

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Respuesta germinativa al acondicionamiento hídrico de semillas almacenadas de *Astrophytum ornatum* (DC)

Britton & Rose

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE: B I Ó L O G A

P R E S E N T A:

Asai Guadalupe Santiago Gutiérrez

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







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.

"La semilla es el principio y el fin, simboliza la multiplicación y dispersión, la continuación y la innovación, la sobrevivencia, la renovación y el renacimiento"

- Heydecker, 1973

Agradecimientos

Institucionales

Expreso mi agradecimiento a:

- Taller de Ecología y Manejo de Recursos bióticos, Facultad de Ciencias
- Jardín Botánico Regional de Cadereyta "Ing. Manuel González de Cosío", Querétaro
- Instituto de Ecología, UNAM
- Grupos de Ecología de Poblaciones, de Restauración y de Ecología Evolutiva y Demografía Animal del Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, UNAM
- A la Facultad de Ciencias así como a todas y todos los profesores que fueron parte de mi formación durante la carrera

A la M. en C. Irene Pisanty Baruch por la asesoría en este proyecto, aunque hubo baches en el camino, siempre estuvo ahí, por su apoyo en todo momento, no sólo fue en el ámbito escolar, también en el personal, gracias por creer y confiar en mí.

Un agradecimiento especial a la Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez por proporcionarnos las semillas utilizadas en este estudio porque sin ella, este proyecto no hubiera podido realizarse, por su apoyo y confianza.

A mis sinodales, a la Dra. Margarita Collazo, y al Biól. Norberto Nieto Vázquez por su valioso tiempo y acertadas sugerencias, a la Dra. Marina Rojas Aréchiga por su gran apoyo durante este proyecto, ha sido una guía en este camino, al M. en C. José Antonio Aranda Pineda por su tiempo, paciencia, conocimiento y ayuda en la estadística.

Al M. en C. Bruno Barrales Alcalá por su gran apoyo, paciencia y dedicación, un gran pilar en este proyecto, a la Dra. Mariana Hernández Apolinar, por el gran apoyo en la toma de resultados, por sus consejos y sabios comentarios. A la M. en C. Mariana Rodríguez y al Dr. Pedro Eloy Mendoza Hernández, así como a Verónica Herrera Barrientos, por su apoyo durante la carrera así como durante este proyecto, así como a todos aquellos con los que coincidí durante la carrera, algunos se fueron otros se quedaron más tiempo, pero todos aportaron algo en mi vida.

Personales

A mis grandes pilares, mis padres Celia y Víctor, porque sin ellos todo esto no hubiera podido llevarse a cabo, gracias sobre todo a ti Celia, por apoyarme incondicionalmente, sé que la mayor parte del tiempo no nos entendíamos pero siempre estuviste ahí para lo que necesitara a pesar de todo, por tu gran valentía y ganas de salir adelante, te amo y admiro profundamente, eres la persona más importante en mi vida.

A mis hermanas: Alma por ayudarme cuando no entendía algo, cuando pequeña fuiste un gran ejemplo para mí, me inspiraste a estudiar algo relacionado con la ciencia, a Daya por siempre apoyarme y aconsejarme, desvelarte conmigo ayudándome a tareas cuando no entendía, por tenerme paciencia y siempre darme consejos, por esas pláticas en la noche contandome de tu vida, por ser mi mejor amiga, por eso y más te admiro y quiero mucho, y a Ale por su apoyo incondicional por brindarme muchas herramientas, por siempre tener la puerta abierta de tu casa y sobre todo tus brazos.

A mis abuelos y tíos, en especial a Alberto Paz, por ser como un padre para mí, por su apoyo incondicional, por ayudarme a hacer tareas de último momento, por sus pláticas muy enriquecedoras, por procurarme en todo momento, por siempre estar ahí. A todos ellos gracias, porque me han aportado mucho y gracias a ustedes, es lo que soy ahora.

Y finalmente a Arodi, mi gran amigo y confidente, a quien conocí en esta etapa universitaria, gracias por tu gran apoyo incondicional, por estar cuando más lo necesité, por tu compañía en estos últimos años, por ser un compañero de aventuras, te admiro y quiero profundamente.

ÍNDICE GENERAL

I.	Resumen	(
II.	Introducción	
III.	Justificación	21
IV.	Objetivos	22
V.	Hipótesis	23
VI.	Método	24
VII.	Resultados	38
VIII.	Discusión	53
IX.	Conclusiones	64
X.	Bibliografía	66
ÍNDI	DICE DE FIGURAS	
	ra 1. Fases de la germinación	
_	ra 2. Jardín Botánico Regional de Cadereyta	
_	ra 3. Astrophytum ornatum	
_	ra 4. Tratamientos de las semillas	
_	ra 5. Cajas Petri en cámaras de germinación	
	ra 6. Resumen del diseño experimental.	
_	ra 7. Curva de imbibición y deshidratación	
_	ra 8. Porcentaje final de la germinación	
_	ra 9. Uniformidad de germinación	
Figur	ra 10. Tasa relativa de crecimiento.	45
_	ra 11. Supervivencia de las plantas.	
Figur	ra 12. Supervivencia de las plantas	51
ÍNDI	ICE DE TABLAS	
	a 1: Resumen del diseño experimental	
	a 2. Tiempo de germinación (lag time)	
	a 3. Velocidad de germinación	
	a 4. Uniformidad de la germinación	
	a 5. Prueba <i>post hoc</i> de la velocidad.	
	a 6. Supervivencia	
Tabla	a 7. Resumen de los parámetros de germinación	487

