



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
ECOLOGÍA

**BANCO DE SEMILLAS DE CACTÁCEAS EN LA RESERVA ECOLÓGICA DEL
PEDREGAL DE SAN ÁNGEL (REPSA)**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:
ITZEL GUZMÁN VÁZQUEZ

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. MARGARITA COLLAZO ORTEGA
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

COMITÉ TUTOR: DRA. SILVIA CASTILLO ARGÜERO
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM
DRA. ALMA OROZCO SEGOVIA
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM

CD. MX.

ENERO, 2019



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
ECOLOGÍA

**BANCO DE SEMILLAS DE CACTÁCEAS EN LA RESERVA ECOLÓGICA DEL
PEDREGAL DE SAN ÁNGEL (REPSA)**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:
ITZEL GUZMÁN VÁZQUEZ

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. MARGARITA COLLAZO ORTEGA
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

COMITÉ TUTOR: DRA. SILVIA CASTILLO ARGÜERO
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM
DRA. ALMA OROZCO SEGOVIA
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM

MÉXICO, CD. MX.

ENERO, 2019



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN ACADÉMICA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

OFICIO FCIE/DAIP/1161/2018

ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **1 de octubre de 2018** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Ecología** de la alumna **GUZMÁN VÁZQUEZ ITZEL** con número de cuenta **307188014** con la tesis titulada "**Banco de semillas de cactáceas en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA)**", realizada bajo la dirección de la **DRA. MARGARITA COLLAZO ORTEGA**:

Presidente:	DRA. MARÍA TERESA VALVERDE VALDÉS
Vocal:	DRA. MARÍA DEL CARMEN MANDUJANO SÁNCHEZ
Secretario:	DRA. SILVIA CASTILLO ARGÜERO
Suplente:	DR. JOSÉ ALEJANDRO ZAVALA HURTADO
Suplente:	M. EN C. IRENE PISANTY BARUCH

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

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 3 de diciembre de 2018

DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
COORDINADOR DEL PROGRAMA



AGNS/VMVA/ASR/grf*

Agradecimientos institucionales

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM, por brindarme la oportunidad de continuar con mi formación académica.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por el apoyo económico otorgado.

A mi tutora principal, la Dra. Margarita Collazo Ortega, por todo el tiempo y conocimiento dedicado en la dirección de este proyecto.

A los miembros de mi comité tutor, la Dra. Silvia Castillo Argüero y la Dra. Alma Orozco Segovia, por sus valiosas y acertadas contribuciones para la realización de este trabajo.

Agradecimientos a título personal

A la Universidad Nacional Autónoma de México por albergar un espacio lleno de oportunidades para el desarrollo académico y personal, que me ha permitido explorar nuevos aspectos de la vida.

A todos mis profesores del posgrado que dedicaron su tiempo y paciencia para compartir una parte de su conocimiento y hacernos partícipes de sus más profundos intereses.

A la Dra. Margarita Collazo Ortega (Mague) por guiar mi intrusión al maravillosos mundo de las semillas. Muchas gracias por todas tus enseñanzas, apoyo y comprensión.

A la Dra. Silvia Castillo Argüero por todas las ideas brindadas que definitivamente ayudaron a la estructuración de este trabajo. Gracias por todo el tiempo dedicado y por el interés demostrado.

A la Dra. Alma Orozco Segovia por todas sus aportaciones realizadas durante los tutorales, las cuales sin duda definieron este proyecto.

A la Dra. María Teresa Valverde Valdés por las minuciosas revisiones que realizó a los primeros borradores de este escrito, las cuales ayudaron a mejorar notoriamente el trabajo.

A la M. en C. Irene Pisanty Baruch por su excelente disponibilidad y acertados comentarios en la revisión del trabajo, y por toda la ayuda con los trámites.

Al Dr. José Alejandro Zavala Hurtado por sus valiosos comentarios que me ayudaron a cuestionar y replantear numerosos aspectos del proyecto y del marco teórico.

A la Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez por todas las facilidades otorgadas en la última parte de este proceso.

A la M. en C. María Esther Sánchez Coronado por el apoyo y tiempo en la realización de las pruebas de viabilidad.

A la M. en F. P. Ana Isabel Bieler Antolin por su valiosa ayuda con las fotografías y elaboración de las láminas de las morfoespecies de las semillas encontradas en el suelo.

A todo el laboratorio de Desarrollo en Plantas por la buena compañía y por propiciar un ambiente agradable y motivador.

A Jair Colín por todas las mañanas que dedicó a la obtención de muestras de suelo, por su facilidad para encontrar biznagas en su ambiente natural, por compartirme su entusiasmo por las plantas suculentas y por su insaciable curiosidad que planteó numerosas dudas que ayudaron al desarrollo de este trabajo.

Agradezco especialmente a mi familia por todo el apoyo y cariño que siempre me demuestran. A Ulises Guzmán, mi padre, por todos sus comentarios y observaciones relacionados con la familia Cactaceae, y en especial con el género *Mammillaria*. A Balbina Vázquez, mi madre, por contagiarme su afición por las semillas. Y a Daniel, por su interés y sus incesantes cuestionamientos relacionados con el mundo de la biología.

A mi persona favorita

Índice

1. Introducción	1
2. Antecedentes.....	4
2.1. La semilla	4
2.2. Banco de semillas	5
2.3. Importancia del banco de semillas.....	7
2.4. Características seminales que favorecen la formación del banco de semillas	8
2.5. Semillas de cactáceas	11
2.6. Bancos de semillas de cactáceas	14
2.7. Cactáceas de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA)	16
3. Hipótesis	19
4. Objetivos.....	20
5. Material y método	21
5.1. Sitio de estudio: Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel	21
5.2. Especies de estudio	24
5.2.1. <i>Opuntia tomentosa</i> Salm-Dyck.....	24
5.2.2. <i>Opuntia lasiacantha</i> Pfeiff.	26
5.2.3. <i>Mammillaria magnimamma</i> Haw.	27
5.2.4. <i>Mammillaria haageana</i> subsp. <i>san-angelensis</i> (Sánchez-Mej.) D.R. Hunt	28
5.3. Producción potencial de semillas.....	29
5.4. Muestreo del suelo.....	29
5.5. Banco de semillas del suelo	31
5.6. Banco de semillas aéreo.....	32
5.7. Pruebas de viabilidad.....	33
5.8. Análisis de datos	33
6. Resultados.....	35
6.1. Producción potencial de semillas.....	35

6.2. Profundidad del suelo por microambiente	35
6.3. Morfoespecies en el banco de semillas del suelo.....	37
6.4. Número de semillas en el banco del suelo	39
6.5. Semillas completas e incompletas de Opuntia	42
6.6. Prueba de viabilidad	45
6.7. Banco aéreo.....	47
7. Discusión	50
7.1. Estacionalidad.....	50
7.2. Microambientes	51
7.3. Las cactáceas en el banco de semillas	54
7.4. Banco de semillas aéreo.....	62
8. Conclusiones	66
Referencias.....	67
Anexo I.....	76
Anexo II	81

Resumen

Las semillas de muchas especies vegetales pueden formar reservorios en el suelo o permanecer almacenadas en las plantas madre, en un fenómeno conocido como la formación de bancos de semillas del suelo o aéreos, respectivamente. Las características seminales de las cactáceas las vuelven candidatas a presentar este tipo de fenómenos. En este trabajo se evaluó si las especies de los géneros *Mammillaria* y *Opuntia* que habitan en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA) forman bancos de semillas en el suelo, y de qué tipo, según el tiempo en que las semillas se mantienen viables, así como la existencia de algún patrón entre el establecimiento del banco y los microambientes que se distinguen en el pedregal como las hondonadas, los planos, las pendientes y los promontorios.

Se recolectaron 105 muestras del suelo de 21 sitios en el Núcleo Poniente de la REPSA en temporada de lluvia, durante el mes de octubre de 2016, y la misma cantidad en la temporada seca, durante el mes de marzo de 2017. Las muestras de suelo se mezclaron por microambiente y temporada. Mediante un método de búsqueda directa se separaron todas las semillas completas encontradas en submuestras de 30 g de suelo. Se encontraron semillas completas del género *Opuntia* en ambas temporadas y en todos los microambientes. Mediante pruebas de rayos X se evaluó la viabilidad del embrión para determinar si las semillas recuperadas aportaban al banco del suelo. Una alta proporción de las semillas presentó daños en el embrión o careció de éste. No obstante, se registraron semillas viables en ambas temporadas y se observó un desgaste diferencial de su cubierta seminal, sugiriendo que algunas semillas pueden permanecer viables más de un año en el suelo. Por otro lado, no se encontraron semillas del género *Mammillaria* en ninguna de las temporadas ni de los microambientes. En *M. magnimmama* también se evaluó su capacidad de formación de un banco aéreo. Se llevó un registro de la fructificación de 17 individuos de esta especie durante 10 meses. Ningún individuo presentó indicios de retención de sus semillas.

Los resultados obtenidos sugieren que el género *Opuntia* forma bancos de semillas permanentes de corto plazo. Sin embargo, el bajo número de semillas

encontradas en los diferentes microambientes fue insuficiente para establecer si existe un patrón de acumulación en éstos. Para el caso de los individuos del género *Mammillaria*, la ausencia de sus semillas en el suelo puede deberse a que las semillas germinan inmediatamente después de ser dispersadas o a la depredación de sus frutos y semillas. Para *M magnimmamma* se descarta la formación de un banco de semillas aéreo.

Abstract

The seeds of many plant species can remain for some time in the soil or in the mother plant forming soil or aerial seed banks. Among the Cactaceae, their seed characteristics make them good candidates to form seed banks. This study evaluated whether *Mammillaria* and *Opuntia* species that inhabit the Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA) form seed banks in the soil, and if they do, what type are they, according to the time seeds remain viable. The study also evaluated the association between the formation of a soil seed bank with different microenvironments, like hollows, flat surfaces, slopes and promontories.

One hundred five soil samples from 21 sites in the Núcleo Poniente of REPSA were collected during the rainy season, in October 2016, and the same number in the dry season, in March 2017. Joint samples of sifted soil were obtained by microenvironment and season. Complete seeds in subsamples of 30 g of soil were separated using a direct search method. Complete seeds of the genus *Opuntia* occurred in both seasons and in all microenvironments. Seed viability was tested with X-rays to check if retrieved seeds were an effective part of the seed bank. The results revealed a high proportion of damaged embryos and empty seeds. However, viable seeds were presented in both seasons, indicating that *Opuntia* is present throughout the year in the soil seed bank. In addition, some features of the seed coats suggested that they can remain viable in the soil for at least one year. In contrast, no seeds of *Mammillaria* were found in the soil. The formation of an aerial seed bank in *M. magnimamma* was also evaluated. For 10 months, the fruits of 17 individuals were followed. None of these plants showed signs of seeds retention.

The results suggest that *Opuntia* seeds form a short-lived permanent seed bank. No association was found between the establishment of the *Opuntia* bank and the microenvironments evaluated. For the genus *Mammillaria*, the absence of seeds in the soil may be due to the fact that seeds germinate soon after their arrival in the soil, or due to seed and fruit predation. For *M. magnimamma*, the formation of an aerial seed bank was discarded.

1. Introducción

“Las semillas son cápsulas del tiempo, vehículos que viajan a través del tiempo y del espacio [...] Son los medios más sofisticados de propagación creados por la evolución de las plantas en nuestro planeta y la estructura más compleja que una planta produce en su vida.”

R Kessler y W. Stuppy

El destino último de una semilla madura es germinar o perecer. Esta dualidad engañosamente simple encierra una complejidad llena de vericuetos. Antes de que alguno de los dos escenarios mencionados se cumpla, la semilla pasará por una serie de eventos que repercutirán en su desenlace. Entre los factores que pueden evitar la germinación de una semilla se encuentra la presencia de compuestos alelopáticos secretados por plantas presentes en el sitio en el que la semilla fue dispersada, la disponibilidad de luz, la acción de los depredadores que pueden consumir o dañar las semillas, y la misma existencia de condiciones fluctuantes de humedad y temperatura que pueden ser poco favorables para que la semilla se conserve (Thompson y Grime, 1979; Baskin y Baskin, 1989; Crawley, 2000; Pons, 2000; Stiles, 2000; Thompson, 2000).

Después de ser dispersadas, muchas semillas terminan en el suelo, un compartimiento de los ecosistemas en el que se llevan a cabo un sinnúmero de procesos físicos, químicos y biológicos (Cavers y Susko, 2006). Otras semillas arriban a otros sitios sobre organismos vegetales y algunas más permanecen en la planta que las produjo. Si las semillas conservan su viabilidad en esos sitios, se dice entonces, que forman bancos de semillas. En el suelo, la respuesta de la semilla es variable, algunas permanecen viables por apenas un año, mientras que otras parecen tener la capacidad de conservar su viabilidad en el suelo por más de un lustro (Thompson y Grime, 1979; Thompson, 1993; McDonald et al., 1996; Cavers y Susko, 2006). El reservorio de semillas que permanece en el suelo, o en las plantas madre, puede representar un amortiguador ante cambios ambientales bruscos que mermen las poblaciones vegetales y, a su vez, contribuye al mantenimiento estructural y funcional de las comunidades, por lo que su estudio es muy importante para explicar

dinámicas a nivel poblacional y de comunidad (Martínez-Orea et al. 2013; Zepeda-Gómez et al., 2015; Greet, 2016).

En el presente trabajo se abordan dos aspectos del banco de semillas del suelo de dos géneros de cactáceas (*Opuntia* y *Mammillaria*) de un ecosistema singular por su historia y composición: la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA). El primer aspecto es la temporalidad del banco de semillas y el segundo, la influencia de la heterogeneidad ambiental, es decir, la presencia de distintos microambientes en el ecosistema. Las características seminales y la importancia de la familia constituyen otro punto que le suma relevancia a este trabajo, pues anteriormente se ha planteado la pregunta sobre si las cactáceas pueden formar o no bancos de semillas (Rojas-Aréchiga y Batis, 2001). Para responder a estas interrogantes se utilizó un método de conteo directo, una técnica que permite conocer la totalidad de semillas presentes en las muestras observadas, libre de estimaciones que suelen basarse en el número de semillas quiescentes germinadas sin tomar en cuenta a aquellas que pueden presentar algún tipo de latencia (Brown, 1992).

Un tercer aspecto evaluado corresponde a la formación de un banco de semillas aéreo en una de las cactáceas estudiadas (*Mammillaria magnimamma*). Los tubérculos de estas plantas, conocidas localmente como biznagas, pueden ofrecer un posible refugio para sus semillas mediante el establecimiento de bancos de semillas aéreos, fenómeno que se sugiere ayuda a la preservación de las semillas y a evitar su depredación, y que se ha observado en algunos géneros de cactáceas globosas (Rodríguez-Ortega et al., 2006; López-López y Collazo-Ortega, 2007; Peters et al., 2009; Santini, 2009).

La importancia de este trabajo radica en tres puntos: el primero es que contribuye al conocimiento de la biología de dos géneros de la familia Cactaceae, la cual es de gran importancia en México por ser un centro de diversidad que alberga numerosos endemismos (Barthlott y Hunt, 1993). Segundo, brinda una breve revisión de los procesos ecológicos que se dan en torno al establecimiento de los bancos de semillas, los cuales son necesarios para entender su presencia o ausencia. Y finalmente, proporciona datos que son útiles para la comprensión de los fenómenos

a nivel poblacional y de comunidad que suceden en un ecosistema de gran importancia a nivel regional, por su alta diversidad vegetal y por ser el último relicto del tipo de vegetación que representa (matorral de palo loco), inmerso en la gran ciudad de México.

2. Antecedentes

2.1. La semilla

Una semilla es una estructura producida, generalmente como resultado de un evento de reproducción sexual, a partir de un óvulo de espermatofita. Suele estar constituida de tres componentes: una testa, tejido de almacenamiento y un embrión (Márquez-Guzmán, 2013). Las semillas se pueden encontrar en una gran variedad de tamaños, formas y texturas, en combinaciones únicas, siendo esta diversidad un reflejo de la relación entre los organismos vegetales con las interacciones ecológicas que han mantenido a lo largo del tiempo (Baskin y Baskin, 2001; Bewley et al., 2013).

Se podría afirmar que el fin biológico de una semilla es su germinación para continuar con el ciclo de vida de la planta, sin embargo, no necesariamente sucede de esta manera. Una vez que una semilla madura, puede pasar por un evento de dispersión ya sea por un vector biótico o abiótico; en este proceso, la semilla se desprende de la planta madre y es depositada en otro sitio. Si el traslado de la semilla a su destino final sucede en un solo evento, al proceso se le conoce como dispersión primaria o dispersión fase I, pero si es transportada una segunda ocasión se le denomina dispersión secundaria o dispersión fase II (Orozco-Segovia y Sánchez-Coronado, 2013).

El destino final de muchas semillas es el suelo, pero también habrá casos en los que lleguen a establecerse en otras superficies, como podrían ser otras plantas, rocas, cuerpos de agua e incluso habrá semillas que permanezcan en la planta progenitora (Lamont et al., 1991; Baskin y Baskin, 2001; Zotz, 2016).

Si las semillas arriban a un sitio con condiciones de luz, agua, oxígeno y temperatura adecuadas para su germinación y completan este proceso, se trata de semillas quiescentes. En cambio, si las semillas en las mismas condiciones externas adecuadas para su germinación, no logran completar este proceso, se trata de semillas latentes. Por lo tanto, la latencia es un impedimento propio de la semilla para la germinación, de tal manera que ésta no se presenta aun cuando las condiciones externas parecerían ser las adecuadas para que inicie dicho proceso (Baskin y Baskin, 1989; 2001).

2.2. Banco de semillas

El banco de semillas es un reservorio de semillas viables que dependiendo de las condiciones ecológicas presentes, pueden germinar en un momento dado o perder su viabilidad y morir (Roberts, 1981; Baker, 1989; Baskin y Baskin, 2001). Se habla del banco de semillas del suelo haciendo referencia a todas las semillas que, al ser dispersadas, arriban a este medio. El almacén de semillas en el suelo tiene entradas y salidas. Se consideran como entradas aquellas semillas que llegan por algún tipo de dispersión. En esta etapa la lluvia de semillas desempeña un papel principal al aportar nuevos integrantes al banco. Ya como parte de la reserva en el suelo, las semillas latentes constituyen los llamados “pasivos” del banco, mientras que las semillas quiescentes forman un grupo considerado como los “activos” del banco. Este último conjunto suele representar a las semillas más próximas a salir del banco mediante la germinación. Este proceso no es la única manera en que las semillas dejan de formar parte del almacén en el suelo, otros factores como la depredación y la muerte de las semillas por procesos de descomposición o senescencia también son formas en las que las semillas salen del banco (Sarukhán, 1974; Harper, 1977; Orozco-Segovia y Sánchez-Coronado, 2013) (Fig. 1).

En el banco del suelo, las semillas suelen concentrarse en los primeros centímetros del horizonte superficial. Se calcula que menos del 1% de las semillas se encuentran a más de 10 cm de profundidad (Chippindale y Milton, 1934; Moore y Wein, 1977; Traba et al., 2004). El tiempo que pueden permanecer como parte del banco de semillas es variable, según su longevidad los bancos de semillas se pueden clasificar en (Thompson y Grime, 1979; Cavers y Susko, 2006):

- 1) **Transitorio o temporal**, si las semillas no permanecen viables por más de un año en el suelo.
- 2) **Permanente**, cuando las semillas no germinan inmediatamente después de la dispersión y mantienen su viabilidad en el suelo por más de un año.
- 3) **Semipermanente**, categoría intermedia entre los bancos transitorios y los permanentes, en donde sólo una fracción de las semillas germina mientras que el resto persiste viable en el suelo por más de un año.



Figura 1. Dinámica de las semillas en el banco del suelo. La lluvia de semillas constituye un tipo de dispersión primaria que aporta entradas al banco de semillas del suelo, en el cual pueden permanecer latentes o germinar dependiendo de los estímulos que reciban. La germinación representa una salida del banco, pero las semillas también pueden ser eliminadas por depredación, senectud o descomposición (Modificado de Harper, 1977).

En un intento de circunscribir de forma más precisa a los bancos de semillas permanentes, otros autores (Thompson, 1993; McDonald et al., 1996) han utilizado la siguiente clasificación:

- 1) **Permanentes de corto plazo:** la viabilidad de las semillas se mantiene de 1 a 5 años.
- 2) **Permanentes de largo plazo:** la viabilidad de las semillas es mayor de 5 años.

Cuando las semillas no son dispersadas, pueden formar otro tipo de reservorio conocido como bancos de semillas aéreos. En este escenario las semillas maduras son retenidas en la planta madre durante cierto periodo de tiempo, hasta que alguna circunstancia propicie su liberación. A este fenómeno también se le conoce como serotinia (Lamont et al., 1991), y ha sido reportado en varios grupos de plantas como en las coníferas (Radeloff et al., 2004), en especies de la familia Proteaceae (Barkera et al., 2004), Myrtaceae (Battersby et al., 2017), Asteraceae

(Gunster, 1993), Campanulaceae (Baskin y Baskin, 1984), y Cactaceae, entre otras (Rodríguez-Ortega et al., 2006). En la serotinia, la liberación de las semillas suele estar asociada con la presencia de fuego, aunque también se han reportado otros mecanismos como la senescencia de ramas o de la planta completa, la radiación solar y la variación en la humedad ambiental (Rodríguez-Ortega et al., 2006).

2.3. Importancia del banco de semillas

La dinámica del banco de semillas es propia de cada comunidad, depende de los integrantes que la conforman y del aporte de comunidades vecinas. Estudiar la estructura de un banco de semillas puede proporcionar información sobre la dinámica de recambio de la vegetación, dando algunos indicativos sobre el grado de perturbación de un ecosistema y brindando posibilidades para la implantación de estrategias que favorezcan su conservación o restauración (Álvarez-Buylla y Martínez-Ramos, 1990; Cubiña y Aide, 2001; Martínez-Ramos y García-Orth, 2007; Anderson et al., 2011; Martínez-Orea et al., 2013).

El banco de semillas confiere resiliencia a las comunidades, representa una fuente importante de nuevos individuos para las poblaciones al contribuir en los procesos de reclutamiento. En algunos casos, también es responsable de las variaciones estacionales en los elementos florísticos de las comunidades. Además, se especula que las semillas dispersadas, que pueden permanecer en el suelo, contienen una amplia variedad genética ya que pueden almacenar semillas de múltiples generaciones formadas bajo condiciones ambientales diferentes, por lo que el banco de semillas representa una fuente potencial de diversidad (Anderson et al., 2011; Martínez-Orea et al. 2013; Zepeda-Gómez et al., 2015, Greet, 2016).

Al preservar la variabilidad genética, el banco de semillas permite que las poblaciones de plantas resistan periodos adversos, confiriéndoles la capacidad de persistir en el tiempo y en el espacio (Baker, 1989; Thompson y Grime, 1979), por lo que ante un ambiente cambiante, la presencia de un banco de semillas significa que hay un reservorio de individuos que pueden germinar cuando las condiciones ambientales sean favorables (Thompson, 2000).

2.4. Características seminales que favorecen la formación del banco de semillas

La capacidad de una semilla de permanecer en el suelo durante cierto tiempo, formando un banco de semillas, obedece a una serie de características inherentes a la misma semilla, a la historia de vida de la planta y a factores externos propios del ambiente en donde se establece el banco de semillas (Thompson, 2000).

Los factores inherentes a las semillas que pueden influir notoriamente en el establecimiento de un banco y en su permanencia en el suelo son:

1) La **longevidad** ecológica. Esta característica se debe distinguir de la longevidad potencial, la cual se refiere al tiempo de almacenamiento en condiciones de laboratorio. La longevidad ecológica se refiere al tiempo en que la semilla puede permanecer viable en el suelo, con todos los factores e interacciones que eso implica (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1993; Murdoch y Ellis, 2000). Generalmente ambas cualidades son distintas, por lo que el tiempo de almacenamiento en laboratorio no es un buen predictor del tiempo en el que una semilla podría permanecer en el suelo (Thompson, 2000).

2) La **latencia**. Se refiere a la imposibilidad de una semilla viable para germinar en condiciones ambientales que, en principio, serían favorables para ese propósito (Bewley, 1997; Delgado-Sánchez et al., 2013). Esta característica puede dar lugar a una gran variedad de escenarios que postergan la germinación de las semillas (Baskin y Baskin, 1989). Se considera que la latencia solo retrasa la germinación por períodos cortos de tiempo, por lo que se asocia con la formación de bancos temporales (Thompson, 2000), aunque se ha propuesto que la latencia física, que es la impermeabilidad de la cubierta seminal al agua, sí desempeña un papel importante en la permanencia de las semillas en el suelo ya que evita la imbibición (Baskin y Baskin, 2001).

3) Los **compuestos químicos** de la cubierta seminal o de las reservas. Los fenoles, taninos o alcaloides, compuestos que pueden presentarse en la cubierta seminal, pueden actuar como fungicidas aumentando la longevidad ecológica de las semillas al ayudarles a resistir los procesos de descomposición y protegerlas de posibles depredadores por su naturaleza tóxica (Thompson y Grime, 1979; Baker,

1989). Algunos compuestos presentes en la cubierta seminal también pueden inhibir la germinación propiciando la permanencia de la semilla en el suelo hasta que el compuesto sea lavado (Baskin y Baskin, 1989). De igual manera, se ha sugerido que la composición química de las reservas también pueden desempeñar un papel crucial en su dispersión y conservación (Crawley, 2000; Stiles, 2000).

4) Los **requerimientos de luz** puede influenciar la germinación de semillas quiescentes, ya sean las semillas fotoblásticas positivas o fotoblásticas negativas. Las primeras no germinarán mientras se mantengan enterradas en el suelo, lo que las vuelve buenas candidatas a formar parte del banco de semillas, hasta que la remoción del suelo les permita acceder a un estímulo lumínico que desencadene su germinación (Pons, 2000). Sin embargo, es importante enfatizar que la dinámica del efecto de la luz en la germinación puede tornarse muy compleja. Algunas semillas cambian sus requerimientos de luz a lo largo del año, pasando por una especie de ciclos que asemejan los ciclos de latencia (Baskin y Baskin, 1989). Además, factores como la temperatura o la edad de las semillas también pueden alterar su respuesta ante la radiación lumínica (Probert, 2000).

