



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO**

---

---

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**Efectos de los factores abióticos sobre la germinación de  
*Flaveria chlorifolia* (Asteraceae) en las abras del Sistema  
Churince del Valle de 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:**

**LIDIA GARCÍA RODRÍGUEZ**



**DIRECTORA DE TESIS:**

**M. en C. IRENE PISANTY BARUCH**

**2014**



Universidad Nacional  
Autónoma de México



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

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

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

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

1. Datos del alumno

García

Rodríguez

Lidia

55 39 80 96 79

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Biología

305165664

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

Dr.

José Alejandro

Zavala

Hurtado

5. Datos del sinodal 3

Dr.

Israel Gustavo

Carrillo

Angeles

6. Datos del sinodal 4

M. en C.

Jorge Arturo

Martínez

Villegas

7. Datos del trabajo escrito

Efectos de los factores abióticos sobre la germinación de *Flaveria chlorifolia* (Asteraceae) en las abras del Sistema Churince del Valle de Cuatrociénegas, Coahuila.

2014

78 p.

A mis padres y a mi abuelo

En esta época de transición, en que tantos vacilan y tantos se desorientan, en que hay timideces peligrosas y desconfianzas injustificadas, se hace más necesario que nunca que vibren voces de aliento y aparezcan ejemplos de firmeza y se levanten banderas irreductibles. Es preciso que la Nación, que con ansiedad comienza a preguntarse ¿A dónde vamos? sin tener una respuesta clara, escuche la afirmación viril y consoladora de los honrados y de los fuertes, que le digan que vamos a donde debemos ir; a la finalidad de la revolución; y que le señalen los senderos más o menos difíciles, pero rectos y seguros, para llegar cuanto antes a esa finalidad, en vez de dejar a medias la obra redentora, asustándose de su grandeza.

México, 5 de Agosto de 1911, Diario Regeneración.

## **Agradecimientos**

A mis padres: todo mi amor y agradecimiento, porque por ellos estoy donde estoy y porque su esfuerzo ha rendido frutos.

A mis hermanos, quienes compartieron conmigo este caminar.

A mis familiares, a mis amigas y amigos, con mucho cariño, porque con ustedes recorrí esta parte de mi camino.

A una gran persona y una gran amiga, a mi asesora, la M. en C. Irene Pisanty Baruch, por aceptarme como su alumna y por su paciencia en estos largos años de trabajo.

A mis sinodales, la Dra. María del Carmen Mandujano, el Dr. Alejandro Zavala Hurtado, el M. en C. Jorge Arturo Martínez Villegas y el Dr. Israel G. Carrillo Angeles, por revisar mi tesis y brindarme sus valiosos comentarios que hicieron más exquisito este trabajo.

Al proyecto PAPIIT IN231811 “Formación, dinámica y colonización de hundimientos diferenciales (abras) en el Valle de Cuatrociénegas, Coahuila” por la beca otorgada para poder concluir mi carrera y este estudio.

A la Dra. Valeria Souza y al proyecto “Conocimiento y Conservación de la biodiversidad del Churince Cuatrociénegas, Coahuila” financiado por la Fundación Carlos Slim, por apoyarme en algunas de las salidas de campo.

A la Sra. Alma Zertuche y al Dr. Dean Henrickson por su hospedaje en el Centro de Investigación Científica de Cuatrociénegas.

A la dirección del ANP, sobre todo a Juan Carlos Ibarra, el subdirector, cuyo apoyo nos permitió trabajar en el Valle de Cuatrociénegas.

Al taller de Ecología Terrestre y Manejo de Recursos Bióticos de la Facultad de Ciencias, por acogerme, y a sus profesores: el Dr. Zenón Cano, el Dr. Víctor López, el M. en C. Iván Castellanos, la Dra. María del Carmen Mandujano, el Dr. Israel G. Carrillo, la M. en C. Irene Pisanty, la Biól. Mónica E. Queijeiro, la M. en C. Sylvia Ruiz, el Dr. Jordan Goluvob, la Biól. Gisela Aguilar y la Biól. Concepción Martínez, por las clases y sus comentarios, que semestre tras semestre fueron enriqueciendo este trabajo.

A la M. en C. Beatriz Zúñiga por permitirme trabajar en el laboratorio de Recursos Naturales y llevar a cabo una parte sustancial de mi estudio.

Al M. en C. Manuel Hernández, por darme acceso al laboratorio de Recursos Naturales.

Un sincero agradecimiento al laboratorio Especializado de Ecología de la Facultad de Ciencias, en donde esta tesis se cristalizó, y muy especialmente a la Dra. Mariana Hernández, al Dr. Pedro Eloy y al Dr. Jaime Zúñiga por orientarme en las cuestiones estadísticas y metodológicas.

Al Biól. Alejandro Molina y a Kari por su valiosa ayuda de último minuto.

Un muy profundo agradecimiento a la Biol. Cynthia Peralta García, quien, desde que empezó esta travesía, me brindó su ayuda incondicionalmente, misma que fue pilar en cada fase de este trabajo.

Al hermoso Valle de Cuatrociénegas, que me inspiró a trabajar allí y que bimestre tras bimestre ofrecía una vista espectacular.

A Cynthis, Paty, Gris, César, Bety, Rafael, Reims (Ramón), Pedro, Benito, Luis, Einye, Karla, Karina, Mariana y Sylvia, porque además de ayudarme en el campo, fueron una excelente compañía, dándole un toque especial a cada salida.

A Mariana Rodríguez y Jazmín Sánchez, quienes me compartieron parte de sus datos para compararlos con los míos.

Finalmente, no puedo menos que agradecer a quienes con su trabajo han financiado mi educación y mi estancia en la Universidad Nacional Autónoma de México, las y los mexicanos.

# Índice

<b>RESUMEN .....</b>	<b>1</b>
<b>ABSTRACT .....</b>	<b>2</b>
<b>I. INTRODUCCIÓN.....</b>	<b>4</b>
1.1 Ambientes áridos.....	4
1.2 Humedales .....	5
1.3 Problemática de la región.....	6
1.4 Formación de las abras (hundidos, hundimientos diferenciales).....	7
1.5 Colonización.....	8
1.5.1 Germinación.....	11
1.5.2 Factores que afectan la germinación.....	13
1.6 Colonización de las abras en el sistema Churince.....	16
<b>II. OBJETIVOS E HIPÓTESIS .....</b>	<b>18</b>
Objetivo principal.....	18
Objetivos particulares.....	18
Hipótesis y predicciones.....	18
<b>III. MÉTODOS .....</b>	<b>19</b>
3.1 Sitio de estudio.....	19
3.1.1 Sistema Churince .....	21
3.2 Especie de estudio .....	22
3.3 Selección de abras.....	22
3.4 Determinación de los factores abióticos de las abras .....	23
3.5 Germinación de las semillas en el campo.....	24
3.6 Germinación de las semillas recuperadas .....	26
3.7 Análisis estadísticos .....	27

<b>IV. RESULTADOS .....</b>	<b>29</b>
4.1 Porcentaje final de germinación .....	29
4.2 Tasa máxima de germinación.....	34
4.3 Factores abióticos de las abras .....	39
4.4. Relación de los factores abióticos con la germinación.....	43
4.4.1 Porcentaje final de germinación.....	43
4.4.2 Tasa máxima de germinación .....	47
<b>V. DISCUSIÓN .....</b>	<b>50</b>
5.1 Germinación de <i>Flaveria chlorifolia</i> .....	50
5.1.1 Priming natural .....	50
5.1.2 Porcentaje y tasa máxima de germinación.....	51
5.2 Factores abióticos .....	55
5.3 <i>Flaveria chlorifolia</i> en las abras del Sistema Churince.....	56
<b>VI. CONCLUSIONES .....</b>	<b>58</b>
<b>LITERATURA CITADA .....</b>	<b>59</b>
<b>APÉNDICE 1 .....</b>	<b>68</b>
<b>APÉNDICE 2 .....</b>	<b>69</b>
<b>APÉNDICE 3 .....</b>	<b>70</b>
<b>APÉNDICE 4 .....</b>	<b>71</b>



## RESUMEN

García-Rodríguez, L. 2014. Efectos de los factores abióticos sobre la germinación de *Flaveria chlorifolia* (Asteraceae) en las abras del Sistema Churince del Valle de Cuatrociénegas, Coahuila. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.

En el sistema Churince, uno de los cinco sistemas de humedales del Valle de Cuatrociénegas, se ha presentado una acelerada producción de hundimientos diferenciales, o abras, asociada a la pérdida de agua del sistema. Las abras son microambientes húmedos y sombreados, contrario a las condiciones áridas y salinas que las circundan. Éstas son ocupadas progresivamente por un número reducido de especies riparias. *Flaveria chlorifolia* (Asteraceae) es una de las tres especies más frecuentes en este proceso de ocupación. En este trabajo se investigó la relación de la luz, la temperatura, la humedad relativa, el pH y el tamaño de las abras sobre la germinación de esta especie en dos sitios del Sistema Churince. También se exploró el posible endurecimiento natural de las semillas y sus efectos sobre la germinación de esta especie.

Se evaluaron el porcentaje final de germinación y la tasa máxima de germinación entre: (1) sitios, la laguna Churince y los Güeros; (2) las semillas que estuvieron en el campo (en condiciones naturales), las semillas recuperadas (aquellas que no germinaron en el campo y que fueron puestas en una cámara de germinación) y las semillas control (que nunca estuvieron en condiciones naturales pero también se colocaron en una cámara de germinación); (3) las épocas fría y cálida; (4) los diferentes bimestres de recuperación de las semillas (2, 4, 6, 8, 10 y 12 meses). El porcentaje de germinación final fue de 44.24%. La germinación en la laguna Churince ( $40.71\% \pm 2.6$ ) fue menor que en los Güeros ( $52.41 \pm 3.44$ ). La germinación en el campo en los dos sitios fue extremadamente baja ( $< 10\%$ ) y mucho menor que la observada en las semillas recuperadas ( $71\% \pm 3.52$  e.e.) y las control ( $67.1\% \pm 3.38$ ). Las semillas recuperadas ( $76.68 \pm 6.67\%$ /día) de la laguna Churince germinaron más rápido que las semillas control ( $52.02 \pm 5\%$ /día), no así las semillas recuperadas ( $64.68 \pm 3\%$ /día) de los Güeros, que germinaron a una velocidad similar que las semillas control ( $54.17 \pm$

9.44%/día). Asimismo, las semillas recuperadas en la época cálida ( $65.38 \pm 5.55\%/día$ ) germinaron a menor velocidad que en la época fría ( $91.9 \pm 8.23\%/día$ ), éstas, a su vez, germinaron a mayor velocidad que las semillas control en la época cálida ( $59.25 \pm 3.86\%/día$ ) y que la época fría ( $57.05 \pm 4.93\%/día$ ). Finalmente, las semillas recuperadas de 4 meses ( $54.17 \pm 9.44\%/día$ ; mayo 2010) germinaron a menor velocidad que las recuperadas de 10 meses ( $98.9 \pm 10.87\%/día$ ; noviembre 2010), que a su vez germinaron más rápido que las semillas control de 4 ( $57.01 \pm 3.57\%/día$ ), 8 ( $51.3 \pm 7.67\%/día$ ) y 10 meses ( $54.7 \pm 6.96\%/día$ ).

Los parámetros físicos de las abras entre los sitios no difirieron. *F. chlorifolia* alcanzó mayores porcentajes de germinación cuando hubo menor incidencia de luz y mayor humedad relativa en las abras, y germinó más rápido en ambientes controlados conforme más tiempo permaneció en el campo. Se discute el papel de la humedad, la disponibilidad de agua, la incidencia de luz y la temperatura como factores relevantes para la germinación de la especie. También se exploró el posible endurecimiento natural de las semillas y sus efectos sobre la germinación de esta especie.

García-Rodríguez, L. 2014. Efectos de los factores abióticos sobre la germinación de *Flaveria chlorifolia* (Asteraceae) en las abras del Sistema Churince del Valle de Cuatrociénegas, Coahuila. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.

## ABSTRACT

The Churince system, one of the five wetland systems from *Cuatrociénegas Valley*, has been undergoing a rapid formation of differential subsidence, called abras, which are associated with the low water availability in this system. Abras are moist and shaded microsites, unlike the dry and salty conditions that surround them. These microsites are progressively occupied by a reduced number of riparian species. *Flaveria chlorifolia* (Asteraceae) is one of the most frequent species in the colonization process. In this study I evaluated the light, relative

moisture, pH, and size of the abras between two different sites and the effect of these factors on germination for this specie.

The final germination percentage and the maximum rate of germination were evaluated between: (1) two different sites, the *Laguna Churince* lagoon and the *Güeros*; (2) seeds that were buried in natural conditions, exhumed seeds (those that did not germinate in natural conditions and were subsequently placed in a germination chamber) and control seeds (those that never were in natural conditions); (3) the cold and warm seasons; and (4) six different times of exhumation (2, 4, 6, 8, 10 and 12 months). Total germination was 44.24%. Final germination in *Laguna Churince* ( $40.71 \% \pm 2.6$ ) was less than in *los Güeros* ( $52.41 \pm 3.44$ ). The germination was extremely low in both sites ( $< 10\%$ ) and far lower than exhumed ( $71\% \pm 3.52$  e.e.) and control seeds ( $67.1\% \pm 3.38$ ). In *Laguna Churince* exhumed seeds ( $76.68 \pm 6.67 \%/day$ ) germinated faster than control seeds ( $52.02 \pm 5\%/day$ ), while in *los Güeros* those that were exhumed ( $64.68 \pm 3\%/day$ ) germinated as fast as the control seeds ( $54.17 \pm 9.44\%/day$ ). In addition, seeds that were exhumed in the warm season ( $65.38 \pm 5.55\%/day$ ) had a germinated slower than those exhumed in the cold season ( $91.9 \pm 8.23\%/day$ ). Furthermore exhumed seeds germinated faster than control seeds in both seasons (warm  $59.25 \pm 3.86\%/day$ , and cold  $57.05 \pm 4.93\%/day$ ). Finally, recuperated seeds of ten months ( $98.9 \pm 10.87\%/day$ ), germinated faster than exhumed seeds of four months ( $54.17 \pm 9.44\%/day$ ) and control seeds of four ( $57.01 \pm 3.57\%/day$ ), eight ( $51.3 \pm 7.67\%/day$ ) and ten months ( $54.7 \pm 6.96\%/day$ ).

There were no differences between sites in relation to environmental factors. *F. chlorifolia* reached its highest germination percentages when *abras* had low light intensity and highest moisture. In exhumed seeds there was a relation between the time the stayed buried and the germination time (the germination time was faster, when they stayed buried for more time). Finally, I discuss the effects that certain environmental factors and natural priming on seed germination.

# I. INTRODUCCIÓN

## 1.1 Ambientes áridos

Los ecosistemas áridos se caracterizan principalmente por tener bajas precipitaciones y temperaturas extremas, que van de muy elevadas en verano a muy bajas en invierno (Cloudsley-Thompson, 1979; Chesson *et al.*, 2004). La precipitación no es solo baja, si no muy impredecible y esporádica (Polis, 1991). Los suelos de estas regiones suelen retener muy poca agua y ser muy pobres en nutrientes, y los niveles altos de salinidad son muy frecuentes. La cobertura vegetal en estos ambientes es discontinua y usualmente menor al 60%. Cuando se forman parches de vegetación hay un incremento en la productividad y la diversidad de estos sitios, que se distribuyen discontinuamente (Aguilar y Sala, 1999).

En las regiones áridas de México las precipitaciones medias anuales oscilan entre los 100 mm y los 500 mm (González Medrano, 2012), por lo que el agua es el factor más limitante de muchos procesos biológicos en este tipo de ambientes (Reynolds *et al.*, 2000). El tiempo e intensidad de las precipitaciones determinan en gran medida el establecimiento de las poblaciones y las comunidades vegetales, así como su dinámica (Vitt, 1991). Las plantas características de los desiertos cuentan con adaptaciones que les permiten enfrentar la escasez de agua y nutrientes en los suelos, e incrementar las probabilidades de encontrar y ocupar micrositos adecuados donde pueden germinar y establecerse. Los suelos salinos, frecuentes en los ambientes áridos, ejercen una fuerte presión para las plantas (Munns, 2002). Así, algunas especies, aunque no alcanzan altos porcentajes de germinación, sí germinan de manera más rápida, permitiendo el rápido establecimiento de las especies (Gutterman, 1994).

Las adaptaciones incluyen diferentes estrategias en la asignación de energía hacia el crecimiento de las partes aéreas y las subterráneas y a la reproducción, así como posibilidades de aumentar o disminuir la distancia de dispersión (Pueyo *et al.*, 2008). Las plantas de las zonas áridas deben enfrentar bajas tasas de descomposición de la materia orgánica y de reciclaje de los nutrientes, y una productividad primaria igualmente baja. La cantidad de

nutrientes, como el nitrógeno, el fósforo, el potasio, entre otros, afectan la germinación (Venterik *et al.*, 2002). En un experimento controlado, al aumentar la concentración de nitrato de amonio, el porcentaje de germinación y la radícula de las plántulas, de diferentes especies cultivables, decreció (Irmaileh, 1994). Además, el alto grado de variabilidad espacial y temporal de las precipitaciones, representa una fuerte presión selectiva para las especies que viven en ellos (Hartley *et al.*, 2007).

## **1.2 Humedales**

Los humedales, como marismas, pantanos y ciénegas, son ecosistemas que se forman cuando la acumulación de agua satura los suelos, generándose condiciones que permiten el establecimiento de plantas que pueden desarrollarse en sitios inundables (Keddy, 2004).

Los humedales son, en general, muy productivos. Esta propiedad, que se debe al metabolismo microbiano y al de las macrofitas, puede explicarse por el suministro del agua, la deposición de sedimentos con concentraciones relativamente altas de materia orgánica y de nutrientes. Los humedales tienen dos entradas de agua, la primera es de forma superficial por escorrentía y por precipitación. La segunda, que le sucede a la primera, ocurre por la incorporación de agua por vía subterránea a consecuencia de procesos como la infiltración superficial o por zonas hiporreicas en el caso de los ríos, es decir, las zonas donde los sedimentos están saturados bajo o a la orilla de los humedales (Mann y Wetzel, 2000). En ambientes tan áridos como los desiertos, los humedales llegan a ser la única fuente de agua para muchas plantas y animales (Stevens y Metetsky, 2008). Las plantas que los habitan son hidrófilas que además pueden vivir en las condiciones de salinidad y de disponibilidad de nutrientes y de oxígeno características de los diferentes tipos de humedales (Mitsch y Gosselink, 2007).

Las condiciones hidrológicas son extremadamente importantes para el mantenimiento de la estructura y la función de un humedal, y afectan la composición de especies, la riqueza, la productividad primaria, la acumulación orgánica y el ciclo de los nutrientes (Mitsch y Gosselink, 2007). La evapotranspiración, que es el agua que se evapora del suelo y de los cuerpos de agua aunada a la que llega a la atmósfera por la transpiración de las plantas

(Kautz, 2007), tiene una gran influencia sobre la temperatura del agua, su profundidad y su salinidad (Sánchez-Carrillo *et al.*, 2004). Estos factores, a su vez, afectan a la germinación. Las fluctuaciones de agua impactan sobre la germinación de especies halófitas, ya que determinan la ubicación de los bancos de semillas (Britton y Brock, 1994), principalmente de especies anuales (Lek, 1996).

En el Valle de Cuatrociénegas, ubicado en el desierto Chihuense, se encuentra un sistema de humedales de gran importancia ecológica conformado por cinco sistemas de flujo de agua: Churince, Garabatal-Becerra-Río Mezquites, Hundido-Tío Cándido, Santa Tecla y El Anteojo (Minckley, 1969). Los humedales de esta zona pueden ser de tipo ribereño, como el río Mezquites. También se encuentran canales, estanques y lagunas, que pueden ser terminales, como las lagunas Churince y Playitas. Finalmente se encuentran las pozas, que aunque son numerosas y se distribuyen a lo largo del valle, se encuentran especialmente concentradas en las faldas de la Sierra de San Marcos y Pinos, y pueden o no tener un manantial. El número exacto de cuerpos de agua no está bien determinado, entre otras cosas por el carácter intermitente de algunos de ellos. Se han registrado alrededor de 200 pozas (INE, 1999; Wolaver y Diehl, 2010), que presentan una gran variación en cuanto a temperatura, salinidad, química del agua y descarga de agua a escalas espaciales pequeñas (Evans, 2005).

El flujo regional provee a la zona de agua subterránea a través de descargas casi constantes a las pozas de la cuenca de Cuatrociénegas que incluyen a La Becerra, Azul, Escobedo y Churince. Esto sugiere que el sistema de acuíferos sigue un gradiente topográfico que pudo haber vinculado al Río Nazas y al Aguanaval de la Sierra Madre Occidental hasta el Río Bravo a través de la cuenca de Cuatrociénegas y otros cuerpos de agua como la laguna Mayrán (Wolaver *et al.*, 2008).

### **1.3 Problemática de la región**

El valle de Cuatrociénegas fue decretado como Área Natural Protegida (ANP) bajo la modalidad de Área de Protección de Flora y Fauna desde 1994. En 2007 las laderas de las sierras que rodean al valle fueron incorporadas al ANP, que pasó a ser un Área de Protección de Recursos Naturales, con una extensión de

801,000 ha (DOF, 23 de abril de 2008). Esta zona se caracteriza por la presencia de humedales y por una gran cantidad de ambientes y especies, muchas de ellas endémicas (INE, 1999).

La notable biodiversidad que alberga el sitio se ha visto amenazada principalmente por la sobreexplotación del agua subterránea para uso agrícola, siendo la alfalfa el cultivo predominante. El cultivo de alfalfa comenzó a mediados del siglo pasado y ha causado disminuciones en el nivel del agua de decenas de metros en los valles de El Hundido y Ocampo (Wolaver, *et al.*, 2008). Lo cual se explica por el hecho de que históricamente los cuerpos de agua han representado sitios de establecimiento para las civilizaciones humanas que han extraído el líquido para diversos fines, al tiempo que se han beneficiado de los servicios indirectos que provee. De este modo, los humedales del Valle de Cuatrociénegas han jugado un papel muy importante en la historia ecológica y social de esta región (Souza *et al.*, 2004) y las modificaciones antropogénicas han tenido consecuencias sobre ambos aspectos.

Otros factores que han amenazado a los ecosistemas presentes en el ANP de Cuatrociénegas son el sobrepastoreo y el turismo. El ganado pasta y utiliza los cuerpos de agua libremente, afectándolos y alterando profundamente a la vegetación (CONABIO, 2011). Adicionalmente, causa colapsos en los bordes de estos cuerpos. El turismo se desarrolló como una alternativa económica al cerrarse las actividades que se realizaban dentro de lo que ahora es el ANP, como lo fue la extracción de yeso de las dunas. Al crecer de manera descontrolada fue necesaria la intervención de la autoridad ambiental que, entre otras cosas, ha mantenido clausurados la laguna terminal conocida como Playitas y la poza de la Becerra, que fungían como balnearios privados (Coronado, 2010). Igualmente, se ha prohibido el uso con fines recreativos de la poza Churince, de propiedad y manejo ejidal.

#### **1.4 Formación de las abras (hundidos, hundimientos diferenciales)**

Los hundimientos diferenciales, también conocidos como abras o hundidos, son colapsos del sedimento superficial (DFC, 2010), originados por procesos físicos que actúan después del depósito del mismo. Su formación se atribuye a procesos de subsidencia, ya que al descender el nivel de agua de los acuíferos quedan

espacios entre sedimentos antes ocupados por agua, lo que provoca la disolución de sales que a su vez causa una pérdida de cohesión y desestabilización del suelo, que colapsa formando estas estructuras (Souza *et al.*, 2006; Rodríguez *et al.*, 2007). Estos hundimientos, cuyas dimensiones son muy variables, pueden resultar de la formación de cauces alternativos cuando los cauces naturales se ven obstruidos de alguna manera, o cuando por alguna causa natural o antropogénica se estancan (INE, 1999). La formación de abras causada por la desestabilización del sistema hídrico subterráneo. La acelerada apertura de abras a partir de 2004 fue una de las primeras señales de los cambios que ha venido presentando el sistema Churince y que han llevado a la desecación de la laguna Grande y de una parte del río Churince, así como a la pérdida de agua en el resto del sistema (Souza *et al.*, 2006, Rodríguez *et al.*, 2007; Pisanty *et al.*, 2013).