I. Resumen

Astrophytum ornatum, conocida como biznaga algodoncillo o liendrilla, es una cactácea endémica de los estados de Hidalgo y Querétaro (México). Es muy apreciada como planta ornamental, lo que ha tenido como consecuencia colectas excesivas con fines comerciales, que han provocado la reducción significativa del número de individuos en sus poblaciones silvestres. Actualmente A. ornatum se encuentra en la categoría de amenazada de extinción (A) de acuerdo a la NOM 059-SEMARNAT-2010, y de vulnerable B1ab (iii,iv,v) de acuerdo con Lista Roja de la UICN-2009; además se encuentra en el Apéndice II de la CITES. En algunos proyectos de propagación, reintroducción, conservación y restauración, los tratamientos pregerminativos representan una alternativa viable para las cactáceas, ya que pueden aumentar el porcentaje, velocidad, uniformidad y vigor germinativo, permitiendo obtener un mayor número de individuos resistentes a condiciones adversas, lo que posibilita la reintroducción y el comercio legal de especies vulnerables y en riesgo.

En este trabajo se utilizaron 700 semillas de *A. ornatum* producidas por plantas del vivero del Jardín Botánico de Cadereyta, Querétaro, que estuvieron almacenadas durante dos años en condiciones ambientales en el Laboratorio de Genética y Ecología del Instituto de Ecología de la UNAM, en la Ciudad de México. Se determinó la respuesta fotoblástica, el porcentaje final de germinación, el tiempo de inicio de la germinación (*lag time*), la velocidad de germinación, la uniformidad, así como la tasa relativa de crecimiento y la supervivencia de las plantas producidas por las semillas bajo diferentes tratamientos pregerminativos en dos condiciones térmicas: constante (25 °C) y alternante (20-30°C), con un fotoperiodo de 12/12h (12 horas de luz y 12 de oscuridad). Se utilizaron 100 semillas por tratamiento, que incluyeron semillas sin tratamiento (control), con uno y con dos ciclos de acondicionamiento hídrico como tratamiento pregerminativo. Adicionalmente se colocaron 50 semillas en oscuridad en cada una de las condiciones térmicas, sin ningún tratamiento previo, para determinar su respuesta fotoblástica. El máximo porcentaje de germinación de las semillas en condiciones con luz se obtuvo el quinto día después de la siembra. El mayor porcentaje final de germinación, que no difirió significativamente de los demás, se presentó después de un ciclo de hidratación/deshidratación en temperatura constante. Un pequeño porcentaje de semillas germinaron en condiciones de oscuridad.

No hubo diferencias significativas de la uniformidad de la germinación aunque repondieron mejor aquellas semillas tratadas con dos ciclos de acondicionamiento hídrico en temperatura alternante. Las semillas control en temperatura alternante germinaron significativementa antes y más rápido respecto a las de los demás tratamientos, aunque presentaron el menor porcentaje de germinación. Las plantas pruducidas por semillas tratadas con un ciclo de acondicionamiento hídrico en temperatura constante, resultaron las más grandes y las que sobreviveron más.

II. Introducción

La semilla

Las semillas son el resultado de la fecundación del óvulo por la célula espermática durante la reproducción sexual de las plantas, y es a partir de ellas que se desarrollan nuevos individuos que se incorporan a las poblaciones correspondientes, gracias a que son unidades estructurales móviles de reproducción, propagación y diseminación (Baskin y Baskin, 2001; Rajjou et al., 2012; Avendaño, 2016). En ellas se encuentra la diversidad genética de las especies vegetales, además de que fungen como estructuras de dispersión a corta y larga distancia, permitiendo tanto la colonización de diferentes hábitats como la permanencia de las poblaciones a través del tiempo y de muchas generaciones (Bewley et al., 2013; Nakabayashi y Leubner-Metzger, 2021). Las semillas poseen características anatómicas y fisiológicas que les otorgan resistencia a diferentes condiciones desfavorables para la germinación, lo que les permite enfrentarse a éstas a través de múltiples y muy variadas adaptaciones, así como sobrevivir bajo diversas presiones selectivas (Fenner, 1985; Greene y Johnson, 1989; Silvertown y Gordon, 1989; Baskin y Baskin, 2001). Existe una gran diversidad de tamaños, formas, colores y texturas de las semillas, lo cual refleja la complejidad de sus respuestas ecológicas y de los procesos evolutivos que las subyacen (Grime et al., 1981; Aguiar y Sala, 1997; Baskin y Baskin. 2004; Suárez y Melgarejo, 2010; Bewley et al., 2013; Márquez-Guzmán, 2013).