5) El **tamaño** de las semillas suele relacionarse con su capacidad para enterrarse; las de tamaño pequeño se entierran con mayor facilidad que las de mayor tamaño. Si las semillas pequeñas que se entierran son fotoblásticas positivas, es más probable que permanezcan en el suelo formando bancos de semillas permanentes. Estas observaciones sobre el tamaño son válidas sólo para ambientes templados, ya que en ecosistemas áridos y tropicales el tamaño de la semilla no parece influir en la formación del banco de semillas (Thompson y Grime, 1979; Leishman et al., 2000; Thompson, 2000).

6) La **forma** de la semilla, al igual que el tamaño, está relacionada con su capacidad de enterramiento. Las semillas alargadas o con estructuras accesorias se enterrarán con mayor dificultad. Su germinación o permanencia en el suelo dependerá de todos los factores anteriormente mencionados (Bekker et al., 1998; Thompson, 2000).

Entre los factores externos que desempeñan un importante papel en la formación de bancos de semillas destacan los siguientes:

1)La **temperatura** es un factor que puede modificar el tiempo en que la semilla permanece viable al afectar su grado de deterioro y por lo tanto su longevidad (Roberts, 1988; Murdoch y Ellis, 2000). La temperatura también repercute en la latencia de las semillas almacenadas en seco o imbibidas, ya sea que ocasione su pérdida, favorezca la ruptura de la cubierta seminal o provoque cambios en los ciclos de latencia (Probert, 2000).

2)La presencia de ciertos **compuestos químicos** en el suelo puede promover o retrasar la germinación. Algunos minerales inorgánicos como los nitratos y el amonio actúan como estimulantes, mientras que algunas sustancias orgánicas pueden tener un papel similar o bien inhibir la germinación. La estimulación de la germinación por la presencia de estas sustancias químicas puede tener una importancia ecológica al “indicar” la existencia de condiciones adecuadas para la germinación que, a su vez, ayudan al establecimiento de la plántula y al desarrollo posterior del individuo. También hay casos de plantas secretoras de compuestos alelopáticos que impiden la germinación de las semillas que se encuentren cercanas y de semillas de plantas parásitas que requieren de ciertos compuestos orgánicos secretados por sus hospederos para germinar (Thompson y Grime, 1979; Baker, 1989; Hilhorst y Karseen, 2000).

3)Los **dispersores o depredadores** desempeñan un papel dual, ya que ambas funciones con frecuencia son realizadas por los mismos organismos. Hacer generalizaciones sobre la importancia de este factor es complicado debido a que su acción depende de una serie de atributos propios de la morfología, el comportamiento, el tamaño y la densidad de cada especie de dispersor o depredador (Crawley, 2000; Stiles, 2000; Hulme y Kollmann, 2002; Silviu, 2002).

4)El **tipo de vegetación**, dependiendo de su composición y densidad, produce otra serie de interacciones entre las semillas y los posibles dispersores o depredadores. Además, influye en la formación de distintos microambientes con condiciones de humedad, luz y temperatura únicos a los que las semillas pueden acceder y responder fisiológicamente de manera diferencial (Mayor, 1996; Marone et al., 2004; Caballero et al., 2005; Cano-Salgado, 2012). Se considera que los ecosistemas áridos y semiáridos con una baja tasa de descomposición de materia

orgánica son los que favorecen una mayor longevidad ecológica de las semillas (Brown et al., 1979; Kemp, 1989; Inouye, 1991).

2.5. Semillas de cactáceas

Uno de los grupos de plantas más representativos de México es la familia Cactaceae, que se restringe, casi en su totalidad, al continente americano, distribuyéndose desde Canadá hasta La Patagonia. Esta familia comprende alrededor de 1430 especies agrupadas en 115 géneros, siendo muchos endémicos de México (Barthlott y Hunt, 1993; Rebman y Pinkava, 2001, Hunt et al., 2006). Se estima que el número de especies de cactáceas en México es de 669, de las cuales 518 son endémicas (Guzmán et al., 2003).

Las semillas de la familia Cactaceae son muy diversas, presentan una gran variedad de formas, tamaños, texturas y colores. Su cubierta seminal puede estar conformada sólo por la testa derivada de la maduración de los tegumentos del óvulo o también por un arilo o funículo. Esta última estructura es un componente usual de la subfamilia Opuntioideae (Barthlott y Hunt, 2000; Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000; Orozco-Segovia et al., 2007). Los óvulos usualmente son campilótopos, por lo que en las semillas se puede observar una región hilo-micropilar bien definida. Esta zona menos reforzada de la cubierta seminal suele ser el punto de ruptura de la testa durante la germinación. En el género *Opuntia* incluso es posible distinguir la formación de un opérculo (seed lid) delimitado por la lignificación de la cubierta seminal (Bregman y Bouman, 1983).

Como en muchas dicotiledóneas, durante la maduración de las semillas de las cactáceas, el endospermo es absorbido en su totalidad por el embrión, por lo que pocas semillas maduras conservan un endospermo, aunque algunos grupos pueden presentar un perispermo. En una semilla madura de esta familia las reservas absorbidas se disponen en alguna zona del embrión, ya sea en los cotiledones o en el hipocótilo (Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000).

La dispersión de las semillas de cactáceas, se asocia con las características de sus frutos. Muchas especies producen frutos carnosos que promueven su dispersión mediante su consumo (endozoocoria) o mediante estructuras accesorias

que se anclan en el dispersor (exozoocoria), cuando ambos tipos de dispersión se combinan, el fenómeno se conoce como sinzoocoria (Bregman, 1988). Los eventos de dispersión que acontecen a través la de depredación de los frutos no siempre garantizan la supervivencia de las semillas. Según el dispersor y las características de la semilla, el embrión puede permanecer intacto durante y después de la interacción o ser destruido. Para algunos depredadores, la recompensa consiste en la misma semilla por las reservas que contiene. Por lo tanto, las semillas dispersadas con éxito serán aquellas que escapen a la destrucción de estructuras que son indispensables para la reanudación de su ciclo de vida. Otro factor importante es el número de semillas producidas por fruto, pues puede afectar la probabilidad de una dispersión exitosa. Este número varía considerablemente dentro de la familia, desde una a más de mil semillas por fruto (Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000).

En cuanto a su germinación, los requisitos de las semillas de cactáceas son tan diversos como su morfología. Muchas semillas de cactáceas se han descrito como fotoblásticas positivas (Flores et al., 2011), mientras que otras han mostrado comportamientos indiferentes a la luz (Benítez-Rodríguez et al. 2004). Se ha sugerido que hay una relación entre la forma de vida con los requerimientos de luz de las semillas. Según esta propuesta las cactáceas globosas y toneliformes son fotoblásticas positivas mientras que las cactáceas columnares son fotoblásticas positivas o neutras (Rojas-Aréchiga et al., 1997). La combinación con otros factores puede incluso cambiar la respuesta a la luz. En semillas almacenadas en seco por más de un año se ha registrado disminución en cuanto a la sensibilidad a luz (Ruedas et al., 2000). La temperatura también puede substituir las necesidades lumínicas de las semillas, aumentando el porcentaje de germinación de semillas caracterizadas como fotoblásticas positivas en ausencia de luz cuando son sometidas a diferentes tratamientos de temperatura (Lindow-López et al., 2018). Algunas cactáceas incluso alcanzan mayores porcentajes de germinación en un intervalo de temperaturas de 20 a 30° C, por lo que se les denomina termófilas (Rojas-Aréchiga et al., 1997; 1998). Sin embargo, las altas temperaturas también pueden afectar la germinación de manera negativa, sobre todo en semillas que han sido almacenadas por más de una temporada (Ruedas et al., 2000).

Algunas semillas de cactáceas pasan por un período de post-maduración después de ser dispersadas. Este lapso de tiempo, que es necesario para lograr la germinación, varía ampliamente, de menos de un año a varios años, según la especie y las condiciones ambientales a las que la planta madre estuvo sometida durante la producción de las semillas (Mandujano et al., 2005; Flores et al., 2008). El contacto constante con agua también promueve la germinación en ciertos casos, probablemente por implicar el lavado de algún inhibidor presente en la testa (Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000). Para algunas semillas de cactáceas es necesario pasar por un evento de escarificación que logre romper su latencia (Potter et al., 1984; Nolasco et al., 1996; Ruedas et al., 2000; Olvera-Carrillo et al., 2009). A pesar de que se ha reportado la presencia de algún tipo de latencia en ciertos integrantes de la familia, en otros tantos no se ha observado, por lo que no se considera que se trate de un carácter filogenético, sino más bien de una respuesta a las condiciones ambientales (Flores-Martínez et al., 2008). Además, en las cactáceas también existen algunos casos de viviparidad, como en *Epiphyllum phyllanthus*, *Coryphantha vivipara* y *Rhipsalis gibberula*, entre otras (Cota-Sánchez, 2004).

Por sus características de almacenamiento, las semillas de cactáceas se clasifican como ortodoxas, aunque su longevidad potencial varía entre especies y depende en gran medida de las condiciones de humedad y temperatura bajo las cuales son almacenadas. En algunos casos, las semillas pierden rápidamente su viabilidad, mientras que en otros la conservan por períodos de uno a cuatro o hasta diez años (Ruedas et al., 2000; Sánchez-Salas et al., 2006; Flores-Martínez et al., 2008; Cheib y Souza, 2012). Un aspecto interesante es que la pérdida de viabilidad, aún en condiciones de laboratorio, no necesariamente es gradual, sino que puede presentarse abruptamente de un año a otro (Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000).

La afinidad de las cactáceas generalmente por zonas desérticas, ocasiona que una de las principales limitantes para la germinación de sus semillas sea la falta de agua, por lo que muchas de ellas germinan fácilmente en cuanto las condiciones de humedad sean favorables (Godínez-Álvarez et al., 2003). Sin embargo, también hay una serie de características que señalan la posibilidad de que las semillas de cactáceas son capaces de mantenerse viables en el suelo sin germinar, y por lo tanto,

formar bancos de semillas. Dentro de la diversidad de semillas de esta familia, aquéllas cuyo tamaño les permita ser fácilmente enterradas, o que presenten fotoblastismo positivo, o algún tipo de latencia, o bien que requieren de un período de post-maduración, potencialmente pueden permanecer en el suelo por algún tiempo formando un banco de semillas (Rojas-Aréchiga y Batis, 2001). Sin embargo, a pesar de que muchas semillas de cactáceas cumplen con estas características, se cuenta con pocos registros que documenten la formación de bancos de semillas de las plantas de este grupo.

2.6. Bancos de semillas de cactáceas

La vegetación desempeña un papel determinante en la formación de bancos de semillas, ya que éstas se pueden acumular a la sombra de diversas plantas que las protegen de los depredadores, al brindarles escondites que impidan el fácil acceso de los animales y que además, les brindan a las semillas condiciones ambientales adecuadas para su conservación dependiendo de la humedad presente (López, 2003). La heterogeneidad de algunos ambientes xéricos, como los pedregales, donde suelen distribuirse las cactáceas, propicia la existencia de diferentes micrositios con condiciones ambientales únicas que pueden favorecer la longevidad y permanencia de las semillas.

El tipo de banco que pueden formar las semillas de cactáceas, de acuerdo con el tiempo que permanecen en el suelo, puede ser temporal o permanente de corto o largo plazo. Los bancos de semillas temporales se han reportado para *Stenocereus griseus*, una cactácea venezolana cuyas semillas se mantienen viables por cuatro meses en el suelo (Silvius, 1995), para la biznaga *Echinocactus platyacanthus*, habitante del Valle de Mesquital (López-López y Collazo-Ortega, 2007) y para algunas especies del Desierto Sonorense, como el saguaro (*Carnegie gigantea*) y *Opuntia engelmannii* cuyas semillas pierden su viabilidad en menos de un año (Bowers, 2005).

Los registros sobre los bancos permanentes suelen enfocarse en los de corto plazo debido a la duración de los estudios. Tal es el caso de *Harrisia fragans*, un cactus endémico de Florida cuyas semillas seguían germinando después de 23 meses

de haber sido enterradas (Goodman et al., 2012), o de *Opuntia rastrera*, un nopal del Desierto Chihuahuense cuyas semillas se registraron en el suelo durante los dos años que duró el estudio (Montiel y Montaña, 2003). En ambos estudios citados se reconoce que falta información sobre el tiempo que tardan las semillas en perder la viabilidad en el suelo más allá del tiempo que dura el estudio. En el caso de las semillas de *Stenocereus stellatus*, una biznaga que habita en Coxcatlán (Puebla), se registraron mayores porcentajes de germinación después de pasar una temporada en el suelo, pero después de pasar 24 meses bajo la misma condición, abruptamente perdieron su viabilidad (Álvarez-Espino et al., 2014).

Los bancos de semillas permanentes de largo plazo se han registrado de manera menos frecuente. Entre ellos resalta el caso de *Polaskia chende*, un cactus columnar que se distribuye en el desierto de Tehuacán, cuyas semillas continúan germinando después de cinco años de haber sido enterradas (Ordoñez-Salanueva et al., 2017) y el de dos biznagas del Desierto Sonorense: *Mammillaria grahamii* y *Ferocactus wislizeni*, cuyas semillas germinaron al menos seis años después de ser dispersadas (Bowers, 2000; 2005).

Algunas cactáceas tienen la capacidad de retener sus semillas formando bancos de semillas aéreos. Este hecho se ha registrado principalmente en algunas biznagas como *Echinocactus platyacanthus*, cuyas semillas pueden almacenarse entre sus costillas o en el ápice de los tallos (López-López y Collazo-Ortega, 2007), al igual que en algunas especies del género *Ariocarpus* (obs. pers.) que también retienen restos de frutos y semillas en su ápice lanoso, y en algunas especies del género *Mammillaria* que retienen sus frutos entre sus tubérculos, como *M. solisoides*, *M. hernandezii*, *M. napina*, *M. pectinifera* y *M. crucigera*. La serotinia en estas plantas podría significar una ventaja ecológica al mantener a las semillas alejadas de posibles depredadores, por lo que se considera que la liberación de las mismas está estrechamente relacionada con la presencia de condiciones ambientales que favorezcan su germinación (Contreras y Valverde, 2002; Rodríguez-Ortega et al., 2006; Peters et al., 2009; Santini, 2009).

2.7. Cactáceas de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA)

En la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA), la familia Cactaceae se encuentra representada principalmente por dos géneros: *Mammillaria* y *Opuntia*. Del género *Mammillaria* se cuenta con dos especies: *M. haageana* subsp. *san-angelensis* y *M. magnimmama*. La primera es una biznaga que por su atractivo morfológico ha sufrido un saqueo constante que ha reducido drásticamente sus poblaciones hasta prácticamente su extinción (Valverde y Chávez, 2009). Sin embargo, durante 2011 y 2015 se hicieron esfuerzos por restablecer las poblaciones y se introdujeron cerca de 200 individuos de la especie (Valverde, com. per.). Por otro lado, *M. magnimmama* es una especie que a diferencia de su congénere se encuentra bien representada dentro de la reserva.

Del género *Opuntia* se reconocen tres especies: *O. tomentosa*, *O. lasiacantha* y *O. robusta* (Castillo-Argüero et al., 2007), siendo las dos primeras mucho más frecuentes en los diferentes ambientes de la reserva (obs. pers.). Además de estos taxones, se ha reportado la presencia de otras especies de cactáceas, como *Discocactus speciosus* (Arias, 2009) y *Ferocactus hirtix* (obs. pers.), sin embargo, es muy probable que su presencia se deba a la cercanía mantenida con el Jardín Botánico de la UNAM, lo que pudo haber propiciado el traslado de germoplasma y su posterior establecimiento.

Por la densidad de sus poblaciones, las especies de cactus más representativas de la REPSA son: *O. tomentosa*, *O. lasiacantha* y *M. magnimmama*, las cuales forman parte de una comunidad vegetal única cuya área disminuyó drásticamente a finales del siglo XX como consecuencia del crecimiento de la mancha urbana de la Ciudad de México. Debido a que se trata de un ecosistema singular del cual sólo queda un remanente, es importante estudiar la dinámica poblacional de los organismos que lo componen para fomentar su conservación de una manera adecuada.

Un aspecto fundamental de la biología de las plantas es su reproducción y, como parte de este evento, la producción de semillas, su dispersión y su posible permanencia en el suelo o en la planta madre podría ser determinante para el

crecimiento o el mantenimiento de sus poblaciones. Tanto las semillas del género *Opuntia* como las de *Mammillaria*, presentan características que favorecerían su permanencia en el banco de semillas del suelo (Rojas-Aréchiga y Batis 2001). En algunas especies de *Opuntia* se ha visto que el porcentaje de germinación aumenta después de que ha pasado cierto tiempo de la recolección de las mismas, es decir que necesitan de un periodo de post-maduración para germinar, el cual se podría cumplir en el suelo (Mandujano et al., 1997; Potter et al., 1984). Por otro lado, las cactáceas globosas, como las del género *Mammillaria*, se han asociado con un requerimiento de luz para la germinación mismo que, aunado a los mecanismos de latencia y resistencia a patógenos que se les atribuye, podrían favorecer la permanencia en el suelo de las semillas de estas plantas (Benítez-Rodríguez et al., 2004).

La longevidad potencial de estas semillas también podría apoyar la idea de que formen bancos de semilla. Se ha reportado que las semillas del género *Opuntia* pueden ser almacenadas durante años sin perder la viabilidad (Fearn, 1981; Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000), y en semillas de *Mammillaria* también se ha observado que su edad (entre uno y dos años en condiciones de laboratorio) no afecta el porcentaje germinativo, pero si la velocidad de germinación y la sensibilidad a la luz (Ruedas et al., 2000). Sin embargo, aunque podría ser un indicio del tiempo que podrían permanecer en el suelo, es necesario estudiar cómo se reduce la longevidad ecológica de las semillas en las condiciones naturales dónde son dispersadas.

A pesar de que las semillas de los cactus de la REPSA poseen ciertas características que favorecerían su permanencia en el suelo, se dispone de pocos datos sobre la formación de bancos de semillas de estas especies. Aunque se ha reportado la presencia de *Opuntia tomentosa* como un componente minoritario de la lluvia de semillas en zonas que no han sufrido disturbios ecológicos (incendios) en esta reserva (Camacho-Altamirano, 2007), no se ha encontrado su presencia en los bancos de semilla del suelo, ni tampoco la de las otras cactáceas (Martínez-Orea, 2001). La singularidad del ecosistema, aunado a la importancia de la familia Cactaceae como taxón vulnerable (Godinez-Álvarez et al., 2003), vuelve de especial

interés conocer su capacidad de formación de bancos de semillas como una de las fuentes a partir de las cuales se puede dar su regeneración poblacional.

3. Hipótesis

- Los requerimientos de luz de la semillas de los dos géneros de catáceas que habitan la REPSA favorecerán su permanencia en el suelo mediante la formación de bancos de semillas. Sin embargo, se espera que las semillas del género *Opuntia* tengan la capacidad de permanecer de forma permanente durante todo el año debido a la dureza de su cubierta seminal. Mientras que la cubierta seminal del género *Mammillaria* solo propiciará su permanencia durante la temporada seca, cuando las condiciones ambientales favorezcan su conservación, por lo que formarán un banco temporal.
- La distribución del género *Opuntia* en todos los microambientes estudiados de la REPSA (planos, pendientes, promontorios y hondonadas), sugiere que su banco de semillas se encontrará en todos éstos, pero en mayor cantidad en la hondonada, ya que tiene mayor acumulación de suelo y puede favorecer la llegada de semillas. Las semillas del género *Mammillaria* se encontrarán en los microambientes donde predomina la especie, como los promontorios o sitios con afloramientos de basalto, donde se presenta poco suelo pero suficiente para que permanezcan las semillas.
- La disposición de los tubérculos y de las espinas de *Mammillaria magnimamma* podrían ayudar a la retención de sus semillas, propiciando la formación de un banco de semillas aéreo.

4. Objetivos

- Determinar si los géneros *Opuntia* y *Mammillaria* forman un banco de semillas y de qué tipo, permanente o transitorio, en el suelo de la REPSA durante la temporada lluviosa y la seca.
- Estimar si existe una relación entre la formación del banco de semillas de los géneros *Opuntia* y *Mammillaria* con los tipos de microambientes que se pueden reconocer en la REPSA: planos, pendientes, hondonadas o promontorios, según sus diferencias en la profundidad del suelo.
- Evaluar si *Mammillaria magnimamma* forma un banco de semillas aéreo.

5. Material y método

5.1. Sitio de estudio: Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel

La Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA), antes denominada como Reserva Ecológica de la Ciudad Universitaria, es un área ubicada dentro del campus de Ciudad Universitaria de la Universidad Nacional Autónoma de México que ha sido redefinida desde su establecimiento en 1983. Actualmente su extensión se ha incrementado en 112.8 ha de la superficie original, abarcando un total de 237.33 ha, las cuales se dividen en 3 zonas núcleo que constituyen 171.14 ha y 13 zonas de amortiguamiento que en total suman 66.91 ha. Las zonas núcleo de la REPSA se encuentran separadas entre sí por los circuitos automovilísticos del campus universitario, y reciben su nombre por la posición que ocupan, conociéndose como Zona Núcleo Poniente, Zona Núcleo Oriente y Zona Núcleo Sur Oriente (SEREPSA, 2013). En 2007 la REPSA se incluyó al área de amortiguamiento 1 del patrimonio mundial de la UNESCO (SEREPSA, 2013; UNESCO, 2017) (Fig. 2).

En la REPSA se puede encontrar uno de los últimos ejemplos de vegetación natural de la zona conurbada de la Ciudad de México donde residen una serie de especies animales nativas del pedregal (SEREPSA, 2013). El tipo de vegetación que cubre esta área se clasifica como un matorral xerófilo donde una de las especies dominantes es *Pittocaulon praecox*. Debido a la dominancia de esta especie, el tipo de vegetación fue descrito como “Senecionetum praecocis” por Rzedowski (1954), en referencia al basónimo de la especie mencionada: *Senecio praecox* (Segura-Burciaga, 2009). La ubicación geográfica del Pedregal de San Ángel, su microtopografía y su estacionalidad son algunos de los factores responsables de la biodiversidad que alberga. Dentro de la reserva se han registrado 337 especies vegetales comprendidas en 193 géneros y 74 familia. Entre las familias de angiospermas con mayor número de especies destacan Asteraceae, Poaceae, Fabaceae, Euphorbiaceae, Convolvulaceae, Solanaceae y Orchidaceae (Castillo-Argüero et al., 2007).

El clima de la REPSA es el mismo que el del Valle de México que, según García (2004) es Cb(w₁)(w), es decir, templado subhúmedo con un régimen de lluvias en verano. La precipitación pluvial es de 870 mm anuales y la temperatura media anual es de 15.5 °C, con variaciones extremas que oscilan entre -6 °C y 34.6 °C (Valiente-Banuet y Luna-García, 1990) (Fig. 3). Una de las características más distintivas del clima de la REPSA es la presencia de dos estaciones bien marcadas que cambian notoriamente su paisaje: una estación de lluvias que va de mayo a octubre, en la que la mayoría de la vegetación reverdece y florece, y otra de secas que comprende los meses de noviembre a abril, en la que la mayoría de la vegetación y otras formas de vida se encuentran en un estado de letargo (Rzedowski, 1954).

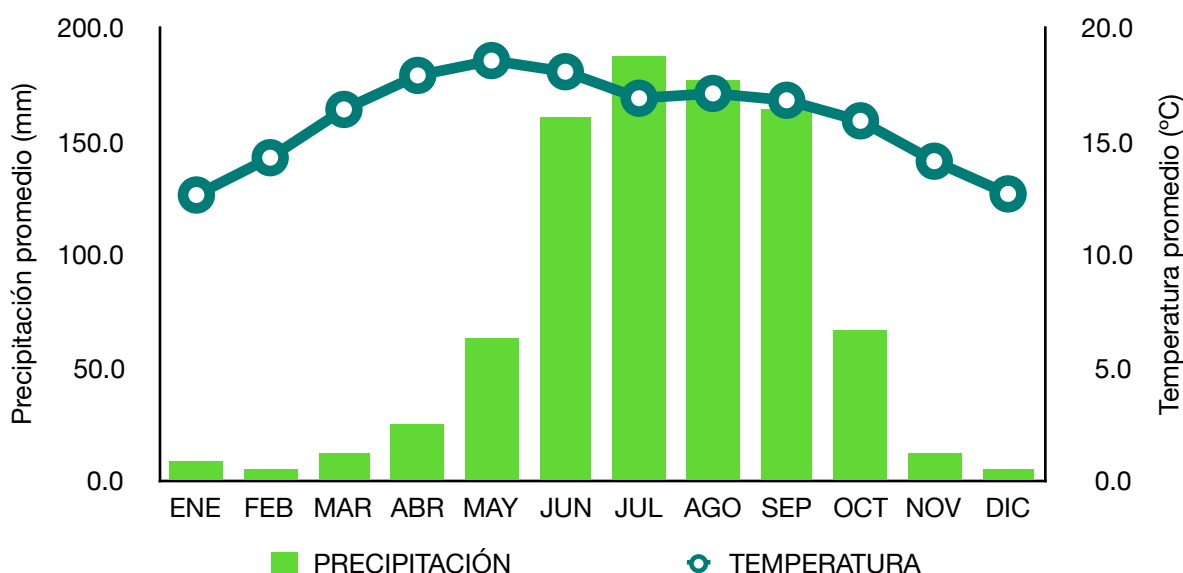


Figura 3. Distribución de la precipitación total anual (barras) y de la temperatura promedio anual (línea) desde 1963 a 2016 en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel. Datos obtenidos del Observatorio Meteorológico del Colegio de Geografía, UNAM.