En el Sistema Churince las abras de más reciente formación aparecieron a lo largo de la última parte del río del mismo nombre, cerca de la laguna Churince, a una velocidad no reconocida como “normal” por quienes frecuentan la zona, sobre todo por un grupo de investigadores y por algunas de las autoridades ambientales locales (Salvador Contreras, *com. pers.*; Pisanty *et al.*, 2013). Estos hundimientos actualmente son muy abundantes a lo largo de la última parte del río, antes de su desembocadura en la laguna, y se distribuyen casi de manera perpendicular al río. Además, tienen diferentes formas, tamaños y profundidades, y pueden o no tener agua en su interior. Se ha visto que el ir y venir de caballos y burros hacia el río promueve la formación de nuevas abras. El tamaño y la profundidad de estos hundimientos suele aumentar con el paso del tiempo (Mariana Rodríguez *com. pers.*, Jazmín Sánchez *com. pers.*).

## **1.5 Colonización**

La colonización tiene un papel muy importante en la sucesión ecológica, entendiendo a ésta como el cambio más o menos predecible de la composición de especies en un sitio que ha sido perturbado (Young *et al.*, 2001). El cambio es ordenado y predecible sólo a cierta escala, pues también intervienen procesos no predecibles causados, por ejemplo, por estocasticidad ambiental o demográfica que definen en mucho la presencia de una especie y el crecimiento de su población (Bazzaz, 1986). También se puede observar este recambio de especies



en los procesos de regeneración natural que suceden cuando, por ejemplo, por algún motivo se abre un claro en el dosel de la vegetación. Cuando esto sucede, el espacio que se abre tiene características físicas y bióticas que no hay bajo el dosel de las plantas que lo conforman, ya sean arbóreas o herbáceas, de modo que se establecen plantas con requerimientos diferentes, como mayor demanda de luz y nutrientes. Conforme los procesos de colonización y establecimiento permiten la ocupación de los claros por las plantas que se van estableciendo en ellos, las condiciones previas al disturbio que le dio origen se recuperan y el claro desaparece. Los procesos de regeneración pueden ser vistos como eventos microsucesionales (Vandvik, 2004). Las abras presentan ciertas similitudes con los claros que se abren en la vegetación, pues estos sitios también poseen características diferentes a las que se encuentran fuera de ellas, y son colonizadas rápidamente por especies que aprovechan las condiciones específicas que favorecen su establecimiento. No se conoce el efecto de la colonización de estos micrositos a largo plazo, ni sus repercusiones sobre la comunidad vegetal.

Los cambios en la vegetación en los ecosistemas áridos ocurren de manera imprevisible. Ya sea en periodos cortos de tiempo en respuesta a eventos intensos e inusuales, como precipitaciones intensas debidas a eventos atmosféricos extremos, o a los efectos de procesos disruptivos de mayor escala, como el pastoreo o el cambio climático. La lentitud de los procesos en condiciones promedio y la rápida respuesta a eventos intensos pero puntuales hacen difícil el estudio de la dinámica de la vegetación de las zonas áridas (Wiegand y Jeltsch, 2000). Esto, en parte, se debe a las condiciones cambiantes de los desiertos y a la heterogeneidad microambiental que generan. Un ejemplo de ello son los arcos de vegetación correspondientes a las zonas pequeñas (discontinuidades) en las que se infiltra mejor el agua, lo que permite el establecimiento de las plantas (Vega y Montaña, 2004).

El éxito de una especie para colonizar un sitio depende de las características de su ciclo de vida, que incluyen la cantidad, disponibilidad y dispersión de los propágulos sexuales y vegetativos, sus requerimientos de germinación y establecimiento, sus tasas de crecimiento y fecundidad, así como las condiciones físicas y biológicas del sitio a colonizar (Peters *et al.*, 2006). La colonización de un microsito está en función de la disponibilidad de propágulos y

de las características físicas y bióticas (Bazzaz, 1991). De acuerdo al grado de perturbación y a la intensidad de las presiones selectivas de un ambiente se encontrarán diferentes especies en hábitats recién abiertos. Existen varias clasificaciones del tipo de especies que se pueden encontrar en diferentes condiciones. El modelo clásico inicial se debe a MacArthur y Wilson (1967), quienes reconocieron un gradiente entre lo que denominaron como selección  $r$  y selección  $K$ . En el primer extremo se encuentran especies cuyas poblaciones presentan tasas intrínsecas de crecimiento ( $r$ ) altas con ciclos de vida sencillos y cortos, poca acumulación de biomasa y una importante producción de semillas. Por el contrario, la selección  $K$  se reconoce como predominante en ambientes en los que la capacidad de carga ( $K$ ) se ha alcanzado, y las presiones bióticas, especialmente la competencia, predominan. Bajo este tipo de selección, estos autores proponen que se encontrarán plantas con ciclos de vida largos y complejos, en los que dominan especies iteróparas que acumulan grandes cantidades de biomasa, y que se ven sujetas a una constante presión competitiva (Begon *et al.*, 2005). Años después, Grime (1977) diferenció en competitivas (C), tolerantes al estrés (S) y ruderales (R). De acuerdo a este modelo, las plantas se distribuyen en un espacio triangular, en cuyos vértices se encuentran las especies que tienen únicamente características C, S o R. Las especies competitivas son aquellas que se establecen en ambientes poco estresantes y poco perturbados. En cambio, las especies tolerantes a las presiones selectivas se encuentran en ambientes poco perturbados y bajo una alta presión selectiva. Las especies oportunistas experimentan largos periodos de tiempo con recursos ilimitados (Levinton, 1970), y actúan como pioneras sucesionales.

Las características físicas del sitio a colonizar son determinantes para las especies. En los claros que se abren en bosques y selvas la disponibilidad de luz es considerablemente más alta que en los espacios que circundan los claros (Dai, 1996; Gálhidy *et al.*, 2006), y las especies que los colonizan son característicamente heliófitas (Damascos y Rapoport, 2002). Sin embargo, características como los nutrientes y la humedad también se ven incrementados, por ejemplo, los claros en los pastizales se caracterizan por la habilidad de las plantas para tolerar temporalmente ambientes sombreados, ya que, en general, los pastos se encuentran en ambientes de alta irradiación solar (Seidlova *et al.*, 2009). Otras características, como el tamaño de los claros, afectan la composición

vegetal. Bullock *et al* (1995) encontraron que los espacios más pequeños en los pastizales, de los Alpes, y los que tenían la mayor densidad de plántulas eran los primeros en ser ocupados, mientras que los claros más grandes tuvieron las mayores densidades de especies clonales. En ese mismo sitio de estudio, una especie perenne (*Campanula thyrsoides*), tuvo un mayor porcentaje de establecimiento en sitios previamente ocupados (Frei *et al.*, 2012).

### **1.5.1 Germinación**

La germinación tiene un papel crucial en la colonización de micrositos, pues marca la transición entre la semilla y la plántula. La semilla desempeña funciones de renovación, persistencia y dispersión de las poblaciones de plantas (Vázquez-Yanes *et al.*, 1997). Al ser la primer transición en el ciclo de vida de las plantas, la germinación es importante para su adaptación, ya que establece el marco para el posterior desarrollo y la selección natural (Donohue *et al.*, 2010). La germinación comprende tres fases sucesivas: 1) imbibición de la semilla por la absorción de agua, lo que causa que inicien los cambios metabólicos que subyacen a la germinación y que la semilla se hinche rompiendo la cubierta seminal; 2) aumento de la actividad enzimática y 3) la emergencia de la radícula, que es el primer proceso visible de la germinación (Raven *et al.*, 2005; Finch-Savage y Leubner-Metzger, 2006). Las semillas responden de diversas maneras a las más variadas condiciones ambientales y generalmente germinan cuando las condiciones son favorables para el desarrollo de una plántula (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1993). Puede suceder, sin embargo, que las condiciones favorables para la germinación no lo sean para el establecimiento de las plántulas, y esta situación se conoce como conflicto semilla-plántula (*seed-seedling conflict*) (Schupp, 1995; Deng *et al.*, 2009). La germinación implica, entre otras cosas, una sincronía entre las condiciones que guarda la semilla y las condiciones ambientales prevalecientes, lo que resulta en la interrupción de la latencia cuando las semillas la presentan (Mendoza *et al.*, 2010).

Para que la semilla germine se necesita que su estado fisiológico y la madurez del embrión sea adecuado cuando las condiciones ambientales, especialmente la cantidad y la calidad de la luz, la temperatura y la humedad, resulten favorables para que se inicie la diferenciación celular (Araya *et al.*, 2000; Reyes y Rodríguez, 2005). Las condiciones microclimáticas son extremadamente importantes para que la germinación ocurra, por lo que Harper (1977) introdujo el

concepto de “sitio seguro” para referirse a los micrositios en los que una semilla puede encontrar las condiciones adecuadas para germinar y establecerse.

Cuando las semillas no germinan bajo condiciones ambientales idóneas (humedad, temperatura, concentración de oxígeno etc.) es posible suponer que hay algún tipo de latencia (Lambers *et al.*, 1998). Este atributo es una propiedad intrínseca de algunas semillas (Vleeshouwers *et al.*, 1995; Baskin y Baskin, 2004; Thompson y Ooi, 2010), que se caracteriza por un abatimiento del metabolismo que evita que germinen (Finch-Savage y Leubner-Metzger, 2006; Michalczyk, 2006). Así, las semillas pueden eludir la deshidratación del embrión y la muerte de las plántulas recién emergidas, así como mitigar los daños causados por algunos patógenos. Una vez que los impedimentos de la germinación han desaparecido, la germinación puede proceder en un amplio rango de condiciones ambientales (Benech-Arnold *et al.*, 2000). En ambientes de alta humedad, como en los trópicos, muchas especies germinan tan pronto como se dispersan, y de no hacerlo así mueren rápidamente (Vázquez-Yanez y Orozco Segovia, 1993; Leck *et al.*, 2008). Sin embargo, en ambientes que sugieren condiciones limitantes, como las zonas áridas, la germinación de las semillas no siempre ocurre de forma inmediata, y al contrario, las semillas evitan germinar valiéndose de mecanismos como la latencia (Venable y Brown, 1988; Finkelstein, 2008).

Entre las clasificaciones de la latencia que se han realizado destacamos dos, la primera es la sugerida por Nikaloeva (2004), quien diferenció entre la latencia primaria o endógena, la cual se presenta desde el momento de la diseminación de las semillas; y la latencia secundaria o inducida, que ocurre después de la dispersión, cuando las semillas ya están maduras. Así, la latencia secundaria puede sumarse a la latencia primaria o sustituirla (Vázquez-Yanez *et al.*, 1997). La segunda clasificación que enfatizamos es la que corresponde a Baskin y Baskin (2004), quienes arguyen que la latencia no es un estado todo o nada, y que hay un continuo entre el estado latente y el no latente. De acuerdo a estos autores, la latencia puede ser de cinco tipos: a) morfológica, si el embrión no está maduro; b) fisiológica, si el embrión es pequeño y le falta desarrollarse y crecer; c) morfo-fisiológica, si el embrión está poco desarrollado y requiere de algún tratamiento para romper la latencia; d) física, causada por la presencia de una o más capas impermeables en la semilla o el fruto; y e) combinada, si la

cubierta seminal es impermeable al agua y si además, el embrión es fisiológicamente latente.

### **1.5.2 Factores que afectan la germinación**

La germinación está afectada por diversos factores, tanto bióticos como abióticos. Si los impedimentos para que una semilla germine se traducen en la ausencia de humedad, oxigenación, requerimientos de luz y temperatura, se dice que las semillas son quiescentes (Vázquez-Yanez *et al.*, 1997). El agua es un factor determinante para las semillas, por lo que si no es suficiente, es imposible que las semillas inicien los procesos metabólicos que anteceden a la germinación (Bewley y Black, 1994). La disponibilidad de agua para una semilla depende del tipo de hábitat donde se encuentren. En ambientes desérticos el agua resulta ser un factor limitante, no sólo para la germinación, si no para el desempeño de las plantas (Maldonado *et al.*, 2002). El potencial osmótico, así como la permeabilidad de las diferentes capas que envuelven al embrión, también limitan o facilitan la entrada de agua por las semillas (Rolston, 1978; Neil *et al.*, 2003).

La humedad del suelo es importante en el vigor y la viabilidad de la semilla (Barboza y Herrera, 1990). La respuesta de las semillas a la humedad varía en función de su capacidad para absorberla del suelo y de la temporalidad de eventos naturales como incendios, sequías, entre otras causas (Le Fer y Parker, 2005). La temporalidad de la humedad del suelo fue probada en 11 especies, entre nativas y exóticas, en las marismas de San Diego. El porcentaje final de germinación (en cuatro especies) y la velocidad de germinación (en ocho especies) se vieron favorecidos de acuerdo al mes en que aumentaba o disminuía la humedad del suelo (Noe, 2002). De acuerdo a su respuesta a los requerimientos de humedad, las semillas se han clasificado en: recalcitrantes, que son sensibles a la desecación, necesitan una humedad mayor para germinar, y son comunes en los bosques tropicales y en los ambientes acuáticos (An-Jun y Chun-Lin, 2008); y ortodoxas, soportan condiciones altas de desecación cerca del término de su maduración en la planta madre y su germinación puede posponerse por largos periodos de tiempo almacenadas en seco (Rajjou *et al.*, 2012).

Con frecuencia, la temperatura afecta la capacidad y la tasa de germinación (Schwember y Bradford, 2005), pues actúa sobre las enzimas que intervienen en este proceso (Bewley y Black, 1994; Hedden y Kamiya, 1997). Debido a los cambios de temperatura a lo largo del año, las respuestas

germinativas se ven restringidas a ciertos meses del año (Baskin y Baskin, 1980). El rango de temperaturas en el que una semilla germina depende de los requerimientos de la especie, y está asociado a su ciclo de vida. Esta condición afecta tanto a especies perennes (Baskin y Baskin, 1988; Khan y Gulzar, 2003) como a anuales y bienales (Van Tooren y Pons, 1988). Las semillas de especies halófitas, por ejemplo, tienen un mayor porcentaje de germinación bajo temperaturas que oscilan entre los 10 y los 30 °C (Gulzar *et al.*, 2001). Algunas especies requieren de fluctuaciones de temperatura, que a su vez, están relacionadas con las oscilaciones diurnas presentes en el sitio donde habitan. Es el caso de cinco especies de pastos, que en un experimento controlado en un laboratorio de Oxford, germinaron más variando la temperatura entre 5 y 30 °C.

Las semillas presentan diferentes requerimientos de luz para germinar, que incluyen la intensidad, la duración (fotoperiodo) y la calidad de la luz (von Armin y Deng, 1996). Así, encontramos semillas fotoblásticas positivas (requieren luz para germinar), fotoblásticas negativas (la luz inhibe la germinación) e indiferentes (la luz no determina la emergencia del embrión). En ambientes como los desiertos, la luz no limita el establecimiento de las plantas, pero en muchos casos regula la germinación de las especies anuales y perennes (Rojas-Aréchiga y Batis, 2001). Al recibir luz, los fitocromos, un tipo de fotoreceptores, cambian su forma (fotoconversión) de aquella que absorbe la luz roja a una segunda forma con mayor sensibilidad hacia el rojo lejano (Von Armin y Deng, 1996). Para las especies fotoblásticas positivas o negativas, la luz es una señal de las condiciones ambientales.

La salinidad también determina las respuestas germinativas al afectar el potencial osmótico (Brenchley y Probert, 1998). En ambientes hipersalinos las semillas presentes retienen su habilidad para germinar (Khan y Gulzar, 2003), mientras que en otras disminuyen los porcentajes de germinación en estas condiciones (Bahrani y Niknejad-Kazemumpour, 2007). Los requerimientos y la tolerancia a la salinidad en las plantas son determinantes para su distribución en sitios salinos (Martínez *et al.*, 1992). Así, hay especies halófitas, cuyas semillas no pierden su viabilidad al estar en ambientes con altas concentraciones de sales (Khan y Ungar, 1984; Baskin y Baskin, 2001) y especies tolerantes a la salinidad, cuya adecuación no se ve mermada bajo condiciones de salinidad alta (Krauss y Ball, 2013). Cabe aclarar que aún en estos casos, son los adultos los que pueden

desarrollarse y reproducirse en condiciones de alta salinidad más que las semillas. La germinación de las semillas de *Prosopis strombulifera*, cuyo género está caracterizado como tolerante a suelos salinos, se inhibe su germinación a un potencial osmótico de -1.2 MPa (Sosa *et al.*, 2005). Al igual que *Solidago sempervirens*, disminuye su germinación y establecimiento al aumentar las concentraciones de sales (Orava y Drake, 1997).

La variedad de procesos asociados a la germinación es muy amplio en la naturaleza, un ejemplo de ello es el endurecimiento (acondicionamiento o *priming*) natural, que es la condición que le brinda a ciertas semillas, mientras están en el suelo, una ventaja que repercute en la latencia, su viabilidad y su germinación (Bewley y Black, 1994). González-Zertuche *et al.* (2001) definen el endurecimiento natural como un tratamiento basado en la exposición de las semillas a los procesos de hidratación-deseccación que ocurren en el suelo. Así, las semillas de las especies con este tipo de respuesta germinan mejor después de estar expuestas a las variaciones características de las condiciones naturales. Es necesario hacer hincapié en que no todas las especies tienen esta respuesta en condiciones naturales, aunque a veces es posible observarla en condiciones experimentales.

Las consecuencias fisiológicas del endurecimiento de las semillas pueden observarse y cuantificarse como un aumento en la capacidad germinativa, en el vigor de las plántulas y en su éxito de establecimiento (Baskin y Baskin 1980). Mientras están en el suelo, las semillas pueden verse sometidas a una hidratación regulada por las condiciones del suelo y el potencial de agua de las semillas (Bewley y Black, 1994). Los tratamientos de endurecimiento en condiciones de laboratorio promueven la sincronización e incrementan la velocidad de germinación de las semillas, cuyo efecto ha sido probado en especies cultivables principalmente (Nicasio-Arzeta *et al.*, 2011). Si bien este proceso es reconocido por su importancia en la germinación de las semillas y su posterior establecimiento, aún quedan por dilucidar muchos aspectos fisiológicos, metabólicos, bioquímicos y moleculares del endurecimiento de las semillas (Gamboa-de Buen *et al.*, 2006). *Wigandia urens* es una especie donde se ha comprobado el efecto del *priming*, el cual se vio reflejado en una sincronía de la germinación y una mayor emergencia de las plántulas (González-Zertuche, *et al.*, 2001; Gamboa-deBuen *et al.*, 2006).

## 1.6 Colonización de las abras en el sistema Churince

Como se dijo, los ambientes áridos representan para las plantas en general, y para las plántulas en particular, un desafío adicional debido a la baja disponibilidad de agua y a su gran variabilidad temporal y espacial. Incluso en la temporada de lluvias las precipitaciones ocurren como pulsos que suelen afectar a la dinámica de las poblaciones y de las comunidades (Snyder y Tarowski, 2006). Los ambientes ribereños de los humedales de las zonas áridas proporcionan condiciones contrastantes con el resto de las zonas áridas y presentan una flora hidrófila característica. Las abras que se forman en los desiertos son microambientes con características de humedad y temperatura que llegan a ser muy contrastantes con el ambiente que las circunda (Pisanty *et al.*, 2013).

En general, los microambientes que se presentan en las abras favorecen su colonización por ciertas especies características de las riberas de los cuerpos de agua, cuya preferencia por estos hábitats se explica debido a la mayor humedad, y la menor temperatura en verano, y el amortiguamiento contra los cambios drásticos de temperatura en otras épocas del año. Ya que representan refugios contra los fuertes vientos característicos del Valle de Cuatrociénegas, razón por la que representan condiciones más favorables con respecto al resto del área. En un estudio anterior, realizado con las abras de la parte terminal del río Churince, fue posible identificar cuatro grupos de especies colonizadoras de acuerdo a su frecuencia (Pérez y Sosa, 2009) (Cuadro 1). Algunas de estas especies que se asocian a las abras también crecen en la planicie que las circunda (*Flaveria chlorifolia*, *Distichlis spicata* y *Samolus ebracteatus*), mientras que otras, como *Bolboschoenus maritimus* y *Sabatia tuberculata*, sólo se observan asociadas a las abras o a los cuerpos de agua originales (Pérez y Sosa, 2009). La gramínea característica de esta zona, *Distichlis spicata*, se encuentra tanto fuera como dentro de las abras, aunque característicamente forma extensiones de pastizal halófilo cuando no se forman estos hundimientos.

La polémica respecto a que si se debe o no hablar de sucesión en los desiertos no está resuelta. De acuerdo a los estudios que preceden a este trabajo (Pérez y Sosa, 2009; Peralta-García, 2013), se sabe que ha habido un recambio de especies en las abras formadas a partir de la desecación de la laguna



Churince y recientemente en la última parte del río Churince. En el caso particular de las abras y pese al poco tiempo en el que se han estudiado, se puede decir que está ocurriendo un proceso sucesional en estos microambientes. Para dar un panorama más amplio, podría decirse que en las etapas sucesionales tempranas de estos sitios hallamos sólo ciertas especies, algunas de las cuales siguen siendo relativamente abundantes, como *S. ebracteatus* y *F. chlorifolia*. Por el contrario *B. maritimus*, ya es muy escasa en las abras y en los bordes de la laguna Churince. Estas tres especies fueron referidas por Pérez y Sosa (2009) y Peralta-García (2013) como especies oportunistas, que aprovechan las singularidades de las abras al ser las primeras en establecerse. La escasez de agua y de humedad de esta zona podría llevar a estas especies a verse sustituidas por aquellas de mayor biomasa que sean capaces de resistir las condiciones xéricas del desierto.

Cuadro 1. Especies encontradas cerca de la laguna Churince y sus ciclos de vida (Modificado de Pérez y Sosa, 2009; CONANP, 2013).

Espece	Familia	Ciclo de vida	Grupo de frecuencia (Pérez y Sosa 2009)
<i>Samolus ebracteatus</i>	Primulaceae	Perenne	1
<i>Bolboschoenus maritimus</i>	Cyperaceae	Perenne	2
<i>Distichlis spicata</i>	Poaceae	Perenne	2
<i>Flaveria chlorifolia</i>	Asteraceae	Perenne	2
<i>Sporobolus coahuilensis</i>	Poaceae	Perenne	3
<i>Jaumea carnosa</i>	Asteraceae	Perenne	3
<i>Eustoma exaltatum</i>	Gentianaceae	Anual	4
<i>Sabatia tuberculata</i>	Gentianaceae	Anual	4
<i>Prosopis spp</i>	Fabaceae	Perenne	4

Durante 2008-2009, *F. chlorifolia* se encontró entre las cuatro especies más frecuentes dentro de las abras, junto con *S. ebracteatus*, *B. maritimus*, y *D. spicata*. La presencia de *F. chlorifolia* se vio disminuida en los meses más fríos donde sólo se observaron hojas secas (Pérez y Sosa, 2009), pero su carácter perenne le permite recuperar su cobertura al iniciar el período de calor y lluvias. *Flaveria chlorifolia* es una de las especies más frecuentes en las riberas y en las abras, y una de las primeras plantas que las coloniza, por lo que el estudio de su germinación y de los factores que la afectan es relevante para entender la dinámica vegetal en los hundimientos.

## II. OBJETIVOS E HIPÓTESIS

### Objetivo principal

Determinar la relación entre las características abióticas de las abras y la germinación de *Flaveria chlorifolia* en dos sitios del Sistema Churince.

### Objetivos particulares

1. Estimar las características abióticas de las abras y su variación a lo largo del año.
2. Identificar las respuestas germinativas de semillas recién colectadas en el campo y de aquéllas que no habiendo germinado en condiciones naturales fueron colocadas en condiciones controladas (semillas recuperadas).
3. Identificar el efecto de las condiciones abióticas sobre las semillas recuperadas.

### Hipótesis y predicciones

1. La temperatura, la humedad, el pH y la luz de cada abra afectarán diferencialmente a la germinación de *F. chlorifolia*, lo que se reflejará en la germinación de las semillas en condiciones naturales y de las recuperadas.
2. Las condiciones ambientales endurecerán a las semillas (*priming* natural) que permanecieron en el campo pero no germinaron, su germinación se verá facilitada por el endurecimiento, por lo que se espera mejor respuesta en las semillas recuperadas que en las control.

### III. MÉTODOS

#### 3.1 Sitio de estudio

El Valle de Cuatrociénegas (26° 45'00" y 27° 00'00" N; 101°48'49" y 102° 17'53" O), ubicado dentro del desierto Chihuahuense, cuenta con un área de 150 000 km<sup>2</sup> aproximadamente (INE, 2010). Desde el año 2007 está bajo el estatuto de Área de Protección de Recursos Naturales (DOF, 2008). Se encuentra en la parte central del estado de Coahuila, al oeste de la ciudad de Monclova, en el municipio de Cuatrociénegas de Carranza (INE, 1999). El valle está rodeado por las sierras de San Marcos y Pinos al sur, al oeste por la Sierra de la Fragua, al este por las sierras de San Vicente y la Purísima y al norte por la Sierra de la Menchaca y la Sierra de la Madera (Fig. 1). El clima es seco desértico (Bw), con una precipitación anual promedio menor a 200 mm (Dinger *et al.*, 2005; Souza *et al.*, 2006). Las lluvias ocurren entre mayo y octubre (Figuras 2 y 3). Cuenta con suelos de tipo Litosol, Regosol, Xerosol y Zolonchak (CONABIO, 2011). Entre los tipos de vegetación que se encuentran, están el matorral xerófilo, vegetación halófila, pastizal halófilo, vegetación ribereña y vegetación gipsófila (Pinkava, 1984; INE, 1999).