En el desarrollo de las semillas están presentes procesos que se encuentran separados en el tiempo y el espacio, como el crecimiento y la maduración del embrión y la dispersión y la germinación (Baskin y Baskin, 2001; Mandujano, 2007; Márquez-Guzmán, 2013). Las semillas son una forma muy importante de propagación entre las plantas, que les permiten dispersarse tanto en el tiempo como en el espacio. Algunas semillas pueden permanecer viables en el suelo un tiempo limitado, mientras que otras lo pueden hacer por periodos muy prolongados (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1990; Baskin y Baskin, 2004). Con base en lo anterior, se consideran tres tipos de semillas de acuerdo con su respuesta a las condiciones de almacenamiento natural y a su respuesta germinativa:

 Semillas ortodoxas: pueden desecarse hasta tener contenidos de humedad muy bajos (2-5%) sin sufrir daños (Rajjou et al., 2012), llegan a sobrevivir durante décadas e incluso centenas de años. Desde una perspectiva evolutiva, la tolerancia a la desecación parece estar asociada a aquellas plantas que están presentes en ambientes áridos, y es gracias a esta característica que las semillas ortodoxas son muy utilizadas en la agricultura como, por ejemplo, las leguminosas. Los bancos de germoplasma son el método principal por el se pueden conservar especies que producen semillas ortodoxas (Caballero et al., 2003, 2005; Rajjou et al., 2012).

- 2. Semillas intermedias: pueden germinar inmediatamente al llegar a un sitio adecuado, pero también pueden sobrevivir a un secado parcial sin perder viabilidad, es decir, toleran la deshidratación pero pierden su viabilidad a bajas temperaturas (Ellis et al., 1990, 1991; Hong y Ellis, 1992, 1996).
- 3. Semillas recalcitrantes: son sensibles a la desecación y pierden su viabilidad en condiciones de baja humedad, es decir, no pueden sobrevivir a la desecación por lo que no toleran el almacenamiento durante largos periodos (Roberts, 1973; Barbedo, 2018).

Germinación

La germinación es el proceso por el cual un embrión se transforma en una planta nueva. El momento de la germinación se distingue porque ocurre la protrusión de la radícula a través de la cubierta seminal (Hess, 1980), aunque el proceso en realidad comienza desde los primeros cambios metabólicos que se dan durante la absorción de agua por parte de una semilla madura (Bewley y Black, 1994; Hong et al., 1996). La germinación depende de condiciones intrínsecas, como la madurez del embrión y la permeabilidad de las cubiertas seminales, que están relacionadas con las condiciones ambientales como la luz, disponibilidad de agua, temperatura y pH, entre otras (Grime, 1979; Thompson y Grime, 1979; Fenner, 1985; Villamil, 1998; Baskin y Baskin, 2004; Bewley et al., 2013). Es a través de la germinación que se incorporan y mantienen nuevos individuos en las poblaciones y en las comunidades vegetales, por lo que su papel ecológico es de gran relevancia (Thompson, 1987; Thompson et al., 1993; Orozco-Segovia y Sánchez-Coronado, 2013). Este proceso es considerado como el más crítico del ciclo de vida de las plantas debido a la gran vulnerabilidad que pueden presentar los individuos en formación a las diferentes presiones ambientales (Rajjou et al., 2012).

Durante la germinación, los procesos fisiológicos de crecimiento y desarrollo de la semilla involucran actividades metabólicas aceleradas, que se dividen en tres fases (Figura 1) (Obroucheva y Antipova, 1989; Chong et al., 2001; Baskin y Baskin, 2004; Bewley et al., 2013):

Fase I: se caracteriza por una imbibición rápida del eje embrionario, que llega a alcanzar porcentajes del 60% en relación al peso fresco. Comienza la activación de los procesos por este aumento de humedad y actividad respiratoria de la semilla, siguiendo la absorción de agua que desencadena cambios metabólicos que incluyen a la respiración, la síntesis proteica y la movilización de reservas.

Fase II: corresponde a una fase estacionaria, en la que la semilla se prepara para que ocurra la protrusión de la radícula o emergencia embrionaria. En esta fase existe una limitada o nula hidratación y suceden importantes procesos metabólicos, además de cambios fisiológicos y síntesis de proteínas para el incremento de humedad del embrión y su crecimiento, asimismo ocurren procesos de reparación de daños al material genético.

Fase III: involucra la elongación y el crecimiento de la radícula y el epicótilo. Ocurre un incremento acelerado de la cantidad de humedad dentro de la semilla, aunque no tan rápido como ocurre durante la fase I. Durante esta fase se inicia la movilización de las sustancias de reserva de los cotiledones, que proveerán los recursos para asegurar la división y el alargamiento celular en el embrión, lo que provoca la ruptura de las cubiertas seminales, que generalmente se produce por la emergencia de la radícula que, a su vez, indica el fin de la germinación y el inicio del establecimiento y del desarrollo de la planta, cuya primera etapa depende de los cotiledones.

La primera fase y la última son reguladas en gran medida por la cantidad de agua que entra a la semilla. La duración de cada una de estas fases es variable y, como explicamos previamente, están influenciadas por propiedades intrínsecas de la semilla así como por los elementos del medio en el que se encuentre, como la cantidad de agua, oxígeno y luz, y también por la temperatura (Bewley y Black, 1994; Baskin y Baskin, 2001; Márquez-Guzmán, 2013).