Geológicamente, el Pedregal de San Ángel tuvo su origen con la erupción del volcán Xitle, que ocurrió hace 1670 años aproximadamente (SEREPSA, 2013). Las corrientes de lava derivadas de ese evento interactuaron con los accidentes del relieve y los cambios de pendiente, formando diversos microambientes que son característicos de los pedregales, entre los que destacan las grietas, las hondonadas,

los promontorios, las paredes, los planos, las oquedades y las cuevas (Carrillo-Trueba, 1995). El suelo corresponde a un litosol que derivó de las rocas ígneas que se formaron en la erupción del Xitle y se especula que el origen de sus componentes ha sido principalmente por acción eólica y aporte orgánico y, en menor medida, por transporte aluvial y humano (Rzedowski, 1954; Hernández-Islas, 1984). La textura del suelo es arenosa-limosa, su pH es moderadamente ácido probablemente por su contenido de materia orgánica. Químicamente es un suelo rico en potasio y calcio, y pobre en nitrógeno y fósforo biodisponible (Rzedowski, 1954). En la temporada seca la temperatura en el suelo puede alcanzar más de 50°C en la superficie (Olvera-Carrillo, 2001). La profundidad del suelo varía según el microambiente en el que se acumule. Debido a su posición y a su inclinación, los promontorios y las paredes no favorecen la acumulación del suelo, en cambio en hondonadas, grietas, oquedades y planos la acumulación del suelo se favorece más. Sin embargo, en promedio se ha establecido una profundidad de suelo baja, de $4.5 \pm DE 0.27$ cm (Cano-Santana y Meave, 1996; Santibáñez-Andrade, 2005).

Este trabajo se realizó en la Zona Núcleo Poniente de la REPSA, la cual abarca casi el 40% del total del área de las zonas núcleo, con una superficie de 94.91 ha. La Zona Núcleo Poniente se encuentra rodeada por vialidades y edificaciones pertenecientes a la UNAM y de propiedad privada.

5.2. Especies de estudio

5.2.1. *Opuntia tomentosa* Salm-Dyck

Cactácea con hábito arbustivo a arbóreo (Fig. 4), llega a alcanzar hasta 8 metros de altura, sus cladodios son oblongos a estrechamente obovados, tres veces más largos que anchos (Scheinvar, 2009). Se caracteriza por presentar un tomento aterciopelado que es evidente al tacto. En algunas ocasiones los cladodios pueden carecer de espinas, pero cuando las presentan pueden llegar a medir hasta 3 cm de largo y tener un color gris o pardo. Las glóquidas son amarillas, conspicuas y tempranamente caedizas. Las flores pueden tener 4 a 5 cm de diámetro y 5 a 6 cm de largo, su color

varía de naranja a rojo o amarillo. Los frutos son ovados a obovados, densamente tomentosos, carnosos y de color morado a rojo al madurar; el tamaño de las semillas varía de 5 a 6 mm de diámetro (Bravo-Hollis, 1978; Scheinvar, 2009). Este nopal es nativo del centro de México, ha sido ampliamente cultivado con fines hortícolas, y en algunos casos se ha dispersado provocando el incremento de su área de distribución. En el Valle de México este cactus se distribuye en suelos superficiales de matorrales xerófilos (Benson, 1982; Rzedowski, 1994; Hunt et al., 2006). La floración de esta especie generalmente coincide con la primavera, abarcando los meses de marzo a mayo, aunque puede empezar en abril y terminar en junio. La fructificación se puede presentar desde el mes de abril hasta octubre. En promedio, cada fruto produce 80 semillas cuyo peso individual es de alrededor 16 mg (Olvera-Carrillo, 2001; Olvera-Carrillo et al., 2003) y su diámetro varía de 3 a 6 mm (obs. pers.). Las

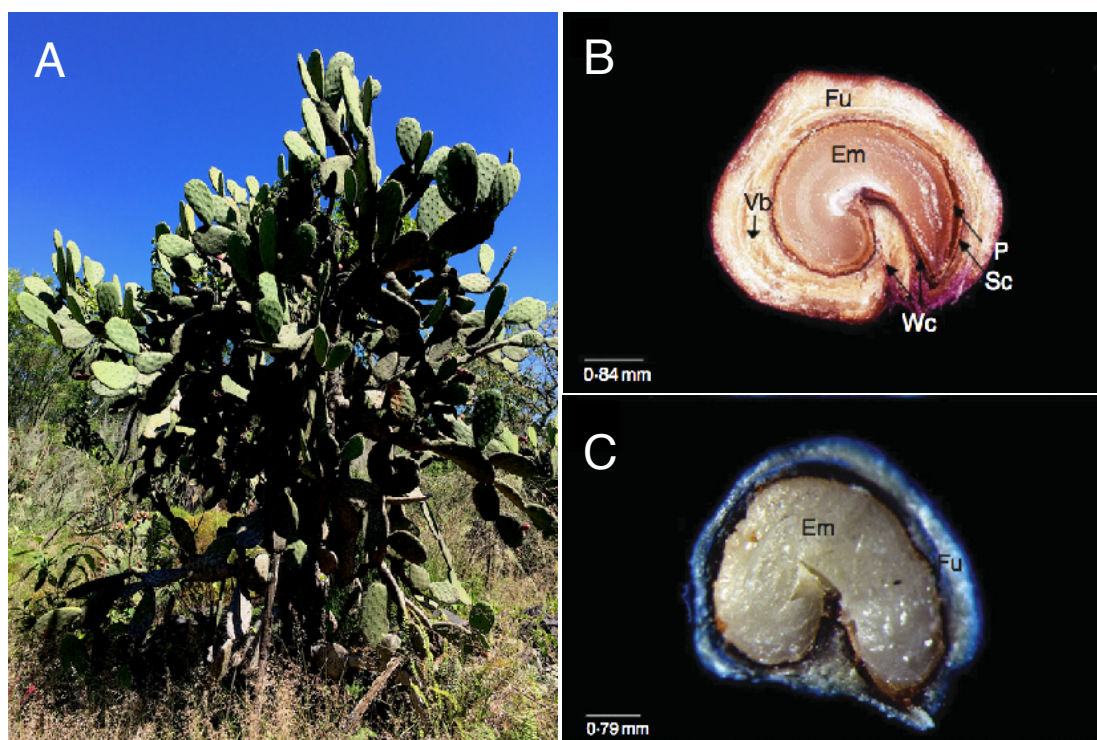


Figura 4. (A) Individuo de *Opuntia tomentosa* en la Zona Núcleo Poniente de la REPSA. (B-C) Cortes longitudinales de semillas de *O. tomentosa*. Se observa la cubierta seminal (Sc) formada por el funículo endurecido (Fu), tejido vascular (Vb), el embrión (Em), restos de perispermo (P) y el canal por donde entra el agua durante la imbibición (Wc) (Imágenes tomadas de Orozco-Segovia et al., 2007).

semillas presentan una cubierta seminal dura, pero no impermeable, que suele necesitar de algún tratamiento de escarificación para permitir la germinación. Esta cubierta seminal está formada por una envoltura funicular rica en lípidos y taninos (Orozco-Segovia et al., 2007) (Fig.4B-C).

5.2.2. *Opuntia lasiacantha* Pfeiff.

Cactácea de hábito arborescente cuyo tamaño máximo varía de 0.5 a 4 m de altura, aunque en la REPSA no suele superar los 2 m de altura (Fig. 5). Sus cladodios son glabros, obovados a oblongos, con 1 o hasta 4 espinas blancas de 2 a 4 cm de longitud por areola; las glóquidas son numerosas y varían de amarillas a pardas. Las flores tienen de 6 a 8 cm de diámetro, su color puede ser amarillo o anaranjado. Este nopal ha sido cultivado por su fruto comestible, se han desarrollado muchas variedades e híbridos, por lo que se trata de un taxón con características muy variables. Se encuentra comúnmente en el centro de México (Bravo-Hollis, 1978;

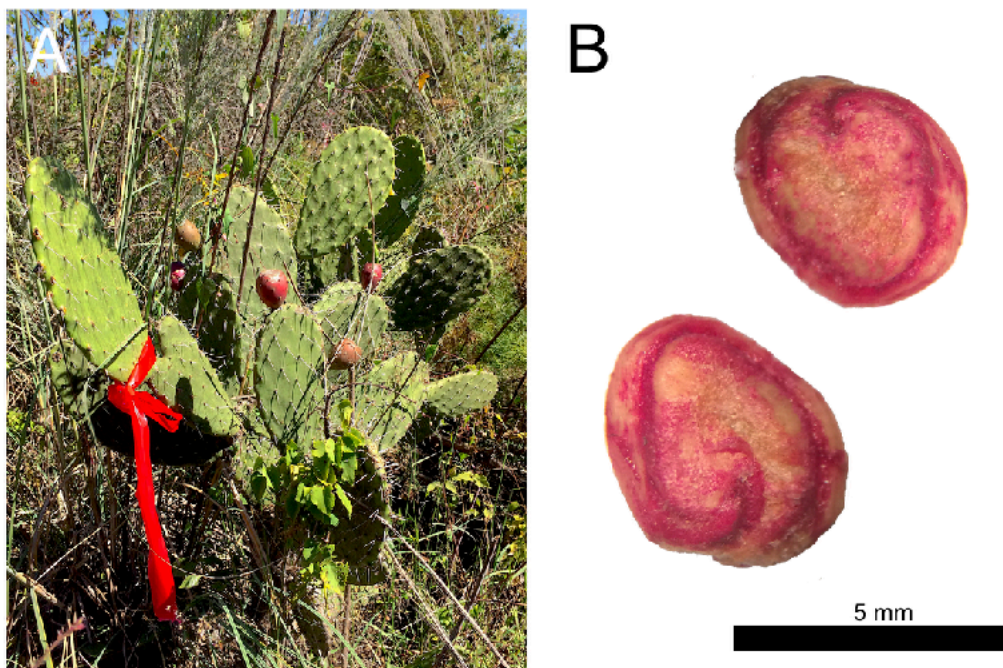


Figura 5. (A) Individuo de *Opuntia lasiacantha* en la Zona Núcleo Poniente de la REPSA. (B) Semillas de *Opuntia lasiacantha*.

Hunt, et al., 2006). Su floración inicia alrededor del mes de marzo y termina en mayo, mientras que la fructificación sucede de abril a octubre. Morfológicamente sus semillas son iguales a las de *O. tomentosa*, con un diámetro similar que varía de los 3 a los 6 mm, por lo que son difíciles de distinguir (obs. pers.).

5.2.3. *Mammillaria magnimamma* Haw.

Cactácea globosa que puede encontrarse de manera solitaria o cespitosa (Fig. 6). Sus tallos pueden ser de 8 a 20 cm de ancho; la forma y tamaño de sus tubérculos es variable, subpiramidales o cuadrangulados, presentando desde 8 hasta 18 mm de largo. Sus areolas generalmente carecen de espinas radiales, y cuando están presentes son de 1 a 3 espinas blancas incipientes. Pueden tener desde 3 hasta 6 espinas centrales rectas o recurvas, de hasta 25 mm de largo. Sus flores brotan cerca del ápice y miden de 20 a 25 mm de longitud, su color puede ser amarillo, rosa o púrpura; el fruto es claviforme, con una longitud de 20 a 30 mm o más. Sus semillas son oblongas, de 1.6 mm de longitud con el hilo lateral, la testa algo rugosa y de

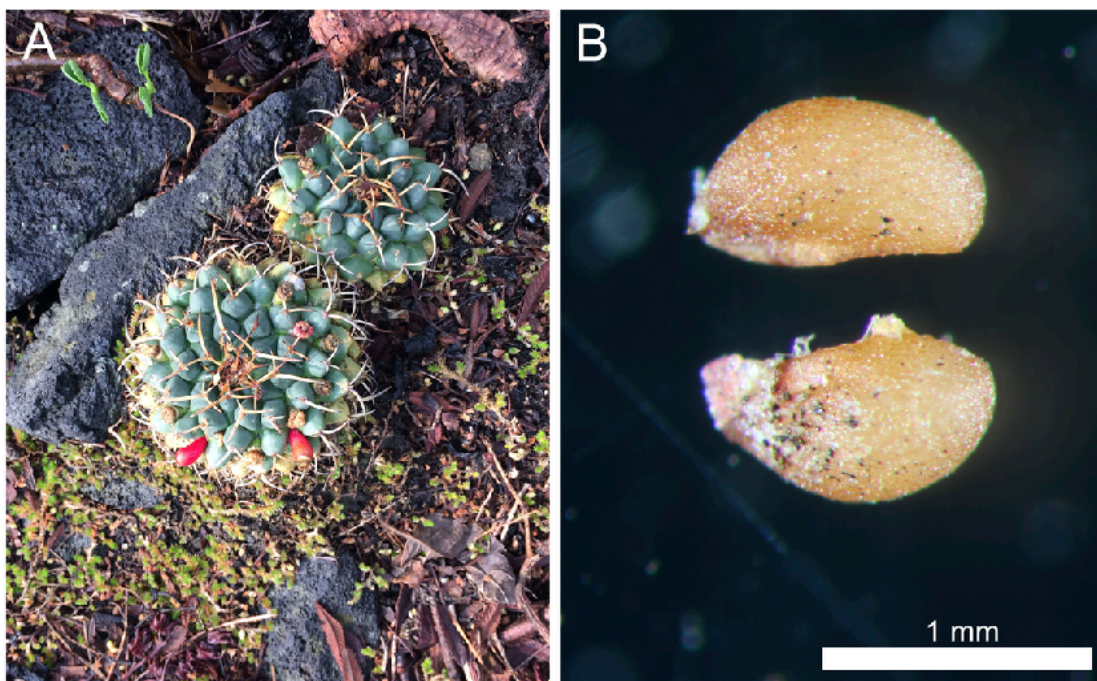


Figura 6. (A) Ejemplar de *Mammillaria magnimamma* con dos tallos y con frutos maduros e inmaduros en la Zona Núcleo Poniente de la REPSA. (B) Semillas de *M. magnimamma*.

color beige a pardo. Es una especie ampliamente distribuida, se encuentra desde Zacatecas hasta la Ciudad de México. El morfo que habita en el pedregal de San Ángel presenta un aspecto un poco diferente que los que habitan en otros sitios con los tubérculos más abiertos, lo que quizá sea resultado de su adaptación a la vida en rocas volcánicas (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991; Arias, 2009). La floración de esta especie tiene su máximo entre marzo y abril, extendiéndose hasta el mes de junio, los primeros botones se pueden presentar desde febrero y en algunos casos la temporada de floración puede extenderse hasta julio; la fructificación se extiende de junio a agosto, su pico máximo es de junio a julio produciendo hasta 6 frutos por planta y de 0 a 582 semillas por fruto (Valverde et al., 2004; Valverde y Chávez, 2009).

5.2.4. *Mammillaria haageana* subsp. *san-angelensis* (Sánchez-Mej.)

D.R. Hunt

Cactácea globosa de 3 a 12 cm de alto y 4 a 17 cm de ancho (Fig. 7). Sus tubérculos son cónicos-piramidales, de 4 a 8 mm de largo. Las areolas tienen de 14 hasta 38 espinas radiales que miden de 3 a 7 mm de largo y son blancas. Pueden carecer de espinas centrales o tener hasta 6 por areola, desde los 3 hasta los 15 mm de largo (Arias, 2009). Su fruto es cilíndrico-claviforme de 1 cm de longitud y 4 mm de diámetro; las semillas son encorvado-piliformes de 1 mm de longitud (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991). Esta especie también ha recibido el nombre de *Mammillaria sanangelensis* Sanchez-Mej., aunque más recientemente ha sido reconocida como una subespecie de *M. haageana* Pfeiff., la cual recibió su nombre subespecífico debido a su distribución geográfica restringida al Pedregal de San Ángel (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991; Hunt, 1997; Guzmán et al., 2003). Según datos de colectas, se puede encontrar en floración de marzo a mayo, extendiéndose hasta octubre, y en fructificación desde los meses de junio a noviembre.

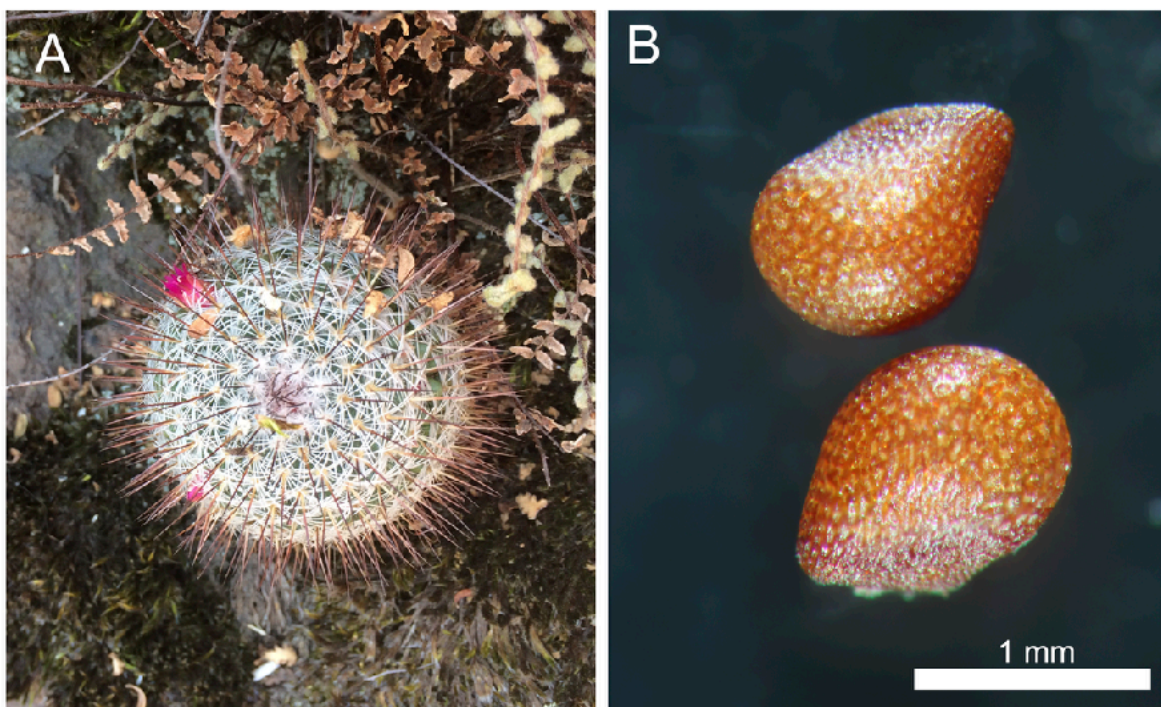


Figura 7. (A) Individuo de *Mammillaria haagenae* subsp. *sanangelensis* con flores en la Zona Núcleo Poniente de la REPSA. (B) Semillas de *M. haagenae* subsp. *sanangelensis*.

5.3. Producción potencial de semillas

En octubre de 2016 se trazaron cuadros de 100 m² donde estuvieran las especies de estudio, en total fueron cuatro cuadros, uno por cada especie. En cada cuadro se registró el número de individuos en fase de fructificación, así como el número de frutos. Se contabilizó el número de semillas de una fracción de los frutos y se calculó el promedio de semillas por fruto así como la desviación estándar (D.E.). El promedio del número de semillas por fruto se multiplicó por el total del número de frutos presentes en el cuadro para obtener un aproximado del número de semillas producidas en un momento determinado del período de fructificación en un área de 100 m².

5.4. Muestreo del suelo

Se seleccionaron 21 sitios del Núcleo Poniente de la REPSA (Fig. 8) donde se recolectó suelo en la temporada lluviosa (de octubre de 2016) y en la temporada

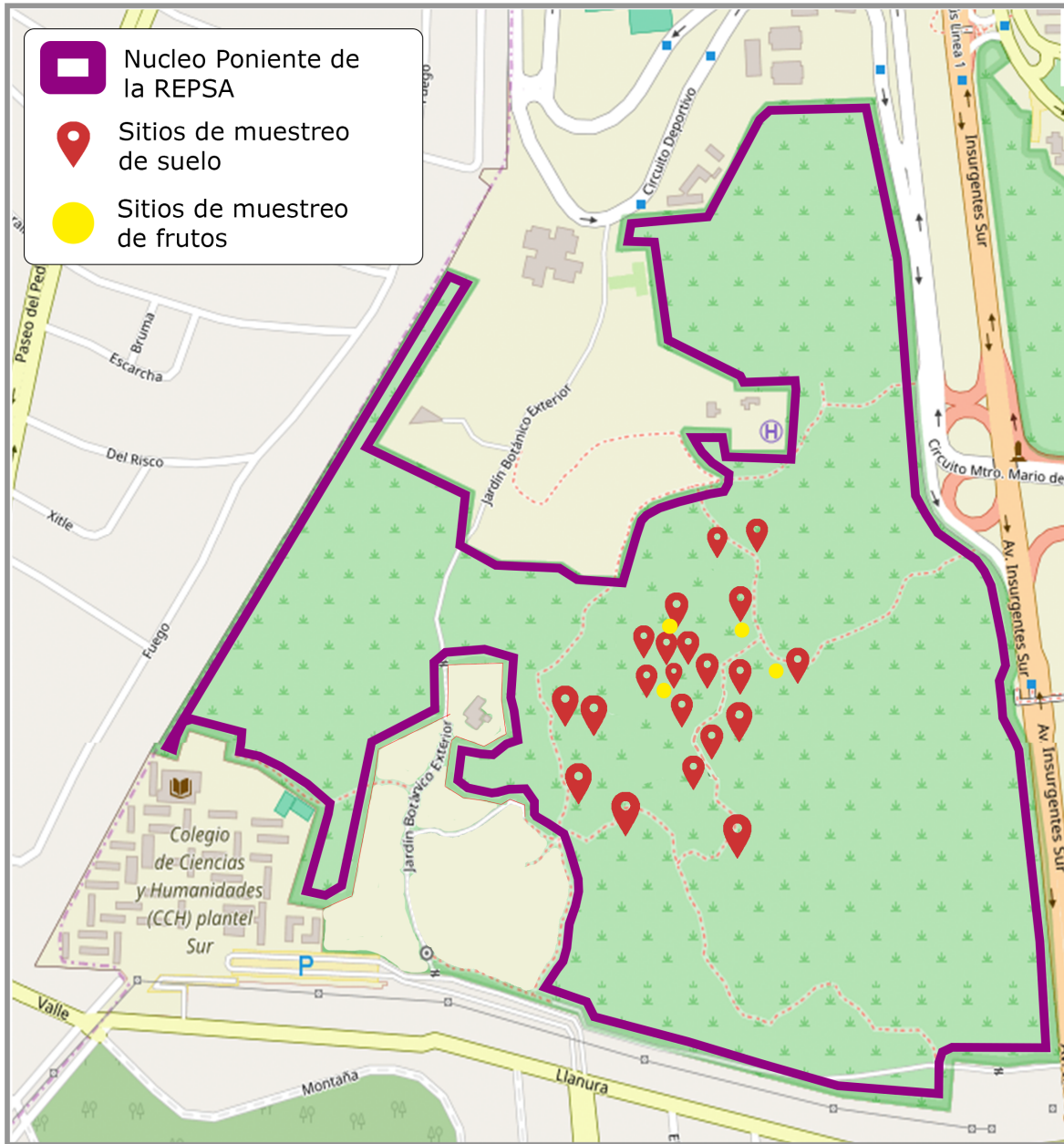


Figura 8. Mapa de la Zona Núcleo Poniente de la REPSA, se marca el perímetro en morado, con rojo se señalan los sitios muestreados donde se tomó suelo durante octubre de 2016 y marzo de 2017, y en amarillo los sitios de muestreo de frutos.

seca (marzo de 2017). Los sitios seleccionados contaron con un área aproximada de 100 m² y estuvieron separados entre sí por al menos 10 metros de distancia entre borde y borde. A partir de un punto central marcado en cada sitio, con ayuda de una pala de jardinería, se tomaron 5 muestras de los primeros 5 cm del suelo en

diferentes direcciones (radialmente) a 5 metros del punto central (Fig. 9). Para los sitios en los que el suelo no llegaba a los 5 cm de profundidad, la muestra se tomó del material disponible. En total se recabaron 105 muestras de suelo durante la temporada de lluvias. En la temporada seca se tomaron nuevamente 5 muestras en los mismos 21 sitios marcados en la otra temporada, sin embargo, la dirección original de la toma de las muestras varió ligeramente por los cambios en la vegetación.

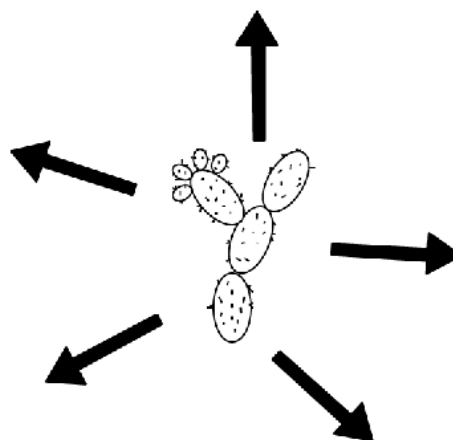


Figura 9. Representación esquemática de la forma como se tomaron las muestras a partir de un núcleo o punto central.

En cada punto muestreado se registró la profundidad total del suelo a partir de tres mediciones. También se determinó el tipo de microambiente al que correspondía, considerando las siguientes características:

- Hondonada: zonas cóncavas de profundidad variable.
- Pendiente: sitios con al menos 20° de inclinación.
- Plano: sitios no elevados sin pendiente, pudiendo presentar roca expuesta o no.
- Promontorio: sitios elevados con rocas expuestas que sobresalen del resto del material parental.