Los humedales de Cuatrociénegas son de mayor importancia dentro del Desierto Chihuahuense. En 1995 fueron declarados sitio RAMSAR por la Convención sobre los Humedales de Importancia Internacional (RAMSAR, 2011) y es considerado un sitio prioritario para la conservación por CONABIO (2009) y el Fondo Mundial para la Naturaleza (WWF, por sus siglas en inglés) por su alto número de endemismos, ya que alberga más de 70 especies endémicas (Souza *et al.*, 2006).

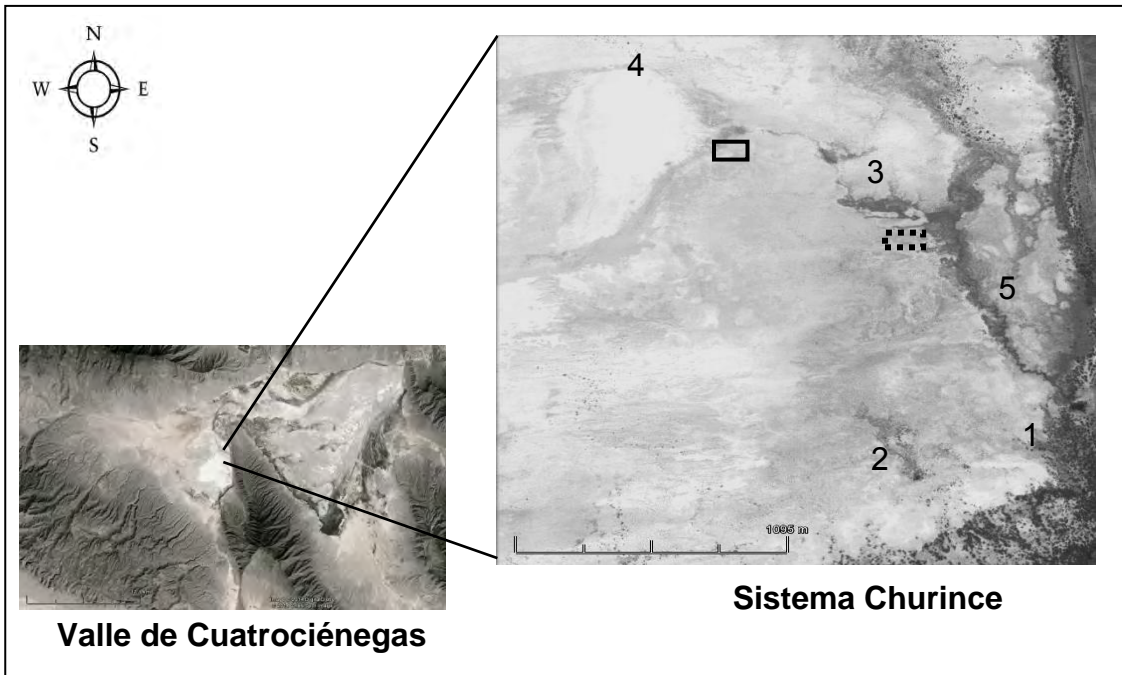


Fig. 1. Ubicación del sitio de estudio. 1) Poza Churince; 2) Poza Bonita; 3) laguna Intermedia; 4) laguna Churince (laguna Grande) y 5) Río Churince. El recuadro punteado representa la laguna Churince y el recuadro continuo los Güeros. Fuente: Google Earth, 2014.

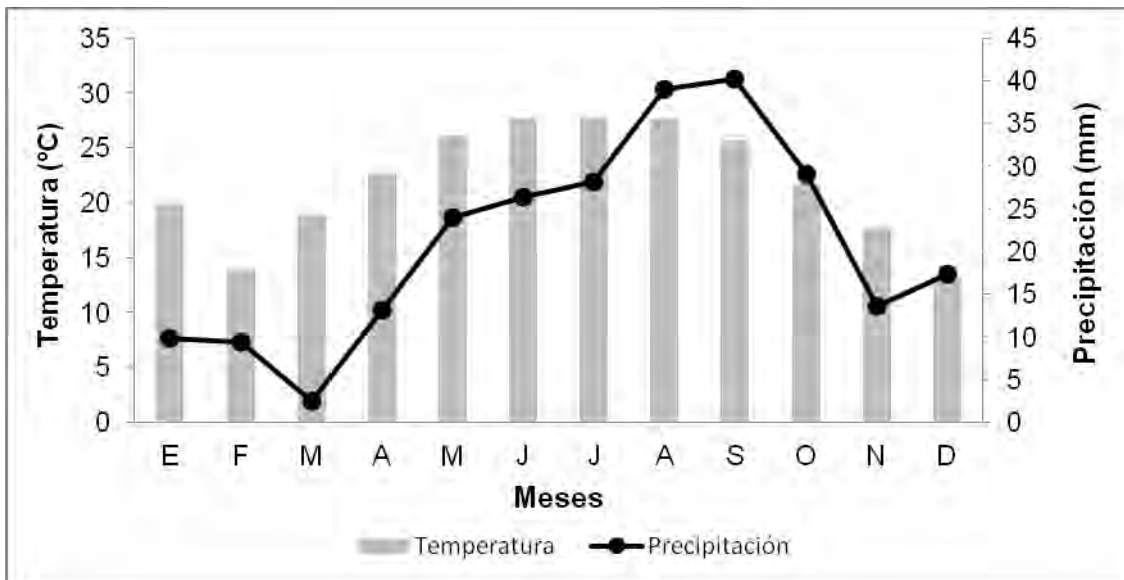


Fig. 2. Climograma correspondiente al año 2011 del municipio de Cuatrociénegas de Carranza. Fuente: Sistema Meteorológico Nacional (SMN) en SEMARNAT, 2012.

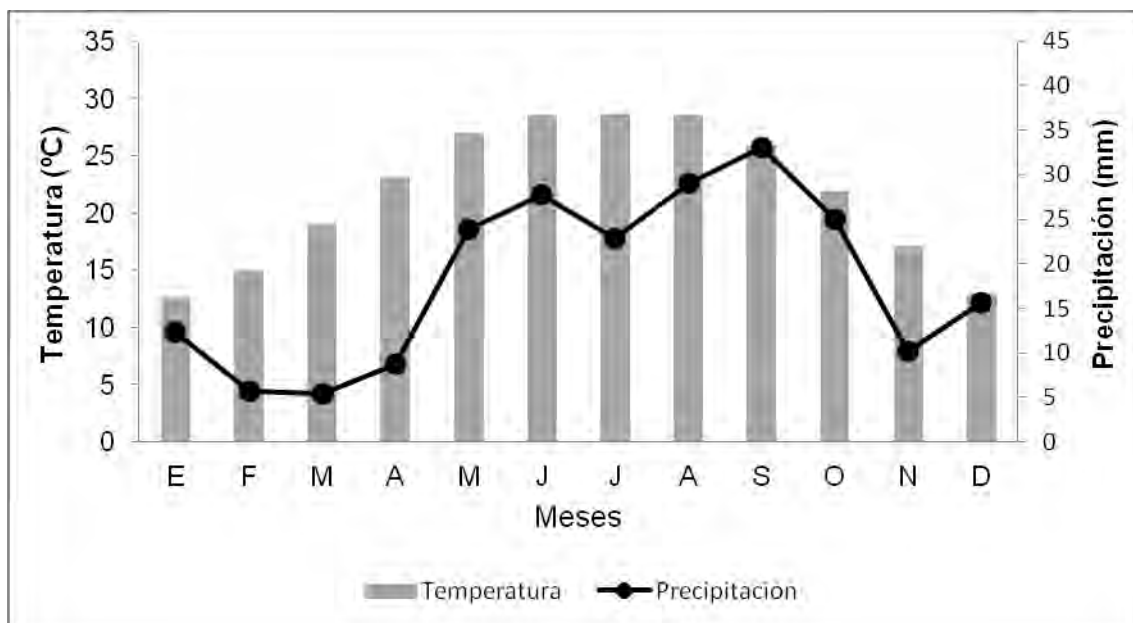


Fig. 3. Climograma promedio para un periodo de 59 años (1951-2010) correspondiente al estado de Coahuila. Fuente: CONAGUA, 2010.

### 3.1.1 Sistema Churince

El Sistema Churince, ubicado al oeste del valle es uno de los cinco sistemas hidrológicos que describe Minckley (1969). Al oeste de este sistema se encuentran las dunas de yeso y está conformado por tres zonas de tipo ribereño (CONANP, 2010), que están conectadas por cuerpos de agua: el manantial (que se encuentra en la Poza Churince), la laguna Intermedia, actualmente de poca profundidad (20 a 60 cm), y la laguna Grande o laguna de desecación (Falcón *et al.*, 2007); las tres zonas se comunican por el río Churince, que es un arroyo de poca profundidad. El sistema presenta un gradiente de pH, temperatura, salinidad y oxígeno disuelto (Rodríguez-Verdugo, 2008; Cerritos *et al.*, 2011). El estudio se realizó en la laguna Intermedia (conocida localmente como los Güeros) y cerca de la laguna Churince (Fig. 1). Ésta última se encontraba seca desde antes del inicio del presente trabajo, a diferencia de los Güeros, que es una laguna intermitente, por lo que el agua es una característica constante.

### 3.2 Especie de estudio

*Flaveria chlorifolia* (Asteraceae) es una herbácea perenne con tallos erectos o decumbentes, de 2 a 3 m de largo, glaucos, usualmente de color morado, hojas opuestas, a veces de color púrpura, decusadas, que miden de 3 a 10 cm de largo y de 1 a 5 cm de amplitud. Inflorescencias de color amarillo, agregadas en un corimbo paniculado. Los aquenios son negros de 2.5 a 3 mm de largo. La floración usualmente es en verano tardío u otoño. Se distribuye en el sur de E.U.A. y en el norte de México y se encuentra en lugares asociados a cuerpos permanentes o efímeros de agua, como pantanos, manantiales, arroyos o en los bordes de las carreteras. (Powell, 1978).

Es una planta con metabolismo intermedio C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub> (Kocacinar *et al.*, 2008). Al igual que otras especies intermedias, presenta fotorrespiración reducida, anatomía Kranz de la hoja más diferenciada que las plantas C<sub>4</sub>, inhibición de la fotosíntesis por O<sub>2</sub> y también se ha documentado la actividad de enzimas propias de la ruta C<sub>4</sub> (Brown *et al.*, 1986; Brown y Hattersley, 1989; Ku, *et al.*, 1991).

### 3.3 Selección de abras

Las abras consideradas en este estudio se encuentran distribuidas alrededor de la parte final del río Churince, en su margen sur y en la zona circundante a la laguna los Güeros (laguna Intermedia) (Fig. 1). Se eligieron un total de 50 abras distribuidas equitativamente en las dos zonas para colocar dentro de ellas las semillas de *F. chlorifolia* (Apéndices 1 y 2).

En los Güeros las abras de formación reciente no fueron tan frecuentes como en la zona terminal del río y los hundimientos se encuentran menos estudiados. Las abras son, en general, más distantes entre sí que cerca de la laguna Churince. Por ello, las 25 abras en este sitio se eligieron a través de un muestreo dirigido que inició en un abra localizada en los 26°50'36.6" N, 102° 08' 16.2" W, a partir de la cual se hizo un recorrido hacia el noroeste, a lo largo del cual se fueron marcando las abras conforme se iban encontrando, hasta sumar las 25. Con base en el mapa elaborado por Pérez y Sosa (2009), con el cual ya se contaba al inicio del presente estudio, en la laguna Churince se escogieron al azar 25 abras para colocar en ellas las semillas de *F. chlorifolia*.

### 3.4 Determinación de los factores abióticos de las abras

En cada abra se midieron, con una cinta métrica, el largo, el ancho, la profundidad y el nivel del agua (altura del agua acumulada). El fondo de las abras es irregular, por lo que se encuentran diferencias en la profundidad dependiendo de en dónde se mida, así, para determinar la profundidad y el nivel del agua se tomó en cuenta la parte más profunda (Fig. 4).

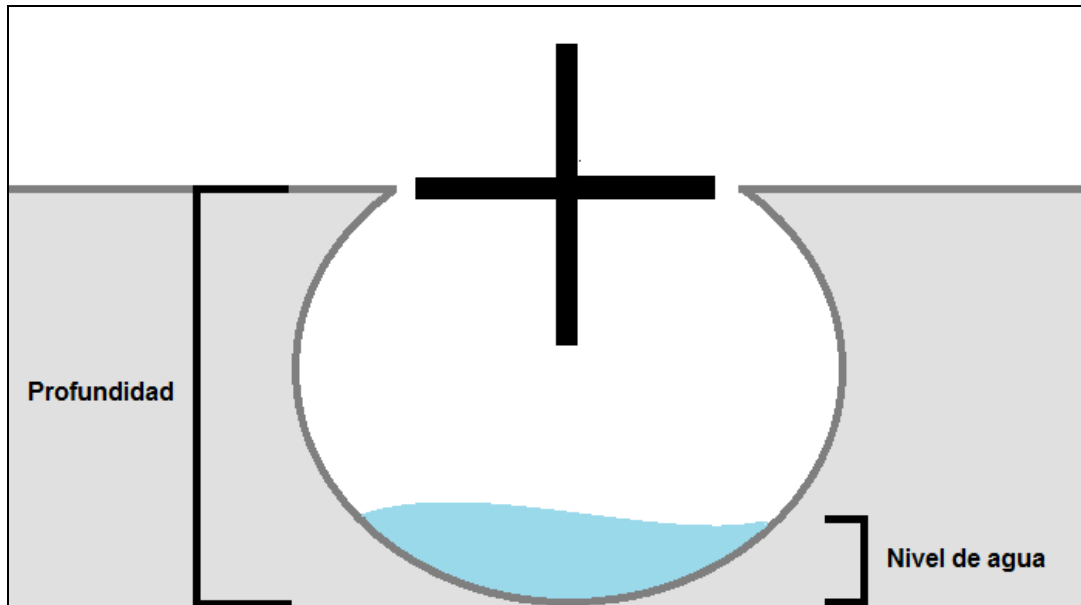


Fig. 4. Representación esquemática de un abra y de la forma en que se tomaron la profundidad (m), el nivel del agua (m), en caso de que éstas la tuvieran, y el área (m<sup>2</sup>), a partir del largo y el ancho de las abras (cruz). Fuente: elaboración propia.

La forma de las abras se aproxima, en la mayoría de los casos, a una elipse, por lo que su área se calculó por medio de la siguiente fórmula:

$$A = \pi * \left[ \left( \frac{\alpha_1}{2} \right) * \left( \frac{\alpha_2}{2} \right) \right]$$

Donde

A= área (m<sup>2</sup>)

$\alpha_1$  = diámetro mayor (m)

$\alpha_2$  = diámetro menor (m)

La medición de los factores abióticos se hizo bimestralmente entre las 8 y las 11 a.m., la decisión obedeció a que durante las mañanas era más factible estar en el valle. El pH y el porcentaje de humedad relativa del suelo (en el interior

de las abras) se midieron con un medidor de pH y humedad relativa (Kelway Soil Tester). La temperatura y la incidencia de luz (luxes) se registraron de manera continua (cada hora), a lo largo de los 12 meses de muestreo, con un *data logger* (marca Hobo, UA-002-XX), este instrumento se colocó en 11 abras de la laguna Churince y en 14 abras de los Güeros. A excepción de la temperatura y la incidencia de luz, el resto de los factores abióticos se registraron en las 50 abras.

### **3.5 Germinación de las semillas en el campo**

Las semillas de *Flaveria chlorifolia* utilizadas en este trabajo se colectaron en enero de 2011. Las plantas se obtuvieron de los dos sitios de estudio, la laguna Churince y los Güeros. La selección de las plantas se hizo a lo largo de un recorrido por estos sitios y se tomaron aquellas que presentaban infrutescencias en el momento de su obtención. La decisión de mezclar las semillas de ambos sitios, y no considerar su sitio de origen, se debió a que sus semillas son anemócoras. En este sentido las semillas no necesariamente germinan en el sitio en donde fueron producidas y, consecuentemente, las semillas que germinan en un sitio dado no necesariamente son producidas ahí. Así suponemos que las semillas se mezclan en condiciones naturales.

Después de seleccionar las plantas, se cortaron los frutos y se colocaron en bolsas de papel. Las semillas se limpiaron 72 horas después de haber sido colectadas y se introdujeron en bolsas de organza de 7 x 5 cm. En cada abra se enterraron tres bolsas aproximadamente 5 cm, fijándolas al sustrato con un clavo (Fig. 5), cada bolsa contenía un total de 25 semillas. En total, considerando los dos sitios, se trabajó con 3750 semillas, repartidas en 150 bolsas, que representan las unidades experimentales. Esto permitió tener un total de 75 semillas por cada abra.





Fig. 5. Bolsas (se observa la etiqueta naranja) con las semillas de *Flaveria chlorifolia* en una abra.

La germinación en el campo se evaluó de forma bimestral, así, cada dos meses se recolectaron las bolsas de nueve abras aproximadamente, seleccionadas aleatoriamente entre ambos sitios. Al cabo de un año se retiró el total de las bolsas de las 50 abras de ambos sitios. Las semillas recolectadas de las abras en cada bimestre correspondieron a un lote distinto (Cuadro 2). Al recoger las bolsas correspondientes a cada fecha, se determinó, con ayuda de un microscopio estereoscópico, el número de semillas que germinaron y se separaron de las que no lo hicieron, de acuerdo al sitio del que fueron retiradas, a fin de evaluar también este factor. Las semillas que no germinaron (*i.e.*, las recuperadas) fueron colocadas en condiciones controladas para evaluar su germinación, como se describe en la sección 3.6.

Cuadro 2. Recolecta de bolsas con semillas de *Flaveria chlorifolia* en diferentes intervalos de recuperación (de 2 a 12 meses). Se indica la época a la que corresponde la fecha de recolecta.

No. de recolecta	Tiempo de permanencia en el campo (meses)	Número de abras muestreadas	Número de bolsas recolectadas	Época
1	2	9	27	Cálida
2	4	9	27	Cálida
3	6	9	27	Cálida
4	8	9	27	Fría
5	10	7	21	Fría
6	12	7	21	Fría

### 3.6 Germinación de las semillas recuperadas

Las semillas que no germinaron en el campo se llevaron a una cámara de ambientes controlados (CONVIRON NUARE™) para determinar los posibles efectos del ambiente, entre los que podría encontrarse el endurecimiento o acondicionamiento (*priming*) natural de las semillas (In *et al.*, 2008). Las semillas fueron colocadas en cajas Petri, en una solución de Agar al 0.8 %, con un fotoperiodo de 12 horas de luz y 12 de oscuridad y un termoperiodo de 18 a 32 °C tal como se hizo en el trabajo previo de Peralta-García (2013). La temperatura mayor correspondió con las horas de luz.

El grupo control consistió en semillas colectadas al mismo tiempo que las que se enterraron en campo, pero que estuvieron almacenadas a temperatura ambiente en el laboratorio (UNAM, Ciudad de México). Es decir, no se pusieron a germinar inmediatamente. El número de semillas control fue el mismo que el de las semillas recuperadas, 846 de la laguna Churince y 717 de los Güeros (1563 semillas en total).

El registro de la germinación, cuyo inicio se identificó con la emergencia de la radícula (Fig. 6), se hizo diariamente usando un microscopio estereoscópico. El registro de la germinación se hizo durante 40 días. Con los datos obtenidos se analizaron 1) el porcentaje final de germinación; y 2) la tasa máxima de germinación. Ambas variables se obtuvieron transformando los datos del

porcentaje final y el acumulado del porcentaje de germinación con la transformación arcoseno de la raíz de la proporción de germinación (Zar, 1984). En el caso de la tasa máxima de germinación, los datos previamente transformados, se ajustaron a curvas sigmoides exponenciales ( $y = a/[1+b^{(-cx)}]$ ) con el programa Table Curve 2D versión 3 (AISN, Software, Chicago, IL, USA). La tasa máxima de germinación se calculó a partir de la pendiente en el punto de inflexión de la curva (primer derivada máxima).



Fig. 6. Semillas de *Flaveria chlorifolia* germinadas en el laboratorio en el año 2011, vistas a 12x.

### 3.7 Análisis estadísticos

Con la prueba de Shapiro-Wilk (Sprent y Smeeton, 2006) se analizaron las variables explicativas para comprobar que su distribución fuera normal, con lo cual se procedió a realizar pruebas paramétricas. Se realizaron análisis de varianza multifactoriales para comparar el porcentaje final de germinación entre: los dos sitios; los tratamientos (las semillas que permanecieron en el campo, las semillas recuperadas y las semillas control); las épocas (Cuadro 2); y entre los diferentes lotes de semillas, o en otras palabras, los diferentes meses de permanencia en el campo. Cuando hubo diferencias significativas, se realizó un análisis *post hoc* de Tukey (Zar, 1984).

Los análisis que se describen a continuación se realizaron con los datos obtenidos de las semillas recuperadas debido a que la germinación observada en campo fue muy baja, como se describe más adelante en los resultados.

Para analizar los efectos del sitio, el tratamiento, la época, el tiempo y las interacciones de estos factores sobre la tasa máxima de germinación, se llevaron a cabo análisis de varianza (ANOVA) multifactorial. También se realizaron análisis de Tukey para ubicar las posibles diferencias. Cabe señalar que la tasa máxima de germinación sólo se analizó con las semillas de 4, 6, 8, 10 y 12 meses (ya que no fue posible tomar correctamente los datos para las semillas de 2 meses).

Se realizaron pruebas de *t* de Student para muestras independientes (Zar, 1984) para comparar los factores abióticos: pH, humedad relativa, temperatura, incidencia de luz, área y la profundidad de las abras, entre los dos sitios. Para comparar estos factores entre los seis bimestres de colecta de las semillas se hicieron ANOVA de una vía y debido a la sensibilidad se realizaron análisis de Fisher para ubicar las diferencias (Martínez-Villegas, 2009).

Se hicieron dos análisis de componentes principales (PCA, por sus siglas en inglés) para agrupar las abras de acuerdo a los factores abióticos (Kent, 2012). El primero se hizo con las 50 abras totales. El segundo PCA se realizó sólo con las 24 abras que tenían medidores de temperatura e incidencia de luz. Con los primeros componentes principales de ambos PCA, que en conjunto explicaron más del 60% de la variación, se realizó un análisis de correlación simple (Kent, 2012) para determinar con qué variables se relacionaba tanto el porcentaje final de germinación como la tasa máxima de germinación.

Para evaluar la relación de los factores abióticos con la germinación se realizaron dos análisis de regresión múltiple. En el primero, la variable de respuesta fue el porcentaje final de germinación y en el segundo, la variable de respuesta fue la tasa máxima de germinación con la transformación ya señalada.

Los PCA se realizaron con el programa JMP 7.0, los análisis restantes se realizaron con el paquete STATISTICA 7.0.

## IV. RESULTADOS

### 4.1 Porcentaje final de germinación

El sitio (la laguna Churince y los Güeros) y el tratamiento, es decir las semillas que germinaron en el campo, las semillas recuperadas y las que no estuvieron en el campo y se almacenaron en laboratorio (control) tuvieron un efecto significativo sobre el porcentaje final de germinación (Cuadro 3). De acuerdo al análisis de Tukey las diferencias en los tratamientos se encuentran entre la germinación en el campo, que fue extremadamente baja (<10%), y menor a la observada en las semillas recuperadas ( $71\% \pm 3.52$  e.e.) y las control ( $67.1\% \pm 3.38$ ). En cuanto al sitio, la germinación fue menor en la laguna Churince ( $40.71\% \pm 2.6$ ) que en los Güeros ( $52.41 \pm 3.44$ ) (Figs. 7 y 8). Debido a que la germinación en el campo fue extremadamente baja, en los análisis que se describen a continuación sólo se comparan la respuesta germinativa de las semillas recuperadas y el grupo control.