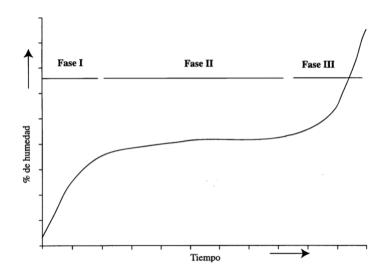


Figura 1. Fases de la germinación (Tomado y modificado de Bewley y Black, 1994)

Algunas semillas pueden germinar inmediatamente al llegar al suelo, mientras que otras no lo hacen ya sea porque las condiciones ambientales no se lo permiten o porque tienen mecanismos que les hacen requerir de un tiempo de maduración antes de germinar, lo que generalmente sucede al llegar la temporada en la que la disponibilidad de agua, las condiciones lumínicas y la temperatura son favorables para la germinación y el establecimiento (Bewley, 1997; Baskin y Baskin, 2004). En semillas viables este retraso de la germinación se debe a mecanismos bioquímicos, que pueden ser de quiescencia y latencia (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1990; Mandujano et al., 1997), en los que se reduce el metabolismo. En el caso de las semillas quiescentes los procesos que permiten la germinación se activan cuando las condiciones ambientales son idóneas, sobre todo en lo que a disponibilidad del agua se refiere (Baskin y Baskin, 2001). Por otro lado, la latencia es un estado de reposo temporal de crecimiento y/o desarrollo del embrión, así como de los tejidos circundantes, y la germinación sólo ocurrirá hasta que la latencia de la semilla se rompa y las condiciones ambientales sean favorables (Bewley y Black, 1994; Hilhorst, 1995; Bewley, 1997; Baskin y Baskin, 2001, 2004). Estos mecanismos se desarrollan durante la formación de la semilla en la planta madre y se consideran adaptativos porque propician la supervivencia de los individuos cuando las condiciones internas y externas son desfavorables para el desarrollo de las plántulas y su reclutamiento como nuevos individuos que se incorporan a las poblaciones.

Banco de semillas

Al conjunto de semillas viables que se encuentra en el suelo se le conoce como banco de semillas (Baker, 1989; Harper, 1997; Baskin y Baskin, 2001) y representa una forma natural de almacenamiento de estas estructuras (Kemp, 1989). El banco de semillas es un conjunto dinámico ya que existe un flujo continuo de pérdida y ganancia de semillas al incorporarse nuevas semillas mientras que otras pierden su viabilidad o son depredadas, lo que se traduce en la preservación diferencial de la variabilidad genética de la que depende que las poblaciones persistan en el tiempo y el espacio (Cabin et al., 1998; Cabin y Marshall, 2000; Caballero et al., 2005). Algunas especies presentan mecanismos de retención de semillas en la planta misma, con lo que forman bancos aéreos (Roberts, 1981; Marone et al., 1998, 2000; Martínez-Berdeja et al., 2015). Los bancos de semillas aéreos y terrestres son de gran importancia, sobre todo cuando existen condiciones que continuamente presentan fuertes presiones selectivas, como sucede en los ecosistemas áridos (Grime, 1979; Thomsopn, 1987; Simpson et al., 1989; Bedoya-Patiño, 2010), en los que los cambios impredecibles son un importante rasgo ambiental (Ezcurra et al., 2006; Martínez-Berdeja et al., 2015). La germinación y el posterior reclutamiento de las plántulas que emergen a partir de los bancos de semillas son dos procesos críticos que determinan la estructura y dinámica de las poblaciones y comunidades vegetales (Harper, 1997; Hopfensperger, 2007; Fisher et al., 2009). La supervivencia y longevidad de las semillas juegan un papel muy importante en estos procesos, pues definen en gran medida su viabilidad (Harrington, 1995; Rojas-Aréchiga y Mandujano, 2013). El desarrollo, la dispersión, la maduración y la germinación exitosa de las semillas son eventos fundamentales en el ciclo de vida de las plantas y dependen de múltiples factores que interfieren en todos y cada uno de los estadios (Grime, 1979; Harper, 1997; Villamil, 1998, Baskin y Baskin, 2001; Varela y Arana, 2011; Orozco-Segovia y Sánchez-Coronado, 2013).

Algunas especies de la familia Cactaceae presentan latencia y en algunos casos, pueden llegar a perder su viabilidad si están expuestas a un periodo de almacenamiento no controlado en condiciones subóptimas, lo que puede dificultar la conservación en los bancos de semillas (Garwood, 1989; Camacho, 1994; Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanez, 2000).

Almacenamiento de semillas

En los procesos de domesticación asociados a la agricultura, que datan de hace muchos miles de años, las semillas han desempeñado una parte fundamental y tienen un gran valor alimenticio, medicinal, cultural, y ornamental. (Hong y Ellis, 1996). Al igual que en la agricultura, las semillas también juegan un papel muy importante en la horticultura. El manejo de las semillas a escala local ha permitido la conservación *in situ* de la diversidad genética a través del almacenamiento temporal, generalmente a corto o mediano plazo, tanto de especies alimenticias como hortícolas en condiciones controladas. Así, el almacenamiento artificial de semillas juega un papel muy importante actualmente. La acumulación de semillas en bancos del suelo o aéreos en condiciones naturales es muy relevante, y también lo es su almacenamiento temporal relacionado con la producción de plantas con fines alimenticios, de restauración y de ornato (Günster, 1992, 1994; CEDRSSA, 2020).

