinación y en la sobrevivencia de la plántula*. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 65: 73-81

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

Granados, D. y López, G. F. 2001. *Ecología de poblaciones vegetales*, Universidad Autónoma de Chapingo, México

Grime, J. P.; Mason, G.; Curtis, A. V.; Rodman, J. y Band, S. R. 1981. *A Comparative study of germination characteristics in a local flora*. *Journal of Ecology* 69(3): 1017-1059

Grubb, P. J. 1987. Some generalizing ideas about colonization and succession in green plants and fungi. En: Gray, A. J., Crawley, M. J. y Edwards, P. J. (editores). *Colonization, succession and stability*. *Symposia of the British Ecological Society*, 26, Blackwell Scientific Publications, Oxford

Gulzar, S. y Khan, M. A. 2001. *Seed germination of a halophytic grass Aeluropus lagopoides*. *Annals of Botany* 87: 319-324

Gurevitch, J.; Fox, G. A. y Scheiner, S. M. 2002. *The ecology of plants*. Sinauer Associates Inc. Publishers, Estados Unidos de América

Gutiérrez, J. R.; Arancio G. y Jaksic, F. M. 2000. *Variation in vegetation and seed bank in a Chilean semi-arid community affected by ENSO 1997*. *Journal of Vegetation Science* 11: 641-648

Gutterman, Y. 1993. *Seed germination in desert plants*. Springer, Alemania

Gutterman, Y. 2000. *Environmental factors and survival strategies of annual plant species in the Neveg Desert, Israel*. Plant Species Biology 15: 113-125

Gutterman, Y. 2002. *Survival strategies of annual desert plants. Adaptations of desert organisms*. Springer, Alemania

Harper, J. L.; Lovell, P. H. y Moore, K. G. 1970. *The shapes and sizes of seeds*. Annual Review of Ecology and Systematics 1:327-356

Harper, J. L. 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, New York

Hendrickson, D. [en línea], disponible en: <http://www.desertfishes.org>, [Visitado el 16 de Mayo 2009]

Henrickson, J. 1983. *A revision of Samolus ebracteatus (sensu lato) (Primulaceae)*. The Southwestern Naturalist **28**(3): 303-314

Hilhorst, H. W. M. 1998. *The regulation of secondary dormancy. The membrane hypothesis revisited*. Seed Science Research 8: 77-90

Holaday, A. S.; Lee, K. W. y Chollet, R. 1984. *C3-C 4 Intermediate species in the genus Flaveria: leaf anatomy, ultrastructure, and the effect of O<sub>2</sub> on the CO<sub>2</sub> compensation concentration*. Planta 160: 25-32

Hroudová, Z.; Zákavský, P.; Ducháček, M. y Marhold, K. 2007. *Taxonomy, distribution and ecology of Bolboschoenus in Europe*. Annales Botanici Fennici 44: 81-102

Hroudová, Z.; Zákavský, P.; Wójcicki, J. J.; Marhold, K. y Jarolímová, V. 2005. *The genus Bolboschoenus (Cyperaceae) in Poland*. Polish Botanical Journal **50**(2): 117-137

Instituto Nacional de Ecología (INE). 1993. Anuario estadístico del estado de Coahuila. México

Instituto Nacional de Ecología (INE). *Análisis de la variación del nivel de los principales cuerpos de agua de Cuatrociénegas*. 2009 disponible en: <http://www.ine.gob.mx/dgioece/emc/4ciénegas.html> [Visitado el 1 de Junio 2009]

Juhren, M; Went, F. W.; Phillips, E. 1956. *Ecology of Desert Plants. IV. Combined field and laboratory work on germination of annuals in the Joshua Tree National Monument, California.* Ecology **37**(2): 318-330

Kigel, J. 1995. Seed germination in arid and semiarid regions. En Kigel, J. y Galili, G. *Seed development and germination.* Marcel Dekker, Estados Unidos de América

León, M. F.; Squeo, F. A.; Gutiérrez, J. L. y Holmgren, M. 2011. *Rapid root extension during water pulses enhances establishment of shrub seedlings in the Atacama Desert.* Journal of Vegetation Science 22: 120-129

Li, X.; Jiang, D.; Li, X. y Liu, Z. 2006. *Germination strategies and patterns of annual species in temperate semiarid region.* Arid Land Research and Management 20:195-207

Mandoli, D. F.; Ford, G. A.; Waldron, L. J.; Nemson, J. A. y Briggs, W. R. 1990. *Some spectral properties of several soil types: implications for photomorphogenesis.* Plant, Cell and Environment 13: 287-294

Mandujano; M. C.; Montaña, C. y Eguiarte, L. E. 1996. *Reproductive ecology and inbreeding depression in Opuntia rastrera (Cactaceae) in the Chihuahuan Desert: Why are sexually derived recruitments so rare?.* American Journal of Botany **83**(1): 63-70

Mandujano, M. C, Montaña, C. Y Rojas-Aréchiga, M. 2005. *Breaking seed dormancy in Opuntia rastrera from the Chihuahuan desert.* Journal of arid environments 62: 15-21