Cuadro 3. Efecto de diferentes factores sobre el porcentaje final de germinación de las semillas de *F. chlorifolia* colectadas en 2011 del Sistema Churince. Las letras en negritas corresponden a los factores que tuvieron efectos significativos ( $P < 0.05$ ,  $n = 150$  cajas)

Fuente de variación	SC	g.l.	MS	F	P
<b>Sitio (1)</b>	<b>2553.5</b>	<b>1</b>	<b>2553.5</b>	<b>8.1</b>	<b>&lt;0.01</b>
<b>Tratamiento (2)</b>	<b>30593.0</b>	<b>2</b>	<b>1529.5</b>	<b>48.9</b>	<b>&lt;0.01</b>
Interacción 1 x 2	1357.1	2	678.6	2.1	0.11
Error	35803.5	144	248.6		

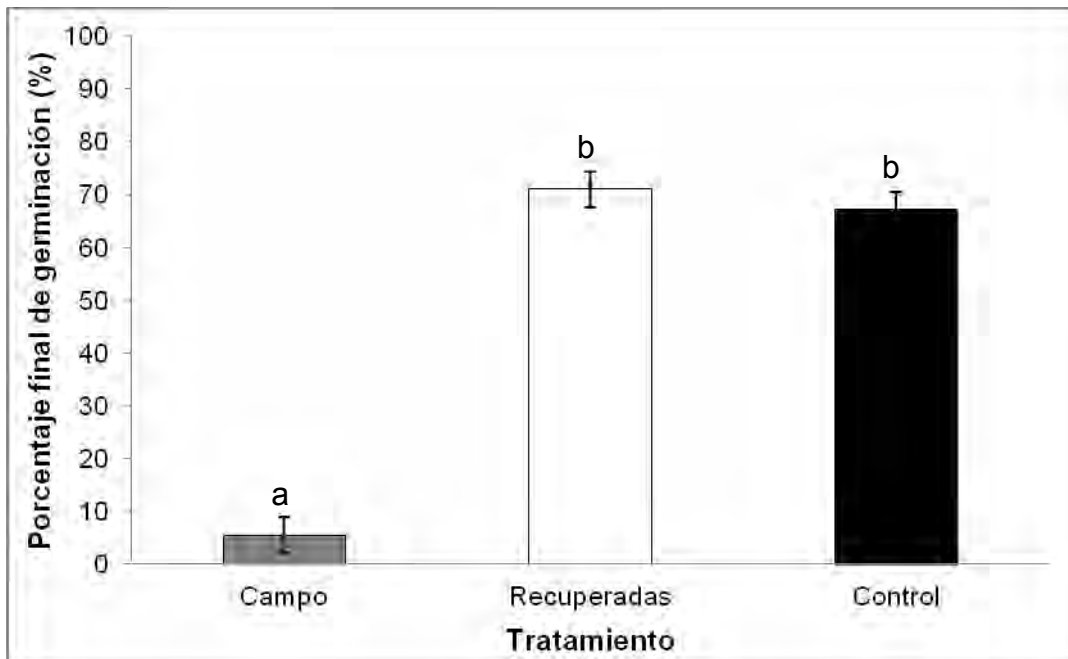


Fig. 7. Porcentaje final de germinación (media  $\pm$  e.e.) de las semillas de *F. chlorifolia* colectadas en 2011 del Sistema Churince que estuvieron en condiciones naturales (campo), las recuperadas y las control. Las letras diferentes indican diferencias significativas (Tukey,  $P < 0.05$ )

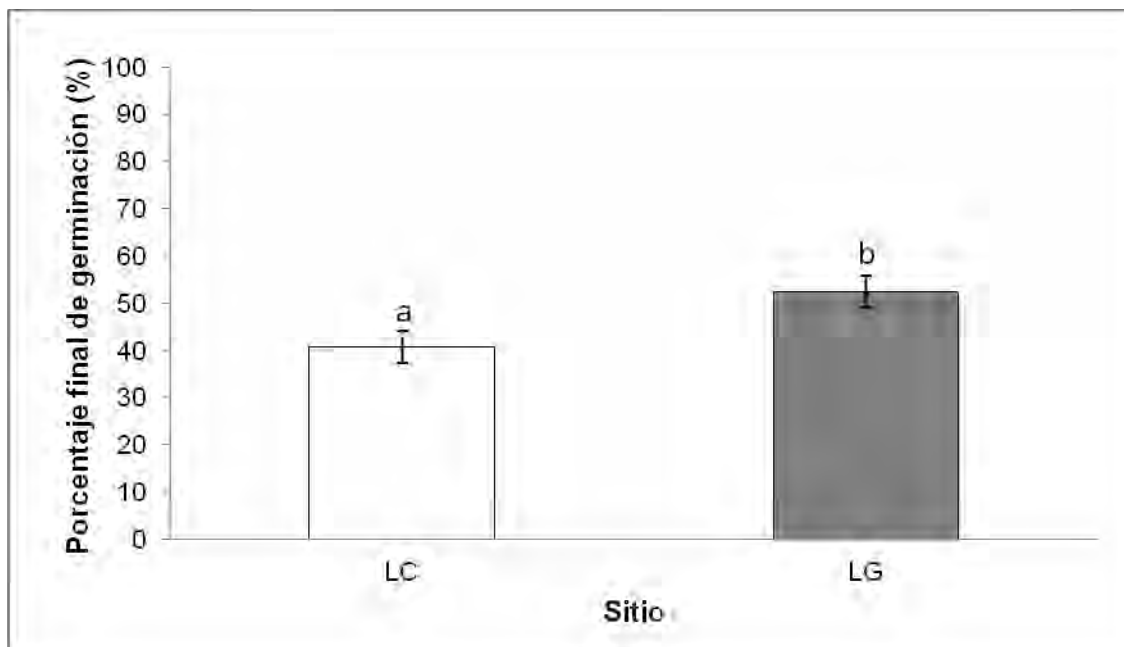


Fig. 8. Porcentaje final de germinación (media  $\pm$  e.e.) de las semillas de *F. chlorifolia* colectadas en 2011 de la laguna Churince (LC) y de los Güeros (LG). Las letras diferentes indican diferencias significativas (Tukey,  $P < 0.05$ )

A lo largo del tiempo sólo el sitio tuvo efectos significativos sobre el porcentaje final de germinación, siendo menor la germinación en la laguna

Churince que en los Güeros (Cuadro 4). Sin embargo, tanto en las semillas recuperadas como en las control se observó una tendencia a que las semillas recuperadas durante los meses de marzo ( $54.06 \pm 4.52\%$ ), noviembre ( $60.65 \pm 5.05\%$ ) y enero ( $62.84 \pm 3.14\%$ ), que correspondieron a los meses de bajas temperaturas en condiciones naturales germinaron más, pero las diferencias con las semillas de los bimestres restantes no fueron significativas. Además, cabe señalar que en la mayoría de los bimestres, tanto en las semillas control y recuperadas, el porcentaje de germinación rebasó más del 50% (Fig. 9; Cuadro 5).

Cuadro 4. Efectos del sitio, del tratamiento y del tiempo sobre el porcentaje final de germinación de las semillas de *F. chlorifolia* colectadas en 2011 del Sistema Churince. Las letras en negritas corresponden a los factores que tuvieron efectos significativos ( $P < 0.05$ ;  $n = 100$  cajas)

Fuente de variación	SC	g.l.	CM	F	P
<b>Sitio (1)</b>	<b>7308.8</b>	<b>1</b>	<b>7308.8</b>	<b>20.9</b>	<b>&lt;0.01</b>
Tratamiento (2)	335.6	1	335.6	0.96	0.32
Tiempo (3)	3513.5	5	702.7	2.01	0.08
Interacción 1 x 2	110.9	1	110.9	0.31	0.57
Interacción 1 x 3	1798.3	5	359.7	1.03	0.40
Interacción 2 x 3	1189.6	5	237.9	0.68	0.63
Interacción 1 x 2 x 3	1365.4	5	273.1	0.78	0.56
Error	26453.6	76	348.1		

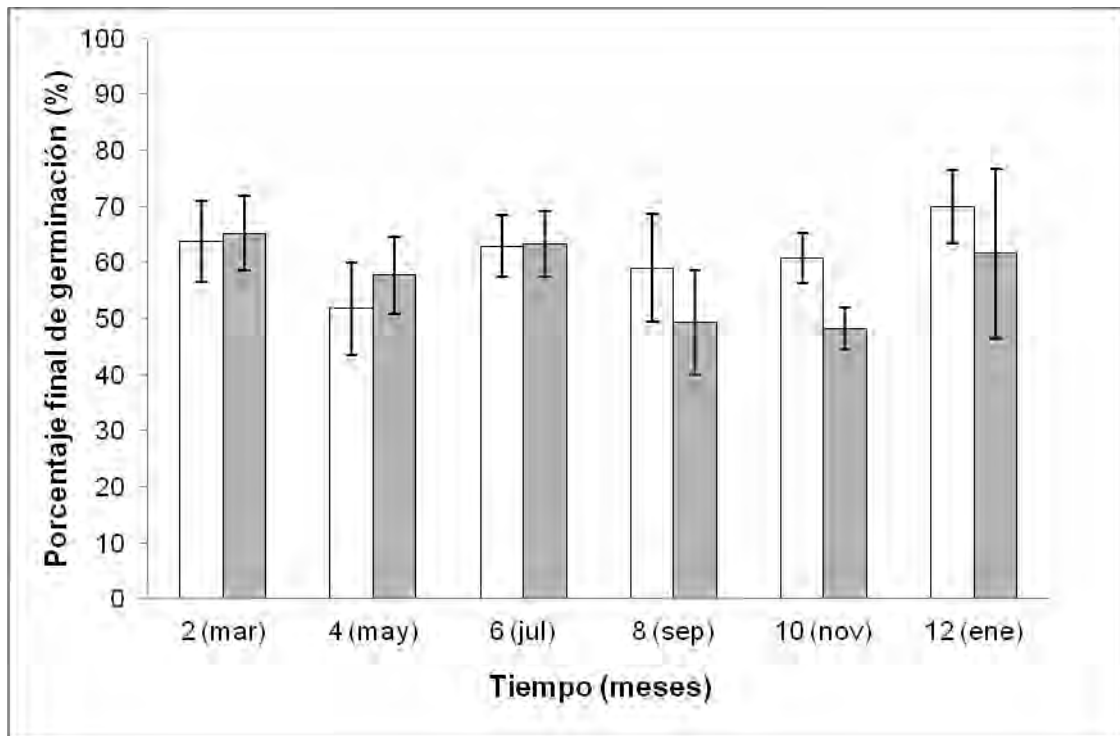


Fig. 9. Porcentaje final de germinación (media  $\pm$  e.e.) de las semillas de *F. chlorifolia* colectadas en 2011, recuperadas (barras blancas) y control (barras grises) después de 2, 4, 6, 8, 10 y 12 meses de permanencia en el campo para los dos sitios en conjunto.



Cuadro 5. Porcentaje final de germinación de las semillas de *F. chlorifolia* colectadas en 2011, recuperadas de la laguna Churince y de Los Güeros en distintos meses de recuperación (media  $\pm$  e.e.).

<b>Laguna Churince</b>						
<b>Tratamiento</b>	<b>2 meses</b>	<b>4 meses</b>	<b>6 meses</b>	<b>8 meses</b>	<b>10 meses</b>	<b>12 meses</b>
<b>Recuperadas</b>	52.89 $\pm$ 6.30	42.24 $\pm$ 4.36	53.39 $\pm$ 10.35	63.98 $\pm$ 16.91	63.42 $\pm$ 8.27	83.91 $\pm$ 5.52
<b>Control</b>	64.45 $\pm$ 7.97	54.13 $\pm$ 5.9	53.06 $\pm$ 8.68	43.15 $\pm$ 17.31	60.50 $\pm$ 6.49	65.58 $\pm$ 9.91
<b>Los Güeros</b>						
<b>Tratamiento</b>	<b>2 meses</b>	<b>4 meses</b>	<b>6 meses</b>	<b>8 meses</b>	<b>10 meses</b>	<b>12 meses</b>
<b>Recuperadas</b>	77.34 $\pm$ 10.47	48.01 $\pm$ 12.33	56.65 $\pm$ 7.77	60.54 $\pm$ 15.45	86.92 $\pm$ 7.11	73.95 $\pm$ 6.83
<b>Control</b>	93.90 $\pm$ 6.09	74.93 $\pm$ 13.01	79.72 $\pm$ 14	71.92 $\pm$ 11.51	60.55 $\pm$ 11.21	82.15 $\pm$ 10.79

No se observaron diferencias significativas entre épocas. Sólo el sitio tuvo efectos significativos sobre el porcentaje final de germinación (Cuadro 6) siendo menor en la laguna Churince que en los Güeros. A pesar de que las diferencias no fueron significativas, es importante señalar que la germinación de las semillas recuperadas de ambos sitios en los meses fríos ( $76.1 \pm 4.32\%$ ) fue mayor que en los meses cálidos ( $66.67 \pm 5.37\%$ ).

Cuadro 6. Efectos del sitio, del tratamiento y de la época sobre el porcentaje final de germinación de las semillas de *F. chlorifolia* colectadas en 2011 del Sistema Churince. Las letras en negritas corresponden a los efectos que tuvieron efectos sinificativos ( $P < 0.05$ ;  $n = 100$  cajas)

Fuente de variación	SC	g.l.	CM	F	P
<b>Sitio (1)</b>	<b>7948.5</b>	<b>1</b>	<b>7948.5</b>	<b>22.543</b>	<b>&lt;0.01</b>
Tratamiento (2)	220.9	1	220.9	0.62	0.43
Época (3)	848.1	1	848.1	2.40	0.12
Interacción 1 x 2	102.0	1	102.0	0.28	0.59
Interacción 1 x 3	204.9	1	204.9	0.58	0.44
Interacción 2 x 3	67.5	1	67.5	0.19	0.66
Interacción 1 x 2 x 3	311.1	1	311.1	0.88	0.35
Error	32439.0	92	352.6		

#### 4.2 Tasa máxima de germinación

El tratamiento y su interacción con el tiempo tuvieron efectos significativos sobre la tasa máxima de germinación (Cuadro 7). Las diferencias se encontraron en las semillas recuperadas que estuvieron en la laguna Churince ( $76.68 \pm 6.67$  %/día), que germinaron más rápido que las semillas control ( $52.02 \pm 5\%$ /día). No fue así en los Güeros, donde las semillas recuperadas ( $72.31 \pm 7.46\%$ /día) germinaron a la misma velocidad que las semillas control ( $64.68 \pm 3.04\%$ /día) (Fig. 10). Asimismo, las semillas recuperadas de cuatro meses ( $54.17 \pm 9.44\%$ /día; mayo 2010) germinaron a menor velocidad que las recuperadas de 10 meses ( $98.9 \pm 10.87\%$ /día; noviembre 2010), que a su vez germinaron más rápido que las semillas control de cuatro ( $57.01 \pm 3.57\%$ /día), ocho ( $51.3 \pm 7.67\%$ /día) y 10 meses ( $54.7 \pm 6.96\%$ /día) (Figs. 11 y 12).

Cuadro 7. Efecto del sitio, el tratamiento y el tiempo sobre la tasa máxima de germinación de las semillas de *F. chlorifolia* colectadas en 2011 del Sistema Churince. Las letras en negritas corresponden a los factores que fueron significativos ( $P < 0.05$ ;  $n = 82$  cajas petri).

Fuente de variación	SC	g.l.	CM	<i>F</i>	<i>P</i>
Sitio (1)	581.4	1	581.4	0.93	0.33
<b>Tratamiento (2)</b>	<b>6939.1</b>	<b>1</b>	<b>6939.1</b>	<b>11.16</b>	<b>&lt;0.01</b>
Tiempo (3)	4413.1	4	1103.3	1.77	0.14
Interacción 1 x 2	1311.0	1	1311.0	2.10	0.15
Interacción 1 x 3	2133.3	4	533.3	0.85	0.49
<b>Interacción 2 x 3</b>	<b>7390.4</b>	<b>4</b>	<b>1847.6</b>	<b>2.97</b>	<b>0.02</b>
Interacción 1 x 2 x 3	1751.1	4	437.8	0.70	0.59
Error	38547.9	62	621.7		

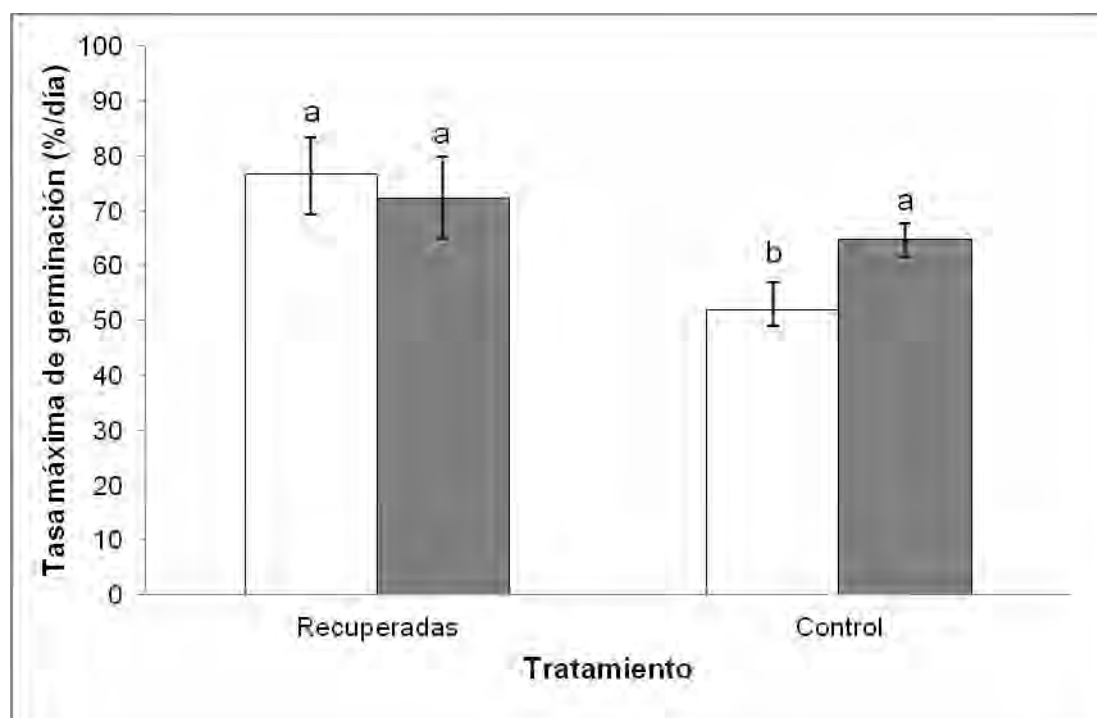


Fig. 10. Tasa máxima de germinación (media  $\pm$  e.e.) de las semillas de *F. chlorifolia* recuperadas y control en 2011 de la laguna Churince (barras blancas) y de los Güeros (barras grises). Las letras diferentes indican diferencias significativas (Tukey,  $P < 0.05$ )

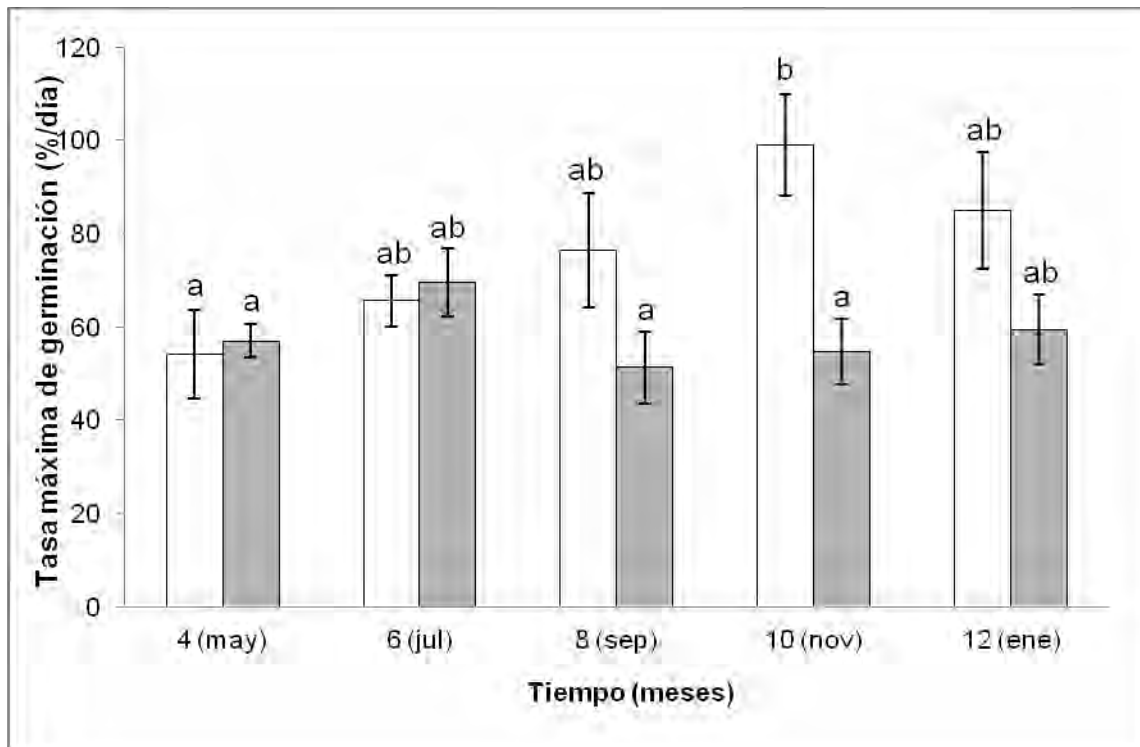


Fig. 11. Tasa máxima de germinación (media  $\pm$  e.e.) de las semillas de *F. chlorifolia* colectadas en 2011 del Sistema Churince, recuperadas (barras blancas) y control (barras grises) en diferentes meses para ambos sitios considerados conjuntamente. Las letras diferentes indican diferencias significativas (Tukey,  $P < 0.05$ ).

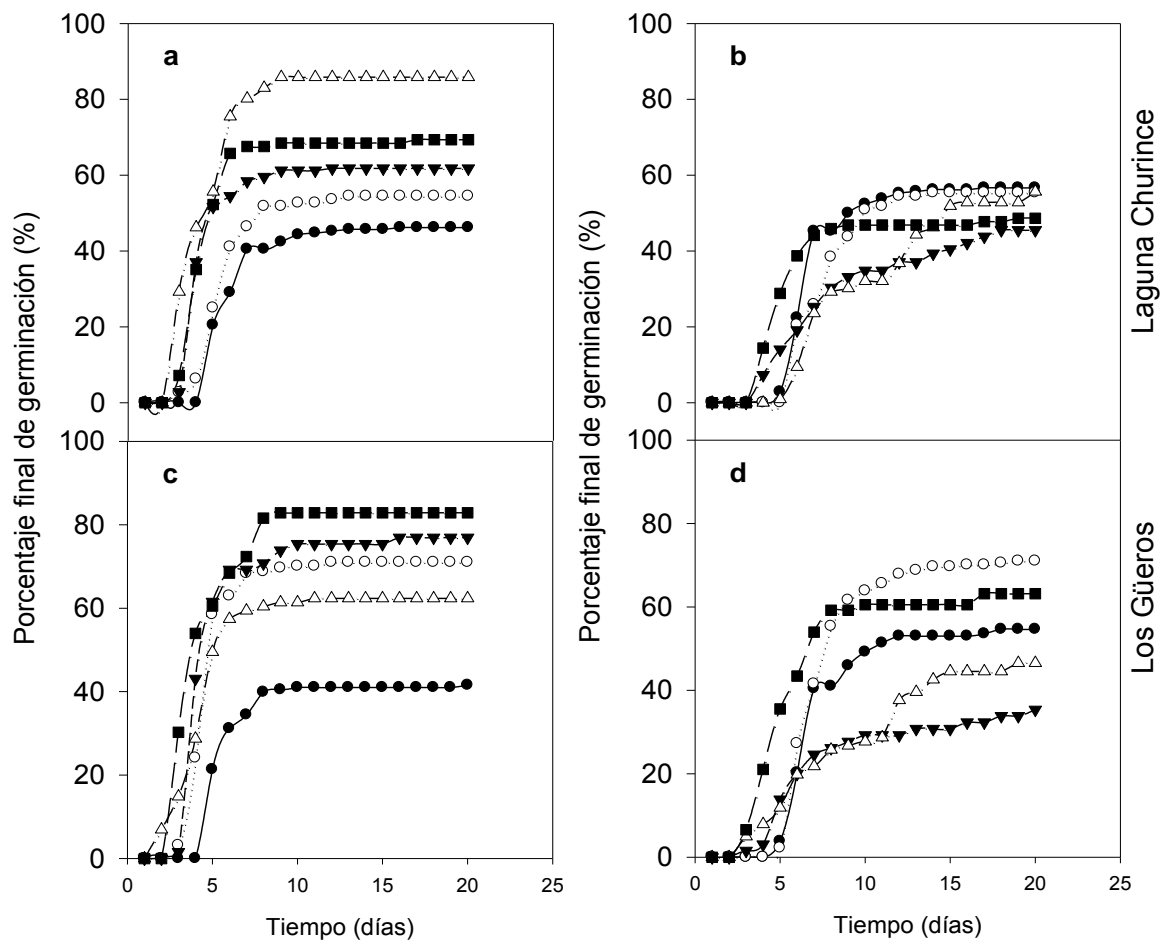


Fig. 12. Porcentaje final de germinación acumulado de las semillas de *F. chlorifolia* colectadas en 2011 en a) las semillas recuperadas y b) las semillas control de la laguna Churince; c) las semillas recuperadas y d) las semillas control de Los Güeros. (●) 4 meses (mayo-11); (○) 6 meses (jul-11); (▼) 8 meses (sep-11); (Δ) 10 meses (nov-11) y (■) 12 meses (ene-12).