En las condiciones de crisis ambiental actuales, la conservación del germoplasma es fundamental para mantener la diversidad genética de especies silvestres y domesticadas. Puede hacerse *in situ*, es decir directamente en los sitios habitados por las especies de interés, o *ex situ*, lejos del hábitat natural o de los sitios de cultivo (del Amo et al., 2007). En este último caso, las semillas se mantienen viables en ambientes controlados en mayor o menor medida, resguardando muestras representativas de las especies de interés. Se utilizan sitios como invernaderos, jardines botánicos, viveros, laboratorios o bancos de germoplasma construidos para ese fin, mantenidos con diferentes niveles tecnológicos en los que las semillas de las especies se logran mantener viables en ambientes muy controlados (Hong et al., 1996; Dalling, 1998). La producción y conservación *ex situ* de especies requiere de estudios que son fundamentales para poder conocer los requerimientos necesarios para que las semillas permanezcan viables, tanto para el desarrollo de programas de producción como para estrategias de conservación de la diversidad biológica (Lascuráin et al., 2009).

La respuesta de las semillas al almacenamiento depende de sus características biológicas y de las condiciones en las que se almacenan. Existen especies que son intolerantes a estas condiciones y pueden morir por diferentes causas al poco tiempo de caer al suelo o de ser almacenadas (semillas recalcitrantes), mientras que, por el contrario, existen semillas que

pueden mantenerse viables por muchas décadas (semillas ortodoxas) (Willian, 1991; Magnitskiy y Plaza, 2007).

En el área de la investigación científica se han realizado mejoras de la genética de los cultivos y de las especies de ornato, con ensayos o pruebas de campo con el fin de comprobar la resistencia a enfermedades, plagas, desarrollo de nuevas variedades con características mejoradas. También se han realizado proyectos de restauración en ecosistemas degradados por causas antropogénicas y naturales, ayudando a restablecer la vegetación y promoviendo la recuperación de la biodiversidad en estas áreas afectadas a través de actividades como la siembra de semillas recolectadas y el almacenamiento de especies nativas. (FAO, 2010).

Con frecuencia, el almacenamiento de las semillas ha sido de gran importancia pues ha permitido la conformación de reservorios temporales que permiten salvaguardarlas de las vicisitudes ambientales hasta el momento de la siembra , que coincide con las condiciones ambientales que favorecen la germinación (FAO, 2014). Por otro lado, el almacenamiento del germoplasma desempeña un papel fundamental en la seguridad alimentaria a corto y largo plazo, al conservar variedades tradicionales de cultivos y plantas silvestres relacionadas y con ello asegurar la disponibilidad de recursos genéticos para la mejora de cultivos y la adaptación a futuras demandas alimentarias y climáticas (Maxted y Kell, 2009; FAO, 2010). A pesar de lo común que ha sido el almacenamiento de las semillas, en el caso de las especies silvestres se sabe poco sobre las respuestas puntuales que puedan tener sobre los diferentes parámetros y condiciones de germinación después de permanecer en almacenamiento en especies que se encuentran en alguna categoría de riesgo (Hong y Ellis, 1996; Hong et al., 1996).

Ante la crisis actual por la pérdida de biodiversidad genética y específica, las semillas almacenadas de especies silvestres juegan un papel relevante, pues permiten la protección de la diversidad genética y la recuperación de la misma en poblaciones naturales bajo algún plan de manejo y de recuperación. Esto es especialmente importante para especies raras, en peligro de extinción o de valor económico y cultural (FAO, 2014). Considerando lo anterior, es fundamental realizar estudios con el fin de mejorar los procesos y requerimientos para el almacenamiento de las semillas (Robert, 1973; Lamont et al., 1991; Rico, 2002) y así asegurar la producción y conservación de especies en peligro tanto para el desarrollo de programas de

producción y comercialización legal como para formar estrategias de conservación de la diversidad biológica (Arredondo-Gómez, 2010).

Ambientes áridos y semiáridos

Los ecosistemas áridos y semiáridos abarcan al menos un tercio de la superficie terrestre (Reynolds et al., 2004). El factor limitante más importante en estas zonas es el agua por la poca precipitación y su pobre retención en el suelo, que se traducen en una baja disponibilidad del líquido para los seres vivos. Además, en estas zonas predominan las temperaturas extremas y la falta de nutrientes. En las zonas áridas y semiáridas el régimen de precipitación es muy irregular tanto espacial como temporalmente (Gutterman, 1993, 1994). Las fuertes variaciones de temperatura tanto estacionales como entre el día y la noche, así como los altos niveles de radiación solar incidente y los vientos fuertes provocan altas tasas de transporte de sedimentos y pérdidas de agua por infiltración, lo que representa presiones de selección importantes sobre las plantas que viven en estos lugares (Noy-Meir, 1973; Middleton y Thomas, 1997; Ezcurra et al., 2006; Fernández-Gálvez, 2010). Dado que la evolución de la biota de los desiertos se dio en condiciones de aislamiento geográfico relativo, es común la presencia de numerosas especies raras y endémicas (Ezcurra et al., 2020). Los desiertos son altamente vulnerables a la extinción biológica y a la degradación ambiental, lo que vuelve a las especies de estas zonas aún más vulnerables.

Cactáceas

Las cactáceas son plantas que siempre han generado interés y entusiasmo debido a sus peculiares características y a su belleza (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991). Uno de los centros de origen y diversificación de mayor diversidad y riqueza de especies de cactáceas es México, que ocupa el primer lugar en cuanto a riqueza y endemismo de esta familia (Ortega-Baes y Godínez-Álvarez, 2006). Actualmente esta familia constituye el quinto grupo taxonómico con mayor proporción de especies amenazadas a nivel mundial (Goettsch et al., 2015), además de ser vulnerables por su exacerbado saqueo. Las cactáceas son de lento crecimiento y sus áreas de distribución son restringidas porque se limitan a ambientes

específicos, frecuentemente aislados, en los que forman poblaciones de baja densidad, de modo que su vulnerabilidad incrementa (Hernández y Godínez, 1994; Godínez-Álvarez et al., 2003).