5.5. Banco de semillas del suelo

Se formaron muestras conjuntas combinando el suelo recolectado por microambiente y temporada. Cada muestra conjunta se pasó por tamices de tres luces diferentes (4.76 mm, 3.36 mm y 1.68 mm) con la finalidad de separar restos de material vegetal, rocas y otros fragmentos presentes en el suelo, y de esta manera facilitar la búsqueda de semillas mediante un método de conteo directo con la ayuda de un microscopio estereoscópico, según el tamaño de las partículas del suelo. Se pesaron 10 g de suelo tamizado con las distintas luces para homogeneizar el tamaño de las muestras analizadas. Posteriormente, para reconstruir la muestra original de suelo con sus componentes heterogéneos, las semillas recuperadas de cada tamiz

por microambiente y temporada se conjuntaron considerándose como el número total de semillas encontradas en 30 g de suelo. Dependiendo de la cantidad de suelo disponible se realizó al menos una repetición por cada microambiente en las dos temporadas. En total se analizaron 18 muestras de 30 g de la temporada de lluvia y 16 muestras de la temporada seca (Tabla 1) lo cual equivale a 1.02 kg de suelo analizado.

Para cada muestra de 30 g de suelo analizada se registró el número total de semillas recuperadas, las cuales se separaron por morfotipos (Ver Anexo I) y se aproximó su determinación a nivel de familia (Ver Anexo II). Se prestó particular atención a la presencia o ausencia de semillas de *Opuntia* y *Mammillaria* para calcular su proporción en relación con el resto de las semillas presentes en cada microambiente por temporada. Además se contabilizó el número de semillas incompletas recuperadas de estos géneros. La similitud morfológica entre las semillas de *O. tomentosa* y *O. lasiacantha* imposibilitó su determinación hasta especie, por lo que se optó por tratarlas a nivel de género.

Tabla 1. Número de muestras de 30 g analizadas por microambiente (plano, pendiente, hondonada, promontorio) y por temporada (lluvia, seca).

Microambiente	Lluvias	Secas
Hondonada	2	3
Pendiente	3	5
Plano	7	4
Promontorio	6	4

5.6. Banco de semillas aéreo

Durante los meses de junio de 2017 a enero de 2018 se realizó un registro mensual de la fructificación de 17 ejemplares de *M. magnimamma* ubicados en cuatro sitios de los 21 marcados para la recolecta del suelo. Se registró el número de frutos producidos por individuo y el destino de los mismos, es decir, si eran depredados o

permanecían de un mes al siguiente en el individuo muestreado. Cuando se observaba que un fruto había sido removido parcial o totalmente, se tomaba una muestra de la lanosidad presente entre los tubérculos, en caso de haberla, para posteriormente buscar la presencia de semillas con ayuda de un microscopio estereoscópico. Si los individuos no presentaban lanosidad se realizaba una búsqueda ocular exhaustiva entre sus tubérculos con el fin de encontrar semillas retenidas.

5.7. Pruebas de viabilidad

La viabilidad de las semillas del género *Opuntia* recuperadas de las muestras del suelo analizadas se determinó usando una prueba de rayos X, es decir, las semillas fueron radiografiadas utilizando un equipo digital Faxitrom. Las placas obtenidas se evaluaron para determinar la viabilidad de las semillas según la presencia y la morfología del embrión. Se consideraron vanas las semillas en las que sólo se observaba la cubierta seminal y no había embrión. Si el embrión se visualizaba incompleto o con regiones negras, se consideró que la semilla tenía daño en el embrión. Se clasificó una semilla como viable sólo si el embrión se mostraba completo y con una coloración uniforme.

5.8. Análisis de datos

Todas las gráficas y los análisis estadísticos se realizaron con el programa R versión 3.4.3, considerando un $\alpha=0.05$. Se comparó la profundidad del suelo por microambiente mediante una prueba de Kruskal-Wallis y una prueba de muestras pareadas de Wilcoxon (Ver Tabla 3). Se utilizó estadística no paramétrica porque anteriormente la normalidad de esta variable fue rechazada con una prueba de Shapiro Wilks ($W = 0.856$, $P < 2.2e^{-16}$). Para esta variable también se obtuvieron los coeficientes de variación, calculándose como el cociente de la desviación estándar sobre la media.

Se buscaron diferencias en el número de morfoespecies recuperadas por temporada y microambiente. La normalidad de esta variable y la homogeneidad de

las varianzas se comprobaron mediante pruebas de Shapiro-Wilks ($W = 0.952$, $P = 0.141$) y de Barlett (temporada: K^2 de Bartlett = 1.095, g.l. = 1, $P = 0.295$; microambiente: K^2 de Bartlett = 2.283, g.l. = 3, $P = 0.5157$) respectivamente. Posteriormente se realizó un ANOVA de dos vías en el que los factores experimentales fueron temporada (con dos niveles) y microambiente (con 4 niveles) y la variable de respuesta fue el número de morfoespecies.

Se evaluó la normalidad del número de semillas recuperadas mediante una prueba de Shapiro-Wilks ($W = 0.936$, $P = 0.047$). En vista de que la variable no mostró una distribución normal, se utilizó estadística no paramétrica. Se aplicó una prueba de Wilcoxon para evaluar si había diferencias entre temporadas y una prueba de Kruskal-Wallis para evaluar si había diferencias entre microambientes.

El número de semillas recuperadas de *Opuntia* completas e incompletas se comparó por microambiente y temporada. La normalidad de esta variable se rechazó mediante una prueba de Shapiro-Wilks (completas: $W = 0.647$, $P = 8.461e^{-08}$; incompletas: $W = 0.807$, $P = 3.527e^{-05}$), por lo que la comparación entre microambientes se realizó mediante pruebas de Kruskal-Wallis. Para determinar si había diferencias entre temporadas se usó una prueba de Wilcoxon.

6. Resultados

6.1. Producción potencial de semillas

El promedio del número de semillas por fruto fue similar en las dos especies del género *Opuntia* y en *M. magnimamma*. Resalta *M. haageana* subps. *san-angelensis* por presentar el menor número promedio de semillas por fruto entre las especies de estudio. Por otro lado, el mayor número de frutos por área se registró para *O. tomentosa*, por lo que para esta especie se estimó el mayor número potencial de semillas producidas. Para los individuos de *O. lasiacantha* se registró el segundo número más alto de frutos, sin embargo, este equivale solo al 60% de los frutos registrados para los individuos de *O. tomentosa*. El número de frutos registrados en las especies del género *Mammillaria* fue mucho menor que el que presentaron las especies del género *Opuntia*, reflejándose en el estimado del número potencial de semillas por especie (Tabla 2).

Tabla 2. Producción potencial de semillas por especie en un área de 100 m². Se indica el número de individuos y frutos contabilizados, así como el número de frutos (n) con el que se obtuvo la media, la desviación estándar (D.E.) y la extrapolación del número potencial de semillas en el área (NP).

	Individuos	Frutos	n	Semillas/Fruto (Media $\pm$ D.E.)	NP
<i>Opuntia tomentosa</i>	15	1,111	94	82.27 $\pm$ 26.82	91,401
<i>Opuntia lasiacantha</i>	14	672	73	86.19 $\pm$ 23.1	57,919
<i>Mammillaria magnimamma</i>	11	124	2	81 $\pm$ 1.41	10,044
<i>Mammillaria haageana</i> subsp. <i>sanangelensis</i>	15	98	2	50 $\pm$ 9.89	4,900

6.2. Profundidad del suelo por microambiente

Según la profundidad del suelo registrada para los distintos microambientes, se distinguieron tres grupos significativamente diferentes (X^2 de Kruskal-Wallis = 65.238, g.l. = 3, $P = 4.461e^{-14}$)(Tabla 3). El de mayor profundidad está conformado

sólo por el microambiente hondonada con un promedio de $7.95 \pm \text{D.E. } 4.62$ cm. Le siguió en profundidad un segundo grupo que incluye la pendiente y el plano, con promedios de $3.54 \pm \text{D.E. } 2.53$ cm y $3.40 \pm \text{D.E. } 2.00$ cm respectivamente. El promedio del segundo grupo fue de cerca de la mitad del promedio del primero. En el último grupo se encontró solamente el promontorio con la menor profundidad promedio del suelo, con $2.72 \pm \text{D.E. } 1.93$ cm (Fig. 10).

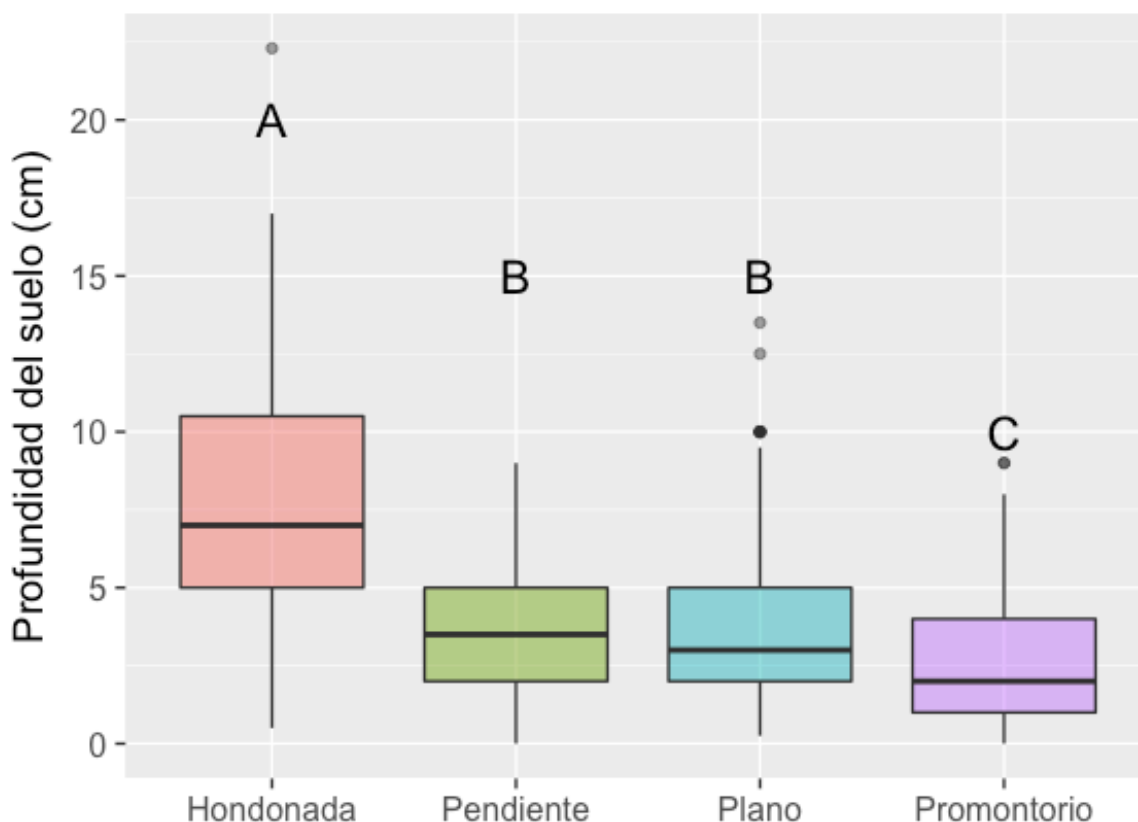


Figura 10. Profundidad del suelo (cm) por microambientes: hondonada, pendiente, plano y promontorio. Las letras arriba de cada diagrama de caja y bigote hacen referencia al resultado de la prueba de Wilcoxon. La caja del diagrama representa el rango intercuartil, mientras que el valor mínimo y el máximo se observan en los extremos. Los datos atípicos se representan con puntos y la mediana con una línea gruesa que atraviesa a cada rectángulo.

El coeficiente de variación (CV) indicó que el microambiente con mayor variabilidad en cuanto a la profundidad del suelo fue el promontorio ($\text{CV} = 0.73$). Le

siguieron la pendiente (CV = 0.59) y la hondonada (CV = 0.57), microambientes con un coeficiente de variación similar. Finalmente, el plano fue el que mostró más homogeneidad con el menor coeficiente de variación (CV = 0.32).

Tabla 3. Resultados de la prueba de muestras pareadas de Wilcoxon (valor de P) entre la profundidad de suelo de los microambientes.

	Hondonada	Pendiente	Plano
Pendiente	$5.8e^{-08}$	-	-
Plano	$8.2e^{-09}$	1	-
Promontorio	$5.2e^{-13}$	0.0121	0.0024

6.3. Morfoespecies en el banco de semillas del suelo

Se registraron 66 morfoespecies: 21 fueron exclusivas de la temporada lluviosa y 13 de la temporada seca, mientras que 32 morfoespecies se compartieron entre temporadas (Fig. 11). En ambas temporadas se encontraron semillas de cactáceas del género *Opuntia*, sin embargo, en ninguna de las temporadas se encontraron semillas de ninguna de las dos especies de *Mammillaria*. A pesar de que en la temporada lluviosa hubo un mayor número de morfoespecies, no se encontraron diferencias significativas en su número promedio entre temporadas ($F = 0.350$ g.l. = 1, $P = 0.559$).

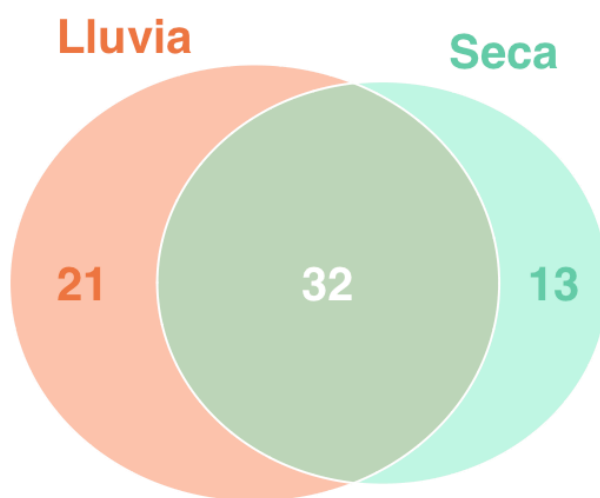


Figura 11. Número de morfoespecies presentes en cada temporada. La intersección muestra el número de morfoespecies que se encontraron en ambas temporadas.

El mayor número promedio de morfoespecies se registró en el plano durante la temporada seca, mientras que los menores números promedio se presentaron en la pendiente durante la temporada seca y en el promontorio durante las lluvias. Generalmente el número promedio de morfoespecies tendió a aumentar ligeramente de la temporada lluviosa a la seca; este comportamiento se evidenció en el plano, la hondonada y el promontorio. Solamente en la pendiente se observó un comportamiento contrario, en donde el número promedio de morfoespecies disminuyó de lluvia a seca (Fig. 12). Las diferencias entre el número de morfoespecies por microambiente no fueron significativas ($F = 1.064$, g.l. = 3, $P = 0.380$). Las semillas del género *Opuntia* se encontraron en todos los microambientes.

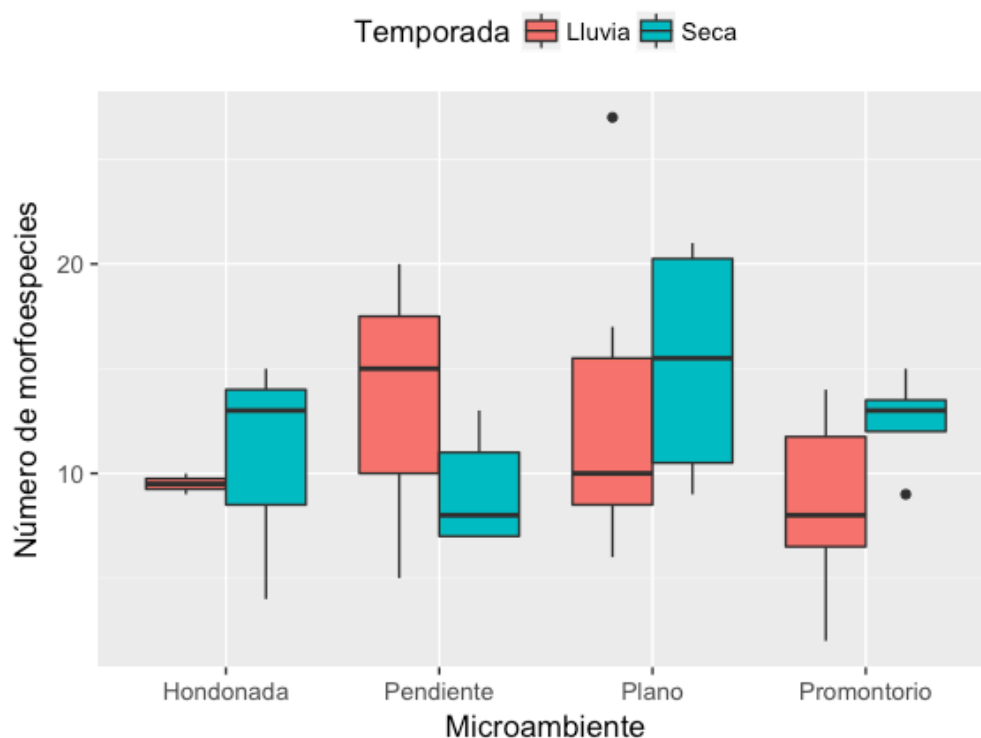


Figura 12. Número de morfoespecies por microambiente durante las temporadas de lluvia y seca. Ver pie de la Fig. 10 para detalles sobre la simbología de la gráfica de caja y bigote.

Durante el año de estudio, el porcentaje de semillas de *Opuntia* recuperadas respecto al total fue de 4.73%, siendo la octava morfoespecie en abundancia. En la temporada lluviosa el porcentaje de semillas completas de *Opuntia* fue de 7.02%,

siendo la tercera morfoespecie en abundancia. En la temporada seca, las semillas de *Opuntia* representaron el 2.82%, ocupando el noveno lugar en abundancia (Tabla 4). A excepción de las morfoespecies 12 y 77, el resto de las que se incluyen en la Tabla 4, pertenecen al grupo de morfoespecies que se encontraron en ambas temporadas. Solo las morfoespecies 16, 38, 44 y el género *Opuntia* se encontraron en todos los microambientes durante las dos temporadas (Ver Anexo 1).

Tabla 4. Porcentaje de las morfoespecies más abundantes en cada temporada y en todo el año respecto al total de las semillas recuperadas del suelo.

Año		Lluvia		Seca	
Mf	%	Mf	%	Mf	%
Mf 44	13.55	Mf 44	20.43	Mf 21	17.54
Mf 21	11.39	Mf 30	11.03	Mf 13	10.44
Mf 30	7.4	Opuntia	7.02	Mf 38	9.08
Mf 38	7.06	Mf 43	6.77	Mf 44	7.83
Mf 13	6.83	Mf 23	4.89	Mf 15	7.41
Mf 16	5.47	Mf 38	4.64	Mf 16	7.41
Mf15	5.07	Mf 21	4.01	Mf 30	4.38
Opuntia	4.73	Mf 12	3.63	Mf 77	3.86
Mf 43	3.47	Mf 5	3.63	Mf 6	3.55
Mf 23	2.9	Mf 16	3.13	Opuntia	2.82

6.4. Número de semillas en el banco del suelo

Se recuperaron 1756 semillas completas, 83 de ellas pertenecientes al género *Opuntia*. El número de semillas recuperadas durante la temporada de lluvias fue de 798, de las cuales 56 fueron semillas completas de *Opuntia*. En la temporada seca se recuperaron en total 958 semillas, de las cuales 27 fueron semillas completas de *Opuntia*.

El microambiente que presentó un mayor número promedio de semillas fue la hondonada durante la temporada de lluvias, mientras que fue en el promontorio

durante esa misma temporada que se registró el menor número promedio de semillas. Entre la temporada lluviosa y la temporada seca se observaron cambios en el número promedio de semillas por microambiente. Tanto la hondonada como la pendiente redujeron sus números promedios en la temporada seca, aunque este cambio fue más drástico en la hondonada que en la pendiente. Por otro lado, en el plano y en el promontorio se observó un comportamiento diferente, ya que en ambos aumentó el número promedio de semillas durante la estación seca (Figs. 13 y 14). Sin embargo, a pesar de las tendencias descritas, no se encontraron diferencias significativas entre el número total de semillas por temporada ($W = 97.5$, $P = 0.112$) ni por microambiente (X^2 de Kruskal-Wallis = 3.756, g.l. = 3, $P = 0.289$).

El número promedio de semillas del género *Opuntia* mostró variaciones similares a las mencionadas para el número promedio de semillas de todo el conjunto de mofoespecies presentes en el suelo. Durante la estación lluviosa se registró el mayor número de semillas completas del género *Opuntia* en la hondonada, mismo que disminuyó en la temporada seca. En la pendiente también se observó esta disminución en el número promedio de semillas de la temporada lluviosa a la seca, pero de manera menos pronunciada. Por su parte, en el plano y en el promontorio el número de semillas completas aumentó en la estación seca. El promontorio fue el microambiente con un mayor número de semillas durante la estación seca. Sin embargo, las diferencias tampoco fueron significativas entre temporada ($W = 155$, $P = 0.6974$) ni microambiente (X^2 de Kruskal-Wallis = 4.833, g.l. = 3, $P = 0.1844$).

La proporción de semillas completas de *Opuntia* respecto al número total de semillas recuperadas en cada microambiente por temporada presentó su mayor valor durante la temporada lluviosa en la hondonada, con 14.81%. Los valores para los otros microambientes durante esa misma temporada fueron 9.56% para la pendiente, 5.03% en el promontorio y 0.75% en el plano. En temporada seca el porcentaje promedio disminuyó a 0.57% en la hondonada y a 1.22% en la pendiente, pero aumentó en el plano a 1.45% y en el promontorio a 6.93% (Fig. 15).

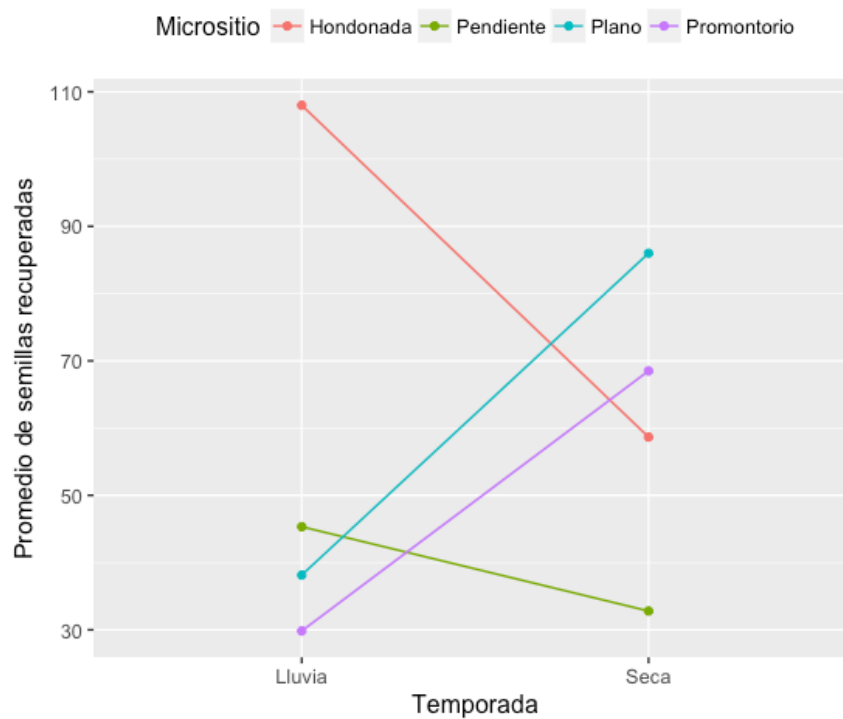


Figura 13. Promedio de semillas recuperadas por microambiente durante la temporada de lluvia y seca.

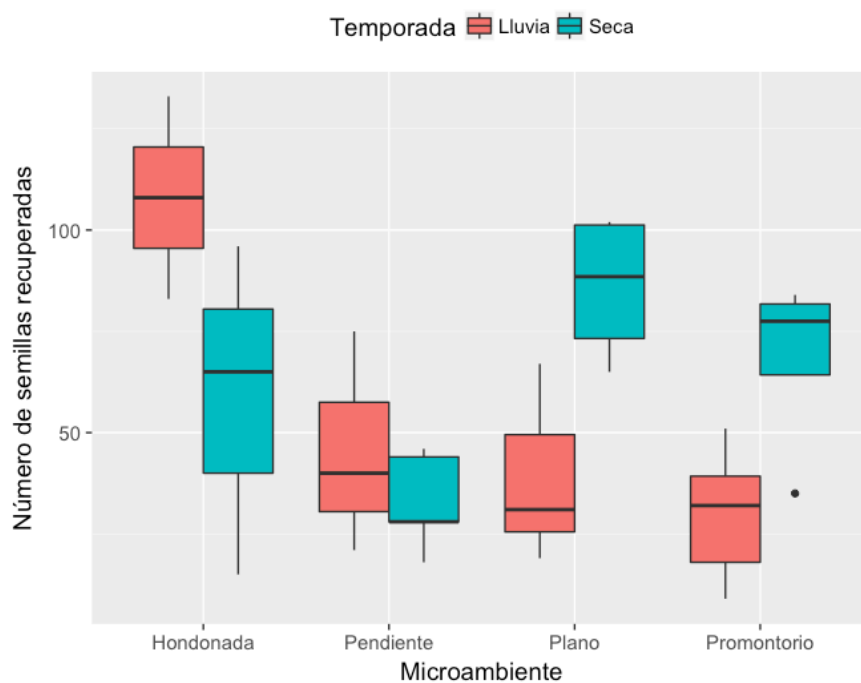


Figura 14. Número de semillas recuperadas por micro ambiente durante la temporada de lluvia y seca. Ver pie de la Fig. 10 para detalles sobre la simbología de la gráfica de caja y bigote.