El tratamiento, la época y su interacción tuvieron efectos significativos sobre la tasa máxima de germinación (Cuadro 8). El análisis de Tukey mostró que las semillas recuperadas en la época cálida ( $65.38 \pm 5.55\%/día$ ) germinaron a menor velocidad que las recuperadas en la época fría ( $91.9 \pm 8.23\%/día$ ), las cuales, a su vez, germinaron a mayor velocidad que las semillas control de la época cálida ( $59.25 \pm 3.86\%/día$ ) y que la época fría ( $57.05 \pm 4.93\%/día$ ) (Fig. 13). En ambos sitios se observó que las semillas recuperadas de la época fría germinaron más rápido que las control (Fig. 14).

Cuadro 8. Efecto del sitio, el tratamiento y la época sobre la tasa máxima de germinación de las semillas de *F. chlorifolia* colectadas en 2011 del Sistema Churince. Las letras en negritas corresponden a los efectos que fueron significativos ( $P < 0.05$ ;  $n = 82$  cajas).

Fuente de variación	SC	g.l.	CM	<i>F</i>	<i>P</i>
Sitio (1)	461.8	1	461.8	0.72	0.39
<b>Tratamiento (2)</b>	<b>7867.9</b>	<b>1</b>	<b>7867.9</b>	<b>12.38</b>	<b>&lt;0.001</b>
<b>Época (3)</b>	<b>2749.9</b>	<b>1</b>	<b>2749.9</b>	<b>4.32</b>	<b>0.04</b>
Interacción 1 x 2	1125.8	1	1125.8	1.77	0.18
Interacción 1 x 3	79.5	1	79.5	0.12	0.72
<b>Interacción 2 x 3</b>	<b>3709.5</b>	<b>1</b>	<b>3709.5</b>	<b>5.83</b>	<b>0.01</b>
Interacción 1 x 2 x 3	38.9	1	38.9	0.06	0.80
Error	47018.2	74	635.4		

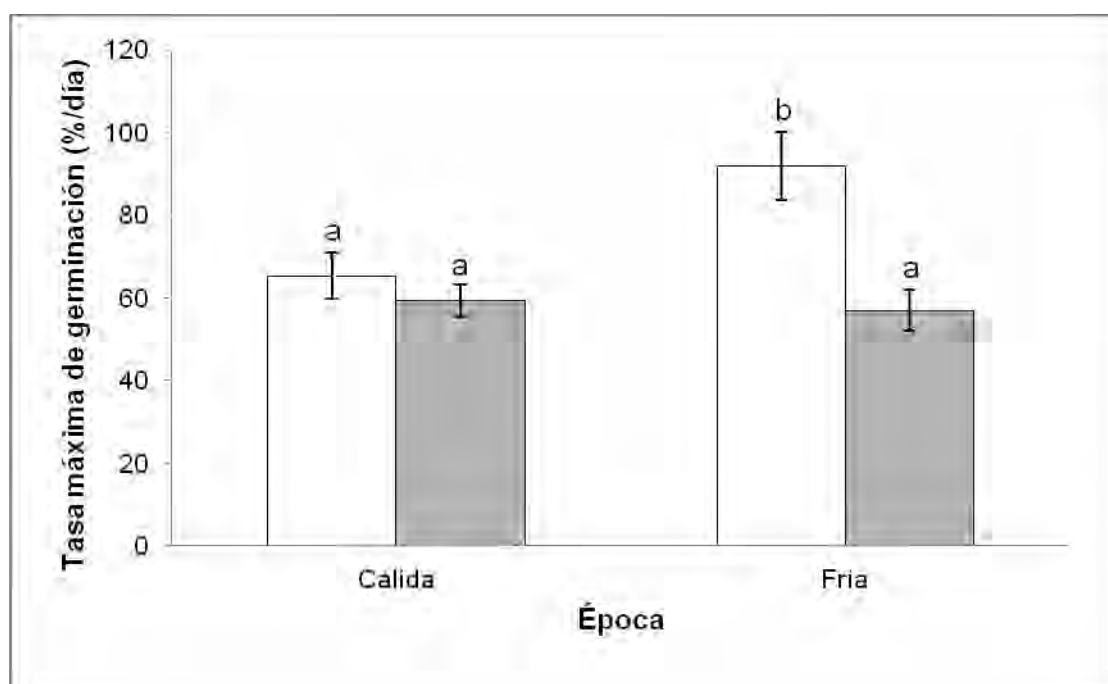


Fig. 13. Tasa máxima de germinación (media  $\pm$  e.e.) de las semillas de *Flaveria chlorifolia* colectadas en 2011 del Sistema Churince. Semillas recuperadas (barras blancas) y control (barras grises) en la época cálida y la fría para ambos sitios considerados conjuntamente. Las letras diferentes indican diferencias significativas (Tukey,  $P < 0.05$ )

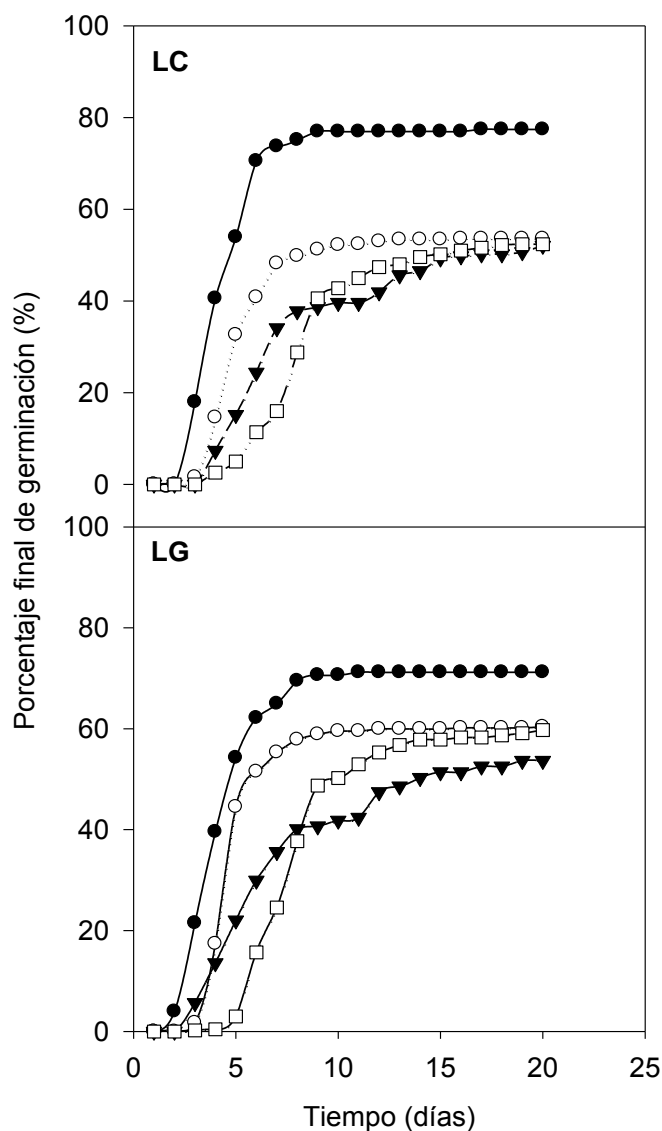


Fig. 14. Porcentaje final de germinación acumulado de las semillas de *Flaveria chlorifolia* colectadas en el año de 2011 recuperadas en la época fría (●) y en la cálida (○); semillas control en la época fría (▼) y en la cálida (□) en la laguna Churince (LC) y en los Güeros (LG).

### 4.3 Factores abióticos de las abras

Durante el año de estudio en la laguna Churince sólo 10 abras presentaron agua, pero ocho de éstas la tuvieron sólo en un mes, la mayoría en marzo, y las dos abras restantes presentaron agua durante los meses de enero, marzo y julio de 2011. En los Güeros, 8 de las 25 abras presentaron agua, tres de ellas sólo en el mes de enero (2011), dos abras la presentaron en enero y marzo de 2011, una

abra presentó agua durante tres meses (enero y marzo de 2011 y en enero de 2012) y sólo dos durante todo el año de muestreo (Fig. 15).

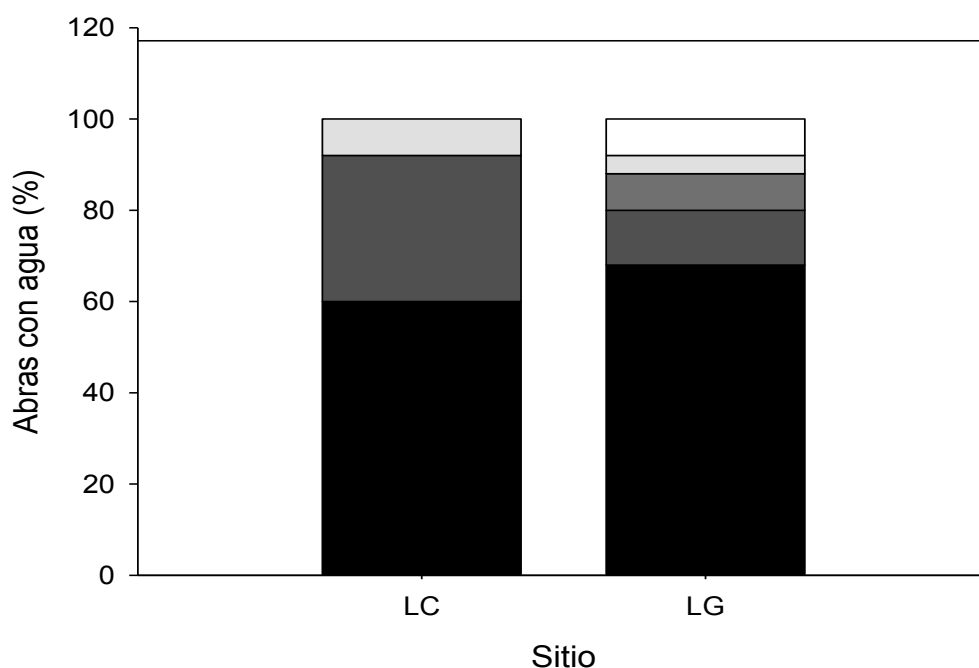


Fig. 15. Porcentaje de abras sin agua, con agua durante uno, dos, tres y más de cuatro meses (coloración de las barras de oscura a clara) en la laguna Churince (LC) y en los Güeros (LG) en el año 2011.

La prueba de *t* de Student que incluyó a las 24 abras en las que se midieron todos los factores no mostró diferencias entre la laguna Churince y los Güeros (Cuadro 9), es decir, el pH, la temperatura, la incidencia de luz, la humedad, el área y la profundidad son similares en los sitios. Asimismo, el análisis que contempla las 50 abras con todos los valores excepto temperatura y la incidencia de luz no mostró diferencias significativas entre los sitios (Cuadro 10).



Cuadro 9. Prueba *t* de student de las variables entre la laguna Churince y los Güeros (g. I. = 22; *n* = 24 abras). No se observan diferencias significativas entre sitios para ningún factor evaluado.

Variable	<i>t</i> -student	<i>P</i>
Temperatura	-0.42	0.56
Incidencia de luz	-0.15	0.47
pH	0.37	0.15
Humedad relativa	-0.10	0.05
Área	0.73	<0.01
Profundidad	-0.69	0.81

Cuadro 10. Prueba *t* de Student de las variables entre la laguna Churince y los Güeros (g. I. = 48; *n* = 50 abras). No se observan diferencias significativas entre sitios para ningún factor evaluado.

Variable	<i>t</i> -student	<i>P</i>
pH	-0.42	0.67
Humedad relativa	0.46	0.64
Área	-1.49	0.14
Profundidad	-1.77	0.08

El análisis de varianza de una vía para cada una de las variables de las 24 abras en las que se cuantificaron todos los factores mostró que la temperatura, la incidencia de luz, el pH y la humedad relativa difieren entre los distintos meses en que se obtuvieron los datos (Cuadro 11). La prueba *post hoc* (Fisher LSD) mostró que la temperatura en septiembre (*i.e.*, a 8 meses de que las semillas se colocaran en el campo;  $30.6 \pm 0.07^{\circ}\text{C}$ ) fue significativamente mayor a la que hubo en marzo (2011;  $23.78 \pm 0.22^{\circ}\text{C}$  media  $\pm$  e.e.), en mayo (2011;  $25.19 \pm 0.13^{\circ}\text{C}$ ), en noviembre (2011;  $23.83 \pm 0.04^{\circ}\text{C}$ ) y en enero (2012;  $20.92 \pm 0.03$ ), y que la temperatura de julio (2011;  $27.18 \pm 0.08^{\circ}\text{C}$ ) fue mayor que la de enero (2012). El pH de marzo ( $6.1 \pm 0.1$ ) fue mayor que el de julio ( $5.3 \pm 0.2$ ) y el de noviembre

( $5.5 \pm 0.1$ ); el de julio fue a su vez menor que el de septiembre ( $6 \pm 0.1$ ), que es mayor que el que se observó en noviembre ( $5.5 \pm 0.1$ ). La incidencia de luz en los meses de marzo (2011;  $29252.76 \pm 1350.38$  luxes) y de septiembre (2011;  $28989.83 \pm 341.71$  luxes) fue mayor que en noviembre (2011;  $3004.29 \pm 82.95$  luxes) y enero (2012;  $4858.89 \pm 79.82$  luxes). Finalmente, la humedad relativa de marzo ( $36.33 \pm 4.91\%$ ) fue menor que la de mayo ( $43.22 \pm 4.77\%$ ), noviembre ( $50.55 \pm 2.38\%$ ) y enero ( $42 \pm 2.8\%$ ); la humedad relativa registrada en septiembre ( $38.49 \pm 3\%$ ) fue menor que la de marzo y que la de noviembre (Fig. 16).

Cuadro 11. ANOVA de una vía para evaluar las diferencias entre los factores abióticos en el tiempo. Las letras en negritas muestran las variables que tuvieron efectos significativos ( $n = 24$  abras).

Variable	SC	g.l.	MS	F	P
<b>Temperatura</b>	<b>194.56</b>	<b>5</b>	<b>38.91</b>	<b>5,92</b>	<b>&lt;0.01</b>
<b>Incidencia de luz</b>	<b>22823861</b>	<b>5</b>	<b>4564772</b>	<b>2.86</b>	<b>0.04</b>
<b>pH</b>	<b>3.53</b>	<b>5</b>	<b>0.70</b>	<b>3.15</b>	<b>0.03</b>
<b>Humedad relativa</b>	<b>1953.49</b>	<b>5</b>	<b>391</b>	<b>3.63</b>	<b>0.01</b>
Área	9.24	5	2	1.09	0.39
Profundidad	0.36	5	0.07	2.73	0.05

El ANOVA realizado con las variables de las 50 abras (no todos los factores) sólo mostró diferencias significativas en el pH (Cuadro 12). De acuerdo a la prueba de Tukey, el pH es significativamente mayor en el mes de marzo ( $6.12 \pm 0.1$ ) que en el del mes de julio ( $5.19 \pm 0.3$ ).

Cuadro 12. ANOVA de una vía para evaluar las diferencias entre los factores abióticos a lo largo del tiempo. Las letras en negritas muestran diferencias significativas ( $n = 50$  abras).

Variable	SC	g.l.	CM	F	P
<b>pH</b>	<b>3.61</b>	<b>5</b>	<b>0.72</b>	<b>3.55</b>	<b>&lt;.01</b>
Humedad relativa	1191.63	5	238.32	1.74	0.14
Área	81.53	5	16.30	1.53	0.20
Profundidad	0.183	5	0.03	0.83	0.52

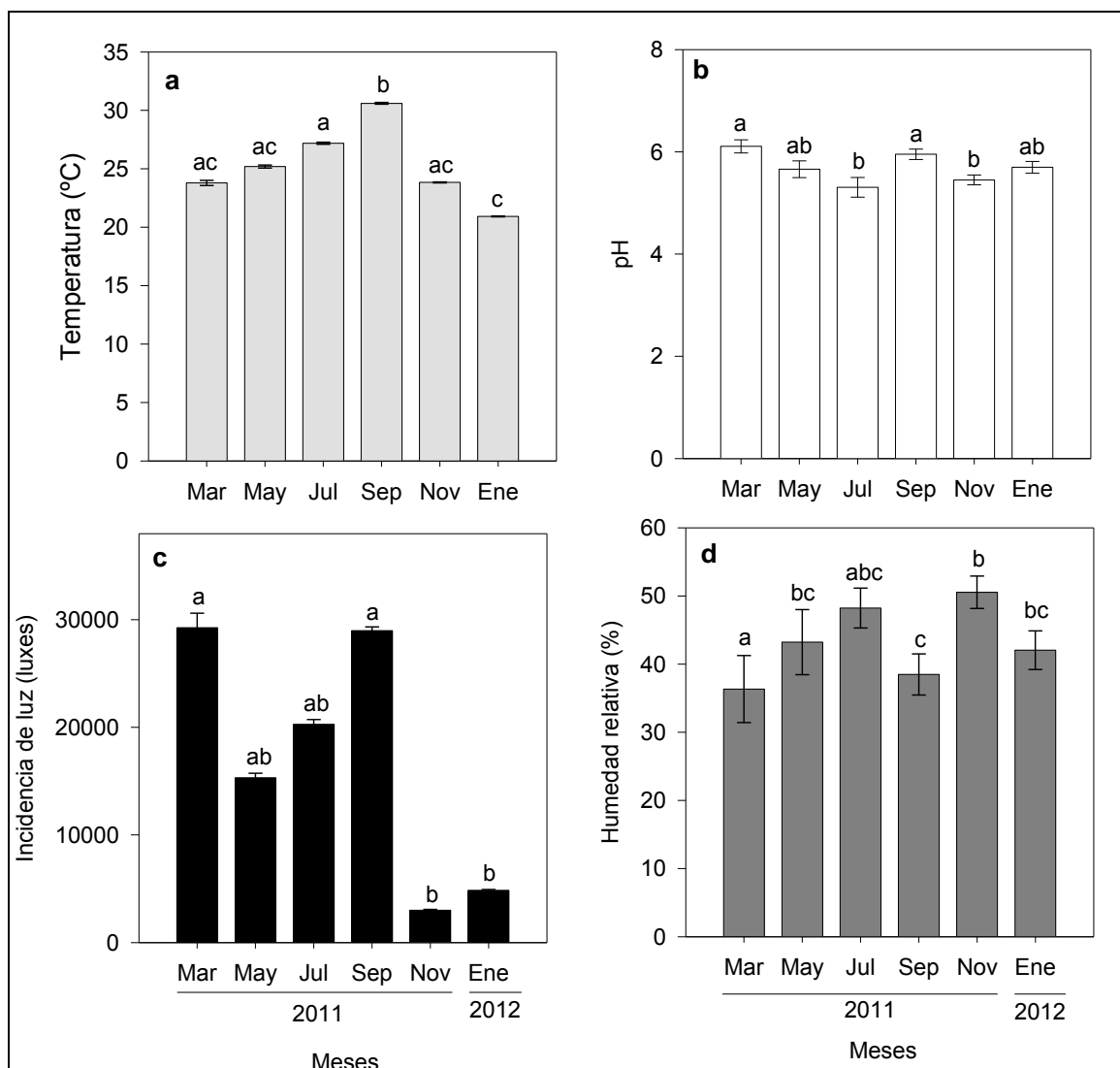


Fig. 16. Valores promedio  $\pm$  e.e. de a) Temperatura; b) pH; c) incidencia de luz; y d) humedad relativa de las abras de ambos sitios considerados conjuntamente, y en los diferentes meses de colecta. Las letras diferentes indican diferencias significativas (Fisher LSD  $P < 0.05$ ;  $n = 24$  abras).

#### 4.4. Relación de los factores abióticos con la germinación

##### 4.4.1 Porcentaje final de germinación

El análisis de regresión múltiple realizado con las 24 abras que tuvieron el medidor de temperatura y de incidencia de luz mostró que hay un mayor porcentaje de germinación en las semillas de *F. chlorifolia* que estuvieron expuestas a menor incidencia de luz promedio, a mayor variación en la incidencia de luz y a mayor variación en la humedad relativa (Cuadro 13). En cambio, el sitio en el que estuvieron, el tiempo en que permanecieron en el campo y los factores

como el pH, el área y la profundidad de las abras no incidieron significativamente en el porcentaje final de germinación de esta especie.

Cuadro 13. Regresión múltiple entre el porcentaje final de germinación de las semillas de *F. chlorifolia* y los diferentes meses de recolecta, los valores promedio y la varianza de la temperatura, la incidencia de luz, el pH, la humedad relativa, el área y la profundidad de las 24 abras. Las letras en negritas muestran las variables que tuvieron una relación significativa ( $R = 0.917$ ;  $R^2 = 0.842$ ;  $F_{14,9} = 3.444$ ;  $P < 0.05$ ;  $n = 24$  abras).

Variable	Beta	D.E.	B	t	P
Tiempo de permanencia en el campo	0.27	0.21	0.05	0.04	0.23
Temperatura promedio	0.50	0.30	0.04	0.02	0.12
Temperatura varianza	-0.56	0.39	-0.00	0.00	0.18
<b>Incidencia de luz promedio</b>	<b>-1.31</b>	<b>0.54</b>	<b>-0.00</b>	<b>0.00</b>	<b>0.03</b>
<b>Incidencia de luz varianza</b>	<b>1.22</b>	<b>0.48</b>	<b>0.00</b>	<b>0.00</b>	<b>0.03</b>
pH promedio	-0.39	0.25	-0.00	0.00	0.15
pH varianza	-0.52	0.29	-0.00	0.00	0.11
Humedad relativa promedio	-0.02	0.22	-0.00	0.00	0.89
<b>Humedad relativa varianza</b>	<b>0.46</b>	<b>0.20</b>	<b>0.00</b>	<b>0.00</b>	<b>0.04</b>
Área promedio	-0.07	0.65	-0.01	0.15	0.90
Área varianza	0.17	0.59	0.01	0.05	0.77
Profundidad promedio	-0.21	0.21	-0.36	0.35	0.33
Profundidad varianza	0.05	0.18	0.00	0.01	0.77

El PCA de las 24 abras que tenían *data loggers*, en las que se midieron todos los parámetros, muestra un agrupamiento de las abras con menor y mayor incidencia de luz. Hay cuatro abras que sobresalen, la primera es el abra 15 de los Güeros, la cual muestra la humedad relativa más alta de todas las abras. El abra número 5 de los Güeros, cuyo pH no varió mucho, tiene, sin embargo una alta variación de la humedad relativa. El abra 17 se aleja de las demás por ser una de las más grandes de Laguna Churince, así mismo la variación de su área

es alta. La cuarta abra que destaca es la 24, que pertenece a los Güeros, que no sólo tiene la mayor incidencia de luz, si no que también es una de las que tienen mayor temperatura. Las condiciones de las abras 5 y 15 no son lo suficientemente semejantes para quedar agrupadas dentro de alguno de los grupos y se puede considerar a sus valores como de transición (Fig. 17) (Apéndices 3 y 4).

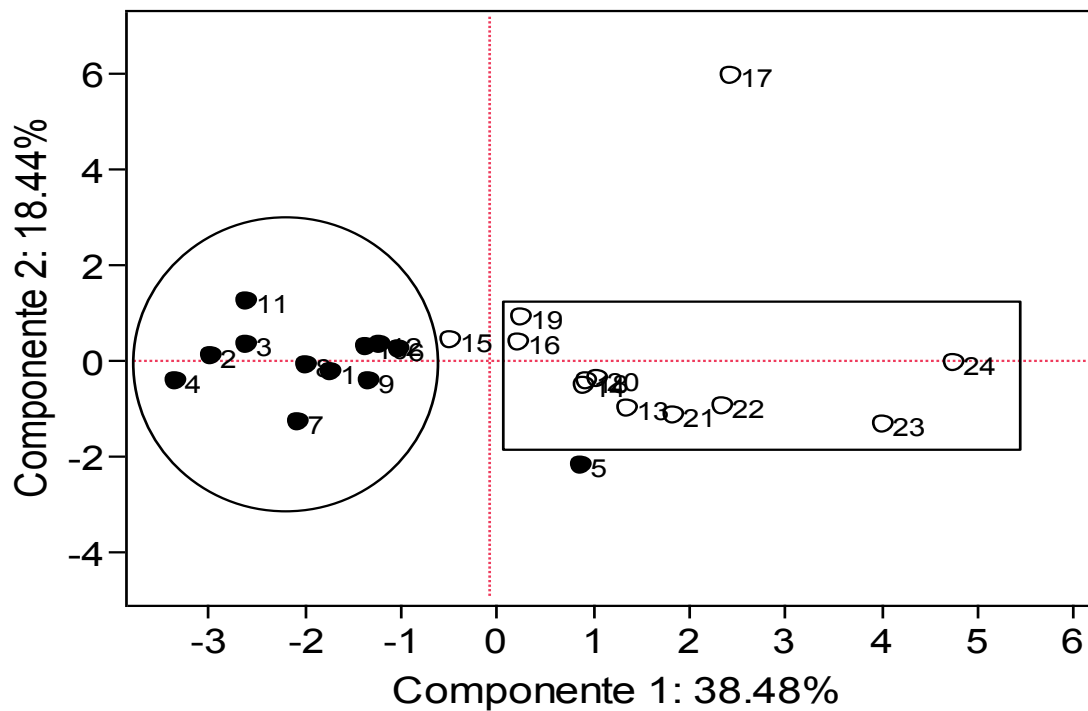


Fig. 17. Ordenamiento resultado del PCA realizado con el promedio y la varianza del pH, la temperatura, la humedad relativa, la temperatura, la incidencia de luz, el área y la profundidad. El círculo enmarca a las abras con las incidencias de luz más bajas (105.5 a 8992.73 luxes) y el rectángulo señala a las abras con las incidencias de luz más altas (11602.39 a 49660.02 luxes).