Diversos estudios demográficos de las cactáceas han llevado a que se catalogue a la familia entera como vulnerable (Martínez-Peralta y Mandujano, 2009; Jiménez-Sierra, 2011; Zepeda-Martínez et al., 2013) debido a las fuertes perturbaciones antropogénicas. Por ejemplo, por décadas, se ha observado la recolección ilegal de diversas especies, entre las que destacan las de los géneros *Astrophytum*, *Ariocarpus* y *Turbinicarpus*. Una de las causas de la vulnerabilidad de las cactáceas es la baja supervivencia de las plántulas, por lo que los programas de restauración deberían considerar el estadío de plántulas y la transición de semilla a plántula, es decir, en la germinación (Sánchez-Mejorada, 1978; Bárcenas, 2003; Martínez-Ávalos, 2007; Hunt 2016). La germinación de las cactáceas ha sido estudiada tanto por su interés científico como por la necesidad de conservación de esta familia. Uno de los aspectos que contribuyen a la preservación de las cactáceas, entre otras plantas con especial valor de conservación, es la comprensión de los procesos que promueven la germinación de sus semillas (Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000; Anderson y MacMahon, 2001; Flores et al., 2008; Flores y Jurado, 2011).

La germinación es un proceso fundamental para las especies vegetales, y el comportamiento de todas las semillas se ve afectada por las condiciones ambientales. Entre las condiciones que más afectan a las semillas de las cactáceas se encuentran las siguientes:

Fotoblastismo

Una de las condiciones ambientales más importantes para la germinación de muchas especies es el requerimiento de luz o fotoblastismo, en el que está involucrado un pigmento fotosensible denominado fitocromo, que puede desencadenar o inhibir los procesos fisiológicos de la semilla (Orozco-Segovia, 1989; Orozco-Segovia et al., 1993).

Diferentes estudios han señalado la manera en la que la luz afecta la respuesta germinativa de las semillas (Grime et al., 1981; Rojas-Aréchiga et al., 1997; Flores et al., 2006; Flores et al., 2011). Borthwick et al. observaron desde 1952 que la luz roja (660 nm) activa el fitocromo y, por el contrario, que la roja lejana (770 nm) lo inactiva. Esta respuesta está

relacionada con factores genéticos y señales ambientales que están presentes durante el proceso de maduración de las semillas (Pons, 2000). En el caso de la familia Cactaceae, la respuesta de las semillas a las condiciones lumínicas no se conoce a fondo, pero en general se ha observado que las semillas de cactáceas globosas son fotoblásticas positivas, es decir que requieren de luz para poder germinar, mientras que las de las columnares son indiferentes, de modo que se ha planteado que hay una relación de la forma de vida con la respuesta fotoblástica (Rojas-Aréchiga et al., 1997; Barrios et al., 2020). Diferentes condiciones intrínsecas y extrínsecas de la semilla llegan a afectar su respuesta germinativa ante las condiciones lumínicas, como, por ejemplo, las fluctuaciones de temperatura, que pueden inducir la germinación en oscuridad, por lo que se podría sugerir que estas variaciones interfieren con la forma activa del fitocromo (Nobel, 1988; Orozco-Segovia, 1989; Probert, 2000; Rojas-Aréchiga et al., 2013). Rojas-Aréchiga et al. (2013) evaluaron esta respuesta germinativa de algunas especies de cactáceas considerando el tamaño de las semillas, pero no encontraron una relación entre éste y el fotoblastismo.

Muchos estudios han encontrado una estrecha relación entre la respuesta germinativa y la cantidad y la calidad de luz. Considerando a las cactáceas, Alcorn y Kurtz (1959) observaron que las exposiciones reiteradas a la luz roja tienen un efecto positivo sobre la germinación de las semillas de Carnegiea gigantea cuando se hidratan previamente durante 72 h (53% de germinación), o con una sola exposición cuando se hidratan durante 24 h (15% de germinación); mientras que en oscuridad obtuvieron sólo 1% de germinación. McDonough (1964) vió que la germinación de semillas recién colectadas de Carnegiea gigantea y Lemaireocereus thurberi, expuestas a un fotoperiodo de 8 h, alcanzaron de 90 a 100%, mientras que en la oscuridad no hubo germinación. Zimmer (1969; en Romero-Mendes, 2013) determinó que algunas especies de cactáceas germinaban en la oscuridad, mientras que otras requerían variaciones de luz para poder hacerlo. Se ha observado que en ciertas especies el requerimiento de luz se ve limitado a ciertos rangos de temperatura, y que la necesidad de luz puede estar condicionada por tratamientos pregerminativos antes de la siembra, como en el caso de Melocactus curvispinus sp. caesius, que alcanzó una germinación del 100% tras el lavado de las semillas con agua corriente, aún en oscuridad (Arias y Lemus, 1984). También se ha observado que el requerimiento de luz se pierde con el tiempo para algunas especies que habitan en otros

ambientes (Van Rooden et al., 1970). En la familia Cactaceae esta respuesta es muy variable entre las diferentes especies (Rojas-Aréchiga et al., 2013).