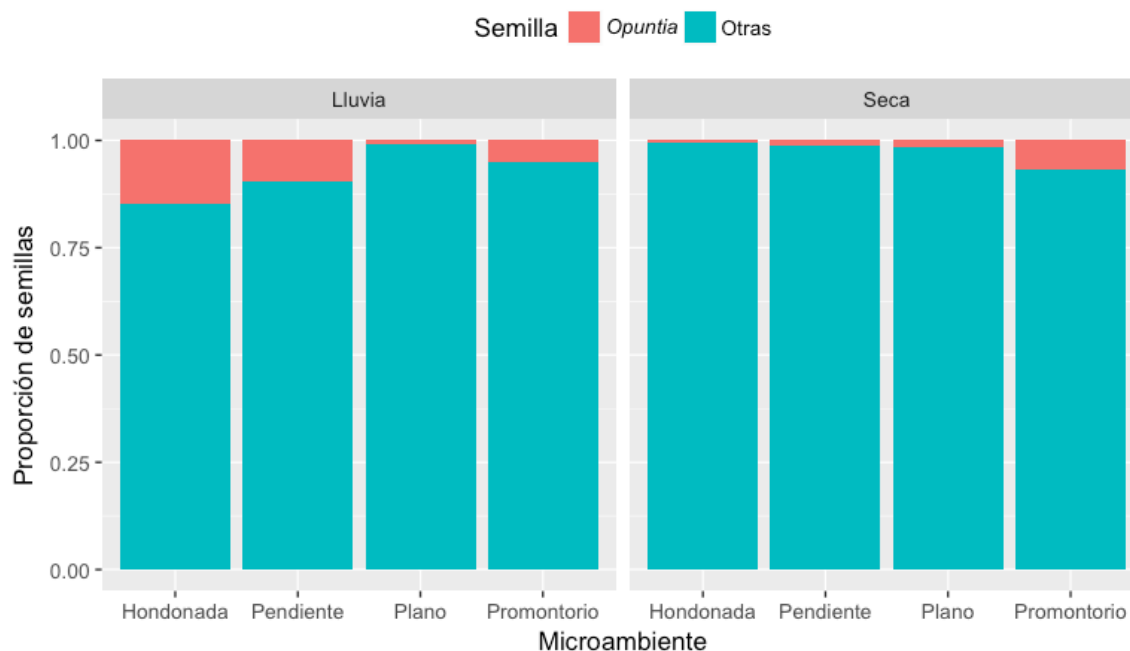


Figura 15. Proporción de semillas completas de *Opuntia* respecto al total de semillas presentes en los microambientes durante la temporada de lluvia (izquierda) y seca (derecha).

6.5. Semillas completas e incompletas de *Opuntia*

Además de las semillas completas del género *Opuntia* que se recuperaron del suelo, también se encontraron 103 semillas incompletas, las cuales poseían alguna incisión en su cubierta seminal y carecían de embrión. De las semillas incompletas se reconocieron dos tipos: uno en el que la incisión de las semillas se ubicaba cerca de la región hilo-micropilar y otro en el que la incisión se encontraba en alguna de las zonas laterales de la semilla. En el primer grupo también era frecuente observar el desprendimiento de la cubierta seminal de la zona cercana a la radícula (Fig. 16).

Ambos tipos de semillas incompletas se registraron tanto en la temporada de lluvia como en la seca. El número de semillas incompletas fue de 36 en la temporada de lluvia y de 67 en la seca. Solo en la hondonada el número promedio de semillas incompletas aumentó de la estación lluviosa a la seca, mientras que el resto de los microambientes presentaron un comportamiento contrario (Fig. 17). Sin embargo, no se registraron diferencias significativas entre temporadas ($W = 169.5$, $p = 0.3805$) ni

entre microambientes tampoco fueron significativas (X^2 de Kruskal-Wallis = 5.3022, g.l. = 3, $P = 0.151$).

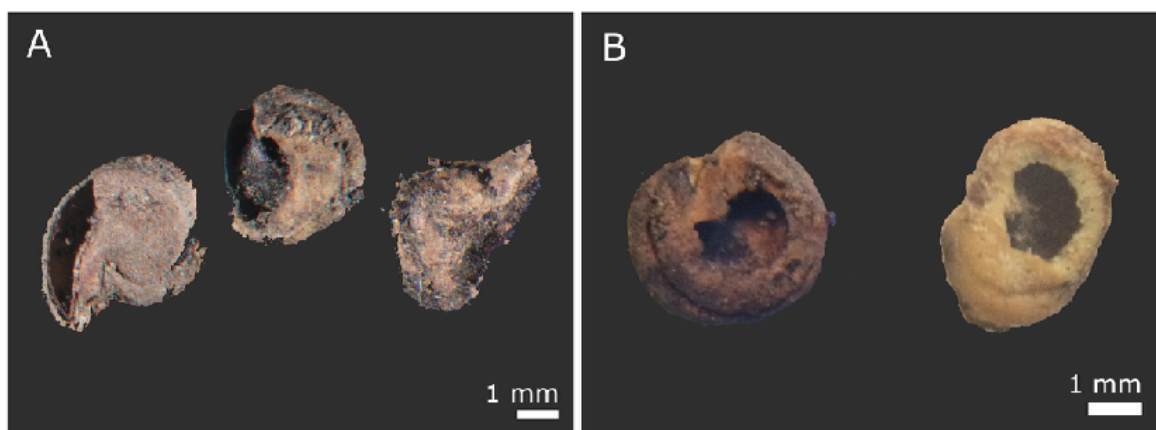


Figura 16. (A) Semillas incompletas de *Opuntia* con incisiones en la región hilo-micropilar y en la zona cercana a la radícula. (B) Semillas incompletas de *Opuntia* con una perforación en uno de los lados de la cubierta seminal.

Si se compara el cambio del número promedio de semillas completas e incompletas entre temporadas, resalta que la tendencia de cada uno fue contraria a la del otro en al menos tres microambientes: la hondonada, el plano y el promontorio. En la hondonada el contraste entre estaciones de las semillas completas fue más marcado que en las semillas incompletas. En el plano y el promontorio, los números promedios de semillas completas fueron menores durante la temporada lluviosa que en la temporada seca cuando aumentaron. En cambio, el comportamiento de las semillas incompletas fue inverso, ya que su promedio en la temporada lluviosa fue mayor que en la seca. En el promontorio, el cambio en los promedios del número de semillas completas e incompletas entre las temporadas de lluvias y seca, pareció suceder de forma simétrica con un cruce entre ambas tendencias. En cambio, en el plano, el promedio del número de semillas incompletas siempre fue mayor que el de semillas completas. En el único microambiente en el que no se observó un comportamiento inverso entre temporadas entre el número promedio de las semillas completas e incompletas fue la pendiente, donde el mayor número promedio se observó en lluvias y descendió durante la temporada seca (Fig. 18).

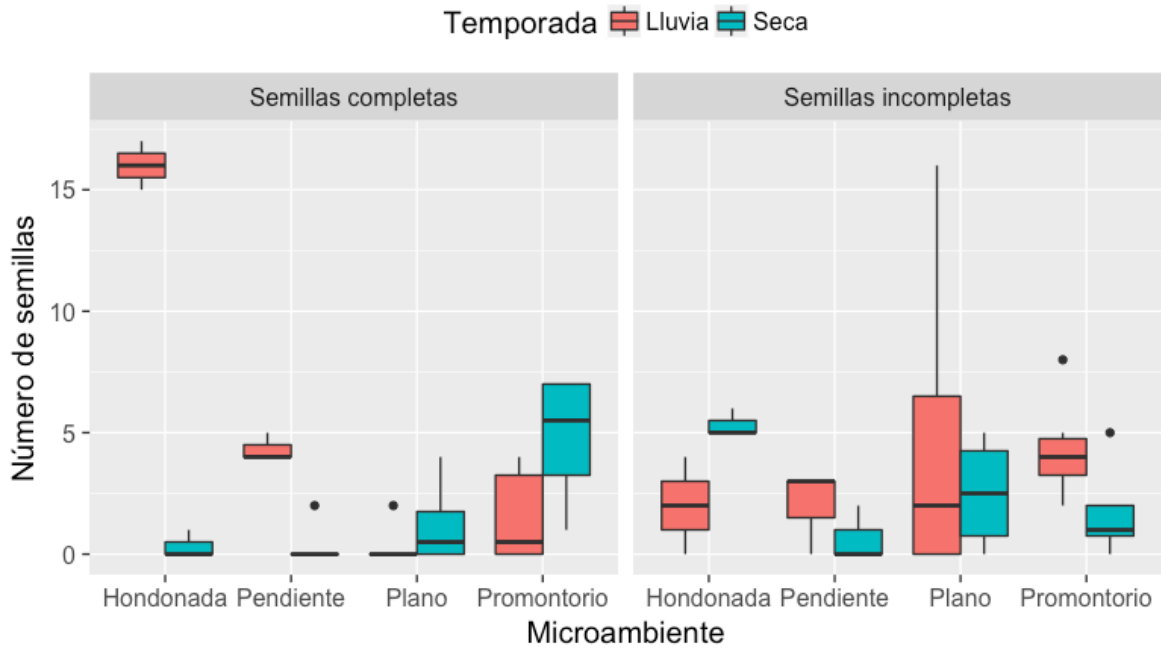


Figura 17. Número de semillas de *Opuntia* completas e incompletas por microambiente durante las temporadas de lluvia y seca. Ver pie de la Fig. 10 para detalles sobre la simbología de la gráfica de caja y bigote.

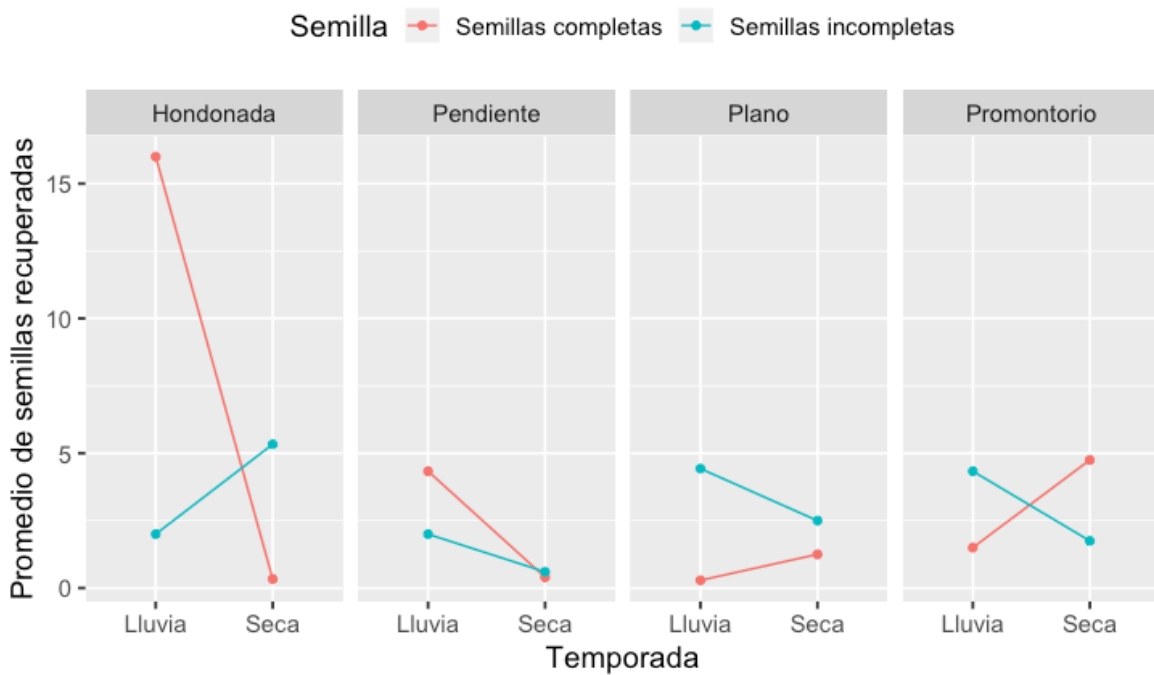


Figura 18. Número promedio de semillas de *Opuntia* completas e incompletas por microambiente durante las temporadas de lluvia y seca.

6.6. Prueba de viabilidad

La apariencia de las semillas completas del género *Opuntia* recuperadas del suelo permitió diferenciarlas en dos grupos, uno en las que se observaba un desgaste notorio de la cubierta seminal, las cuales se encontraron en las dos temporadas, y un segundo grupo de semillas cuya cubierta seminal no revelaba el mismo grado de desgaste, las cuales solo se recuperaron en la temporada seca (Fig. 19).

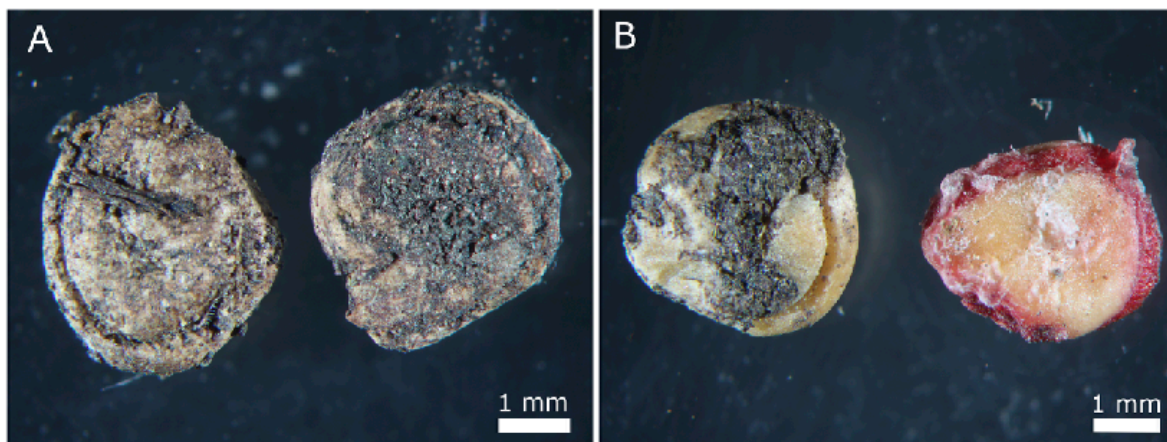


Figura 19. (A) Semillas completas de *Opuntia* con apariencia desgastada recuperadas en temporada de lluvia y seca. (B) Semillas completas de *Opuntia* no tan desgastadas recuperadas en la temporada seca.

El porcentaje de viabilidad de las semillas completas fue bajo en ambas temporadas. De las 83 semillas recuperadas, 9 (10.84 %) revelaron un embrión sin daño (semillas viables), 51 (61.44 %) carecían de embrión (semillas vanas) y 23 (27.71 %) presentaron embriones con daños en el hipocótilo, la radícula o en ambos (Fig. 20).

En la temporada lluviosa, en todos los microambientes, menos en la hondonada, se encontró al menos una semilla viable. Aun cuando la hondonada presentó el mayor número de semillas completas del género *Opuntia*, ninguna fue viable ya que, en su mayoría, carecían de embrión (Figs. 20-21). En la temporada seca solo en el promontorio se registraron semillas viables, entre las cuales había semillas con cubiertas desgastadas y no tan desgastadas (Fig. 22). El número de semillas viables en el promontorio en la temporada seca fue el mayor número registrado entre todos los microambientes y temporadas (Fig. 20).

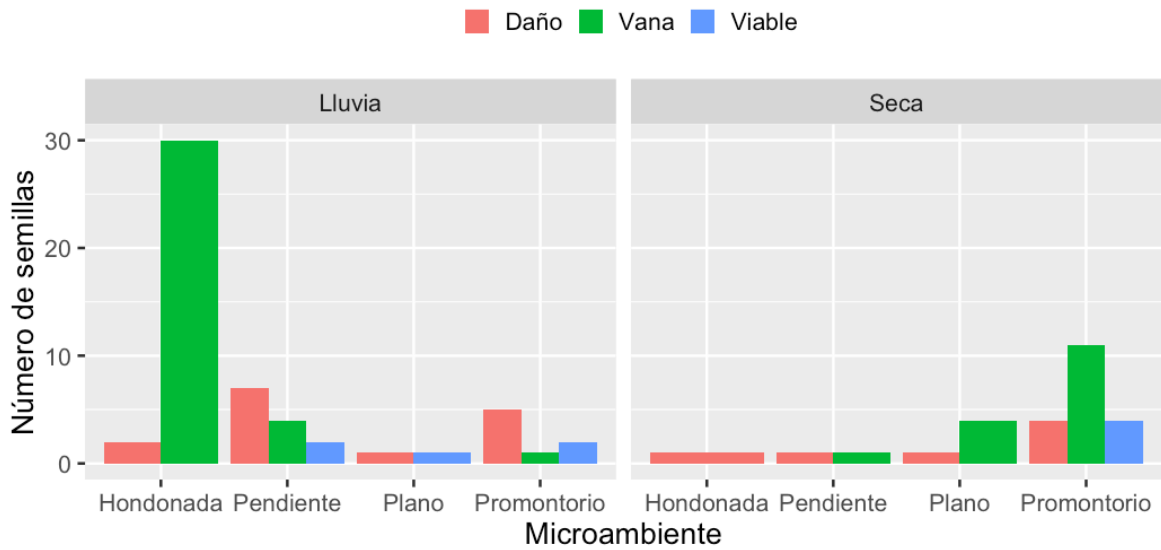


Figura 20. Número de semillas de *Opuntia* viables, vanas y con daño en el embrión encontradas en cada microambiente en las temporadas de lluvia y seca.

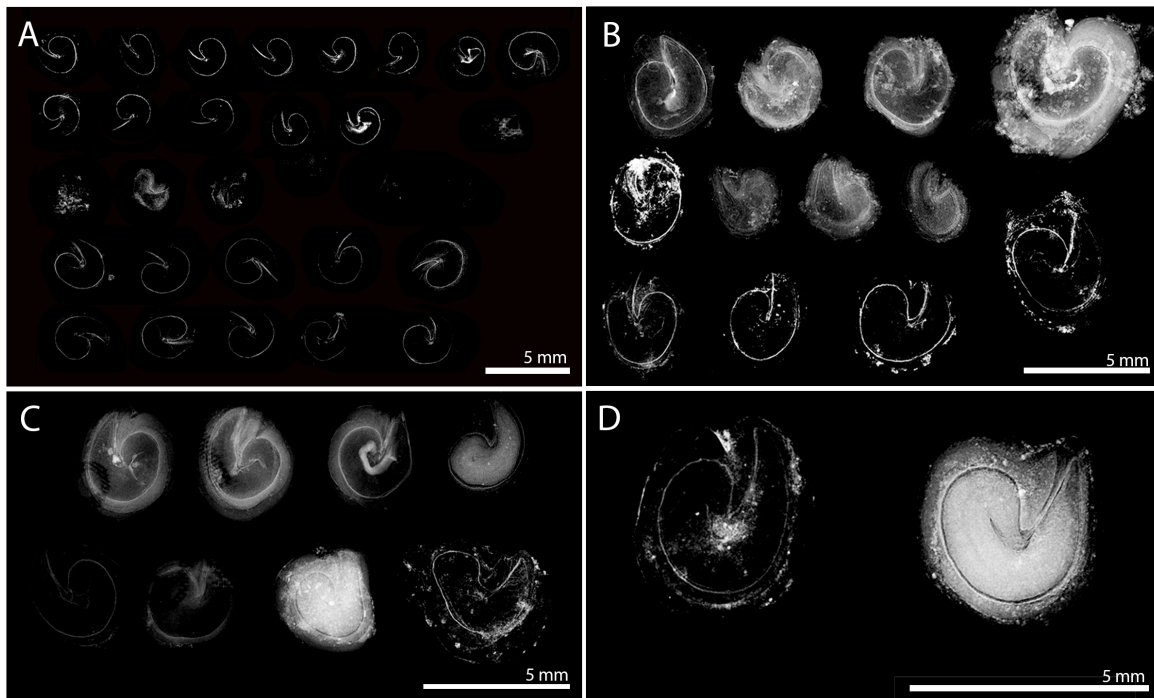


Figura 21. Radiografías de las semillas recuperadas en temporada de lluvia en(A) hondonada, (B) pendiente, (C) promontorio y (D) plano. Las semillas viables presentan un embrión blanco, las semillas con daños tienen zonas negras en la mayor parte del embrión y en las semillas vanas solo es posible observar la cubierta seminal.

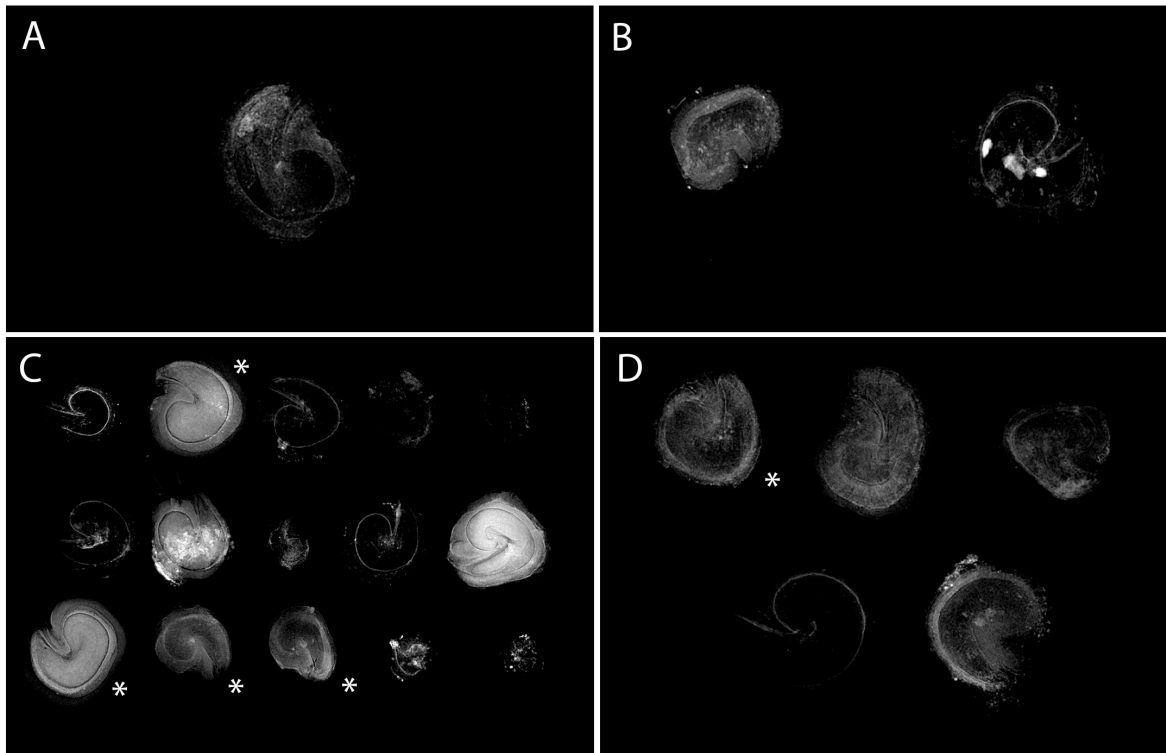


Figura 22. Resultados de prueba de rayos X para semillas recuperadas en la temporada seca de (A) hondonada, (B) pendiente, (C) promontorio y (D) plano. Las semillas viables presentan un embrión blanco, las semillas con daños tienen zonas negras en la mayor parte del embrión y en las semillas vanas solo es posible observar la cubierta seminal. Con un * se designan aquellas semillas cuyas cubiertas seminales no presentaron un desgaste marcado.

6.7. Banco aéreo

El número de frutos producidos por *Mammillaria magnimamma* y el tiempo que permanecieron en las plantas madre varió entre individuos. Algunos empezaron a fructificar de manera temprana desde finales de marzo. En su mayoría los frutos de estos individuos fueron removidos rápidamente, por posibles depredadores o dispersores, sin que se reencontraran al mes siguiente. Durante el mes de mayo se registraron 296 frutos, de los cuales solo 13 presentaron una coloración rojiza. El número total de frutos (maduros e inmaduros) disminuyó continuamente al

transcurrir los meses. En agosto solo se registró aproximadamente un 20% del número inicial, mientras que el mes siguiente solo quedaba el 3%.

La mayor parte de la fructificación se concentró entre los meses de mayo y agosto, mientras que de septiembre a noviembre se mantuvo al mínimo (Fig. 23). La cantidad de frutos inmaduros registrados siempre fue superior a la de frutos maduros. En la mayoría de los individuos, el tiempo que los frutos inmaduros permanecieron en las plantas no superó los cuatro meses. Sin embargo, en algunos casos las plantas retuvieron sus frutos inmaduros hasta por nueve meses. La maduración de estos frutos se observó hasta el mes de enero de 2018.

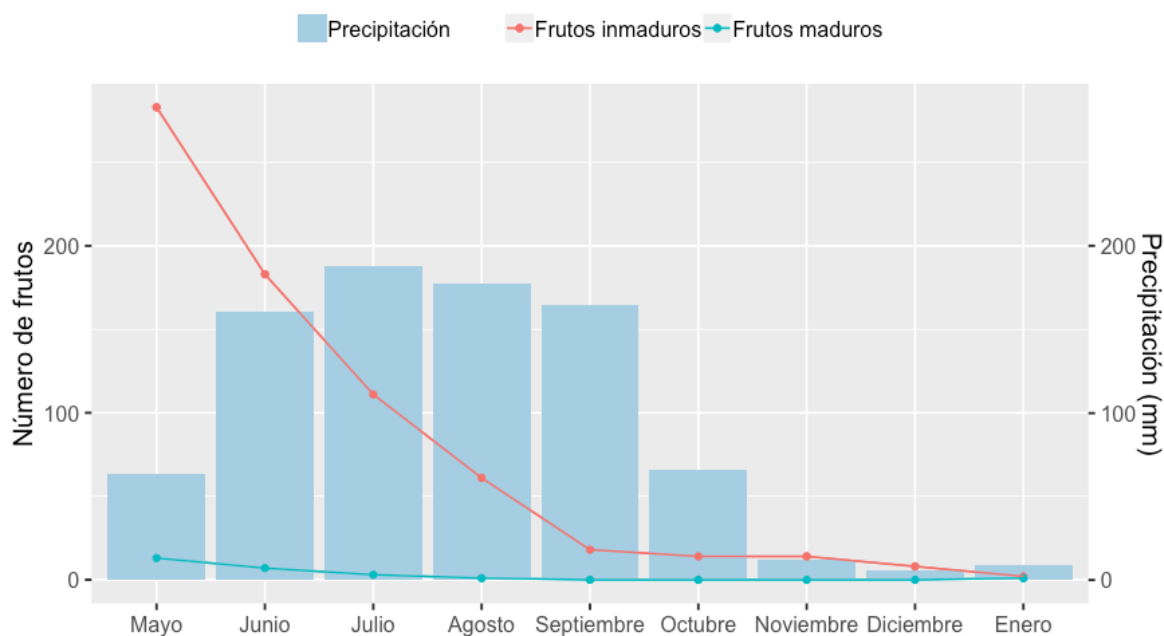


Figura 23. Fructificación de 17 individuos de *M. magnimamma* desde mayo de 2017 hasta enero de 2018. Se registraron 296 frutos, de los cuales solo 13 se observaron maduros (línea verde) y 283 inmaduros (línea roja). Las barras azules muestran la distribución de la precipitación durante el periodo de muestreo. Datos de precipitación obtenidos del Observatorio Meteorológico del Colegio de Geografía, UNAM (2017).