Mandujano, M. C. 2007. La clonalidad y sus efectos en la ecología de poblaciones. En: Eguiarte, L.; Souza, V. y Aguirre, X. (compiladores). *Ecología Molecular*, INE pp.217-244

Martínez-Villegas, J. A. 2009. *Germinación de Sedum oxypetalum H. B. K. (Crassulaceae) en ambientes contrastantes del Ajusco Medio, D. F.* Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México

Mayer, A. M. y Poljakoff-Mayber, A., 1996. *The germination of seeds*, Pergamon Press, Gran Bretaña

- McKown, A. D. y Dengler, N. G. 2007. *Key innovations in the evolution of Kranz anatomy and C4 vein pattern in Flaveria (Asteraceae)*. American Journal of Botany **94**(3): 382-399
- Mitchell, D. S. y Rogers, K. H. 1985. *Seasonality/aseasonality of aquatic macrophytes in southern hemisphere inland waters*. Hydrobiologia 125: 137–150
- Monson, R. K. y Jaeger, C. H. 1991. *Photosynthetic characteristics of C3-C4 intermediate Flaveria floridana (Asteraceae) in natural habitats: evidence of advantages to C3-C4 photosynthesis at high leaf temperatures*. American Journal of Botany **78**(6): 795-800
- Montaña, C. 1992. *The colonization of bare areas in two-phase mosaics of an arid ecosystem*. Journal of Ecology 80: 315-327
- Moravcová, L.; Zákavský, P. y Hroudová, Z. 2002. *Germination response to temperatura and flooding of four Central European species of Bolboschoenus*, Preslia, Praha, 74: 333-343
- Muller, C. H. 1940. *Plant succession in Larrea-Flourensia climax*. Ecology 21(2): 206-212
- Mulroy, T. W. y Rundel, P. W. 1977. *Annual plants: adaptations to desert environments*. Bioscience 27: 109-114
- Murdoch, A. J. y Ellis, R. H. 2000. Dormancy, viability and longevity. En: Fenner, M. (editor). *Seeds the ecology or regeneration in plant communities*, segunda edición, CABI Publishing
- Naiman, R. J.; Décamps, H. y Pollock, M. 1993. *The role of riparian corridors in maintaining regional biodiversity*. Ecological Applications **3**(2): 209-212
- Naiman, R. J. y Décamps, H. 1997. *The ecology of interfaces: riparian zones*. Annual Review of Ecology and Systematics 28: 621-658
- Newman, E. I. 1963. *Factors controlling the germination date of winter annuals*. Journal of ecology **51**(3): 625-638
- Nikolaeva, M. G. 1977. Factors controlling the seed dormancy pattern. En: Khan, A. A. (ed.). *The physiology and biochemistry of seed dormancy*, North Holland, Amsterdam, 51–74



Nikolaeva, M. G. 2004. *Research opinion. On criteria to use in studies of seed evolution*. Seed Science Research 14: 315-320

Noy-Meir, I. 1973. *Desert ecosystems environment and producers*. Annual Review of Ecology and Systematics 4: 25-52

Ocampo, G. 2000. *Flora del Bajío y regiones adyacentes. Primulaceae*. Instituto de Ecología, A. C., Michoacán, fascículo 89

Olvera-Carrillo, Y.; Méndez, I.; Sánchez-Coronado, M. E.; Márquez-Guzmán, J.; Barradas, V. L.; Huante, P. y Orozco-Segovia, A. 2009. *Effect of environmental heterogeneity on field germination of Opuntia tomentosa (Cactaceae, Opuntioideae) seeds*. Journal of Arid Environments 73: 414-420

Orozco-Segovia, A. y Sánchez-Coronado, M. E. 2009. *Functional diversity in seeds and its implications for ecosystem functionality and restoration ecology*. En: Gamboa-de Buen, A.; Orozco-Segovia, A. y Cruz-García, F. (eds.). Functional diversity of plant reproduction. Kerala, India: Research Signpost 195–236.

Orozco-Segovia, A. y Vázquez-Yanes, C. 1992. *Los sentidos de las plantas: la sensibilidad de las semillas a la luz*. Revista Ciencia 43(4): 399-411

Pake, C. E., y Venable, D. L. 1996. *Seed banks in desert annuals: implications for persistence and coexistence in variable environments*. Ecology 77:1427–1435

Pérez y Sosa, M. C. 2009. *Dinámica de la colonización de hundimientos diferenciales (abras) en el Sistema Churince del Valle de Cuatrociénegas, Coahuila*, Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México

Pimienta, E.; Muñoz, A.; Ramírez, B.C. y Méndez, L. 2006. *Desarrollo vegetal*, Universidad de Guadalajara, México

Pinkava, D. J. 1981. *Vegetation and flora of the Bolson of Cuatro Cienegas region, Coahuila. Mexico: III Cactaceae to Compositae*. Boletín de la Sociedad Botánica de México 41: 127-151

Pinkava, D. J. 1984. *Vegetation and flora of the Bolsón of Cuatro Ciénegas region, Coahuila, México: VI. Summary, Endemism and corrected catalogue*. Journal of the Arizona-Nevada Academy of Science 19: 23-47

Pisanty, I; Pérez y Sosa; Gálvez, G. en prensa. *Agriculture, water mismanagement and ecosystem transformations in the Cuatrociénegas Valley in the Chihuahuan Desert, Mexico*.