Los primeros tres componentes principales explicaron el 68.95% de la variación. Sólo la regresión lineal simple del primer componente principal (PC1) y el porcentaje final de germinación mostró que éste tuvo una relación negativa con la temperatura, con su variación, con la incidencia de luz y con su variación. A su vez se relacionó de manera positiva con la profundidad y la humedad relativa (Fig. 18; Cuadro 14).

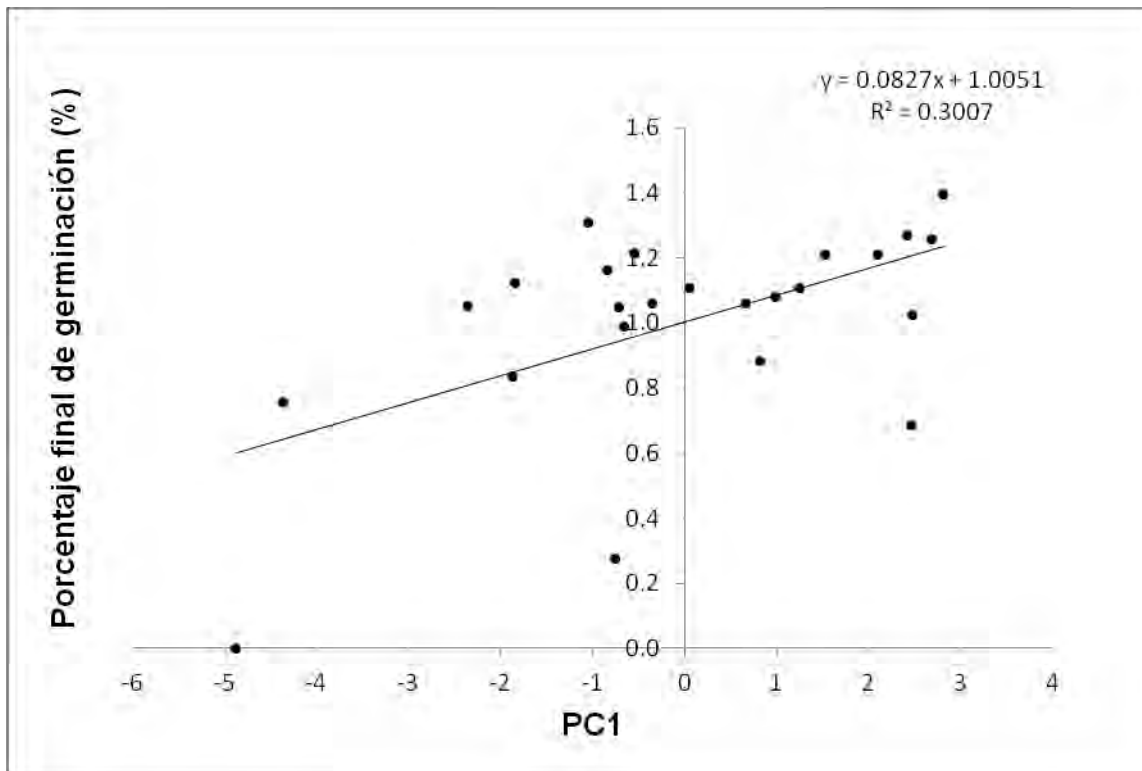


Fig. 19. Correlación positiva entre el porcentaje final de germinación de las semillas de *F. chlorifolia* colectadas en 2011 del Sistema Churince, y el primer componente principal (PC1) ( $R = 0.54$ ;  $R^2 = 0.30$ ;  $P < 0.05$ ;  $F_{1,22} = 9.46$ ;  $n = 24$ ).

Cuadro 14. Coeficientes de correlación (*R*) entre las variables estudiadas y los tres primeros componentes principales en el PCA. Los valores en negritas indican una correlación significativa.

Variable	PC1	PC2	PC3
Temperatura promedio	<b>-0.76</b>	0.16	-0.01
Temperatura varianza	<b>-0.86</b>	-0.32	0.04
Incidencia de luz promedio	<b>-0.89</b>	0.05	-0.21
Incidencia de luz varianza	<b>-0.82</b>	-0.06	-0.39
pH promedio	-0.38	-0.26	-0.63
pH varianza	-0.57	-0.42	-0.01
Humedad relativa promedio	<b>0.61</b>	0.36	-0.38
Humedad relativa varianza	-0.29	-0.39	0.66
Área promedio	-0.29	0.90	0.12
Área varianza	-0.19	0.87	0.16
Profundidad promedio	<b>0.62</b>	0.17	-0.12
Profundidad varianza	0.43	0.10	-0.35

#### **4.4.2 Tasa máxima de germinación**

El análisis de regresión múltiple muestra que hay una relación positiva entre el tiempo y la tasa máxima de germinación, ya que mientras más tiempo permanecieron las semillas en el campo mayor fue su velocidad de germinación. Asimismo, la variación en la incidencia de luz también afecta esta variable, pues mientras más varió la incidencia de luz más rápido germinaron las semillas (Cuadro 15). La regresión lineal simple entre los tres primeros componentes, que explicaron el 71.92% de la variación y la variable de respuesta, no mostró relación alguna.

Cuadro 15 Regresión múltiple entre la tasa máxima de germinación de *F. chlorifolia* y los diferentes meses de permanencia en el campo de las semillas, los valores promedio y la varianza de la temperatura, la incidencia de luz, el pH, la humedad relativa, el área y la profundidad de las abras. Las letras en negritas muestran las variables que tuvieron una relación significativa ( $R = 0.941$ ;  $R^2 = 0.886$ ,  $F_{14,6} = 3.360$   $P < 0.05$ ,  $n = 21$  abras)

Variable	Beta	D.E.	B	<i>t</i>	<i>P</i>
Sitio	-0.47	0.29	-33.71	-1.58	0.16
<b>Tiempo de permanencia en el campo</b>	<b>0.86</b>	<b>0.24</b>	<b>11.26</b>	<b>3.49</b>	<b>0.01</b>
Temperatura promedio	-0.12	0.41	-1.25	-0.29	0.77
Temperatura variación	0.71	0.47	0.36	1.48	0.18
Incidencia de luz promedio	-3.01	1.68	-0.00	-1.78	0.12
<b>Incidencia de luz variación</b>	<b>3.23</b>	<b>1.22</b>	<b>0.00</b>	<b>2.62</b>	<b>0.03</b>
pH promedio	0.14	0.43	8.42	0.33	0.74
pH variación	0.46	0.40	9.48	1.13	0.29
Humedad relativa promedio	0.13	0.50	0.43	0.27	0.79
Humedad relativa variación	-0.02	0.23	-0.00	-0.11	0.91
Área promedio	-0.60	0.91	-15.74	-0.65	0.53
Área variación	0.44	0.87	4.79	0.51	0.62
Profundidad promedio	0.63	0.33	123.20	1.89	0.10
Profundidad variación	0.41	0.20	4.26	2.08	0.08

El análisis de regresión realizado con la totalidad de las abras muestra que hubo una relación significativa positiva del tiempo con la tasa máxima de germinación (Cuadro 16), *i.e.* mientras más tiempo pasaron las semillas en el campo mayor fue su tasa máxima de germinación. Los primeros cuatro componentes principales sumaron 73.7% de la varianza, sin embargo, el análisis de regresión lineal simple para cada componente principal no arrojó ninguna relación significativa con la tasa máxima de germinación.



Cuadro 16. Relación de la tasa máxima de germinación de *F. chlorifolia* con el tiempo y los factores abióticos (excepto temperatura e incidencia de luz). Las letras en negritas muestran las variables que tuvieron una relación significativa ( $R = 0.62$ ;  $R^2 = 0.39$ ;  $F_{11,29} = 1.70$   $P < 0.05$ ,  $n = 41$  abras).

Variable	Beta	D.E.	B	<i>t</i>	<i>P</i>
Sitio	-0.26	0.241	-16.60	-1.09	0.28
<b>Tiempo de permanencia en el campo</b>	<b>0.41</b>	<b>0.165</b>	<b>4.57</b>	<b>2.51</b>	<b>0.01</b>
pH promedio	-0.04	0.153	-0.00	-0.31	0.75
pH variación	0.04	0.159	1.14	0.29	0.77
HR promedio	0.23	0.195	0.64	1.21	0.23
HR variación	0.20	0.192	0.02	1.04	0.30
Área promedio	-0.08	0.200	-0.76	-0.43	0.66
Área variación	0.21	0.173	2.68	1.23	0.22
Profundidad promedio	0.31	0.199	50.56	1.56	0.12
Profundidad variación	0.13	0.169	1.37	0.79	0.43

## V. DISCUSIÓN

### 5.1 Germinación de *Flaveria chlorifolia*

#### 5.1.1 *Priming natural*

Las consecuencias fisiológicas del endurecimiento (*priming*) natural más evaluadas en la literatura son el aumento en el porcentaje final de germinación y en el establecimiento, así como el incremento del vigor de las plántulas (Baskin y Baskin, 1980; Gamboa-de Buen *et al.*, 2006) y la velocidad de germinación (Gonzalez-Zertuche *et al.*, 2001). En el presente estudio sólo se evaluaron dos de estas cuatro respuestas, que fueron el porcentaje final y la velocidad de germinación.

El endurecimiento natural favoreció una mayor velocidad de germinación de las semillas de *F. chlorifolia*. Sin embargo, esta respuesta no fue uniforme, pues sólo se observó en las semillas provenientes de uno de los sitios, la laguna Churince. A pesar de que los factores ambientales registrados en ambos sitios resultaron ser similares durante el año de estudio, la laguna Churince resultó menos favorable para la germinación que los Güeros. Las respuestas al endurecimiento natural pueden ser consecuencia de procesos de adaptación a las variaciones del ambiente (Gurusingue y Bradford 2001), ya que prepara a las semillas para tolerar condiciones de estrés hídrico, salino, de altas temperaturas, tanto en semillas jóvenes como viejas (Nicasio Arzeta, 2010). Además un aumento en la velocidad de germinación en ambientes desfavorables resulta muy útil para la permanencia de las especies (González Orozco *et al.*, 2001).

En varios estudios donde se analiza el efecto del endurecimiento natural y, entre otras variables, el sitio de enterramiento sobre la germinación de *Wigandia urens* (González Zertuche *et al.*, 2001; Gamboa-deBuen *et al.*, 2006), las semillas enterradas mostraron un mayor porcentaje final y una mayor velocidad de germinación respecto a las semillas control, además de que hubo diferencias entre los sitios muestreados. Las autoras identifican a las fluctuaciones de temperatura y de humedad las diferencias de germinación entre los sitios de enterramiento como responsables de estas variaciones. Los estudios con semillas endurecidas por métodos de laboratorio (donde se simulan las condiciones naturales) (Gallardo *et al.*, 2001) y por *priming* natural (Alvarado López, 2009)

permiten aseverar que las variaciones ambientales promueven cambios fisiológicos y metabólicos, entre los que el más señalado es la movilización de proteínas, como las de reserva, las LEA (proteínas de fase tardía de la embriogénesis) y las HSP (proteínas de choque térmico). Otro cambio relevante es la velocidad de entrada de agua, que es menor en las semillas endurecidas (Varier *et al.*, 2010). Estos cambios le permiten a las semillas responder a las condiciones favorables para su germinación y establecimiento. Sin embargo, serían necesarios estudios más detallados para poder identificar cuál, o cuáles, de los factores ambientales es el que produce este endurecimiento de *F. chlorifolia*, y si ésta respuesta se mantiene a lo largo de periodos más largos de estudio.

### **5.1.2 Porcentaje y tasa máxima de germinación**

El bajo porcentaje final de germinación de las semillas de *F. chlorifolia* en el campo no puede atribuirse a que las semillas fueran inviables, porque tuvieron una buena respuesta germinativa cuando después de estar en condiciones naturales fueron puestas en cámaras de ambientes controlados. La baja respuesta en el campo pudo deberse a que durante el año de estudio no se presentaron eventos climáticos como huracanes que produjeran lluvias intensas y abundantes. Este tipo de eventos, como reporta Peralta-García (2013), generan las condiciones necesarias para que las semillas germinen, ya que en julio de 2010, después del paso del Huracán Alex, esta especie germinó en un 50%. Durante el año 2011 la disponibilidad de agua que requieren especies como *F. chlorifolia* fue baja debido a las bajas precipitaciones, lo que parece haber afectado su germinación.

El menor porcentaje final de germinación de las semillas recuperadas en la Laguna Churince pudo deberse, del mismo modo, a las condiciones ambientales adversas ya descritas. Los ambientes hostiles pueden favorecer ciertas respuestas germinativas. La pronta emergencia de las plántulas (Parera y Cantliffe, 1994) es una de ellas, ya que de no hacerlo rápidamente, las semillas sufren el riesgo de germinar bajo condiciones de mayor vulnerabilidad. Sin embargo a su vez pueden tener implicaciones sobre otros parámetros. Las consecuencias de permanecer bajo condiciones adversas es el incremento en la producción de radicales libres, lo que conlleva un deterioro de las semillas (Leprince *et al.*, 1990; Lee *et al.*, 2010). El agua constituye el mayor limitante para

la germinación y para el crecimiento de las plantas (Vicré *et al.*, 2004), así es posible decir que las condiciones limitantes de agua en el sitio de estudio limitaron el bajo porcentaje final de germinación.

Hubo una tendencia a que mientras más tiempo permanecieron las semillas recuperadas en el campo, más rápido germinaron. Al estar enterradas las semillas, se atenúan algunas de las condiciones medioambientales adversas, tales como altos niveles de salinidad (Maun y Lapierre, 1986) y las fluctuaciones de temperatura y luz (Rojas-Aréchiga y Batis, 2001) que disminuirían la probabilidad de germinación de no permanecer en el suelo por períodos prolongados que amortiguaran estos efectos a lo largo del tiempo. Al contrario de lo observado en las semillas recuperadas, mientras más tiempo permanecieron almacenadas las semillas control, menor fue su velocidad de germinación, lo que indica que al menos para este parámetro la permanencia en el suelo en condiciones naturales resulta ventajosa.

Las semillas recuperadas retiradas en noviembre germinaron más rápido que el resto y que las semillas control en septiembre, noviembre y enero (2012). Dado que en noviembre se registró la humedad relativa más alta, una de las temperaturas más bajas y la incidencia de luz más baja del año, se podría decir que estos factores en conjunto podrían estar determinando la germinación de *F. chlorifolia*, ya que por sí solos (Barboza y Herrera, 1990) o en conjunto (Zheng *et al.*, 2004) afectan el porcentaje final y la velocidad de germinación. Estudios realizados con especies halófitas demuestran el efecto de la interacción de varios factores, como la temperatura, la salinidad, la luz y el agua, sobre la germinación de las semillas (Khan y Ungar, 1996; Gulzar *et al.*, 2001; Khan y Gulzar, 2003). Durante las fases de la germinación, las especies son vulnerables a los cambios que ocurren en su medio, por lo que el germinar cuando las condiciones adecuadas se combinan es muy importante. El agua es fundamental en el proceso de germinación, ya que hidrata a la semilla y permite que se embeba, lo que causa la actividad metabólica subsecuente que se traduce en la emergencia de la radícula (Vázquez-Yáñez *et al.*, 1997). Los requerimientos de humedad para la germinación de las especies están en función del nivel de humedad presente y la rapidez de la especie para germinar en ellos (Oberbauer y Miller, 1982; Baskin y Baskin, 2001), por lo que noviembre debió ser el mes con los niveles óptimos en cuanto a humedad. La cantidad y la calidad de luz que percibe una semilla son

determinantes para que germine en momentos idóneos para el establecimiento de las plántulas (Pons, 2000). La sensibilidad de la germinación a la luz, se ve influida por otros factores, como la temperatura (Gardner, 1921). Así, es de suponer que, no sólo los meses menos cálidos, si no los micrositios con las menores incidencias de luz y mayor humedad favorecen la germinación y por ende la permanencia de esta especie en estos hábitats.

*Flaveria chlorifolia* tiene metabolismo intermedio, es decir, tiene características de las rutas metabólicas  $C_3$  y  $C_4$  y las comparte con otras especies del mismo género (Kocacinar *et al.*, 2008). Este rasgo ha sido estudiado sólo desde el punto de vista fisiológico en especies del mismo género (Ku, *et al.*, 1983; Rumpho, *et al.*, 1984; Brown y Hattersley, 1989; Ku, *et al.*, 1991) y no hay reportes de cómo podría influir esto en la fecundidad de las plantas, en la germinación de las semillas, en las primeras etapas del desarrollo de las plántulas, en su establecimiento y en su comportamiento poblacional. Rumpho *et al.* (1984) sugieren que las especies del género *Flaveria* expresan mejor las características típicas de las plantas  $C_4$  cuando se le compara con especies de otros géneros. Las especies con metabolismo  $C_4$  son plantas eficientes bajo intensidades altas de luz que pueden crecer en condiciones de escasez de agua (Raven, 2005). Esto podría explicar la presencia de *F. chlorifolia* en un ambiente tan árido y luminoso (Powell, 1978; McKown *et al.*, 2005) como lo es el valle de Cuatrociénegas, a pesar de que sus semillas respondan mejor en ambientes con mayor humedad y menor incidencia de luz, como se observó en este estudio. Powell (1978) señala que las especies del género *Flaveria* tienen preferencia por suelos alcalinos y gipsófilos, además de que se encuentran en condiciones de disturbio. El efecto de este metabolismo intermedio sobre la capacidad de germinación de las semillas es desconocido, y se sugiere la realización de estudios posteriores a fin de comprender mejor la respuesta germinativa reportada en este estudio.

No se observó evidencia de algún tipo de latencia en las semillas de esta especie, lo que coincide con lo observado por Peralta-García (2013). Ignoramos qué provocó que el porcentaje final de germinación reportado por Peralta-García (2013) no superara el 60%, y que haya alcanzado un máximo del 70% en este trabajo. Tal vez después de un mayor tiempo de almacenamiento se presente una latencia inducida, fenómeno que se produce cuando las semillas se encuentran

en un medio con alguna condición desfavorable (temperaturas altas, poco oxígeno, etc.), por lo que ya no pueden germinar a pesar de continuar vivas (Vázquez-Yanes *et al.*, 1997, Baskin y Baskin, 2001). Los efectos maternos son vistos como un tipo de plasticidad fenotípica, pues los ambientes experimentados por la madre, afectan a los fenotipos de la progenie (Boyd *et al.*, 2007; Donohue, 2009), en ese sentido, las condiciones bajo las cuales se produjeron las semillas de *F. chlorifolia* podrían relacionarse con que no germinara la totalidad de los lotes. También podría suceder que mientras estuvieron en el campo, algunas semillas sufrieran algún tipo de daño, pues al revisarse, para evaluar su respuesta germinativa, algunas estaban prácticamente desechas, ya que en ambientes áridos las semillas son susceptibles de dañarse (Hegarty, 1978) este hecho no puede descartarse.

Es de destacar que tanto en el trabajo de Peralta García (2013) como en el presente, la viabilidad de esta especie no se vio disminuida después de estar en condiciones de campo o almacenada, al menos durante dos años. Esto es relevante ya que la latencia, la longevidad (Baskin y Baskin, 2001; Rojas-Aréchiga y Batis, 2001) y los procesos de hidratación y desecación que ocurren en condiciones naturales son características de especies que forman bancos de semillas (Nicasio Arzeta, 2010). Así, es probable que esta especie potencialmente forme parte del banco de semillas, cuyas características no están descritas. Estos bancos confieren a las especies que conforman a las diferentes poblaciones (Venable y Brown, 1988; Bonis *et al.*, 1995) y a las comunidades vegetales (Capon y Brock, 2006) la ventaja de mantener genotipos vivos sin que enfrenten condiciones desfavorables para su establecimiento y su desarrollo. De esta forma, las semillas permanecen vivas en el suelo y germinan cuando las condiciones ambientales lo permiten (Baskin y Baskin, 2001). La formación de bancos de semillas en los desiertos se ha reportado más para las especies anuales (Russi *et al.*, 1992; DeFalco, *et al.*, 2009), y poco para las especies perennes (Caballero *et al.*, 2003). De acuerdo a Thompson y Grime (1979) los bancos de semillas se clasifican según el tiempo que permanezcan viables las semillas, así podríamos decir que esta especie forma bancos de semillas persistentes, aunque haría falta contar con información más específica respecto a la latencia de *F. chlorifolia* y poder confirmar esta idea.

## 5.2 Factores abióticos

Las abras de ambos sitios varían ligeramente en la riqueza y la abundancia de la vegetación que las ha colonizado (Pérez y Sosa, 2009; Pisanty *et al.*, 2013), pero esto no influyó en ninguno de los factores medidos en las abras. No obstante, los factores sí difirieron a lo largo de los bimestres. Las diferencias coinciden con lo que se podría esperar de acuerdo al patrón estacional de la zona. Así, la temperatura más alta se registró en el mes de septiembre y la menor en enero, lo que coincide con que a su vez en septiembre se encontró la incidencia de luz más elevada y en noviembre y enero la más baja. En noviembre y enero, junto con julio se registró la humedad relativa más alta del año de muestreo y, de igual forma, en septiembre se observó la menor humedad relativa. Lo anterior coincide con los datos registrados por el Sistema Meteorológico Nacional (SMN) para la estación de Cuatrociénegas en el año de estudio (Fig. 2) lo que hace pensar que estos microambientes, a pesar de ser discretos (en el espacio) y contrastantes con la matriz que los rodea, no están aislados de las condiciones climáticas que afectan a todo el valle por lo que se ven afectados por ellas, aun cuando lo hagan amortiguadamente.

De acuerdo a los análisis de correlación, *F. chlorifolia* germinó más cuando hubo una menor incidencia de luz y cuando ésta fluctuó, así como cuando hubo fluctuaciones en la humedad. Cabe mencionar que la incidencia de luz permitió tipificar y comparar a las abras entre sí, a pesar de que su medición, en luxes, no permite identificar la radiación fotosintéticamente activa (PAR, por sus siglas en inglés), la cual es la que fisiológicamente importa tanto en la germinación como en el establecimiento de las plantas (Martínez *et al.*, 1992; Nobel, 1999; Zheng *et al.*, 2004). Sin embargo, un estudio reciente (López-Toledo *et al.*, 2013) considera la incidencia de luz como un factor microclimático importante que incide sobre la germinación. La correlación negativa entre la incidencia de luz y el porcentaje final de germinación indica que la luz tiene un efecto sobre la germinación, mismo que habrá que esclarecer con más detalle, a nivel fisiológico, con base en la PAR. En el caso de la luz, Peralta-García (2013) encontró la especie que nos ocupa presentó un mayor porcentaje final de germinación en condiciones de oscuridad. Debido a esto, se sugiere la realización de experimentos de germinación en ambientes controlados variando la cantidad y calidad de la luz, la humedad y la

temperatura, pues los resultados son consistentes al hallarse la mejor respuesta germinativa (porcentaje y velocidad de germinación) en los meses con menor incidencia de luz, con menor temperatura y con mayor humedad.