La presencia de semillas entre los tubérculos de *M. magnimamma* no fue un hecho común. En dos individuos se observó que sus frutos se tornaron de un color amarillento, perdieron consistencia y al contacto liberaron las semillas que

contenían. Estas semillas quedaron dispersadas entre los tubérculos de la planta, sin permanecer en el mismo sitio por más de un mes. También se observó la presencia de frutos depredados y con las semillas expuestas cuando aún estaban embebidos entre los tubérculos (Fig. 24). En las muestras analizadas de tricomas axilares se llegaron a observar fragmentos de la base del fruto pero sin la presencia de semillas.

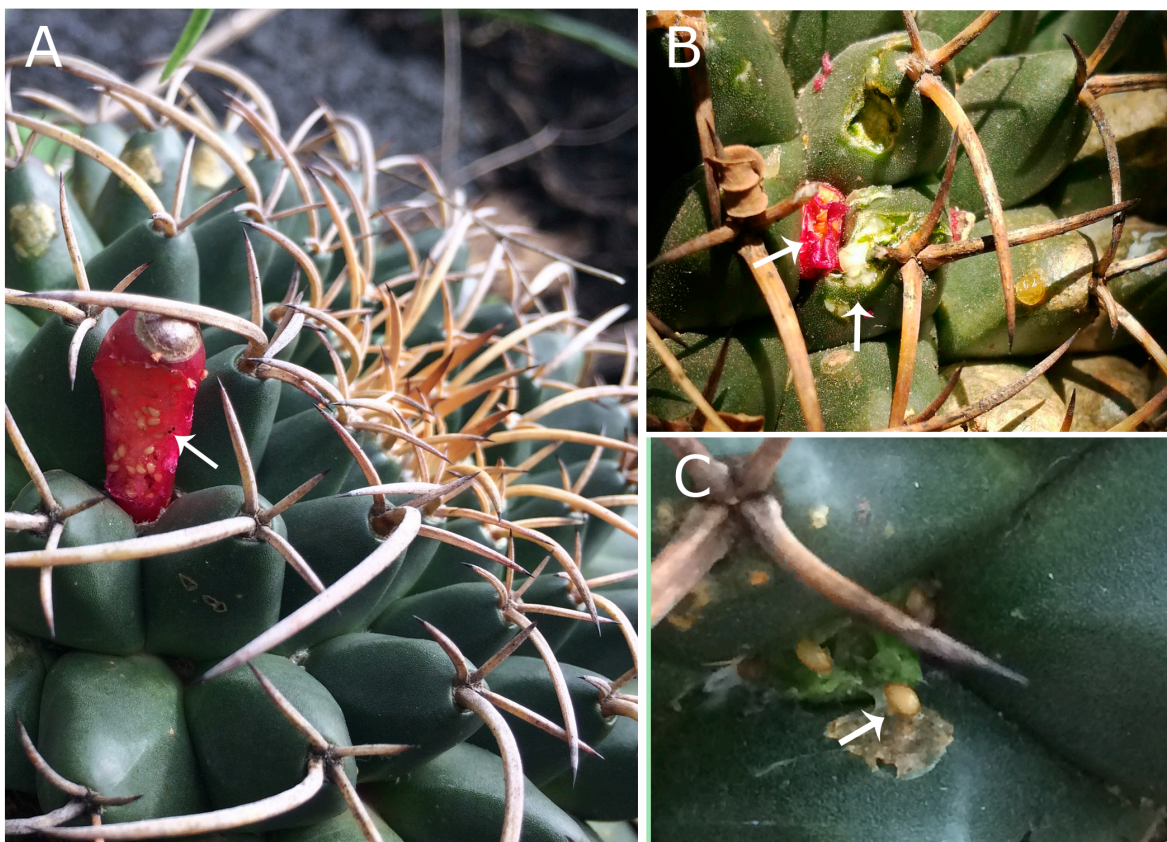


Figura 24. (A) Individuo de *Mammillaria magnimamma* con un fruto depredado, se observan las semillas expuestas y una pequeña hormiga caminando por el fruto señalada por una flecha blanca. (B) Individuo de *M. magnimamma* con fruto y tubérculos depredados, se señala la presencia de semillas aún dentro del fruto y un tubérculo con un exudado blanco. (C) Semillas dispersadas entre los tubérculos a partir de un fruto que perdió consistencia, se señala una de las semillas.

7. Discusión

7.1. Estacionalidad

El banco de semillas que forman las cactáceas de la REPSA constituye solo una fracción del banco total de semillas del Pedregal, por lo que el comportamiento del primero está sujeto a las dinámicas del segundo. Explicar el banco de semillas de las cactáceas de la reserva requiere de la observación y descripción del banco de semillas general. Por esta razón, aun cuando no figura como uno de los objetivos del presente trabajo, se describen y discuten los cambios observados en el banco del suelo de todas las semillas encontradas en las muestras de suelo, según su cantidad y el número de morfoespecies.

Las condiciones ambientales de ambientes estacionales, como la REPSA, suelen moldear los ciclos de vida de las especies que los habitan. Por ejemplo, en ambientes en los que la estacionalidad está marcada por la presencia de las lluvias, la producción y dispersión de diásporas y semillas se lleva a cabo mayoritariamente en un momento particular del año (Rzedowski, 1954; Hernández-Islas, 1984; Soberón et al., 1991). Se han registrado picos de dispersión de semillas en temporada seca o al inicio de las lluvias en ambientes con clima templado (Grombone-Guaratini y Riveiro-Rodrigues, 2002; Jian et al., 2008; Martínez-Orea, 2011), patrón que también se ha propuesto para ambientes xéricos (Wilby y Shachak, 2000). Los máximos de fructificación y dispersión se han relacionado con un mayor ingreso de semillas al banco (Ortiz-Arrona et al., 2008), mientras que la estacionalidad se asocia con la presencia de condiciones ambientales que pueden favorecer la permanencia de las semillas en el suelo o propiciar su salida del banco, ya sea por germinación o descomposición (Facelli et al., 2005), por lo que en ciertas temporadas se espera encontrar un incremento en el número de semillas en el banco de semillas del suelo. Sin embargo, no siempre se observan diferencias significativas en el número de semillas presentes en el banco del suelo entre temporadas de lluvias y seca (Jiménez-Hernández, 2016). En la REPSA, a pesar de la estacionalidad de las lluvias, los resultados obtenidos en este estudio no revelaron diferencias significativas en el

número de semillas encontradas en el suelo entre la temporada de lluvias y seca, ni tampoco en cuanto al número de morfoespecies.

Aunque no se observaron diferencias significativas en el número total de semillas entre temporadas, sí se presentaron diferencias en la composición del banco, ya que cada temporada contó con especies exclusivas. El mayor número de morfoespecies propias de la temporada de lluvia podría relacionarse con los picos en la fenología reproductiva que se han reportado durante ese tiempo para la comunidad vegetal del pedregal (Rzedowski, 1954; Domínguez-Álvarez et al., 2009; Moyers-Arévalo y Cano-Santana, 2009). También deben considerarse los procesos que suceden en el suelo, ya que pueden favorecer la permanencia de las semillas en el banco. Además es importante tener en cuenta propiedades inherentes a las semillas, tales como su longevidad, la presencia de latencia y el fotoblastismo, entre otras.

Es probable que las semillas que se encuentren en ambas temporadas sean formadoras de bancos permanentes, o bien los representantes de elementos florísticos cuyo banco se renueva constantemente por el aporte continuo de semillas. El número de morfoespecies que se comparten en ambas temporadas constituyó más de la mitad del número total de morfoespecies registradas para la temporada de lluvias y de seca. Para la primera equivale al 57% y para la segunda al 71% (ver Fig. 14), lo que sugiere que son una parte importante del banco del suelo, por lo que las morfoespecies que se encontraron en las dos temporadas podrían desempeñar un papel esencial en la formación del banco de semillas del suelo durante todo el año, y eventualmente en la dinámica de la comunidad y de las poblaciones. En este grupo encontramos al género *Opuntia*, cuyas semillas se encontraron en las dos temporadas.

7.2. Microambientes

Además de la temporalidad, un factor determinante en la formación de los bancos de semillas es la heterogeneidad espacial. Las características de algunos microambientes pueden favorecer la acumulación de las semillas y su permanencia en el suelo al proporcionarles un refugio contra posibles depredadores (Bowers, 2000, Montiel y

Montaña, 2003), o al brindarles condiciones ambientales adecuadas para su conservación y llegada (López, 2003; Cano-Salgado et al., 2012). Sin embargo, en este estudio no se encontraron diferencias significativas al comparar el número de semillas encontradas en el banco del suelo de los cuatro tipos de microambientes identificados en el sitio de estudio. Tampoco hubo diferencias en el número de morfoespecies. Pero resaltan ciertos cambios en la composición de cada microambiente, así como los cambios que se muestran de una temporada a otra.

Las diferencias en el relieve topográfico del basalto formado a partir de la erupción del Xitle, provocan que las características físicas de cada microambiente sean diferentes: la radiación que reciben, la inclinación del terreno, el tipo de suelo y su profundidad son únicas para cada uno. Aun cuando en este estudio solo se tomó en cuenta la profundidad del suelo como una variable que podría afectar el establecimiento del banco de semillas, los datos obtenidos para establecer diferencias entre los cuatro tipos de microambientes considerados, revelaron que habían diferencias significativas entre ellos (Fig. 10). Al comparar la profundidad del suelo se distinguieron 3 grupos diferentes, donde los planos y pendientes se agruparon por sus similitudes. Sin embargo, si se consideran otras características de los microambientes agrupados, como el grado de inclinación o el tipo del suelo (Castellanos-Vargas et al., 2017), se evidencia que no se trata de sitios equivalentes, subrayando la importancia de considerar más de una variable al momento de hacer este tipo de comparaciones.

Las semillas se acumulan mayoritariamente en los primeros centímetros del suelo (Chippindale y Milton, 1934, Moore y Wein, 1977; Traba et al., 2004), por lo que el aumento de la profundidad del mismo no implica necesariamente un incremento en la cantidad de semillas presentes. En este trabajo solo se analizó el suelo tamizado de los primeros cinco centímetros, lo que impide establecer una relación entre la acumulación de las semillas con la profundidad del suelo. Además se debe tener en cuenta que los suelos de la REPSA suelen ser someros, solo en la hondonada la media de la profundidad del suelo superó los 5 cm. Un aspecto interesante para futuros estudios, podría ser el análisis de la distribución vertical de

las semillas en estos primeros centímetros del suelo para buscar patrones en su enterramiento dependientes de forma y tamaño.

Aunque la profundidad del suelo no sea determinante para la cantidad de semillas que se pueden acumular, se debe tener en cuenta que el conjunto de factores físicos de cada microambiente, como la inclinación, la porosidad y la composición del suelo, la incidencia solar, la temperatura y la humedad, interactúan de modo diferente con las semillas que llegan al suelo, influyendo en su permanencia o su salida del banco de semillas, por lo que la dinámica del banco debe estar estrechamente relacionada con el microambiente en el que se produce (Hernández-Islas, 1984).

Un dato sobresaliente fue la cantidad de semillas que se contabilizó en la hondonada, ya que representó un pico en el número de semillas encontradas durante la temporada de lluvia, tanto para el número total de semillas encontradas del conjunto de morfoespecies como para el de semillas de *Opuntia* exclusivamente. Esto contrastó con el hecho de que durante la misma temporada la hondonada fue el microambiente con menor número de morfoespecies, es decir, contaba con muchas semillas, pero mayoritariamente de la misma morfoespecie. El máximo en la cantidad de semillas encontradas puede estar relacionado con el arrastre de partículas propio de la temporada de lluvias, fenómeno que concuerda con el modelo de escorrentía gravimétrica propuesto para el Pedregal, y que podría aplicarse en general a ambientes con gradientes en su relieve. Según el modelo, el depósito de partículas se da de manera diferencial de acuerdo con su tamaño, desde las partes altas hasta las zonas con depresiones (Soberón et al., 1991; Castellanos-Vargas et al., 2017). Este modelo brinda una explicación con respecto a la cantidad máxima de semillas encontradas y al bajo número de morfoespecies, ya que al ser un depósito diferencial dependiente del tamaño de las partículas, se favorece la llegada de solo ciertas semillas o diásporas, entre las cuales resaltan las semillas del género *Opuntia*, que son arrastradas con facilidad debido a su tamaño y peso. En la temporada seca, el número de morfoespecies en la hondonada aumentó, pero aun así fue uno de los microambientes con menor cantidad promedio de semillas, es decir, que aunque se encontraron nuevas morfoespecies no se conservó la cantidad de semillas registradas

en la temporada anterior. El contraste observado en la temporada seca para este microambiente podría ser causado por la composición del suelo de la hondonada, ya que posee una serie de microporos que promueven la retención de agua aún en la temporada seca (Castellanos-Vargas et al., 2017), lo que incrementa la humedad del suelo y puede promover las salidas del banco, ya sea por germinación o descomposición. Tampoco debe descartarse la posibilidad de que las semillas hayan sido consumidas por animales o enterradas a una mayor profundidad del suelo. Para el caso particular de las semillas de *Opuntia*, se evidenció la disminución en el número de semillas de la temporada lluviosa a la seca. Parece que las condiciones que prevalecen durante la temporada seca no favorecieron la permanencia o acumulación de las semillas en el suelo, y en cambio sí promovieron la pérdida de las semillas previamente acumuladas.

Durante la temporada de lluvias, el resto de los microambientes (plano, pendiente y promontorio) presentaron cantidades de semillas y morfoespecies similares. De los tres, el promontorio fue el que tuvo los valores más bajos para ambas variables, comportamiento que podría estar relacionado con el modelo de escorrentía gravimétrica que se mencionó antes (Soberón et al., 1991; Castellanos-Vargas et al., 2017). Mientras que en la hondonada se favoreció la acumulación de semillas, en el promontorio se propició su pérdida. Se podría considerar que las semillas que se contabilizaron en el promontorio, corresponden a aquellas que se depositaron en algún hoyo u oquedad de este microambiente que dificultó su traslado a otro sitio (Hernández-Islas, 1984). Para el caso del género *Opuntia*, también resaltó que en el promontorio durante la temporada seca se dio la mayor acumulación de semillas y se presentó la mayor cantidad de semillas viables, lo cual podría deberse a las mismas condiciones microambientales que favorecen la conservación de las semillas, como la ausencia de humedad que no promueve la germinación.

7.3. Las cactáceas en el banco de semillas

Las semillas de cactáceas cuentan con varias características que pueden propiciar su permanencia en el suelo para formar bancos de semillas (Rojas-Aréchiga y Batis,

2001). Entre los géneros en los que se ha observado la formación de bancos en el suelo se encuentran *Opuntia* y *Mammillaria* (Bowers, 2000; 2005). Aunque ambos géneros se distinguen por su diversidad de especies y su amplia distribución (Guzmán et al., 2003), cada uno presenta cierta uniformidad en las características de las semillas de sus respectivas especies, por lo que es muy probable que otras especies dentro de esos géneros tengan el potencial para formar bancos del suelo (Bowers, 2000; 2005; Montiel y Montana, 2003).

La presencia de un arilo en las semillas es una característica común de la subfamilia Opuntioideae (Barthlott y Hunt, 2000; Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000; Orozco-Segovia et al., 2007). En *Opuntia*, esta estructura de origen funicular encierra completamente la semilla, empezando y terminando en la región hilo-micropilar (Stuppy, 2002). En *O. tomentosa*, la evidencia anatómica demostró que la cubierta seminal es permeable al agua, pero que actúa como una barrera para su libre difusión. La permeabilidad de la cubierta descarta que la semilla tenga una latencia física (Baskin et al., 2000) pero, como evita la protrusión de la radícula, se considera como una barrera para la germinación (Orozco-Segovia et al., 2007). Experimentalmente se ha comprobado que una forma efectiva para promover la germinación de *O. tomentosa* es mediante la escarificación con H_2SO_4 concentrado hasta por 90 minutos, tratamiento que desgasta la cubierta seminal permitiendo el libre movimiento del agua y la protrusión de la radícula (Olvera-Carrillo et al., 2009).

Las semillas de *O. tomentosa* también presentan un tipo de latencia fisiológica asociado a un periodo de post-maduración que requieren para lograr la germinación. Esta condición se encuentra muy relacionada con la restricción que le impone la dureza de la cubierta seminal, ya que el embrión es incapaz de atravesar una cubierta que no se ha desgastado lo suficiente por falta de vigor (Olvera-Carrillo et al., 2009). La interacción entre ambas características da lugar a una serie de escenarios por los cuales las semillas pueden pasar una vez que son dispersadas hasta su germinación, como eventos de escarificación y periodos de post-maduración. Las semillas de *O. tomentosa* presentan desde su germinación un alto contenido de humedad, por lo que el periodo de desecación sucede después de que han sido dispersadas. Una de las consecuencias de la pérdida de agua puede ser la

formación de un canal cerca del hilo, el cual podría desempeñar un papel importante en las relaciones hídricas de las semillas, repercutiendo en su germinación (Orozco-Segovia et al., 2007). Se ha observado que las semillas que son enterradas durante cierto tiempo en el suelo tienen mejores porcentajes de germinación que aquellas que solo se dejan secar en el laboratorio, lo que indica que los procesos acontecidos en el suelo, como los cambios de temperatura, desempeñan un papel fundamental en la maduración del embrión y el desgaste de la cubierta seminal (Orozco-Segovia et al., 2007, Olvera-Carrillo et al., 2009).

Otra característica de la cubierta seminal de *O. tomentosa* es la presencia de taninos, sustancias a las que se les atribuye un papel de protección contra la granivoría, ya que son compuestos poco digeribles por su dificultad para ser metabolizados por sus depredadores potenciales, que a su vez son posibles dispersores (Boesewinkel y Bouman, 1995). A pesar de eso, las interacciones de *O. tomentosa* con microorganismos presentes en el suelo son comunes e incluso benéficas, ya que desgastan la cubierta seminal, lo que favorece y acelera el proceso de germinación (Delgado-Sánchez et al., 2010; 2011; Sánchez-Coronado et al., 2011).

Las semillas de *O. tomentosa* conservan su fotoblastismo positivo después de ser enterradas durante una temporada, aunque pueden germinar en condiciones de oscuridad si se mantienen bajo temperaturas alternadas, quizá como un mecanismo que indique la cercanía a la superficie del suelo (Olvera-Carrillo et al., 2009). Esta característica, sumada a todas las anteriores, conforma un conjunto que explica la capacidad de *O. tomentosa* para permanecer en el suelo y formar parte importante del banco de semillas. Aunque no se cuenta con los mismos estudios para *O. lasiacantha*, el parecido morfológico de las semillas de ambas especies, sugiere que sus características biológicas pueden ser equivalentes. Si además se considera la cantidad de semillas producidas por los organismos reproductivos en algunos puntos como los que se reportaron en este estudio, se esperaría encontrarlas como un componente principal del banco del suelo.

En este trabajo se registró la presencia de semillas completas del género *Opuntia* en todos los microambientes durante ambas temporadas, encontrándose

siempre entre las 10 morfoespecies más abundantes. Sin embargo, al evaluar su viabilidad, el número de semillas que realmente contribuyó al banco del suelo disminuyó considerablemente, siendo nulo en algunos casos. Si se toma un criterio más laxo sobre las semillas que aportan al banco y se incluyen las que tenían algún daño en el embrión, se cumple nuevamente su presencia en todos los microambientes durante ambas temporadas. También sería interesante evaluar cuál es el porcentaje en la cantidad de daño que el embrión puede tolerar y aun así germinar.

Con los datos disponibles no se revelan diferencias significativas entre ninguno de los microambientes evaluados, por lo que no se puede establecer una relación sobre el número de semillas de *Opuntia* que se depositan en cada temporada y microambiente. Si se considera el total de semillas completas se observó que el mayor número se acumuló en la hondonada durante la temporada de lluvia, condición en la que también se observó la mayor proporción de semillas completas de *Opuntia*. Este dato coincidió con el número máximo de semillas observadas en el mismo microambiente, por lo que el pico en el valor de *Opuntia* también puede deberse a la escorrentía que se describió anteriormente. Aunque tenga el valor más alto, la mayoría de estas semillas carecieron de embrión y las que lo poseían presentaban daños, es decir, en este microambiente durante la temporada de lluvia se depositan numerosas semillas, aunque no todas lleguen a formar parte del banco de semillas viables.

El comportamiento en el resto de los microambientes siguió una tendencia similar al observado en el banco del conjunto total de semillas, ya que los números por microambientes fueron tan parecidos que no reflejaron patrón alguno, aunque resaltó ligeramente el valor del promontorio, pues en la temporada seca fue el que presentó una mayor cantidad de semillas de *Opuntia* completas y que podían aportar al banco del suelo.

La apariencia de las semillas completas recuperadas sugiere que existe una superposición generacional, que lleva a que convivan semillas dispersadas un año anterior con las semillas dispersadas del año en curso. Se ha reportado que el desgaste de las semillas de *Opuntia* es causado por la acción de hongos que

debilitan su cubierta seminal y favorecen su germinación (Olvera-Carrillo et al., 2009), lo que sugiere que el desgaste de las semillas no solo se deba a una acción mecánica con su entorno, sino también a la actividad de microorganismos que se propicia en el suelo. Teniendo en cuenta los factores que propician el desgaste de las semillas, la apariencia de la cubierta seminal podría considerarse como un indicativo del tiempo que llevan en el suelo, tema que podría abordarse en otro estudio.

Durante la temporada de lluvia todas las semillas recuperadas presentaban una cubierta desgastada e impregnada de partículas del suelo, contrastando con la apariencia no desgastada de semillas contenidas en frutos depredados o incluso en las excretas que comúnmente se encuentran durante la temporada de fructificación en caminos y sitios abiertos o elevados con rocas expuestas. Esto sugiere que las semillas recuperadas del suelo no pertenecían al grupo de las semillas que se dispersaron durante esa misma estación, sino que probablemente se trataba de semillas de al menos el año previo. Por otro lado, algunas de las semillas recuperadas en la temporada de seca mostraron la misma apariencia de desgaste, pero también se encontraron semillas con cubiertas seminales que no mostraban ese deterioro. Este segundo grupo es probable que represente a semillas de pocos meses de edad, es decir, semillas que recientemente pasaron por su fase de dispersión y que probablemente llevan menos de un año en el suelo.

Si solo las semillas que no presentaban desgastes notorios en sus cubiertas seminales hubieran sido las que se mantuvieran viables, se estaría evidenciando que esas semillas son capaces de mantener su viabilidad solo por menos de un año. Sin embargo, tanto semillas sin desgaste como semillas con cubiertas seminales desgastadas resultaron viables, por lo que se evidencia la presencia en el suelo de semillas viables de distintas edades, algunas de menos de un año y otras de un año o más. Por lo tanto, se evidencia que las semillas de *Opuntia* son capaces de permanecer viables durante más de un año y formar un banco permanente, al menos de corto plazo.

Se ha demostrado que la heterogeneidad espacial tiene un papel determinante en la permanencia de las semillas en el suelo (Bowers, 2000; López, 2003; Montiel y Montaña, 2003). Para *O. tomentosa* se ha propuesto que las

diferencias en el tiempo de germinación observadas en semillas del mismo lote y las condiciones propias de cada microambiente influyen directamente en su permanencia en el suelo, por lo que se esperaría una acumulación diferencial de semillas de *Opuntia* en el banco del suelo en cada microambiente (Olvera-Carrillo et al., 2009). Sin embargo, en este trabajo no se observó ninguna relación con algún microambiente en particular, lo que puede significar que aunque las condiciones físicas de cada microambiente influyen diferencialmente en la conservación de las semillas, existen otros factores que también son determinantes, como la depredación y la dispersión de las semillas, interacciones que no se pueden restringir fácilmente a los distintos microambientes de la REPSA. Para establecer patrones de dispersión, se tendría que considerar dónde se encuentra la mayor densidad de individuos reproductivos en los distintos microambientes, la identidad de sus principales dispersores y sus hábitos de consumo.

También debe considerarse el método de muestreo que se llevó a cabo. En este trabajo aunque se disponía de un número considerable de muestras, no se contó con el mismo número de éstas por microambiente, lo que derivó en los números de repeticiones desiguales para cada uno, aumentando el sesgo para los microambientes con menor cantidad de repeticiones. Una alternativa para comparar los resultados podría ser disminuir el peso de las muestras analizadas y aumentar su número.

Otro factor que se debe considerar en cuanto a la heterogeneidad espacial de la REPSA es la escala de los microambientes. Ya se ha propuesto que éstos albergan variantes microclimáticas que hacen que en su interior existan otros tipos de sub-microambientes (Santibañez-Andrade, 2005), por ejemplo, en las hondonadas se pueden reconocer zonas de pendiente y zonas planas con una acumulación distinta del suelo, en los promontorios los intersticios formados por el acomodo de las rocas también propician una variedad de condiciones ambientales. Incluso en sitios que se podrían considerar más homogéneos como los planos, las condiciones pueden variar debido a la sombra que proporciona la vegetación circundante o por la profundidad del suelo. Para una semilla estas variaciones ambientales pueden ser determinantes en el desencadenamiento de su germinación o su permanencia en el suelo, por lo que se sugiere que en futuros estudios se lleve a cabo una

caracterización más detallada de los microambientes que permita observar la relación entre las variables ambientales y la permanencia de las semillas en el suelo.