Platt, W. J. y Connell, J. H. 2003. *Natural disturbances and directional replacement of species*. Ecological Monographs **73**(4): 507-522

Pons, T. L. 2000. Seeds responses to light. En: Fenner, M. *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*. Segunda edición. CABI Publishing

Porter, J. L.; Kingsford, R. T y Brock M. A. 2007. *Seed banks in arid wetlands with contrasting flooding, salinity and turbidity regimes*. Plant Ecology 188: 215-234

Powell, A. M. 1978. *Systematics of Flaveria (Flaveriinae-Asteraceae)*. Annals of Missouri Botanical Garden **65**(2): 590-636

Priestley, D. A.; Cullinan, V. I. y Wolfe, J. 1985. *Differences in seed longevity at the species level*. Plant, Cell and Environment 8: 557-562

Raven, P. H.; Evert, R. F. y Eichhorn, S. E. 2005. *Biology of plants*. Séptima edición. W. H. Freeman and Company Publishers USA pp. 134.

Redolfi, E. R. 2007. *Suelos colapsables*, Facultad de Ciencias Exactas Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina

Regehr, D. L. y Bazzaz, F. A. 1979. *The population dynamics of Erigeron canadensis, a successional winter annual*. The Journal of ecology **67**(3): 923-933

Ren, Yan-Ping; Gu, S.; Jiang, S.; Wang, Yong-Zhou; Zheng, Shu-Xin. 2008. *Influence of light, temperature and salinity on seed germination of Flaveria bidentis (Compositae), a new exotic plant*. Acta Metallurgica Sinica **30**(04) 477-484

Rodríguez. J. M, Souza V. y Arriaga L. 2007. *Effect of the overexploitation of the aquifer of the*

*Hundido Valley and the impact on the ecological reserve of Cuatrociénegas, Coahuila.* Ciencia FIC. Universidad Autónoma de Nuevo León 1: 32-38

Rojas-Aréchiga, M.; Orozco-Segovia, A. y Vázquez-Yanes, C. 1997. *Effect of light on germination of seven species of cacti from the Zapotitlán Valley in Puebla, México.* Journal of Arid Environments 36: 571-578

Rojas-Aréchiga, M.; Batis, A. I. 2001. *Las semillas de cactáceas... ¿forman bancos de semillas en el suelo?* Cactáceas y Suculentas Mexicanas **46**(4): 76-86

Rubio-Casal, A. E.; Castillo, J. M.; Luque, C. J. y Figueroa, M. E. 2003. *Influence of salinity on germination and seeds viability of two primary colonizers of Mediterranean salt pans.* Journal of Arid Environments 53: 145-154

Rumpho, M. E.; Ku, M. S. B.; Cheng, Shu-Hua y Edwards, G. E. 1984. *Photosynthetic characteristics of C3-C4 intermediate Flaveria species. III. Reduction of photorespiration by a limited C4 pathway of photosynthesis in Flaveria ramosissima.* Plant Physiology 75: 993-996

Schupp, E. W. 1995. *Seed-Seedling Conflicts, Habitat Choice, and Patterns of Plant Recruitment,* American Journal of Botany **82**(3): 399-409

Secretaría de la Convención de Ramsar. 2007. *Designación de sitios Ramsar: Marco estratégico y lineamientos para el desarrollo futuro de la lista de humedales de importancia internacional.* Manuales Ramsar para el uso racional de los humedales, tercera edición, volumen 14. Secretaría de la Convención de Ramsar, Gland Suiza.

SEMARNAT. 1999. *Programa de manejo del Área de Protección de flora y fauna Cuatrociénegas,* INE, México

Shreve, F. 1942. *The desert vegetation of North America.* The Botanical Review 8(4): 195-246

Shreve, F. y Wiggins, I. L. 1964. *Vegetation and Flora of the Sonoran Desert.* Volumen I y II. Stanford University Press. Estados Unidos

Silvertown, J. W. 1984. *Phenotypic variety in seed germination behavior: The ontogeny and evolution of somatic polymorphism in seeds.* The American Naturalist **124**(1): 1-16

Silvertown, T. y Charlesworth, D. 2001. *Introduction to plant population biology*, cuarta edición, Blackwell Science, USA

Smith, B. N. y Turner, B. L. 1975. *Distribution of Kranz syndrome among Asteraceae*. American Journal of Botany 62: 541-545

Smith, R. L. 1990. *Ecology and field biology*, Harper Collins, New York

Souza Saldívar, V. 2005. Ecología de comunidades microbianas en las aguas subterráneas de Cuatrociénegas, Coahuila. Universidad Nacional Autónoma de México. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. AE015 México D. F.