Respuesta a la temperatura

En particular, se cuenta con información sobre la germinación de las semillas del género *Astrophytum*, siendo las especies *myriostigma, elegans* y *ornatum* las más estudiadas (Ortega, 2004; Sánchez-Salas et al., 2006; Mendoza-Madrigal, 2007; Gelista-García, 2008; Sánchez-Salas, 2009; Sánchez-Salas et al., 2012; Muro-Pérez, 2013; Rojas-Aréchiga, 2013; Zepeda et al., 2017). Se han observado los efectos de la temperatura sobre la respuesta germinativa en algunas especies de cactáceas, por ejemplo, en semillas recién colectadas de *A. myriostigma* se ha registrado que el rango óptimo de temperatura oscila entre 15° y 25°C, mientras que temperaturas por debajo de los 10°C y por arriba de 30°C reducen considerablemente su potencial germinativo (Romero-Mendes, 2013). Por su parte, Arredondo-Gómez y Camacho-Morfín, (1995) observaron que para obtener un mayor porcentaje de germinación en cactáceas es preferible utilizar temperaturas de 25°C. Rojas-Aréchiga et al. (1998), observaron que en algunas cactáceas las fluctuaciones en la temperatura no favorecen la respuesta germinativa en comparación con temperaturas constantes, y que en especies globosas la temperatura óptima es de 25°C.

Tratamientos pregerminativos: acondicionamiento hídrico

Los tratamientos pregerminativos son procesos mediante los cuales las semillas son inducidas a un estado de metabolismo pregerminativo con el fin de incrementar la germinación y, en general, para revigorizar las semillas (Sánchez et al., 2001; Paparella et al., 2015). Existen diferentes tipos de tratamientos pregerminativos para poder superar la latencia o mecanismos de protección o reparación de las semillas. Estos procedimientos deben realizarse antes del inicio de la fase III ya que en ella ocurre la protrusión de la radícula y una vez iniciada esta fase el proceso germinativo ya no se puede detener. Las fases I y II, por el contrario, son reversibles y en ellas ocurren procesos importantes de activación del metabolismo y síntesis de proteínas (Bewley y Black, 1994; Baskin y Baskin, 2004) que se detienen bajo algunas circunstancias,

como la falta de hidratación continua. Este tratamiento involucra la manipulación de manera controlada de la humedad (hidratación y deshidratación) en las semillas antes de la siembra y por ende de la germinación de las mismas (Chong et al., 2001). El acondicionamiento hídrico (hydropriming) involucra ciclos de hidratación y deshidratación consecutivas (HD-DH) lo cual permite la absorción de humedad suficiente para poder iniciar tempranamente los eventos de la germinación sin que exista la protrusión de la radícula y prepara a las semillas para el momento en el que las condiciones ambientales y de maduración del embrión sean adecuadas para su germinación. (Hong et al., 1996; Paparella et al., 2015). Cuando estos métodos son utilizados en la agricultura y la horticultura tienen la ventaja de ser sencillos y de bajo costo, por lo que pueden contribuir fácil y económicamente a la optimización y al aumento del rendimiento de la producción de cultivos sobre todo donde puedan enfrentarse a ambientes estresantes (Sánchez et al., 2001). Se ha demostrado que el acondicionamiento hídrico mejora significativamente la germinación y el vigor de las plántulas en diferentes especies de cultivos de interés agrícola como el maíz, el arroz y la soya, entre muchas otras (Halmer, 2004; Verma et al., 2018).

El acondicionamiento hídrico también ha sido estudiado en cactáceas. Dubrovsky (1996, 1998) demostró que en el Desierto Sonorense las plántulas de Pachycereus pectenaboriginum, Ferocactus peninsulae y Stenocereus gummosus tienen una mayor supervivencia en condiciones de sequía si provienen de semillas que tuvieron acondicionamiento previo. Este autor concluyó que las semillas de los cactos presentan una "memoria hídrica" ante los cambios internos inducidos por este tipo de tratamientos pregerminativos, lo que les puede conferir resistencia ante periodos adversos al germinar más rápidamente. Contreras-Quiroz et al. (2016) evaluaron la presencia de la "memoria hídrica" en Atriplex canescens, Cucurbita foetidissima, Echinocactus platyacanthus, Ferocactus pilosus, Lepidium virginicum, Lesquerella berlandieri, Nassella tenuissima, Sartwellia mexicana, y Yucca filifera, especies del Desierto Chihuahuense, y observaron que las semillas de E. platyacanthus, F. pilosus, L. virginicum y C. foetidissima germinan más cuando son tratados con algún ciclo de acondicionamiento hídrico, pero en semillas de Y. filifera registraron mayor germinación en las control. También observaron que las semillas de C. foetidissima, L. virginicum y N. tenuissima germinaron más rápido con tres ciclos de HD-DH aunque ésta última mostró una mejor respuesta en las semillas control mientras que N. tenuissima germinó más rápido sin ningún tratamiento. Estos autores

concluyeron que la mayoría de las especies germinan más y más rápido al haberles aplicado tres ciclos consecutivos de acondicionamiento hídrico.