Las semillas incompletas de *Opuntia* representan las salidas del banco. Aquí se pueden distinguir dos estados: semillas que germinaron y semillas que fueron depredadas. En el primer caso, en las semillas se observa un tipo opérculo en la región hilo-micropilar, la cual es la zona menos reforzada de la semilla por la que inicia la absorción de agua y por donde emerge la radícula. En el segundo caso se observa una perforación de periferia irregular en los costados de la semilla (Fig. 18). Aunque se pueden catalogar ambos casos como salidas del banco, el número que se encontró en cada microambiente debe ser tratado cuidadosamente, ya que puede haber traslado entre microambientes. Sobresale que muchas de las semillas completas recuperadas eran vanas, lo que abre la posibilidad de que los granívoros dispongan de un mecanismo de evaluación de las semillas y dejen intactas aquellas que carezcan de embrión para evitar un gasto energético innecesario (Wang y Yang, 2005).

Sin considerar el posible traslado de semillas completas e incompletas entre microambientes, llama la atención cómo en tres sitios (hondonada, plano y promontorio) el número de semillas completas e incompletas entre temporadas fue inverso. Conforme disminuyó el número de semillas completas, aumentó el número de semillas incompletas, probablemente como un reflejo de la dinámica del banco del suelo en el que las salidas van reduciendo el número de pasivos o activos presentes en el banco.

Las semillas de *Mammillaria* también poseen algunas características que en principio favorecerían su permanencia en el suelo, como su fotoblastismo positivo y su longevidad (Ruedas et al., 2000; Benítez-Rodríguez et al., 2004; Flores et al., 2011). Aunque el número de individuos reproductivos y la cantidad de frutos producidos por las especies del género *Mammillaria* fue menor que la observada para el género *Opuntia*, y por lo tanto contaron con una menor cantidad de semillas dispersadas, el número potencial de semillas calculado para las plantas de este género (Tabla 2) sugiere que algunas de sus semillas también podrían terminar en el suelo. Entre las dos especies, se esperarías que las semillas de *M. magnimamma* se

encontraran con mayor facilidad que las de *M. haageana* subsp. *san-angelensis* debido a que son producidas en mayor número y a que sus individuos se encuentran distribuidos de manera más amplia y densa dentro de la zona de estudio. Sin embargo, no se encontró ninguna semilla de este género en las muestras analizadas, ni resto de las mismas. Se descarta que esta ausencia se deba a la técnica empleada para la búsqueda de semillas, ya que se ubicaron otras semillas que incluso presentaban tallas menores a las de las semillas de *Mammillaria*. Aunque, tampoco se descarta la posibilidad de que con una búsqueda más exhaustiva, en la que se incrementa el número de muestras analizadas, se podrían encontrar estas semillas. Otra forma de evaluar el potencial de estas semillas como formadoras de bancos podría ser su enterramiento durante una temporada para evaluar si puedan soportar las condiciones físicas de los distintos microambientes, y conservar su viabilidad. Este tratamiento está siendo probado actualmente con semillas de *M. haageana* ssp. *san-angelensis* (Valverde, com. pers.).

Una posible razón por la cual las semillas no se encontraron podría ser que germinan poco después de la dispersión. Se ha observado que en condiciones de campo, *M. magnimamma* presenta bajos porcentajes de germinación los cuales solo se ven ligeramente favorecidos en sitios sombreados sin suelo (Valverde et al., 2004). Si las semillas germinaran en alta proporción en su ambiente natural, se esperaría encontrar algún banco de plántulas en los microambientes donde se han registrado los mayores porcentajes de germinación de la especie. Sin embargo, durante la realización de este estudio no se observaron semillas germinadas o plántulas pertenecientes al género *Mammillaria*, fenómeno que si se llegó a observar para *Opuntia* aunque al cabo de dos meses cerca de la mitad de los individuos habían perecido. Para *M. magnimamma*, también se ha reportado una alta mortalidad de sus plántulas, las cuales no llegan a sobrevivir por más 1 mes y medio (Valverde et al., 2004), lo cual dificulta aún más que se puedan encontrar en campo. Otra explicación a la ausencia de semillas en el suelo, puede atribuirse a las presiones de depredación a las que están sometidas las semillas desde que maduran los frutos, ya que estos son rápidamente consumidos una vez que se tornan de color rojo.

La depredación es un factor externo a las semillas determinante para su permanencia en el suelo ya que, junto con los frutos, son estructuras muy demandadas por distintos animales, desde pequeños roedores hasta insectos, por lo que las semillas que constituyen el banco son aquellas que logran escapar de la depredación y que tampoco germinan. La probabilidad de que algunas semillas no sean consumidas depende directamente de la cantidad de semillas producidas por la planta madre y de los sitios a los que lleguen mediante la dispersión, pues en ciertos microambientes las semillas pueden encontrar condiciones que alarguen su longevidad ecológica o que las mantengan alejadas de los depredadores. Para *Ferocactus wisleni*, se ha reportado que el mejor sitio para que sus semillas eviten su depredación es entre las rocas (Bowers, 2000), mientras que para *Opuntia rastrera*, una mayor densidad de las plantas madre puede dificultar la actividad de los depredadores favoreciendo que se forme el banco de semillas (Montiel y Montaña, 2003). El papel de los depredadores también está asociado a momentos de pre y post dispersión de las semillas. Por ejemplo, en *Stenocereus stellatus* las semillas son depredadas principalmente por aves cuando aún se encuentran en los frutos sobre la planta madre, mientras que una vez dispersadas son las hormigas las que llevan a cabo la mayor remoción (Álvarez-Espino et al., 2016).

7.4. Banco de semillas aéreo

El desarrollo y morfología de los frutos del género *Mammillaria* varía ampliamente, y en algunos casos estas características son de importancia taxonómica. Por ejemplo, la serie Longiflorae se caracteriza, entre otras cosas, por presentar frutos embebidos en el cuerpo de la planta, ya sea en menor o mayor grado, lo cual favorece su retención aun cuando su proceso de maduración ha concluido (Pilbeam, 1999). Entre las especies que se encuentran dentro de esta serie, destacan *M. napina* y *M. hernandezi*, dos plantas en las que se ha reportado el fenómeno de serotinia (Rodríguez-Ortega et al., 2006; Santini, 2009). Se ha demostrado que la cantidad de humedad disponible para la planta desempeña un factor primordial en la liberación o retención del fruto, a mayor cantidad de humedad se propicia la liberación de los frutos y, por lo tanto, de las semillas, ya que el tallo se hidrata manteniendo a la

planta turgente, condición bajo la cual los frutos son empujados y logran liberarse de la planta (Santini y Martorell, 2013).

Otras especies en las que se ha reportado el fenómeno de serotinia son *M. pectinifera* y *M. solisoides* (Rodríguez-Ortega et al., 2006; Peters et al., 2009). Ambas pertenecen a la serie *Lasiacanthae*, la cual presenta plantas con numerosas espinas radiales agrupadas de tal forma que comúnmente cubren casi o completamente los tubérculos de las biznagas (Pilbeam, 1999). Además, en las dos especies se ha observado que el fruto se desarrolla parcialmente embebido en el tallo de los individuos (Arias et al., 2012), característica que aunada a la densidad y disposición de las espinas favorece la retención de los frutos cuando hay poca humedad en el ambiente.

Un caso particularmente interesante de serotinia en el género es el de *M. crucigera*. Esta planta pertenece a la serie *Supertextae*, en donde sus integrantes suelen tener tubérculos pequeños y agrupados de forma compacta (Pilbeam, 1999). En *M. crucigera* se han reportado dos tipos de frutos: uno claviforme que se desarrolla de manera externa, y otro globoso que se desarrolla internamente sin sobresalir de la planta (Contreras y Valverde, 2002). El segundo tipo de frutos, por su forma y la disposición de los tubérculos, queda retenido en la planta estableciendo un banco aéreo.

Los diferentes reportes de serotinia en *Mammillaria* ilustran las variantes de este fenómeno en el género. Se deriva que son tres factores los que pueden determinar que alguna especie del género forme bancos aéreos: 1) el desarrollo de frutos embebidos en el tallo, 2) la densidad de las espinas radiales, y 3) la forma de los frutos.

El desarrollo de frutos embebidos en el tallo, es una característica poco común en el género, ya que mayoritariamente sus especies presentan frutos exsertos que al madurar se desprenden con facilidad de las plantas (Hunt, 1984; Pilbeam, 1999). Para evaluar de manera más detallada esta característica, se podrían evaluar otros taxones pertenecientes a la serie *Longiflorae*, en los que probablemente se forme un banco aéreo. Por su parte, la densidad de las espinas radiales como un factor que propicia la serotinia, parece depender del grado en que el fruto se

encuentre embebido dentro de la planta. Es necesario observar el desarrollo de frutos de especies con alta densidad de espinas radiales, especialmente aquellas que las presentan entrelazadas, para determinar si esta característica por sí sola puede propiciar la formación de un banco de semillas aéreo. Finalmente, la forma globosa de algunos frutos de *Mammillaria* no permite que sobresalgan de la planta favoreciendo su retención. Este fenómeno se observa en *M. mainiae*, aunque su fruto es exserto, su tamaño y forma lo mantienen retenido entre los tubérculos de la planta (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991; Pilbeam, 1999). Por lo tanto, el desarrollo de frutos globosos puede provocar que éstos sean secuestrados en las axilas de las plantas sin estar embebidos en el tallo. Para caracterizar de manera más detallada este proceso, es necesario estudiar la variación de formas en los frutos que se presenta entre especies y en los mismos individuos, ya que es un evento que se puede apreciar en varias especies del género aunque no hay muchos datos al respecto (Guzmán-Cruz, coms. pers.).

Al contrastar a *Mammillaria magnimamma* contra los factores anteriormente mencionados, resalta que no posee ninguno que propicie la formación de un banco aéreo. El desarrollo de sus frutos es exserto, lo cual favorece su abscisión de la planta madre al concluir su maduración. Sus individuos generalmente carecen de espinas radiales, y cuando las presentan son pocas y cortas, por lo que no pueden desempeñar papel alguno en la retención de los frutos. Finalmente, todos los frutos que se registraron fueron claviformes y de color rojo al madurar, lo cual los volvía fácilmente visibles para posibles depredadores/dispersores. Se considera que estos eventos de depredación/dispersión desempeñaron un papel primordial en la dinámica de los frutos, ya que una vez que se daba el cambio en su coloración, los frutos no permanecieron en las plantas por más de cuatro semanas.

Los tubérculos de los individuos de *M. magnimamma* del Pedregal, se distinguen por disponerse de forma abierta, con una separación suficiente entre los mismos para permitir el acceso de insectos de tallas pequeñas como hormigas, las cuales se observaron de forma común entre los tubérculos de las biznagas durante el desarrollo del estudio. La presencia de hormigas generalmente se relacionaba con la disponibilidad de algún fruto parcialmente abierto, cuyas semillas se encontraban

expuestas y en algunos casos dispersadas entre los tubérculos. Estas semillas nunca permanecieron por más de cuatro semanas entre los tubérculos de ninguno de los individuos en las que se llegaron a observar, independientemente de que la planta tuviera tricomas axilares (cerdas) o no. Por lo tanto, se considera que los tricomas axilares no favorecen la retención de las semillas en las axilas de los tubérculos, y que hay algún factor biótico o abiótico que dispersa las semillas de los frutos que llegan a romperse estando en la planta madre.

Basado en todo lo anterior, se concluye que *M. magnimamma* no forma bancos de semillas aéreos. En cuanto al registro de un individuo que retuvo algunos frutos inmaduros durante un período de cerca de 10 meses, se resalta que se trató de un caso aislado y se considera que más bien se trata de un fenómeno asociado a la fenología reproductiva de la planta en el que se dio un prolongado tiempo de maduración de los frutos, por lo que no se trata de un banco de semillas aéreo.

8. Conclusiones

Se encontraron semillas viables de *Opuntia* tanto en temporada de lluvias como en la temporada seca, sugiriendo que éstas pueden permanecer viables en el suelo durante todo el año. El desgaste de la cubierta seminal fue un indicativo para estimar el tiempo aproximado que habían pasado las semillas en el suelo desde su dispersión. Esta característica permitió diferenciar entre dos grupos de semilla: las que habían sido producidas durante la misma temporada de fructificación en la que se llevó a cabo el estudio, y las que habían sido producidas con anterioridad. La presencia de semillas viables del segundo grupo sugiere que el género *Opuntia* forma un banco de semillas permanente de corto plazo.

Se encontraron semillas completas de *Opuntia* en todos los microambientes, sin embargo, la prueba de viabilidad reveló que la mayoría de estas semillas carecían de embrión o presentaban algún daño en el mismo, lo que redujo considerablemente el número de semillas viables que se encontraron por microambiente. El bajo número de semillas recuperadas de este género y la presencia en todos los microambientes de semillas con algún daño en el embrión pero que aún podrían germinar, no permite establecer una relación de exclusividad entre la formación del banco de semillas con algún microambiente en particular.

No se encontraron semillas de *Mammillaria* en ninguno de los microambientes muestreados. Es probable que las presiones de depredación desempeñen un papel determinante en el establecimiento del banco de este género en la REPSA. También es probable que las semillas germinen inmediatamente después de ser dispersadas y por eso no se encuentran en el banco del suelo.

No se registraron semillas entre los tubérculos y espinas de *Mammillaria magnimamma*. Se considera que el desarrollo exserto del fruto, su forma y la disposición de los tubérculos y de las espinas radiales impiden la retención de los frutos y las semillas dentro de la planta, favoreciendo el acceso a posibles depredadores/dispersores, por lo que no forma un banco aéreo.

Referencias

- Álvarez-Buylla, E. y Martínez-Ramos, M. 1990. Seed bank versus seed rain in the regeneration of a tropical pioneer tree. *Oecologia*, 84: 314-325.
- Álvarez-Espino, R., Godínez-Álvarez, H. y de la Torre-Almaráz, R. 2014. Seed banking in the columnar cactus *Stenocereus stellatus*: distribution, density and longevity of seeds. *Seed Science Research*, 24(4): 315-320.
- Álvarez-Espino, R., Rios-Casanova, L. y Godínez-Álvarez, H. 2016. Seed removal in a tropical North American desert: an evaluation of pre- and post-dispersal seed removal in *Stenocereus stellatus*. *Plant Biology*, 19(3): 469-474.
- Anderson, T.M. Schütz, M. y Risch, A.C. 2011. Seed germination cues and the important of seed bank across an environmental gradient in the Serengeti. *Oikos*, 121: 306-312.
- Arias, S. 2009. La familia Cactaceae. En: Lot, A. y Cano-Santana, Z. (Eds.) *Biodiversidad del ecosistema del Pedregal de San Ángel*. UNAM, Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel y Coordinación de la Investigación Científica. D.F., México. Pp. 135-141.
- Arias, S., Gama-López, S. Guzmán-Cruz, L.U. y Vázquez-Benítez, B. 2012. Fascículo 95. Cactáceae Juss. En Medina-Lemos, R. (Eds.) *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*. Instituto de Biología. México, D.F., México.
- Baker, H.G. 1989. Some aspects of the natural history of seed banks. En: Leck, A.M., Parker, V.T. y Simpson, R.L. (Eds.) *Ecology of Soil Seed Banks*. Academic Press. San Diego, E.U.A. Pp. 9-21.
- Barthlott, W. y Hunt, D. R. 1993. Cactaceae. En: Kubitzki, K. (Ed.) *The families and genera of vascular plants. Vol. II. Flowering plants*. Springer Verlag. Berlin, Alemania. Pp. 161-196.
- Barthlott W. y Hunt, D. 2000. Seeds diversity in the Cactaceae subfamily Cactoideae. *Succulent Plant Research*, 5:1-173.
- Barkera, N.P., Vanderpoorten, A., Morton, C.M., y Rourke, J.P. 2004. Phylogeny, biogeography, and the evolution of life-history traits in *Leucadendron* (Proteaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 33(3):845-60.
- Baskin, C.C., y Baskin, J.M. 2001. *Seeds ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. Academic Press. New York, E.U.A.
- Baskin, J.M. y Baskin, C.C., 1984. The ecological life cycle of *Campanula americana* in northcentral Kentucky. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 111:329-337.
- Baskin, J.M. y Baskin, C.C., 1989. Physiology of dormancy and germination in relation to seed bank ecology. En: Leck, M.A., Parker, V.T. y Simpson, R.L. (Eds.) *Ecology of Soil Seed Banks*. Academic Press. San Diego, E.U.A. Pp. 53-66.
- Benson, L. 1982. *The Cacti of the United States and Canada*. Stanford University Press. California, E.U.
- Baskin, J.M., Baskin, C.C. y Li, X. 2000. Taxonomy, anatomy and evolution of physical dormancy in seeds. *Plant Species Biology*, 15: 139-152.

- Battersby, P.F., Wilmschurst, J.M., Curran, T.J., McGlone, M.S. y Perry, G.L. 2017. Exploring fire adaptation in a land with little fire: serotiny in *Leptospermum scoparium* (Myrtaceae). *Journal of Biogeography*, 44: 1306-1318.
- Bekker, R.M., Bakker, J.P., Grandin, U., Kalamees, R., Milberg, P., Poschlod, P. y Willems, J.H. 1998. Seed size, shape and vertical distribution in the soil: indicators of seed longevity. *Functional Ecology*, 12(5): 834-842.
- Benítez-Rodríguez, L., Orozco-Segovia, A. y Rojas-Aréchiga, M. 2004. Light effects on seed germination of four *Mammillaria* species from the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Central, México. *The Southwestern Naturalist*, 49(1): 11-17.
- Benítez-Rodríguez, L., Gamboa-deBuen, A., Sánchez-Coronado, M. E., Alvarado-López, S., Soriano, D., Méndez, I., Vázquez-Santana, S., Carabias-Lillo, J., Mendoza, A. y Orozco-Segovia, A. 2014. Effects of seed burial on germination, protein mobilisation and seedling survival in *Dodonaea viscosa*. *Plant Biology*, 16: 732-739.
- Bewley J.D. 1997. Seed germination and dormancy. *Plant Cell*, 96(1): 1055-1066.
- Bewley, J.D., Bradford, K. J., Hilhorst, H. W. M. y Nonogaki, H. 2013. *Seeds physiology of development, germination and dormancy*. Springer. New York, E.U.A.
- Bowers J.E. 2000. Does *Ferocactus wislizeni* (Cactaceae) have a between year seed bank? *Journal of Arid Environments*, 45: 197-205.
- Bowers, J.E. 2005. New evidence for persistent or transient seed banks in three Sonoran Desert cacti. *Southwestern Naturalist*, 50 (4): 482-487.
- Bravo-Hollis, H. 1978. Las Cactáceas de México Volumen I. UNAM. México.
- Bravo-Hollis, H. y Sánchez-Mejorada, H. 1991. Las Cactáceas de México Volumen III. Universidad Nacional Autónoma de México. México. Pp. 643.
- Bregman, R., y Bouman, F. 1983. Seed germination in Cactaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 86: 357-374.
- Bregman, R. 1988. Forms of seed dispersal in Cactaceae. *Acta Botanica Neerlandica*, 37(3): 395-402.
- Brown, D. 1992. Estimating the composition of a forest seed bank: a comparison of the seed extraction and seedling emergence methods. *Canadian Journal of Botany*, 70(8): 1603-1612.
- Brown, J.H., Reichman, O.J. y Davidson, D.W. 1979. Granivory in desert ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 10: 201-227.
- Boesewinkel, F.D. y Bouman, F. 1995. The seed: structure and function. In: Kigel, J., Galili, G. (Eds.) *Seed Development and Germination*. Marcel Dekker. Inc. Nueva York, E.U.A. Pp. 1-24.
- Caballero, I., Olano, J.M., Luzuriaga, A.L. y Escudero, A. 2005. Spatial coherence between seasonal seed banks in a semi-arid gypsum community: density changes but structure does not. *Seed Science Research*, 15(2): 153-160.
- Camacho-Altamirano, J.M. 2007. *Efecto del fuego sobre la lluvia de semillas en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, D. F., México*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.

- Cano-Santana, Z. y Meave, J.A. 1996. Sucesión primaria en derrames volcánicos: el caso del Xitle. *Ciencias*, 41: 58-68.
- Cano-Salgado, A., Zavala-Hurtado, J.A., Orozco-Segovia, A., Valverde-Valdés, M.T., y Pérez-Rodríguez, P. 2012. Composición y abundancia del banco de semillas en una región semiárida del trópico mexicano: patrones de variación espacial y temporal. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83(2): 437-446.
- Carrillo-Trueba, C. 1995. *El Pedregal de San Ángel*. Universidad Nacional Autónoma de México. D.F., México.
- Castellanos-Vargas, I., García-Calderón, N.E. y Cano-Santana, Z. 2017. Procesos físicos del suelo en la reserva ecológica del Pedregal de San Ángel de Ciudad Universitaria: atributos para su conservación. *Terra Latinoamericana*, 35: 51-64.
- Castillo-Argüero, S., Martínez-Orea, Y., Romero-Romero, M.A., Guadarrama-Chavez, P., Núñez-Castillo, O., Sánchez-Gallén, I. y Meave, J. A. 2007. *La Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel Aspectos florísticos y ecológicos*. Las Prensas de Ciencias. México, D.F., México.
- Cavers, P.B. y Susko, D.J. 2006. Evolution: the role of soil seed bank. En: Lal, R. (Ed.) *Encyclopedia of soil science*. CRC Press. Nueva York, E.U.A. Pp. 664-666.
- Chippindale, H.G. y Milton, W.E.J. 1934. On the viable seeds present in the soil beneath pastures. *Journal of Ecology*, 22: 508-531.
- Cheib, A. y Souza, Q. 2012. Longevity and germination ecology of seeds of endemic Cactaceae species from high-altitude sites in south-eastern Brazil. *Seed Science Research*, 22(01): 1-9.
- Cota-Sánchez, J.H. 2004. Vivipary in the Cactaceae: Its taxonomic occurrence and biological significance. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 199(6): 481-490.
- Crawley, M. 2000. Seeds predators and plant population dynamics. En: Fenner, M. (Ed.) *Seeds the ecology of regeneration in plant communities*. CABI Publishing. Southampton, G.B. Pp. 167-182.
- Cubiña, A. y Aide T. M. 2001. The effect of distance from forest edge on seed rain and soil seed bank in a tropical pasture. *Biotropica*, 33(2): 260-267.
- Delgado-Sánchez, P., Ortega-Amaro, M.A., Rodríguez-Hernández, A.A., Jiménez-Bremont, J.F. y Flores, J. 2010. Further evidence from the effect of fungi on breaking *Opuntia* seed dormancy. *Plant Signaling and Behavior*, 5(10): 1229-1230.
- Delgado-Sánchez, P., Ortega-Amaro, M.A., Jimenez-Bremont, J.F. y Flores, J. 2011. Are fungi important for breaking seed dormancy in desert species? Experimental evidence in *Opuntia streptacantha* (Cactaceae). *Plant Biology*, 13: 154-159.
- Delgado-Sánchez, P., Jiménez-Bremont, J.F., de la Luz Guerrero-González, M. y Flores, J. 2013. Effect of fungi and light on seed germination of three *Opuntia* species from semiarid lands of central Mexico. *Journal of Plant Research*, 126(5): 643-649.
- Domínguez-Álvarez, A., Cano-Santana Z. y Ayala-Barajas, R. 2009. Estructura y fenología de la comunidad de abejas (Hymenoptera: Apoidea). En: Lot, A. y Cano-Santana, Z. (Eds.) *Biodiversidad del ecosistema del Pedregal de San Ángel*. UNAM, Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel y Coordinación de la Investigación Científica. México, D.F., México. Pp. 421-432.

- Fearn, B. 1981. Seed germination the modern approach. *The Cactus and Succulent Journal of Great Britain*, 43(1): 13-16.
- Facelli, J.M., Chesson, P y Barnes, N. 2005. Differences in seed biology of annual plants in arid lands: a key ingredient of the storage effect. *Ecology*, 86(11): 2998-3006.
- Flores, J., Jurado, E., Chapa-Vargas, L., Ceroni-Stuva, A., Dávila-Aranda, P., Galíndez, G., Gurvich, D., León-Lobos, P., Ordóñez, C., Ortega-Baes, P., Ramírez-Bullón, N., Sandoval, A., Seali, C.E., Ullian, T. y Pritchard, H.W. 2011. Seeds photoblastism and its relationship with some plant traits in 136 cacti taxa. *Environmental and Experimental Botany*, 71: 79-88.
- Flores-Martínez A., Manzanero, M.G.I., Rojas-Aréchiga, M., Mandujano, M.C. y Golubov, J. 2008. Seed age germination responses and seedling survival of an endangered cactus that inhabits cliffs. *Natural Areas Journal*, 28(1): 51-57.
- García, E. 2004. *Modificaciones al sistema de Clasificación Climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana)*. 5ta Ed. Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México.
- Godínez-Álvarez, H., Valverde, T. y Ortega-Baes, P. 2003. Demographic Trends in the Cactaceae. *The Botanical Review*, 69: 173-203.
- Goodman, J., Walters, D., Bradley, K., Maschinski, J. y Salazar, A. 2012. Seeds of endangered *Harris flagons* form persistent soil seed banks and withstand orthodox storage conditions. *Haseltonia*, 18: 87-96.
- Greet, J. 2016. The potential of soil seed banks of a eucalypt wetland forest to aid restoration. *Wetlands Ecology and Management*, 4: 565-577.
- Grombone-Guaratini, M.T.y Ribeiro-Rodrigues, R. 2002. Seed Bank and Seed Rain in a Seasonal Semi-Deciduous Forest in South-Eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 18(5): 759-774-
- Gunster, A., 1993. Microhabitat differentiation among serotinous plants in the Namib Desert. *Journal of Vegetation Science*, 4: 585-590.
- Guzmán, U., Arias, S. y Dávila, P. 2003. *Catálogo de Cactáceas Mexicanas*. Universidad Nacional Autónoma de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. D.F., México.
- Hardy, A.D., 1926. Delayed dehiscence in Myrtaceae, Proteaceae and Coniferae. *Proceedings of the Royal Society of Victoria*, 38: 157-158.
- Harper, J.L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press. Nueva York, E.U.A.
- Hernández-Islas, J.L. 1984. *Variación estacional del contenido de semillas del suelo en tres hábitats de la comunidad de Senecio praecox (Pedregal de San Ángel, México, D.F)*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Hilhorst, H.W.M. y Karssen, C.M. 2000. Effect of chemical environment on seed germination. En: Fenner, M. (Ed.) *Seeds the ecology of regeneration in plant communities*. CABI Publishing. UK. Pp. 293-309.
- Hulme, P.E. y Kollmann, J. 2002. Seed Predator Guilds, Spatial Variation in Post-dispersal Seed Predation and Potential Effects on Plant Demography: a Temperate Perspective 9. En Forget, P.M., Lambert, J.E., Hulme, P.E. y Vander-Wall, S.B. (Eds.) *Seed Fate. Predation, Dispersal and Seedling Establishment*. CABI-Publishing. Southampton. Londres, G.B. Pp. 9-30.