Souza, V.; Espinosa–Asuar L.; Escalante, A. E.; Eguiarte, L. E.; Farmer, J.; Forney, L.; Lloret, L.; Rodríguez-Martínez, J. M.; Soberon, X.; Dirzo, R. y Elser, J. J. 2006. *An endangered oasis of aquatic microbial biodiversity in the Chihuahuan desert*. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. **103**(17): 6565-6570

Stearns, S. C. 1976. *Life-History tactics: A review of the ideas*. The Quarterly Review of Biology **51**(1): 3-47

Stromberg, J. C.; Beauchamp, V. B.; Dixon, M. D.; Lite, S. J. y Paradzick, C. 2007. *Importance of low-flow and high-flow characteristics to restoration of riparian vegetation along rivers in arid south-western United States*. Freshwater Biology 52: 651-679

Thompson, K. y Grime, J. P. 1983. *A comparative study of germination responses to diurnally-fluctuating temperatures*. Journal of Applied Ecology 20: 141-156

Thullen, J. S. y Eberts, D. R. 1995. *Effects of the temperature, stratification, scarification, and seed origin on the germination of Scirpus acutus Muhl. seeds for use in constructed wetlands*. Wetlands **15**(3): 298-304

Tielbörger, K. y Prasse, R. 2009. *Do seeds sense each other? Testing for density-dependent germination in desert perennial plants*. Oikos 118:792-800

Tilman, D. 1988. *Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities*, Princeton, New Jersey, USA, pp. 212- 222

- Vasek, F. C. y Lund, L. J. 1980. *Soil characteristics associated with a primary plant succession on a Mojave Desert dry lake*. Ecology 61(5): 1013-1018
- Vázquez-Yanes, C. y Orozco-Segovia, A. 1990. *Ecological significance of light controlled seed germination in two contrasting tropical habitats*. Oecología 83: 171-175
- Vázquez-Yanes, C. y Orozco-Segovia, A. 1992. *Effects of litter from a tropical rainforest on tree seed germination and establishment under controlled conditions*. Tree Physiology 11:391-400
- Vázquez-Yanes, C. y Orozco-Segovia, A. 1993. *Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest*. Annual Review of Ecology and Systematics 24: 69-87
- Vázquez-Yanez, C.; Orozco, A.; Rojas, M.; Sánchez, M. E.; Cervantes, V. 1997. *La reproducción de las plantas: semillas y meristemos*, La ciencia para todos, México
- Vázquez-Yanes, C. y Smith, H. 1982. *Phytochrome control of seed germination in the tropical rain forest pioneer trees Cecropia obtusifolia and Piper auritum and its ecological significance*. New Phytologist 92: 447-485
- Vega, E. V. 2000. *Ecología, arcos de vegetación y sistemas completos ¿incipiente ménage a trois?*. Ciencias, número 059, Universidad Nacional Autónoma de México, México 24-31
- Vega, E. y Montaña, C. 2004. *Spatio-temporal variation in the demography of a buch grass in patchy semiarid environment*. Plant Ecology 175: 107-120
- Venable, D. L. 2007. *Bet Hedging in a guild of desert annuals*. Ecology **88**(5): 1086-1090
- Villarreal-Quintanilla, J. Á. 2001. Gentianaceae. En: Sosa, V. y Gómez-Pompa, A. (eds.). *Flora de Veracruz* 121: 1-67.
- Villareal-Quintanilla, J. Á. y Encina-Domínguez, J. A. 2005. *Plantas vasculares endémicas de Coahuila y algunas áreas adyacentes, México*. Acta Botánica Mexicana 70: 1-46
- Vleeshouwers, L. M.; Bouwmeester, H. J.; Karssen, C. M. 1995. *Redefining seed dormancy: an attempt to integrate physiology and ecology*. The Journal of Ecology **83**(6): 1031-1037

Went, F. W. 1948. *Ecology of desert plants. I. Observations on germination in Joshua Tree National Monument, California*. Ecology. 29: 242-253

Went, F. W. 1949. *Ecology of Desert Plants. II. The effect of rain and temperature on germination and growth*. ecology **30**(1): 1-13

Williams, J. E. 1982. *A new species of Sabatia (Gentianaceae) from the Chihuahuan Desert*. The Southwestern Naturalist **27**(4): 379-382