Los porcentajes más altos de germinación y la mayor velocidad de germinación los presentaron las semillas recuperadas en los meses fríos, que coinciden con la época de secas reportada para el valle (SEMARNAT, 2012). Si bien durante los meses fríos no hay precipitaciones importantes, sí hay bajas temperaturas que evitan la evaporación del agua. En estos meses se observó una mayor humedad relativa, y al menos en los cuerpos de agua y en las abras es cuando más agua hay. Esto sugiere que no sólo la humedad es un factor que determina la respuesta germinativa de las semillas en general (Teasdale, 1993; Teasdale y Mohler, 1993), si no que lo hace en conjunción con la temperatura y la cantidad y la calidad de la luz, como se ha estado mencionando. *F. chlorifolia* se encontraba cerca del borde de la Laguna Churince cuando ésta tenía agua, y se ha visto en los bordes de otros cuerpos de agua, como el río y otras pozas como Los Hundidos, en la Poza Azul, en El Mojarral, en La Becerra y en el Rancho Pozas Azules. *F. chlorifolia*, como otras especies, también se encuentra en la planicie del valle, sin embargo, es menos frecuente que *S. ebracteatus*, y se encuentra en mayor medida en las orillas de los cuerpos de agua y asociada a las abras, en las que se encuentra en el fondo, la pared y la periferia. Su distribución confirma su carácter ripario, pues demanda altos niveles de disponibilidad de agua y en su defecto la humedad del suelo (Smith *et al.*, 1998), lo que restringe su distribución en Cuatrociénegas.

### **5.3 *Flaveria chlorifolia* en las abras del Sistema Churince**

Como se mencionó anteriormente, la germinación en el campo fue extremadamente baja, por lo que harían falta más estudios para establecer qué estadios del ciclo de vida contribuyen al incremento de la población. La baja respuesta germinativa observada en condiciones de campo contrasta con lo que se observó en las semillas recuperadas, en las que la germinación rebasó el 50%. Esto permite suponer que es posible que haya períodos discretos de altos porcentajes de germinación y reclutamiento que permiten el establecimiento de la población, misma que después se mantiene durante periodos en los que estos procesos son casi inexistentes. Sin embargo, cabe recordar que, en general, el



reclutamiento es bajo en la mayoría de las poblaciones vegetales, debido, entre otras cosas, a la naturaleza probabilística de dispersión de las semillas (Eriksson y Ehrlen, 1992) y que frecuentemente basta con la incorporación de unos cuantos individuos para mantener a una población.

Por otro lado, se puede afirmar que *F. chlorifolia* no es una especie oportunista (Peralta-García), y sí una colonizadora, como se ha reportado previamente para esta especie (Pérez y Sosa, 2009). Más bien es una especialista, pues requiere de características específicas, como las que presentan las abras, que le permiten establecerse en sitios más bien húmedos. Una vez que esta especie se encuentra en las condiciones específicas que requiere, es una muy buena colonizadora, lo cual se denota por su abundancia en este tipo de hábitats. Estos hallazgos se podrán confirmar o no a través del monitoreo continuo de las abras de esta zona, ya que de continuar la intensa desecación que todo el sistema sufre y que ya ha cambiado completamente la parte terminal del mismo, es probable que esta especie desaparezca junto con los ambientes riparios originales y con los creados por la apertura de abras.

Los estudios de germinación como el presente y el realizado por Peralta-García (2013) no permiten explicar totalmente la abundancia y frecuencia de *F. chlorifolia*, debido a la baja germinación observada en el campo y a que no se cuenta con datos demográficos, especialmente sobre la supervivencia de las plántulas. Aun así, se puede decir que su abundancia, a pesar de la baja germinación que observamos en el campo, nos hace pensar que probablemente haya eventos de germinación masiva bajo condiciones especiales, pero que no observamos en el campo en nuestro periodo de estudio. Se han observado plántulas y plantas pequeñas en las abras (Pérez y Sosa, 2009), así como una germinación masiva de semillas de *S. ebracteatus* posterior al paso del huracán Alex en 2011 (Peralta-García, 2013), por lo que estos eventos deben darse de una u otra forma, aun cuando no se hayan observado específicamente en *F. chlorifolia* hasta el momento. Se requerirían estudios demográficos para determinar los distintos parámetros vitales como las tasas de natalidad, mortalidad y fecundidad. Además, se ignora si esta especie tiene capacidad de colonizar micrositios por clonación, lo que no se descarta, ya que especies de este género, como *F. linearis* (Micallef y Sharkey, 2006) la presentan.

## VI. CONCLUSIONES

- Las abras de la laguna Churince y de los Güeros son similares en cuanto a la humedad, la temperatura, la incidencia de luz, el área, y el pH.
- Las diferencias en la velocidad de germinación apuntan hacia un proceso de endurecimiento natural (*priming*) que favorece esta respuesta pero no al porcentaje final de germinación. Se requieren estudios posteriores para poder definir qué factores (por ejemplo salinidad, temperatura y luz) lo determinan para esta especie en el sitio de estudio.
- El porcentaje final de germinación de *Flaveria chlorifolia* fue mayor en las abras con menos luz y mayor humedad relativa.
- *Flaveria chlorifolia* es una especie que requiere condiciones específicas, dadas por las abras, y que actúa como una colonizadora especialista, de modo que se establece fácilmente en ambientes riparios como los bordes de los cuerpos de agua y las abras. De la misma manera, responde a la alteración de los ambientes en los que es característica, por lo que es de esperarse que al acabar de secarse las abras a consecuencia de la desecación de la laguna Churince y de la parte terminal del río del mismo nombre, esta especie no podrá establecerse ni sobrevivir, y que lo mismo sucederá a corto plazo en las inmediaciones de la laguna Intermedia y, a mediano plazo, en todo el sistema Churince.

## LITERATURA CITADA

- Aguiar, M. y Sala, O. 1999. Patch Structure, Dynamics and Implications for the Functioning of Arid Ecosystems *Trends in Ecology and Evolution*, **7**: 173-277.
- Alvarado López, S. 2009. *Movilización de las Proteínas de Reserva en Respuesta al Osmocondicionamiento Natural en las Semillas de Plantas de la Reserva del Pedregal*. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- An-Jun, T y Chun-Lin, L. 2008. Seed Germination of *Lasia spinosa* as a Function of Temperature, Light, Desiccation, and Storage. *Aquatic Botany*, **4**:352-356.
- Araya, E., Gómez, L., Hidalgo, N. y Valverde, R. 2000. Efecto de la Luz y del Ácido Gilberélico Sobre la Germinación *in vitro* de *Alnus acuminata*. *Agronomía Costarricense*, **1**: 75-80.
- Bahrani M. J. y Niknejad-Kazempour, H. 2007. Effect of Dormancy Breaking Treatments and Salinity on Seed Germination of Two Desert Shrubs. *Arid Land Research and Management*, **21**: 107-118.
- Barboza, R. y Herrera, J. 1990. El Vigor de la Semilla de Café y su Relación con la Temperatura de Secado, el Contenido de Humedad y las Condiciones de Almacenamiento. *Agronomía Costarricense*, **1**: 1-18.
- Baskin, C. C. y Baskin, J. M. 1980. Ecophysiology of Secondary Dormancy in Seeds of *Ambrosia artemisiifolia*. *Ecology*, **3**: 475-480.
- Baskin, C. C. y Baskin, J. M. 1988 Germination Ecophysiology of Herbaceous Plant Species in a Temperate Region. *American Journal of Botany*, **2**: 286-305.
- Baskin, C. C. y Baskin, J. M 2001. *Ecology, Biogeography and Evolution of Dormancy and Germination*. Elsevier, EE.UU. 627 pp.
- Baskin, J. M. y Baskin, C. C. 2004. A Classification System for Seed Dormancy. *Seed Science Research*, **14**: 1-16.
- Bazzaz, F. A. 1986. Life History of Colonizing Plants: Some Demographic, Genetic, and Physiological Features. En *Ecology of Biological Invasions of North America and Hawaii*. Springer New York, EE.UU. 96-110 pp.
- Bazzaz, F. A. 1991. Habitat Selection in Plants. *The American Naturalist*, S116-S130.
- Begon, M., Townsend, C. R. y Harper, J. L. 2005. *Ecology: From Individuals to Ecosystems*. Wiley-Blackwell, UK. 752 pp.
- Benech-Arnold, R. L. Sánchez, R. A., Forcella, F., Kruk, B. C. y Ghera, C. M. 2000. Environmental Control of Dormancy in Weed Seed Banks in Soil. *Field Crops Research*, **2**: 105-122.
- Bewley J. D. y Black, M. 1994. *Seeds: Physiology of Development and Germination*. Plenum Press, EE.UU. 445 pp.
- Bonis, A., Lepart, J. y Grillas, P. 1995. Seed Bank Dynamics and Coexistence of Annual Macrophytes in a Temporary and Variable Habitat. *Oikos*, 81-92.
- Boyd, E. W., Dorn, L. A., Weinig, C. y Schmitt, J. 2007. Maternal Effects and Germination Timing Mediate the Expression of Winter and Spring Annual Life Histories in *Arabidopsis thaliana*. *International Journal of Plant Sciences*, **2**: 205-214.

- Brenchley, J. L., Probert, R. J. 1998. Seed Germination Responses to Some Environmental Factors in the Seagrass *Zostera capricorni* from Eastern Australia. *Aquatic Botany*, **3**: 177-188.
- Britton, D. L. y Brock, M. A. 1994. Seasonal Germination from Wetland Seed Banks. *Australian Journal Marine Freshwater Research*, **8**: 1445-1457.
- Brown, R. H., Bassett, C. L., Cameron, R. G., Evans, P. T., Bouton, J. H., Black, C. C., O'Reilly Sternberg, L. y DeNiro, M. J. 1986. Photosynthesis of F<sub>1</sub> Hybrids Between C<sub>4</sub> and C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub> Species of *Flaveria*. *Plant Physiology*, **1**: 211-217.
- Brown, R. H. y Hattersley, P. W. 1989. Leaf Anatomy of C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub> Species as Related to Evolution of C<sub>4</sub> Photosynthesis. *Plant Physiology*, **4**: 1543-1550.
- Bullock, J. M., Hill, B. C., Silvertown, J. y Sutton, M. 1995. Gap Colonization as a Source of Grassland Community Change Effects of Gap Size and Grazing on the Rate and Mode of Colonization by Different Species. *Oikos*, 273-282.
- Caballero, I., Olano, J. M., Loidi, J. y Escudero, A. 2003. Seed Bank Structure along a Semi-Arid Gypsum Gradient in Central Spain. *Journal of Arid Environments*, **2**:287-299.
- Capon, S. J. y Brock, M. A. 2006. Flooding, Soil Seed Bank Dynamics and Vegetation Resilience of a Hydrologically Variable Desert Floodplain. *Freshwater Biology*, **2**:206-223.
- Cerritos, R., Eguiarte, L., Avitia, M., Siefert, J., Trivisiano, M., Rodríguez-Verdugo, A. y Souza, V. 2011. Diversity of Culturable Thermo-resistant Aquatic Bacteria along an Environmental Gradient in Cuatro Ciénegas, Coahuila, México. *Antonie Van Leeuwenhoek*, **2**: 303-318.
- Chesson, P., Gebauer, R., Schwinning, S., Huntly, N., Wiegand, K. Ernest, M., Sher, A., Novoplansky, A. y Weltzin, J. F. 2004. Resource Pulses, Species Interactions, and Diversity Maintenance in Arid and Semi-Arid Environments. *Oecología*, **2**: 236-253.
- Cloudsley-Thompson, J. L. 1979. *El hombre y la biología de zonas áridas*. Blume, España. 255 pp.
- Comisión Nacional del Agua, CONAGUA. 2010. Normales climatológicas. <http://smn.cna.gob.mx/> Consultado el 28 abril 2013.
- Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, CONANP. 2010 Humedales de México. <http://ramsar.conanp.gob.mx/> Consultado el 28 de octubre de 2010.
- Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, CONANP. 2013. *Flora de Cuatrociénegas*. <http://cuatrociénegas.conanp.gob.mx/flora.php> Consultado el 28 de julio de 2010.
- Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad, CONABIO. 2009. Regiones prioritarias y planeación para la conservación de la biodiversidad <http://www.biodiversidad.gob.mx/pais/pdf/CapNatMex/VolIII/> Consultado el 30 de agosto de 2013.
- Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, CONABIO. 2011. Regionalización <http://www.conabio.gob.mx/> Consultado el 22 de abril de 2011.
- Coronado, R. 2010 *Poza sigue cerrada, falta estudio ecológico*. Diario Milenio. Publicado el 11 de mayo de 2010, México. <http://impreso.milenio.com/node/8765192>
- Dai, X. 1996. Influence of Light Conditions in Canopy Gaps on Forest Regeneration: a New Gap Light Index and its Application in a Boreal Forest in East-Central Sweden. *Forest Ecology and Management*, **1-3**: 187-197.

- Damascos, M. A. y Rapoport, E. H. 2002. Diferencias en la Flora Herbácea y Arbustiva Entre Claros y Áreas Bajo Dosel en un Bosque de *Nothofagus pumilio* en Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural*, **3**: 465-472.
- DeFalco, L. A., Esque, T. C., Kane, J. M. y Nicklas, M. B. 2009. Seed Bank in a Degraded Desert Shrubland: Influence of Soil Surface Condition and Harvester Ant Activity on Seed Abundance. *Journal of Arid Environments*, **10**: 885-893.
- Deng, Z., Deng, Z., An, S., Wang, Z., Liu, Y., Ouyang, Y., Zhou, C., Zhi, Y. y Li, H. 2009. Habitat Choice and Seed-Seedling Conflict of *Spartina alterniflora* on the Coast of China. *Hydrobiology*, **1**: 287-297.
- Desert Fishes Council, DFC. 2010. <http://www.desertfishes.org/cuatroc/habitats/pozas.html> Consultado el 03 de octubre de 2010.
- Diario Oficial de la Federación, DOF. 2008. Acuerdo sobre el acuífero de Cuatrociénegas <http://dof.gob.mx/> Consultado el 22 de septiembre de 2010.
- Dinger, E. C., Cohen, A. E., Hendrickson, A. y Marks, J. C. 2005. Aquatic Invertebrates of Cuatro Ciénegas, Coahuila, México: Natives and Exotics. *The Southwestern Naturalist*, **2**: 237-246.
- Donohue, K. 2009. Completing the Cycle: Maternal Effects as the Missing Link in Plant Life Histories. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **1520**: 1059-1074.
- Donohue, K., Rubio de las Casas, R., Burghardt, L., Kovach, K. y Willis, C. G. 2010. Germination, Postgermination, Adaptation, and Species Ecological Ranges. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 293-319.
- Eriksson, O. y Ehrlén, J. 1992. Seed and Microsite Limitation of Recruitment in Plant Populations. *Oecologia*, **3**: 360-364.
- Evans, S. 2005. *Using Chemical Data to Define Flow Systems in Cuatrociénegas, Coahuila, Mexico*. Tesis profesional de maestría. Universidad de Texas. EE.UU., Austin.
- Falcón, L. I., Cerritos, R., Eguiarte, L. E y Souza, V. 2007. Nitrogen Fixation in Microbial Mat and Stromatolite Communities from Cuatro Cienegas, Mexico. *Microbial Ecology*, **2**: 363-373.
- Finch-Savage, W. E. y Leubner-Metzger, 2006. Seed Dormancy and the Control of Germination. *New Phytologist*, **3**: 501-523.
- Finkelstein, R., Reeves, W., Ariizumi, T. y Steber, C. 2008. Molecular Aspects of Seed Dormancy. *Annual Review of Plant Biology*, **1**: 387-415.
- Frei, E. S., Scheepens, J. F. y Stöcklin, J. 2012. Dispersal and Microsite Limitation of a Rare Alpine Plant. *Plant Ecology*, **3**: 395-406.
- Gálhidy, L., Mihók, B., Hagyó, A., Rajkai, K. y Standovár, T. 2006. Effects of Gap Size and Associated Changes in Light and Soil Moisture on the Understorey Vegetation of a Hungarian Beech Forest. *Plant Ecology*, **1**: 133-145.
- Gallardo, K., Job, C., Groot, S. P., Puype, M., Demol, H., Vandekerckhove, J. y Job, D. 2001. Proteomic Analysis of Arabidopsis Seed Germination and Priming. *Plant Physiology*, **2**: 835-848.
- Gamboa-deBuen, 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*, **3**: 520-530.
- Gardner, W. 1921. Effect of Light on Germination of Light-Sensitive Seeds. *Botanical Gazette*, **4**: 249-288.

- González-Orozco, L., Vázquez-Yanes, C., Gamboa, A., Sánchez-Coronado, M., 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*, **1**: 27-34.
- González-Zertuche, L., Vázquez-Yanez, C., Gamboa, A., Sánchez-Coronado, M. E., Aguilera, P. y Orozco-Segovia, A. 2001. Natural Priming of *Wigandia urens* During Burial: Effects on Germination, Growth and Protein Expression. *Seed Science Research*, **1**: 27-34.
- González Medrano, F. 2012. *Las Zonas Áridas y Semiáridas de México y su Vegetación*. Instituto Nacional de Ecología y Medio Ambiente, México. 194 pp.
- Grime, J. P. 1977. Evidence for the Existence of three Primary Strategies in Plants and its Relevance to Ecological and Evolutionary Theory. *American Naturalist*, 1169-1194.
- Gulzar, S., Khan, M. A. y Ungar, I. A. 2001. Effect of Salinity and Temperature on the Germination of *Urichonodra setulosa* (Trin) C. E. Hubbard. *Seed Science and Technology*, **29**: 21-29.
- Gurusingue, S. y Bradford, K. J. 2001. Galactosyl-sucrose Oligosaccharides and Potential Longevity of Primed Seeds. *Seed Science Research*, **2**: 121-133.
- Gutterman, Y. 1994. Strategies of Seed Dispersal and Germination in Plants Inhabiting Deserts. *The Botanical Review*, **4**: 373-425.
- Harper, J.L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press, U.K. 862 pp.
- Hartley, A., Barger, N., Belnap, J. y Oskin, G. 2007. Dryland Ecosystems. en Marschner, P. y Rengel, Z. (eds.). *Soil Biology Nutrient Cycling in Terrestrial Ecosystems*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, Alemania. 271-307 pp.
- Hedden, P. y Kamiya, Y. 1997. Gibberellin Biosynthesis: Enzymes, Genes and Their Regulation. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 431-460.
- Hegarty, T. W. 1978. The Physiology of Seed Hydration and Dehydration, and the Relation between Water Stress and the Control of Germination: A review. *Plant, Cell and Environment*, **2**: 101-119.
- In, S., Jun-Cheol, M., Cheol, S. J. Paul, R. y Wook, K. 2008. Effect of Potassium Nitrate Priming on Seed Germination of Seashore *Paspalum*. *Hort. Science*, **7**: 2259-2262.
- Instituto Nacional de Ecología, INE. 1999. *Programa de Manejo del Área de Protección de Flora y Fauna Cuatrociénegas*. Instituto Nacional de Ecología y Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca, México. 167 pp.
- Instituto Nacional de Ecología, INE. 2010. Análisis de la variación de los principales cuerpos de agua de Cuatrociénegas <http://www.ine.gob.mx/con-eco-cuatrocienegas> Consultado el 16 de marzo de 2011.
- Irmaileh, A. 1994. Nitrogen Reduces Branched Broomrape (*Orobanche ramosa*) Seed Germination. *Weed Science*, **1**: 57-60.
- Kautz, L. 2007. Estimating Groundwater Evapotranspiration Rates Using Diurnal Water-table Fluctuations in a Semi-arid Riparian Zone. *Hidrogeology Journal*, **3**: 483-497.
- Keddy, P.A. 2004. *Wetland Ecology, Principle and Conservation*. Cambridge University Press, EE.UU. 467 pp.
- Kent, M. 2012. *Vegetation Description and Data Analysis: A practical Approach* John Wiley and Sons, Ltd. EE.UU. 414 pp.

- Khan, M. A. y Ungar, I. A. 1984. The Effect of Salinity and Temperature on the Germination of Polymorphic Seeds and Growth of *Atriplex triangularis* Willd. *American Journal of Botany*, **4**: 481-489.
- Khan, M. A. y Ungar, I. A. 1996. Influence of Salinity and Temperature on the Germination of *Haloxylon recurvum* Bunge ex. Boiss. *Annals of Botany*, **5**: 547-551.
- Khan, M. A. y Gulzar, S. 2003. Light, Salinity, and Temperature Effects on the Seed Germination of Perennial Grasses. *American Journal of Botany*, **1**: 131-134.
- Kocacinar F., Mckown, A. D., Sage, Ta. L. y Sage, R. F. 2008. Photosynthetic Pathway Influences Xylem Structure and Function in *Flaveria* (Asteraceae). *Plant, Cell and Environment*, **10**:1363-1376.
- Ku, M. S., Monson, R. K., Littlejohn, R. O., Nakamoto, H., Fisher, D. B y Edwards, G. E. 1983. Photosynthetic Characteristics of C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub> Intermediate *Flaveria* Species. *Plant Physiology*, **4**: 944-948.
- Ku, M. S. B., Wu, J., Dai, Z., Scott, A., Chu. C. y Edwards, G. E. 1991. Photosynthetic and Photorespiratory Characteristics of *Flaveria* Species. *Plant Physiology*, **2**: 518-528.
- Krauss, K. W. y Ball, M. C. 2013. On the Halophytic Nature of Mangroves. *Trees*, **1**: 7-11.
- Lambers, H., Chapin III, F. S. y Pons, T. L. 1998. *Plant Physiological Ecology*. Springer, EE.UU. 543 pp.
- Leck, M. A. 1996. Germination of Macrophytes from a Delaware River Tidal Freshwater Wetland. *Bulleton of the Torrey Botanical Club*, **1**: 48-67.
- Leck, M. A., Simpson, R. L. y Parker, V. T. 2008. *Why seedlings?* en Leck, M. A., Thomas Parker, V. y Simpson, R. L. (eds). *Seedling ecology and evolution*. Cambridge University Press, EE.UU. 3-12 pp.
- Lee, Y. P., Baek, K. H., Lee, H. S., Kwak, S. S., Bang, J. W. y Kwon, S. Y. 2010 Tobacco Seeds Simultaneously Over-expressing Cu/Zn-superoxide Dismutase and Ascorbate Peroxidase Display Enhanced Seed Longevity and Germination Rates Under Stress Conditions. *Journal of Experimental Botany*, **9**: 2499-2506.
- Le Fer, D. y Parker, T. P. 2005. The Effect of Seasonality of Burn on Seed Germination in Chaparral: the Role of Soil Moisture. *Modroño*, **3**: 166-174.
- Leprince, O., Deltou, R., Thorpe, P. C., Atherton, N. M. y Hendry, G. A. 1990. The Role of Free Radicals and Radical Processing Systems in Loss of Desiccation Tolerance in Germinating Maize (*Zea mays* L.). *New Phytologist*, **4**: 573-580.
- Levinton, J. S. 1970. The Paleoecological Significance of Opportunistic Species. *Lethaia*, **1**: 69-78.
- López-Toledo, L., Portillo-Cruz, Y., Pulido, M. T. y Endress, B. A. 2013. Seed Dynamics of an Endemic Palm in a Northwestern Mexican Tropical Dry Forest: Implications for Population Spatial Structure. *Plant Ecology*, **9**: 1115-1125.
- Maldonado, C., Pujado, E. y Squeo, F. 2002. El Efecto de la Disponibilidad de Agua Durante el Crecimiento de *Lycopersicon chilense* Sobre la Capacidad de sus Semillas Para Germinar a Distintas Temperaturas y Concentraciones de Manitol y NaCl. *Revista Chilena de Historia Natural*, **4**: 651-660.
- MacArthur, R. H. y Wilson, E. O. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton Landmarks in Biology, EE.UU. 245 pp.