- Hunt, D. 1984. A new review of *Mammillaria* names. *Bradleya*, 2: 65-96.
- Hunt, D. 1997. *Mammillaria. Postscripts*, 6: 9.
- Hunt, D., Taylor, N.P. y Charles, G. (Eds.) 2006. *The New Cactus Lexicon. Atlas of Illustrations*. International Cactaceae Systematics Group. D.H. Books. Milborne Port, G.B.
- Inouye, R.S. 1991. Population biology of desert annuals plants. En: Polis, G.A. (ed.) *The ecology of desert communities*. University Arizona Press. Arizona, E.U.A. Pp. 27-54.
- Jian, Z., Zhanqing, H., Buhang, L., Ji, Y., Xugao, W., y Xiaolin, Y. 2008. Composition and seasonal dynamics of seed rain in broad-leaved Korean pine (*Pinus koraiensis*) mixed forest in Changbai Mountain, China. *Acta Ecologica Sinica*, 8(6) 2445-2454.
- Jiménez-Hernández, H.A. 2016. *Comparación del banco de semillas de dos zonas contrastantes del bosque de Quercus rugosa-Quercus laurina en la cuenca del río Magdalena, D.F., México*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Kemp, P.R. 1989. Seed banks and vegetation processes in deserts. En: Leck, M.A., Parker V.T. y Simpson, R.L. (Eds.) *Ecology of Soil Seed Banks*. Academic Press Inc. San Diego, E.U.A.. Pp. 257-282.
- Lamont, B.B., Le Maitre, D.C., Cowling, R.M., y Enright, N.J. 1991. Canopy seed storage in woody plants. *Botanical Review*, 57: 277-317.
- Leishman, M.R., Wright, I.J., Moles, A.T. y Westoby, M.. 2000. The evolutionary ecology of seed size. En: Fenner, M. (Ed.) *Seeds the ecology of regeneration in plant communities*. CABI Publishing. Southampton, G.B. Pp. 31-57.
- Lindow-López, L., Galíndez, G., Aparicio-González, M., Sühring, S., Rojas-Aréchiga, M., Pritchard, H. W. y Ortega-Baes, P. 2018. Effects of alternating temperature on cactus seeds with a positive photoblastic response. *Journal of Arid Environments*, 148: 74-77.
- López, R.P. 2003. Soil seed bank in the semi arid Prepuna of Bolivia. *Plant Ecology* 168: 85-92.
- López-López J. V. y Collazo-Ortega, M. 2007. Banco de semillas de *Echinocactus platyacanthus* Link y Otto (Cactaceae) y especies asociadas en una región semiárida de la Reserva de la Biósfera Barranca de Metztitlán, Hidalgo. En: Pulido-Flores G. y López-Escamilla, A.L. (Eds). *IV Foro de Investigadores por la Conservación y II simposio de Áreas Naturales Protegidas del Estado de Hidalgo*. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. México. Pp. 45-51.
- Mandujano, M.C., Golubov, J. y Montaña, C. 1997. Dormancy and endozoochorous dispersal of *Opuntia rastrera* seeds in the southern Chihuahuan Desert. *Journal of Arid Environments*, 36(2):259-266.
- Mandujano, M.C., Montaña, C. y Rojas-Aréchiga, M. 2005. Breaking seed dormancy in *Opuntia rastrera* from the Chihuahuan desert. *Journal of Arid Environments*, 62(1):15-21.
- Martínez-Orea, Y. 2001. *Efecto del fuego sobre el banco de semillas de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Martínez-Orea, Y. 2011. *Lluvia y banco de semillas en el bosque templado de la cuenca del Río Magdalena, México, D.F.* Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.

- Martínez-Orea, Y., Castillo-Argüero, S., Álvarez-Sánchez, J., Collazo-Ortega, M. y Zavala-Hurtado, A. 2013. Lluvia y banco de semillas como facilitadores de la regeneración natural en un bosque templado de la Ciudad De México. *Interciencia*, 38 (6): 400-409.
- Martínez-Ramos, M. y García-Orth, X. 2007. Sucesión ecológica y restauración: el caso de selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 80: 69-84.
- Marone, L., Cueto, V.R., Milesi, F. A. y López-de Casenave, J. 2004. Soil seed bank composition over desert microhabitats: patterns and plausible mechanisms. *Canadian Journal of Botany*, 82: 1809-1816.
- Márquez-Guzmán, J. 2013. Tema IV. Capítulo VII. Semilla. En: Márquez-Guzmán, J. , Collazo-Ortega, M., Martínez-Gordillo, M., Orozco-Segovia, A., y Vázquez-Santana, S. (Eds.) *Biología de angiospermas*. Las Prensas de Ciencias. México, D.F., México. Pp. 137-149.
- Mayor, M.D. 1996. *Banco de semillas de un pastizal-arbustal natural del sudeste de La Pampa, su variación estacional y relación con la vegetación existente*. Tesis Magister en Producción Vegetal. Universidad Nacional del Sur. Bahía Blanca, Argentina.
- McDonald, A.W., Bakker J.P. y Vegelin, K. 1996. Seed bank classification and its importance for the restoration of species-rich flood-meadows. *Journal of Vegetation Science*, 7(2): 157-164.
- Montiel, S y Montaña, C. 2003. Seed bank dynamics of the desert cactus *Opuntia rastrera* in two habitats from the Chihuahua Desert. *Plant Ecology*, 166: 241-248.
- Moore, J. y Wein, A. 1977. Viable seed populations by soil depth and potential site recolonization after disturbance. *Canadian Journal of Botany*, 55: 2408-2412.
- Moyers-Arévalo, L. y Cano-Santana, Z. 2009. Fenología de la comunidad de mariposas diurnas y su relación con la fenología floral de las plantas y otros factores ambientales. En: Lot, A. y Cano-Santana, Z. (Eds.) *Biodiversidad del ecosistema del Pedregal de San Ángel*. UNAM, Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel y Coordinación de la Investigación Científica. México, D.F., México. Pp. 411-419.
- Murdoch, A.J. y Ellis, R. H. 2000. Dormancy, viability and longevity. En: Fenner, M. (Ed.) *Seeds the ecology of regeneration in plant communities*. CABI Publishing. Southampton, G.B. Pp. 183-214.
- Nolasco, H., Vega-Villasante, F., Romero-Schmidt, H.L. y Díaz-Rondero, A. 1996. The effects of salinity, acidity, light and temperature on the germination of seeds of cardón (*Pachycereus pringlei* (S. Wats.) Britton & Rose, Cactaceae). *Journal of Arid Environments*, 33(1): 87-94.
- Olvera-Carrillo, Y., 2001. *Estudio ecofisiológico de la germinación, sobrevivencia y crecimiento de Opuntia tomentosa S. D. en la Reserva del Pedregal de San Ángel*. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Olvera-Carrillo, Y., Márquez-Guzmán, J., Barradas, V.L., Sánchez-Coronado, M.E. y Orozco-Segovia, A. 2003. Germination of the hard seed coated *Opuntia tomentosa* S.D., a cacti from the México valley. *Journal of Arid Environments*, 55: 29-42.
- Olvera-Carrillo, Y., Méndez, I., Sánchez-Coronado, M. E., Márquez-Guzmán, J., Barradas, V. L., Huante, P. y Orozco-Segovia, A. 2009. Effect of environmental heterogeneity on field germination of *Opuntia tomentosa* (Cactaceae, Opuntioideae) seeds. *Journal of Arid Environments*, 73(4-5): 414-420.

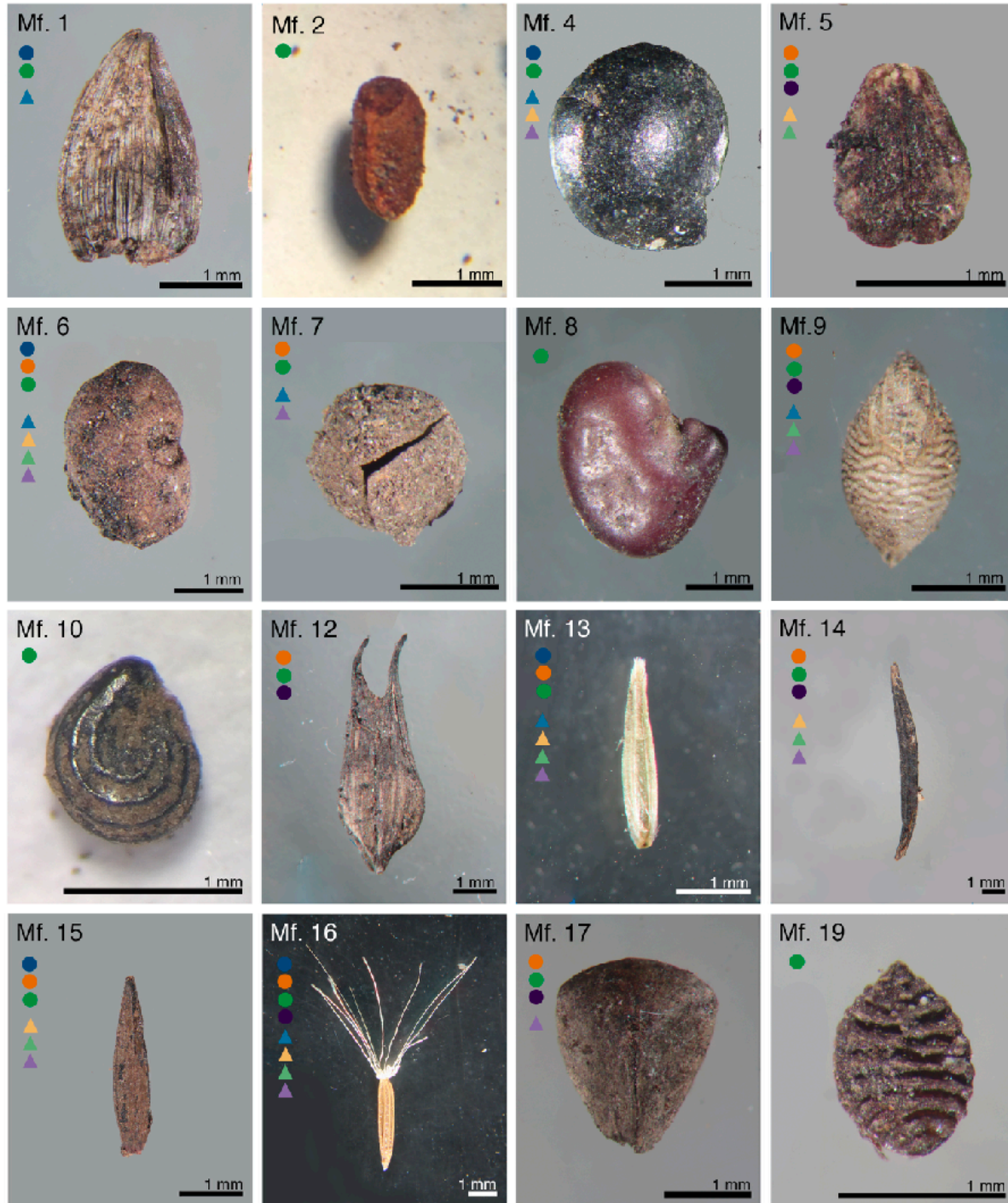
- Ordoñez-Salanueva, C.A., Orozco-Segovia, A., Canales-Martínez, M., Seal, C.E., Pritchard, H.W. y Flores-Ortiz, C.M. 2017. Ecological longevity of *Polaskia chende* (Cactaceae) seeds in the soil seed bank, seedling emergence and survival. *Plant Biology*, 19: 973-982.
- Orozco-Segovia, A., Márquez-Guzmán, J., Sánchez-Coronado, M.E., Gamboa, A., Baskin, J.M. y Baskin, C.C. 2007. Seed anatomy and water uptake in relation to seed dormancy in *Opuntia tomentosa* (Cactaceae, Opuntioideae). *Annals of Botany*, 99: 581-592.
- Orozco-Segovia A. y Sánchez-Coronado, M.E. 2013. Tema VI. Capítulo VI. Banco de semillas. En: Márquez-Guzmán, J., Collazo-Ortega, M., Martínez-Gordillo, M., Orozco-Segovia, A. y Vázquez-Santana, S. (Eds.) *Biología de angiospermas*. Las Prensas de Ciencias. México, D.F., México. Pp. 236-240.
- Ortiz-Arrona, C., Saldaña-Acosta, A., Sánchez-Velásquez, L.R. y Castillo Navarro, B.J. 2008. Banco de semillas en el suelo de un bosque mesófilo de montaña en la Sierra de Manantlán, México. *Scientia-CUCBA*, 10(1-2): 65-80.
- Peters, E.M., Martorell, C. y Ezcurra, E. 2009. The adaptive value of cued seed dispersal in desert plants: seed retention and release in *Mammillaria pectinifera* (Cactaceae), a small globose cactus. *American Journal of Botany*, 96(2): 537-541.
- Pilbeam, J. 1999. *The cactus file handbook 6. Mammillaria*. Ciro Publishing .Southampton, G.B.
- Pons, T.L. 2000. Seeds responses to light. En: Fenner, M. (Ed.) *Seeds the ecology of regeneration in plant communities*. CABI Publishing. Southampton, G.B. Pp. 237-262.
- Potter, R., Petersen, J. y Ueckert, D. 1984. Germination responses of *Opuntia* spp. to temperature, scarification, and other seed treatments. *Weed Science*. 32(1): 106-110.
- Probert, R.J. 2000. The role of temperature in the regulation of seed dormancy and germination. En: Fenner, M. (Ed.) *Seeds the ecology of regeneration in plant communities*. CABI Publishing. UK. Pp. 261-292.
- Radeloff, V.C., Mladenoff, D.J., Guries, R.P. y Boyce, M.S. 2004. Spatial patterns of cone serotiny in *Pinus banksiana* in relation to fire disturbance. *Forest Ecology and Management*, 189(1-3): 122-141.
- Rebman, J.P. y Pinkava, D.J. 2001. *Opuntia* cacti of North America: an overview. *Florida Entomologist*, 84(4): 474-483.
- Roberts H.A. 1981. Seed banks in soil. *Annals of Applied Biology*, 6: 1-55.
- Roberts, E.H. 1988. Temperature and seed germination. En: Long, S.P. y Woodward, F.I. (Eds.) *Plants and Temperature. Symposia of the Society of Experimental Biology*. Company of Biologists. Cambridge, G.B. Pp. 109-132.
- Rodríguez-Ortega, C., Franco, M., y Mandujano, M. C. 2006. Serotiny and seed germination in three threatened species of *Mammillaria* (Cactaceae). *Basal and Applied Ecology*, 7: 533-544.
- Rojas-Aréchiga, M., Orozco-Segovia, A. y Vázquez-Yanes, C. 1997. Effect of light on the germination of seven species of cacti from the Zapotitlán Valley in Puebla, México. *Journal of Arid Environments*, 36:571-578.
- Rojas-Aréchiga, M., Vázquez-Yanes, C. y Orozco-Segovia, A. 1998. Seed response to temperature of Mexican cacti species from two life forms: an ecophysiological interpretation. *Plant Ecology*, 135: 207-214.

- Rojas-Aréchiga, M. y Vázquez-Yanes, C. 2000. Cactus seed germination: a review. *Journal of Arid Environments*, 44: 85-104.
- Rojas-Aréchiga, M., Batis, A. I. 2001. ¿Las semillas de cactáceas forman bancos en el suelo? *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*, 46(4): 76-82.
- Ruedas, M., Valverde, T. y Castillo-Argüero, S. 2000. Respuesta germinativa y crecimiento de plántulas de *Mammillaria magnimamma* (Cactaceae) bajo diferentes condiciones ambientales. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 66: 25-35.
- Rzedowski, J. 1954. Vegetación del pedregal de San Ángel. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas*, 13: 59-122.
- Rzedowski, J. 1994. Vegetación del Pedregal de San Ángel. En: Rojo, A. (Ed.) *Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel. Ecología Historia Natural y Manejo*. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México.
- Sarukhán, J. 1974. Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. and *R. acris* L.: II. Reproductive Strategies and Seed Population Dynamics. *Journal of Ecology*, 62(1): 151-177.
- Santibáñez-Andrade, G. 2005. *Efecto de la heterogeneidad temporal y espacial sobre la composición y la estructura de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Santini, B.A. 2009. *Efecto del precondicionamiento (priming) y la liberación oportuna de las semillas retenidas sobre el éxito de establecimiento en la especie serótina Mammillaria hernandezii (Cactaceae)*. Tesis de Maestría. Posgrado en Ciencias Biológicas. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Santini B.A., Martorell C. 2013. Does retained-seed priming drive the evolution of serotiny in drylands? an assessment using the cactus. *American Journal of Botany*, 100 (2): 365-373.
- Sánchez-Salas, J., Flores, J. y Martínez-García, E. 2006. Efecto del tamaño de semillas en la germinación de *Astrophytum myriostigma* Lemaire. (Cactaceae), especie amenazada de extinción. *Interciencia*, 31(5): 371-375.
- Segura-Burciaga, S. 2009. Introducción de especies: la invasión y el control de *Eucalyptus resinifera*. En: Lot, A. y Cano-Santana, Z. (Eds.) *Biodiversidad del Pedregal de San Ángel*. UNAM, Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel y Coordinación de la Investigación Científica. México, D.F., México. Pp. 533-538.
- SEREPSA (Secretaría Ejecutiva de la Reserva Ecológica Pedregal de San Ángel). 2013. Portal oficial de la Reserva Ecológica Pedregal de San Ángel. Coordinación de la Investigación Científica. UNAM. Ciudad Universitaria, Ciudad de México. Fecha de creación: 4-sep-2013. Disponible en Internet: <http://www.repsa.unam.mx>. Fecha de acceso: 5-noviembre-2016.
- Scheinvar, L. 2009. Subfamilia Opuntioideae (Cactaceae). En: Lot, A. y Cano-Santana, Z. (Eds.) *Biodiversidad del Pedregal de San Ángel*. UNAM, Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel y Coordinación de la Investigación Científica. México, D.F., México. Pp. 135-141.
- Silvus, K.M. 1995. Avian consumers of cordon fruits (*Stenocereus griseus*: Cactaceae) on Margarita Island, Venezuela. *Biotropica*, 27(1):96-105.

- Silvius, K.M. 2002. Frugivore-mediated Interactions Among Bruchid Beetles and Palm Fruits at Barro Colorado Island, Panama: Implications for Seed Fate. En: Forget, P.M., Lambert, J.E., Hulme, P.E. y Vander-Wall, S.B. (Eds.) *Seed Fate. Predation, Dispersal and Seedling Establishment*. CABI-Publishing. Southampton, G.B. Pp. 45-54.
- Soberón, J., Rosas, M.C. y Jiménez, G. 1991. Ecología hipotética de la Reserva del Pedregal de San Ángel. *Ciencia y Desarrollo*, 17(99):25-38.
- Stiles, E.W. 2000. Animals as seeds dispersers. En: Fenner, M. (Ed.) *Seeds the ecology of regeneration in plant communities*. CABI Publishing. Southampton, G.B. Pp.111-124.
- Stuppy, W. 2002. Seed characters and the classification of the Opuntioideae in Hunt, D. Y Taylor, N. (Eds.) *Studies in the Opuntioideae (Cactaceae)*. Succulent Plant Research. Vol. 6. David Hunt Books. Milborne Port, G.B. Pp 25-58.
- Thompson K. y Grime, J.P. 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *Journal of Ecology*, 67: 839-921.
- Thompson, K. 1993. Persistence in soil. En: Hendry, G.A.F. y Grime, J.P. (Eds.) *Methods in comparative plant ecology*. Chapman & Hall. London. Pp. 199-202.
- Thompson, K. 2000. The functional ecology of soil seed banks. En: Fenner, M. (Ed.) *Seeds the ecology of regeneration in plant communities*. CABI Publishing. Southampton, G.B. Pp. 215-236.
- Traba, J., Azcárate, F.M. y Peco, B. 2004. From what depth do seeds emerge? A soil seed bank experiment with Mediterranean grassland species. *Seed Science Research*, 14: 297–303.
- UNESCO 2017. Sitio web consultado en marzo de 2017 desde http://whc.unesco.org/en/list/1250/multiple=1&unique_number=1427
- Valiente-Banuet, A., y Luna-García, E. 1990. Una lista florística actualizada para la Reserva del Pedregal de San Ángel, México D. F. *Acta Botánica Mexicana* 9: 13-30.
- Valverde, T., Quijas, S., López-Villavicencio, M y Castillo-Argüero, S. 2004. Population dynamics of *Mammillaria magnimamma* Haworth. (Cactaceae) in a lava-field in central Mexico. *Plant Ecology*, 170: 167-184.
- Valverde, T. y Chávez V.M. 2009. *Mammillaria* (Cactaceae) como indicadora del estado de conservación del ecosistema. En: Lot, A. y Cano-Santana, Z. (Eds.) *Biodiversidad del Pedregal de San Ángel*. UNAM, Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel y Coordinación de la Investigación Científica. México, D.F., México. Pp. 497-507.
- Vázquez-Yanes, C. y Orozco-Segovia, A. 1993. Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24: 69-87.
- Wang, B. y Yang, X. 2015. Seed removal by scatter-hoarding rodents: The effects of tannin and nutrient concentration. *Behavioural Processes*, 113:94–98.
- Wilby, A. y Shachak, M. 2000. Harvester ant response to spatial and temporal heterogeneity in seed availability: pattern in the process of granivory. *Oecologia*, 125:495–503.
- Zepeda-Gómez, C., Lot, A., Antonio-Nemiga, X. y Manjarrez, J. 2015. Evaluación del banco de semillas y su importancia en la rehabilitación de humedales del centro de México. *Botanical Sciences*, 93 (4): 695-707.
- Zotz, G. 2016. *Plants on Plants. The Biology of Vascular Epiphytes*. Springer. Cham, Suiza.

Anexo I

Morfoespecies encontradas en las muestras del suelo. Se señala el microambiente y la temporada en la cual se registraron.



Continuación



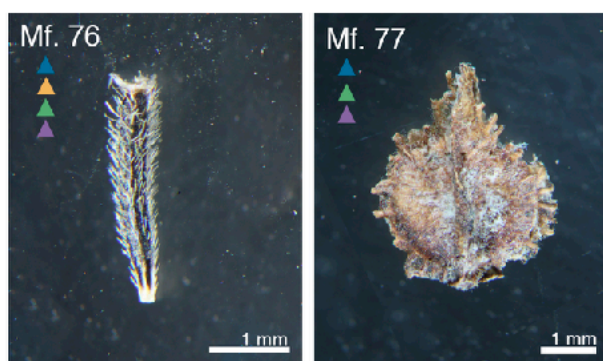
Continuación



Continuación



Continuación



Lluvia: ● Hondonada ● Pendiente ● Plano ● Promontorio

Seca: ▲ Hondonada ▲ Pendiente ▲ Plano ▲ Promontorio

Anexo II

Posible determinación a nivel de familia de las morfoespecies (Mf) encontradas en las muestras del suelo.

Mf	Familia	Mf	Familia
1	Asteraceae	38	Asteraceae
2	NI	39	aff. Poaceae
4	aff. Phytolacaceae	40	aff. Solanaceae
5	NI	41	aff. Verbenaceae
6	Commelinaceae	42	NI
7	NI	43	NI
8	Fabaceae	44	NI
9	aff. Poaceae	45	NI
10	NI	46	aff. Begoniaceae
12	Poaceae	47	NI
13	NI	50	NI
14	Asteraceae	52	Asparagaceae
15	Asteraceae	53	NI
16	NI	54	NI
17	Asteraceae	55	NI
19	aff. Oxalidaceae	56	NI
20	NI	59	aff. Malvaceae
21	NI	60	NI
22	NI	61	Cyperaceae
23	aff. Asteraceae	62	NI
25	NI	64	aff. Fabaceae
26	aff. Commelinaceae	65	aff. Lamiaceae
27	aff. Liliaceae	66	aff. Convolvulaceae

Mf	Familia	Mf	Familia
28	Fabaceae	67	Dioscoreaceae
29	Scrophulariaceae	68	NI
30	aff. Solanaceae	70	Fabaceae
31	aff. Lamiaceae	71	aff. Liliaceae
32	aff. Commelinaceae	72	NI
33	NI	73	aff. Iridaceae
34	NI	74	NI
35	aff. Malpighiaceae	75	NI
36	NI	76	Asteraceae
37	aff. Scrophulariaceae	77	NI

NI = No identificada