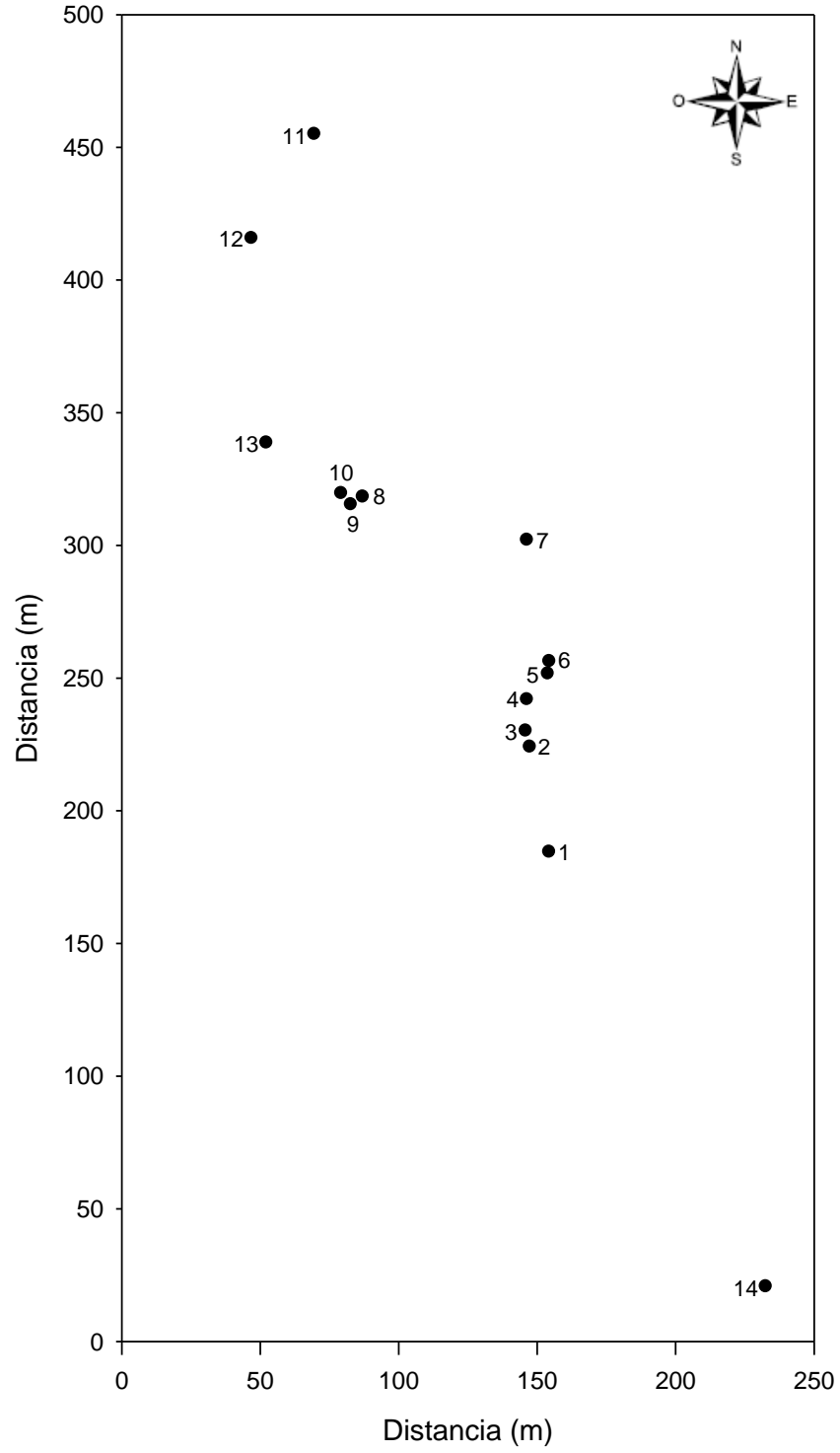
Wolley, J. T. y Stoller, E. W. 1978. *Light penetration and light-induced seed germination in Soil*. Plant Physiology 61: 597-600

Xiao, C.; Xing, W.; Liu, G. 2010. *Seed germination of 14 wetland species in response to duration of cold-wet stratification and outdoor burial depth*. Aquatic biology 11: 169-177

Živković, S.; Dević, M.; Filipović, B.; Giba, Z. y Grubišić, D. 2007. *Effect of NaCl on seed germination in some Centaurium Hill species (Gentianaceae)*. Archives of Biological Sciences, Belgrade **59**(3): 227-231

# ANEXO I

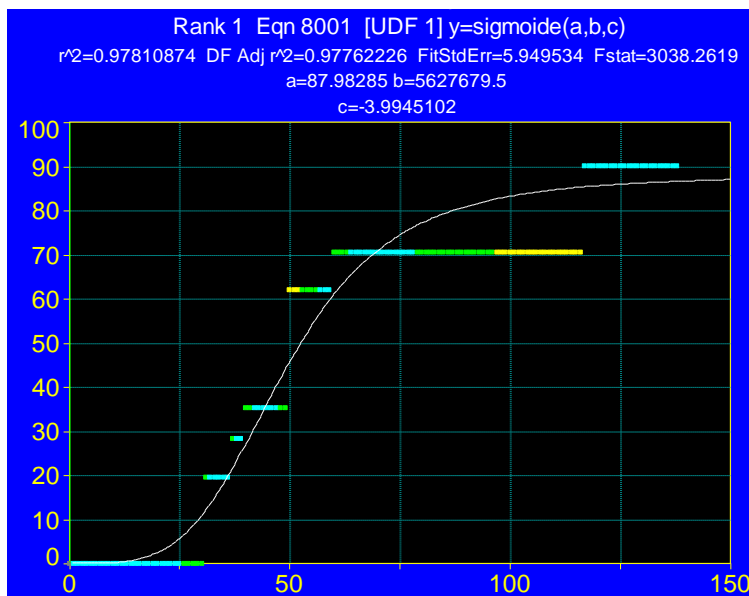
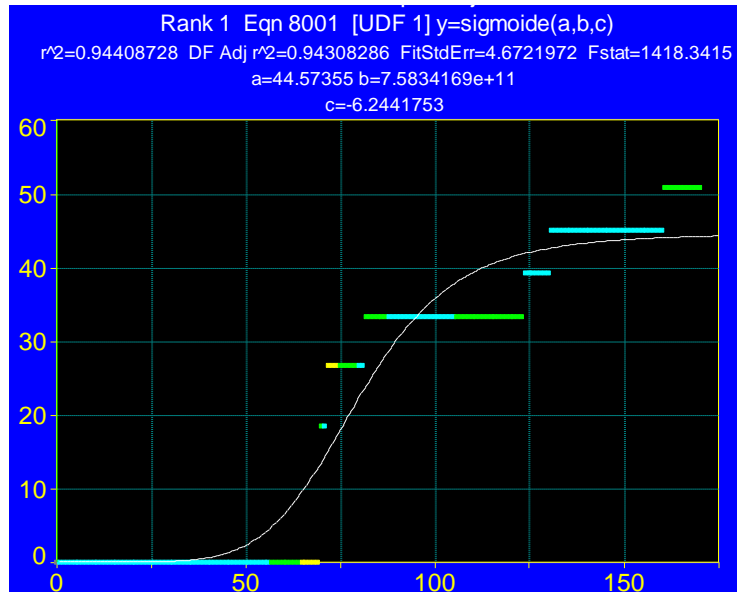
Mapa de las 14 abras ubicadas cerca de la Laguna Intermedia