- Mann, C. J. y Wetzel, R. G. 2000. Hidrology of an Impounded Lotic Wetland Sediment Characteristics. *Wetlands*, **1**: 23-32.
- Martinez, M. L., Valverde, T. y Moreno-Casasola, P. 1992 Germination Response to Temperature, Salinity, Light and Depth of Sowing of Ten Tropical Dune Species. *Oecologia*, **3**:343-353.
- 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, D.F.
- Maun, M. A. y Lapierre, J. 1986. Effects of Burial by Sand on Seed Germination and Seedling Emergence of Four Dune Species. *Botanical Society of America*, **3**: 450-455.
- McKown, A. D., Moncalvo, J. M., Dengler, N. G. 2005. Phylogeny of *Flaveria* (Asteraceae) and Inference of C<sub>4</sub> Photosynthesis Evolution. *American Journal of Botany*, **11**: 1911-1928.
- Mendoza-Hernández, P. E., Orozco-Segovia, A. y Pisanty, I. 2010. Germination, Emergence and Survival of *Buddleja cordata* in an Urban Forest. *Ecological Restoration*, **3**:263-265.
- Micallef, B.J. y Sharkey, T.D. 2006. Genetic and Physiological Characterization of *Flaveria linearis* Plants Having a Reduced Activity of Cytosolic Fructose-1.6-bisphosphatase. *Plant, Cell & Environment*, **1**: 1-9.
- Michalczuk, L. 2006. Hormonal Control of Dormancy. *International Journal of Fruit Science*, **5**: 59-73.
- Minckley, W. L. 1969 .Environments of the Bolson of Cuatro Ciénegas, Coahuila, México. Texas Western Press. *El Paso Science Series* 2:1-65.
- Mitsch, W. J. y Gosselink J. G. 2007. *Wetlands*. John Wiley and Sons, Inc., EE.UU. 295 pp.
- Munns, R. 2002. Comparative Physiology of Salt and Water Stress. *Plant, Cell and Environment*, **2**: 239-250.
- Neil, K., Tiller, R. L. y Faeth, S. H. 2003. Big sacaton and Endophyte-Infected *Arizona fescue* Germination Under Water Stress. *Journal of Range Management*, **6**: 616-622.
- Nicasio-Arsieta, S., Sánchez-Coronado, M. E., Orozco-Segovia, A. y Gamboa-deBuen. 2011. Efecto del Preacondicionamiento y el Sustrato Salino en la Germinación y Crecimiento de Plántulas del Maíz (*Zea mays*) Raza Chalqueño. *Agrociencias*, **45**: 195-205.
- Nikaloeva, M. G. 2004. On Criteria to Use in Studies of Seed Evolution. *Seed Science Research*, **04**: 315-320.
- Nobel, P. S. 1999. *Plant Physiology*. Academic Press, EE.UU. 400 pp.
- Noe, G. B. 2002. Temporal Variability Matters: Effects of Constant vs Varying Moisture and Salinity on Germination. *Ecological Monographs*, **3**: 427-443.
- Oberbauer, S. y Miller, P. C. 1982. Effect of Water Potential on Seed Germination. *Holarctic Ecology*, **2**: 218-220.
- Orava, C. y Drake, D. R. 1997. Effects pf Salinity on Germination and Growth of *Solidago sempervirens* var. mexicana (L.) Fern. *Southern Appalachian Botanical Society*, **4**: 272-277.
- Parera, C. A. y Cantliffe, D. F. 1994. Presowing Seed Priming. En Janick, J. (ed.) *Horticultural Reviews Volumen 16*. Jhon Wiley and Sons, Inc. 109-136 pp.
- Peralta-García, C. 2013. *Germinación de Cinco Especies de Plantas Colonizadoras de los Hundimientos Diferenciales (Abras) del Sistema*



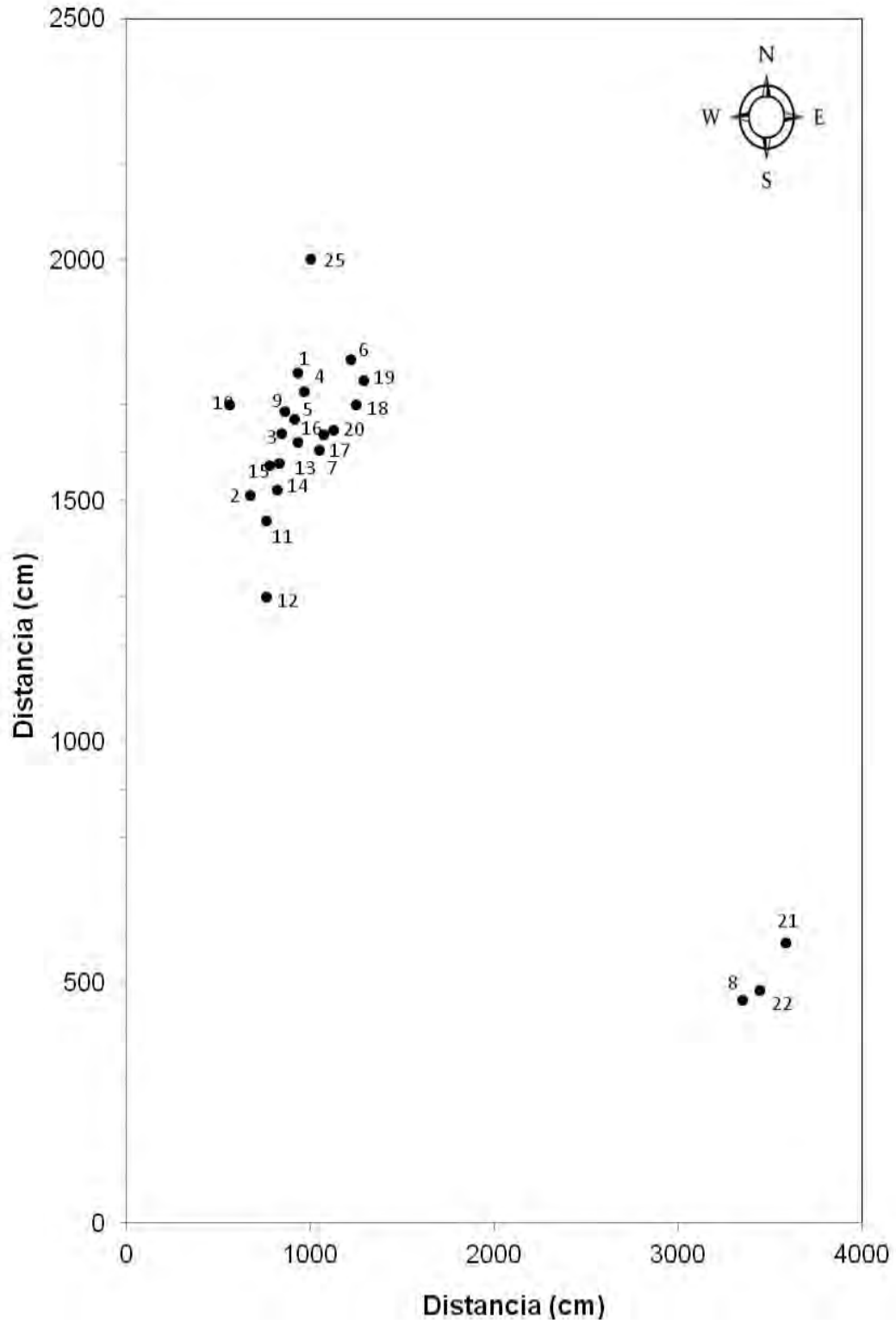
- Churince, Cuatrociéngas, Coahuila*. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Pérez y Sosa, M. C. 2009. *Dinámica de la Colonización de Hundimientos Diferenciales (Abras) en el Sistema Churince del Valle de Cuatrociéngas, Coahuila*. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Peters, D. P. C., Jin, Y. y Gosz, J. R. 2006. Woody Plant Invasion at a Semi-arid/arid Transition Zone: Importance of Ecosystem Type to Colonization and Patch Expansion. *Journal of vegetation Science*, **3**: 389-396.
- Pinkava, D. J. 1984. Vegetation and Flora of the Bolson of Cuatro Ciénegas Region, Coahuila, Mexico: IV, Summary, Endemism and Corrected Catalogue. *Journal of the Arizona-Nevada Academy of Science*, **1**: 22-47.
- Pisanty, I., Pérez y Sosa, C y Gálvez G. 2013. Agriculture, Water Mismanagement and Ecosystem Transformations in the Cuatrociénegas Valley in the Chihuahuan Desert. en Schuabe, K. Albiac Murillo, J., Connor, J. D., Hassan, R. M. y Meza González, L. (eds.). *Drought in an Arid and Semiarid Region. A multidisciplinary and Cross-Country Perspective*. Springer Science Business Media 199-216 pp.
- Polis, G. 1991. Desert Communities: an Overview of Patterns and Processes. en Polis, G. (ed.) *The ecology of desert communities*. University of Arizona Press. 2-26 pp.
- Pons, T. L. 2000. Seeds Responses to Light. En Fenner, M. *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. CABI PUBLISHING, 237-260 pp.
- Powell, M. 1978. Systematics of *Flaveria* (Flaceriinae-Asteraceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **2**: 590-636.
- Pueyo, Y., Kéfi, S., Alados, C., y Rietkerk M. 2008. Dispersal Strategies and Spatial Organization of Vegetation in Arid Ecosystems. *Oikos*, 1522-1532.
- LEER TAMBIEN
- Rajjou, L., Duval, M., Gallardo, K., Catusse, J., Bally, J., Job, C. y Job, D. 2012. Seed Germination and Vigor. *Annual Review of Plant Biology*, 507-533.
- RAMSAR, 2011 *Lista de Humedales de Importancia Internacional* <http://www.ramsar.org/pdf/sitelist.pdf> Consultado el 15 de mayo de 2011.
- Raven, H. P., Evert, R. F. y Eichhorn, S. E. 2005. *Biology of Plants*. W. H. Freeman and Company, EE. UU. 686 pp.
- Reyes, Z. B. y Rodríguez, D. A. T. 2005. Efecto de la Luz, Temperatura y Tamaño de Semilla en la Germinación de *Nolina parviflora* (H. B. K.) Hemsl. *Revista Chapingo*, **2**: 99-104.
- Reynolds, J., Kemp, P. y Tenhunen J. 2000. Effects of Long-Term Rainfall Variability on Evapotranspiration and Soil Water Distribution in the Chihuahuan Desert: A modeling Analysis. *Plant ecology*, **1-2**: 145-159.
- 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.
- Rodríguez Verdugo, A. 2008. *Variación Estacional en la Diversidad de Pseudomonas Asociadas a un Sistema Acuático Fluctuante*. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Rojas-Aréchiga, M. y Batis, A. I. 2001. Las semillas de cactáceas ¿forman bancos en el suelo? *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **4**: 76-82.

- Rolston, M. P. 1978. Water Impermeable Seed Dormancy. *The Botanical Review*, **3**: 365-369.
- Rumpho, M. E., Ku, M. S. B., Cheng, S.H. y Edwards, G. E. 1984. Photosynthetic Characteristics of C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub> Intermediate *Flaveria* Species. *Plant Physiology*, **4**: 993-996.
- Russi, L., Cocks, P. S. y Roberts, E. H. 1992. Seed Bank Dynamics in a Mediterranean Grassland. *Journal of Applied Ecology*, 763-771.
- Sánchez-Carrillo, S., Angeler, D.G., Sánchez-Andrés, R., Alvarez-Cobelas, M. y Garatuzza-Payán, J. 2004. Evapotranspiration in Semi-arid Wetlands: Relationships Between Inundation and the Macrophyta-Cover Open Water Ratio. *Advances in Water Resources*, 643-655.
- Schupp, E. 1995. Seed-Seedling Conflicts, Habitat Choice, and Patterns of Plant Recruitment. *American Journal of Botany*, **3**: 399-409.
- Schwember, A. R. y Bradford, K. J. 2005. Drying Rates Following Priming Affect Temperature Sensivity of Germination and Longevity of *Letucce* Seeds. *Hort Science*, **3**: 778-781.
- Seidlova, L., Verlinden, M., Gloser, J., Milbau, A. y Nijs, I. 2009. Which Plant Traits Promote Growth in the Low-Light Regimes of Vegetation Gaps? *Plant Ecology*, **2**: 303-318.
- Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, SEMARNAT. 2012. Manifestación de Impacto Ambiental, modalidad regional para la carretera: Cuatro Ciénegas-José María Jiménez, tramo Hércules-Cuatro Ciénegas, en una longitud de 235.014 km en el estado de Coahuila. 593 pp.
- Smith, S. D., Deviit, D. A., Sala, A., Cleverly, J. R. y Busch, D. E. 1998. Water Relations of Riparian Plants from Warm Desert Regions. *Wetlands*, **4**: 687-696.
- Snyder, K. A. y Tatowski, S. L. 2006. Multi-scale Temporal Variation in Water Availability: Implications for Vegetation Dynamics in Arid and Semi-arid Ecosystems. *Journal of Arid Environments*, **2**: 219-234.
- Sosa, L., Llanes, A., Reinoso, H., Reginato, M. y Luna, V. 2005 Osmotic and Specific Ion Effects on the Germination of *Prosopis strombulifera*. *Annals of Botany*, **2**: 261-267.
- Souza, V., Escalante, A., Espinoza, L. y Valera A. 2004. Cuatro Ciénegas, Un Laboratorio Natural de Astrobiología. *Ciencias*, 4-12.
- Souza, V., L. Espinosa-Azuar, A., Escalante, L., Eguiarte, J., Farmer, L., Forney, L., Lloret, J.M., Rodríguez-Martínez, X., Soberón, R. Dirzo, y Elser, J.J. 2006. An Endangered Oasis of Microbial Diversity in the Chihuahuan Desert. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **17**: 6565-6570.
- Sprent, P. y Smeeton, N. C. 2006. *Applied Nonparametric Statistical Methods*. Chapman and Hakk CRC, EE.UU. 530 pp.
- Stevens, L. E. y Metetsky, V. J. 2008. Springs Ecosystem Ecology and Conservation. en L. E. Stevens, y V. J Metetsky (eds.) *Aridland Springs in North America*. The University of Arizona Press and the Arizona-Sonora Desert Museum 3-10 pp.
- Teasdale, J. R. 1993. Interaction of Light, Soil Moisture and Temperature with Weed Suppression by Hairy Vetch Residue. *Weed Science*, 46-51.
- Teasdale, J. R. y Mohler, C. L. 1993. Light Transmittance, Soil Temperature, and Soil Moisture under Residue of Hairy Vetch and Rye. *Agronomy Journal*, **3**: 673-680.

- Thompson, K. y Grime, J. P. 1979. Seasonal Variation in the Seed Banks of Herbaceous Species in Ten Contrasting Habitats. *Journal of Ecology*, **3**: 893-921.
- Thompson, K. y Ooi, M. K. J. 2010. To Germinate or not Germinate: More than Just a Question of Dormancy. *Seed Science Research*, **4**: 209-211.
- Van Tooren, B. F. y Pons, T. L. 1988. Effects of Temperature and Light on the Germination in Chalk Grassland Species. *Functional Ecology*, **2**: 303-310.
- Vandvik, V. 2004. Gap Dynamics in Perennial Subalpine Grasslands: Trends and Processes Change During Secondary Succession. *Journal of Ecology*, **1**: 86-96.
- Varier, A., Kuriakose, A. K. y Dadlani, M. 2010. The Subcellular Basis of Seed Priming. *Current Science*, **4**: 450-456.
- Vázquez-Yanes, C. y Orozco-Segovia, A. 1993. Patterns of Seed Longevity and Germination in the Tropical Rainforest. *Ecology Systematics*, 69-87.
- Vázquez-Yanez, C., Orozco, A., Rojas, M., Sánchez, M. E. y Cervantes, V. 1997. *La Reproducción de las Plantas: Semillas y Meristemos*. Fondo de Cultura Económica, México. 90 pp.
- Vega, E. y Montaña, C. 2004. Spatio-Temporal Variation in the Demography of a Bunch Grass in a Patchy Semiarid Environment. *Plant Ecology*, **1**: 107-120.
- Venable W. H. y Brown, J. S. 1988. The Selective Interaction of Dispersal, Dormancy and Seed Size as Adaptations for Reducing Risk in Variable Environments. *American Naturalist*, 124-132.
- Venterink, H. O., Pieterse, N. M., Belgers, J. D., Wassen, M. J. y De Ruiter, P. C. 2002. N, P. and Budgets along nutrient Availability and Productivity Gradients in Wetlands. *Ecological Applications*, **4**: 1010-1026.
- Vicré, M., Farrant, J. M. y Driouich, A. 2004. Insights into the Cellular Mechanisms of Desiccation Tolerance Among Angiosperm Resurrection Plant Species. *Plant, Cell and Environment*, **11**: 1329-1340.
- Vitt, L. J. 1991. Desert Reptile Communities, en G. A Polis, (ed.). *The ecology of desert communities*. University of Arizona Press y Tucson. 249-277 pp.
- Vleeshowers, L.M., Bourmeester, H.J. y Karssen, C. M. 1995. Redefining Seed Dormancy: an Attempt to Integrate Physiology and Ecology. *Journal of Ecology*, 1031-1037.
- von Armin, A. y Deng, X.W. 1996. Light Control of Seedling Development. *Annual Review of Plant Biology*, **1**: 215-243.
- Wiegand, T. y Jeltsch, F. 2000. Long-term Dynamics in Arid and Semiarid Ecosystems: Synthesis of a Workshop. *Plant Ecology*, **1**: 3-6.
- Wolaver, B., Sharp, J., Rodríguez J., e Ibarra, J. C. 2008. Delineation of Regional Arid Karstic Aquifers: An Integrative Data Approach. *Ground Water*, **3**: 396-413.
- Wolaver, B. D. y Diehl, T. M. 2010. Control of Regional Structural Styles and Faulting on Northeast Mexico Spring Distribution. *Environment Earth Science*, **7**:1535-1549.
- Young, T. P., Chase, J. M. y Huddleston, R. T. 2001. Community Sucession and Assembly. Comparing, Contrasting and Combining Paradigms in the Context of Ecological Restoration. *Ecological Restoration*, **1**: 5-18.
- Zheng, Y., Xie, Z., Jiang, L., Shimizu, H. y Tobe, K. 2004 Germination Responses of *Caragana korshinskii* Kom to Light, Temperature and Water Stress. *Ecological Research*, **5**:553-558.
- Zar, J. H. 1984. Biostatistical Analysis. Prentice-Hall Inc., EE.UU. 719 pp.

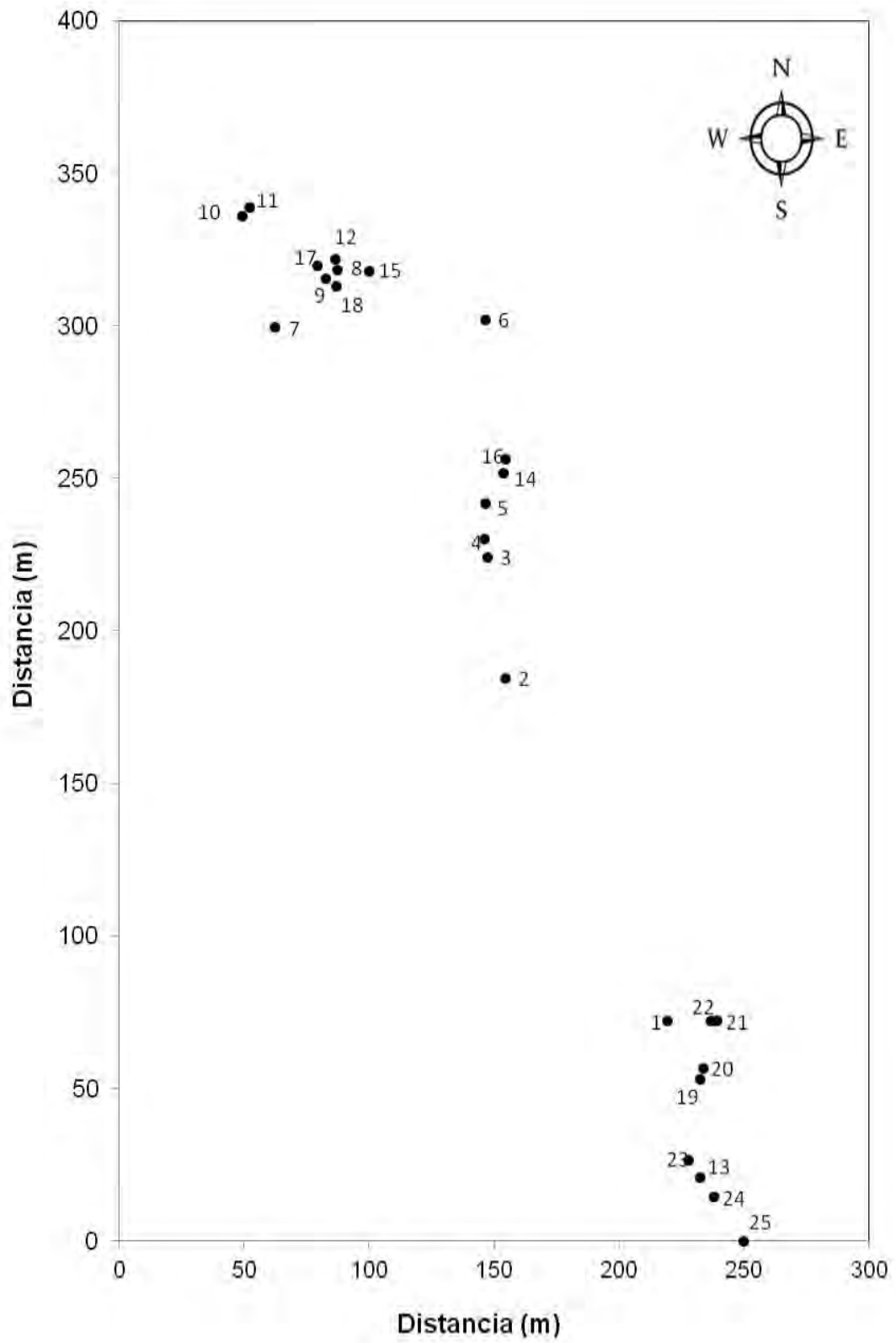
## APÉNDICE 1

Mapa de las 25 abras ubicadas cerca de la Laguna Churince.



## APÉNDICE 2

Mapa de las 25 abras ubicadas cerca de los Güeros.



### APÉNDICE 3

Valores del pH, la humedad relativa, el área, la profundidad, la temperatura y la incidencia de luz (IL) de las 25 abras de la Laguna Churince promediados de acuerdo al tiempo que las semillas de *F. chlorifolia* estuvieron en el campo. (\*) Abras que contaron con medidas de temperatura e incidencia de luz.

No. de abra	Tiempo de permanencia en el campo (meses)	pH	Humedad relativa (%)	Área (m <sup>2</sup> )	Profundidad (m)	Temperatura (°C)	IL (luxes)
1	2	5.85	40	0.18	0.45		
2	10	5.96	44.17	0.08	0.16		
3	2	5.71	42.5	0.17	0.16		
4*	2	5.71	41.5	0.12	0.15	22.95	18114.04
5*	12	5.95	37	0.10	0.42	23.70	3641.22
6	12	6.22	32.57	0.07	0.39		
7	8	5.96	41.6	0.24	0.26		
8	2	5.75	46.5	0.09	0.77		
9*	8	6.45	23.8	0.21	0.26	28.43	27607.66
10*	8	6.12	32	0.07	0.13	29.55	11602.39
11*	6	5.75	39.5	0.25	0.22	27.25	22888.30
12*	4	5.56	49.33	6.38	0.45	27.72	17580.94
13	8	5.42	51.4	0.92	0.65		
14	6	5.30	53.75	0.11	0.46		
15*	10	5.10	56.67	0.06	0.23	26.63	1994.58
16	6	5.45	52	0.04	0.29		
17*	10	5.60	45	0.12	0.57	21.53	2890.48
18	4	55.33	49.33	3.59	0.53		
19	2	5.95	37.5	0.15	0.08		
20*	6	5.55	50	1.27	0.44	28.21	20311.48
21*	4	6.10	40.67	0.10	0.70	21.15	105,494
22	4	5.8	51.67	0.02	0.29		
23*	12	4.10	42.86	0.09	0.49	18.38	1128.82
24	10	5.46	48.33	0.17	0.48		
25	6	5.32	51.25	0.03	0.32		

## APÉNDICE 4

Valores del pH, la humedad relativa, el área, la profundidad, la temperatura y la incidencia de luz (IL) de las 25 abras de los Güeros promediados de acuerdo al tiempo en que las semillas de *F. chlorifolia* estuvieron en el campo. (\*) Abras que contaron con medidas de temperatura e incidencia de luz.

No. de abra	Tiempo de permanencia en el campo (meses)	pH	Humedad relativa (%)	Área (m <sup>2</sup> )	Profundidad (m)	Temperatura (°C)	IL (luxes)
1	6	5.7	41.25	0.22	0.21		
2*	12	5.31	53.14	1.06	0.40	22.48	92.36
3*	2	6.50	22.50	0.13	0.15	23.43	76.35
4*	8	6.58	16.80	1.82	0.28	33.52	260.07
5	4	6.67	15.00	2.80	0.31		
6	6	5.37	53.75	0.91	0.38		
7	4	5.30	54.33	3.46	0.43		
8*	10	5.23	57.83	0.65	0.53	24.27	49.12
9*	8	5.66	46.20	0.63	0.44	29.26	133.36
10*	12	6.08	36.86	0.30	0.28	25.92	210.12
11	4	6.7	16.67	13.43	0.66		
12*	10	5.22	54.50	0.14	0.90	22.82	23.81
13	8	5.88	45.40	18.69	0.85		
14*	12	5.54	54.29	0.05	0.38	23.63	115.53
15*	10	5.52	47.33	0.04	0.69	23.48	21.30
16	2	6.70	52.50	0.05	0.28		
17	2	6.05	29.00	0.07	0.66		
18	8	5.83	50.60	0.03	0.55		
19	6	5.05	61.25	4.58	0.75		
20	4	5.22	56.67	0.22	0.89		
21*	4	4.8	64.67	0.04	0.25	26.00	79.27
22*	2	6.60	15	0.17	0.34	25.53	20156
23*	6	4.35	31.25	0.15	0.52	24.73	39.21
24	12	6.16	37.57	0.05	0.47		
25*	8	5.86	38.60	0.06	0.30	29.98	131.15