## ANEXO II

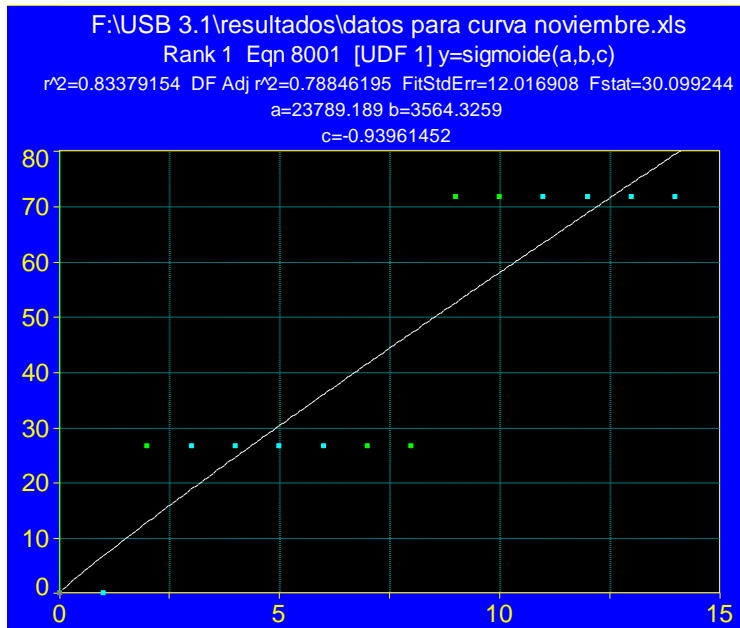
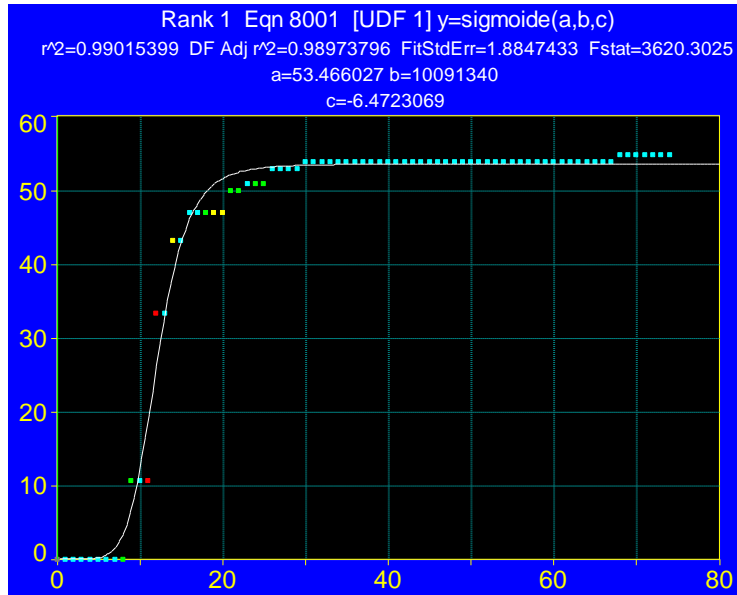
Identificación de los dos grupos de semillas de acuerdo a su respuesta germinativa para las tres especies correspondientes. Gráficas realizadas con el programa Table Curve 2D versión 3.

*B. maritimus* var. *paludosus*

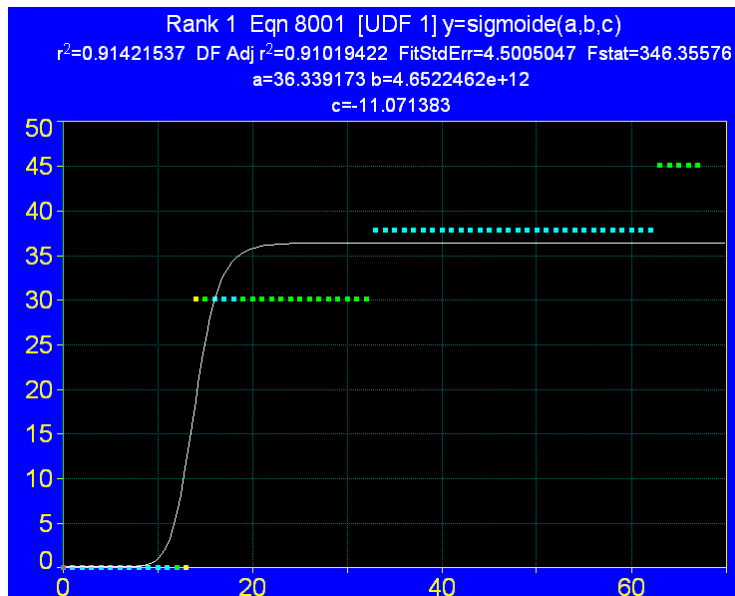
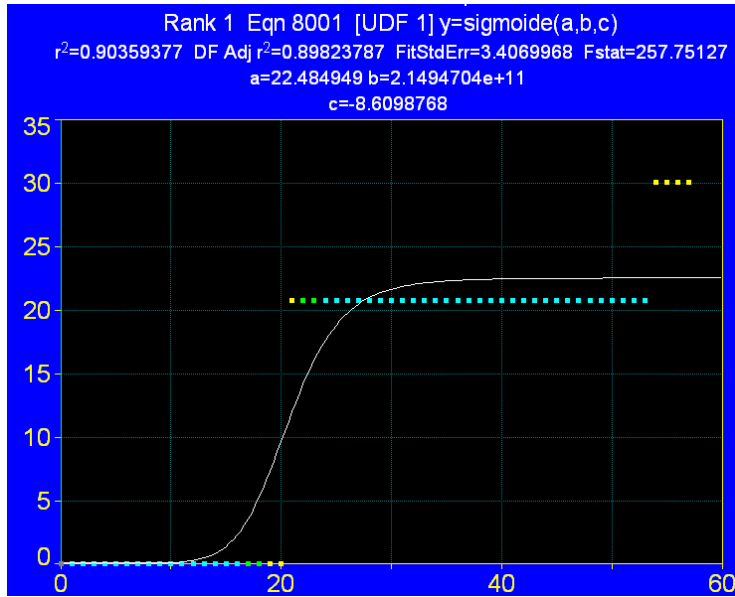




*Eustoma exaltatum*



*Sabatia tuberculata*



### ANEXO III

#### Características físicas de las 14 abras

Número de abra	Especies	Nivel de agua (cm)	Profundidad del abra (cm)	Área
<b>AGOSTO</b>				
1	Bm, Fc, St, Se, Dasyllirion sp. Jaumea sp.	0	78	34.73
2	Se, Sc, ENI (1, 2)	0	28	0.17
3	Fc	0	40	0.06
4	Fc, Sc	0	14	0.11
5	Fc, Se, Sc	0	21	2.03
6	Fc, Se, Sc, Jaumea sp.	1,5	30	2.31
7	Bm, Fc, Se	32	38	0.81
8	Fc, Se, Ee, Sc, Jp, Dasyllirion sp.	0	30	2.31
9	Fc, Se, St, Sc	0	40	0.62
10	Fc, Se, St, Sc, ENI (1,1)	0	28	0.30
11	Fc, Se, Sc, Jaumea sp.	0	32	1.01
12	Fc, Se, Ee, Sc, Jp	5	66	11.56
13	Vacia	0	70	0.10
14	Fc, Se, Sc, Jp, ENI (1, 4)	0	73	15.75
<b>SEPTIEMBRE</b>				
1	Fc, Se, St, Dasyllirion sp.	0	72	36.72
2	Se, Sc, ENI (1,2)	0	24	0.18
3	Fc, Se	0	41	0.05
4	Fc, Se, Jp	0	14	0.11
5	Fc, Se, Jp	0	23	2.42
6	Fc, Se, Sc, Jp	0	30	2.31
7	Bm, Fc, Se, Sc, Jp	0	43	0.88
8	Fc, Se, Sc, Jp, Dasyllirion sp., ENI (2, 1 Y 3)	0	34	2.86
9	Fc, Se, Sc, ENI (1, 1)	0	40	0.93
10	Fc, Se, Sc, ENI (1, 1)	0	29	0.36
11	Fc, Se, Sc, Jp	0	32	1.34
12	Fc, Se, Sc, Jp, Jaumea sp.	5,5	56	11.48
13	Ee, ENI (2, 3 Y 4)	0	67,5	0.12
14	Fc, Se, Sc, ENI (2, 5 y 6)	0	67	18.45
<b>NOVIEMBRE</b>				
1	Fc, Se, Sc, Dasyllirion	0	73	32.96
2	Se, Sc, ENI (1, 2)	0	22	0.15
3	Se	0	42	0.05
4	Fc, Se, Jp	0	14	0.09
5	Se, Sc	0	20	2.16
6	Fc, Se, Sc, Jp	0	34	2.08
7	Bm, Fc	1	38	0.85

8	Fc, Se, Sc, Jp, Dasyllirion sp., ENI (1, 1)	0	34	3.06
9	Fc, Se, Sc	0	45	0.76
10	Fc, Se, Ee, Sc	0	26	0.18
11	Fc, Se, Sc, Jp	0	34	1.46
12	Fc, Se, Ee, Jp	0	38	9.77
13	Bm	3	70	0.10
14	Fc, Se, Sc, ENI (1, 5)	0	63	14.07
<b>ENERO</b>				
1	Bm, Se, Ee, Sc, Jaumea sp., Dasyllirion sp.	0	48	32.79
2	Bm, Se, Sc, Jp	0	21	0.14
3	Fc, Sc, Jp	0	40	0.06
4	Fc, Se, Jp	0	12	0.12
5	Fc, Se, Jp	0	20	1.94
6	Bm, Fc, Se, Jp	0	32	2.59
7	Bm, Se, Jp	7	27	0.93
8	Fc, Sc, Jp, Dasyllirion sp. ENI (1, 1)	0	38	2.96
9	Bm, Fc, St, Sc, Jp, ENI (1,1)	7	30	0.64
10	Fc, Se, St, Ee, Sc	0	44	0.28
11	Bm, Fc, St, Sc, Jp	0	31	1.15
12	Bm, Fc, Se, Sc, Jaumea sp,	4	54	9.60
13	ENI (1, 4)	9	70	0.10
14	Bm, Fc, St, Sc, Jp	0	53	17.77
<b>MARZO</b>				
1	Fc, Se, Sc, Dasyllirion	0	50	36.28
2	Se, Sc, ENI (1, 2)	0	21	0.15
3	Se	0	42	0.05
4	Bm, Fc, Se, Jp	0	15	0.09
5	Fc, Se, Jp	0	21,5	1.75
6	Fc, Se, Jp	0	30	2.31
7	Bm, Fc, Se, Jp, ENI (1, 5)	5	24	0.77
8	Fc, Se, Jp, ENI (1,1)	0	26	2.77
9	Bm, Fc, Se, ENI (1,1)	2	41	1.02
10	Fc, Sc, ENI (1,1)	0	37	0.21
11	Bm, Fc, Se, Sc, Jp	0	30	1.01
12	Fc, Se, Sc, Jp	0	46	8.37
13	ENI (1, 4)	6	70	0.09
14	Fc, Se, Sc, Acacia sp. ENI (1, 4 y 5)	0	60	17.62
<b>MAYO</b>				
1	Fc, Se, Ee, Sc, Dasyllirion sp., Jaumea sp., ENI (1,3)	0	85	36.72
2	Se, Sc, ENI (1, 2)	0	20	0.17
3	Fc, Se, Sc	0	41	0.07
4	Fc, Se, Ee, Jp, ENI (1, 5)	0	13	0.11

5	Fc, Se, Sc, Jp	0	32	2.33
6	Fc, Se, Sc, Jp	0	42	2.47
7	Bm	0	47	0.81
8	Fc, Se, Ee, Sc, Jp, ENI (1, 1)	0	30	2.38
9	Fc, Se, Ee, Sc, ENI (1, 1)	0	36	1.03
10	Fc, Se, Sc, ENI (1,1)	0	37	0.38
11	Fc, Se, Sc, Jp	0	32	1.00
12	Fc, Se, Ee, Sc, Jp	0	60	9.88
13	ENI (1, 4)	3	70	0.11
14	Fc, Se, St, Sc, Jaumea sp., ENI (2, 4 Y 5)	0	60	18.84
<b>JULIO</b>				
1	Fc, Se, St, Sc, Dasylirion sp., ENI (1, 3)	4	73	37.11
2	Fc, Se, Sc, ENI (1, 2)	0	21	0.18
3	Fc, Se, Sc, ENI (1, 2)	0	40	0.07
4	Fc, Se	0	12	0.10
5	Fc, Se, JP	0	21	1.94
6	Fc, Sc, Jp	0	35	1.27
7	Bm, Fc, Se	9	40	0.82
8	Fc, Se, Sc, Jp, ENI (1, 1)	0	30	2.73
9	Fc, Se, Sc, ENI (1, 1)	6	54	0.74
10	Fc, Se, Sc, ENI (1, 1)	0	48	0.37
11	Fc, Se, Sc, Jp, Jaumea sp.	0	33	1.02
12	Fc, Se, Sc, Jp, Jaumea sp.	0	54	9.37
13	Vacia	12	67	0.13
14	Fc, Se, Sc, Jaumea sp., Acacia sp., ENI (1, 3)	6	70	17.05

Acrónimos: Se, *S. ebracteatus* var. *coahuilensis*; Fc, *F. chloraefolia*; Bm, *B. maritimus* var. *paludosus*; Ee, *E. exaltatum*; St, *S. tuberculata*; Sc, *Sporobolus coahuilensis*; Jp, *Jouvea pilosa*; ENI, especie no identificada. Los números entre paréntesis indican, el número de especies no identificadas en el abra y el número que le corresponde a la especie no identificada (en total son cinco especies no identificadas)