Se ha observado que el acondicionamiento hídrico puede reducir el tiempo de germinación en especies de cactáceas pero no incrementar el porcentaje final de germinación en comparación con las semillas no tratadas (control), como lo reportan Sánchez-Soto et al. (2005) en semillas de Mammillaria mazatlensis, Stenocereus alamonensi y S. thurberi var. thurberi. Estos autores observaron que las semillas de S. alamoensis germinan más rápido con algún ciclo de acondicionamiento hídrico pero no germinan más, pues se observó mayor germinación en las semillas control de S. thurberi var. thurberi. Santini et al. (2017) observaron el mismo efecto del acondicionamiento hídrico en semillas de Echinocereus engelmannii y Ferocactus hamatacanthus con dos años de almacenamiento, pues si bien registraron una mayor germinación en semillas de *E.engelmannii* con dos ciclos de HD-DH, las diferencias no fueron significativas. El acondicionamiento hídrico redujo el porcentaje de germinación en semillas de F. hamatacanthus y aceleró la germinación respecto a las semillas control. Otros autores como Lima y Meiado (2018) reportaron que las semillas de la leguminosa Mimosa tenuiflora, frecuente en zonas áridas y semiáridas, que pasaron por ciclos HD-DH produjeron plántulas más vigorosas y en menor tiempo, pero en contraste, la aplicación de múltiples ciclos redujo la respuesta germinativa. Por su parte, de Santana-Santos et al. (2023) observaron que la germinación de las semillas de dos poblaciones de la cactácea Xiquexique gounellei no se ven afectada después de pasar por ciclos de acondicionamiento hídrico, y concluyeron que estas semillas no adquieren tolerancia al déficit hídrico después de ser tratadas.

En los tratamientos de acondicionamiento hídrico influyen, desde luego, los requerimientos específicos de la semilla para germinar, como la impermeabilidad al agua, la disponibilidad de oxígeno y la resistencia mecánica, entre otros factores, por lo que estos tratamientos deben adecuarse a cada una de las especies de interés, ya sea para fines agrícolas, hortícolas, de manejo y restauración, o científicos, (Bewley y Black, 1994; Bewley, 1997). La gran diversidad de tamaños, formas y texturas, y las muchas variantes fisiológicas que se conocen entre las semillas refleja la complejidad de las respuestas ecológicas y de los procesos evolutivos que las subyacen (Grime, 1989; Aguiar y Sala, 1997; Suárez y Melgarejo, 2010; Bewley et al., 2013).

Antecedentes

Existen estudios sobre la germinación de Astrophytum ornatum en particular. Gelista-García (2008) realizó pruebas de germinación en condiciones de laboratorios y observó que las semillas recién colectadas de A. ornatum tienen una germinación máxima entre el día seis y el quince en condiciones de laboratorio, y que al cabo de treinta días la tasa de germinación se reduce a cero. Otros estudios (Arias, 1989; Ortega, 2004) han reportado que el establecimiento de esta misma especie ocurre bajo el nodricismo de arbustos, en huecos en las rocas o bajo plantas adultas bajo las que se agregan. Zepeda-Martínez et al. (2010) encontraron que las semillas recién colectadas de A. ornatum de más de un año de edad tienen una capacidad germinativa de más del 80% en condiciones de invernadero bajo diferentes intensidades de luz, y obtuvieron un mayor porcentaje de germinación bajo sombra, lo que está relacionado con el nodricismo que se ha reportado en esta especie (Ortega, 2004; Zepeda-Martínez, 2010, 2013) Otros estudios reportan una germinación del 56% en semillas recién colectadas Ortega (2004) y hasta alrededor del 80% (Mendoza-Madrigal, 2007; Rojas-Aréchiga et al., 2013). Posteriormente Zepeda-Martínez et al. (2013) observaron que existe un cuello de botella en la transición de semilla a plántula de A. ornatum, por lo que si bien la especie cuenta con bancos de semillas en condiciones naturales, es imprescindible crear proyectos de restauración que se enfoquen en esta transición para mantener a las poblaciones que actualmente están en declive (Sánchez-Salas et al., 2015).

III Justificación

El almacenamiento prolongado y en condiciones no óptimas puede provocar la pérdida de viabilidad de las semillas o inducir latencia secundaria, por lo que determinar la respuesta germinativa de semillas almacenadas de *Astrophytum ornatum* y evaluar el efecto del acondicionamiento hídrico sobre ella, así como la supervivencia y la tasa relativa de crecimiento en las primeras etapas de desarrollo de las plantas producidas en diferentes condiciones de germinación permitirá crear acciones para su cultivo y propagación en viveros que comercializan legalmente a esta especie.

Pese a que se han estudiado diferentes aspectos de la germinación de *A. ornatum*, no se tiene información del efecto del almacenamiento de sus semillas ni de su respuesta germinativa al acondicionamiento hídrico, por lo que, dada la importancia del almacenamiento para la producción y comercialización legal de esta especie, en este trabajo se estudian algunos aspectos de la germinación de semillas almacenadas a través de la evaluación de diferentes parámetros y el crecimiento en etapas tempranas de las plantas derivadas de la terminación con diferentes tratamientos.

IV Objetivos

General

Evaluar el efecto de la oscilación de la temperatura y del acondicionamiento hídrico como tratamiento pregerminativo en la germinación de semillas de *Astrophytum ornatum* producidas en el vivero del Jardín Botánico Regional de Cadereyta, Querétaro, que fueron almacenadas bajo condiciones subóptimas durante dos años.

Particulares

- Determinar el porcentaje final y la tasa de germinación en condiciones de luz y oscuridad a fin de evaluar si el carácter fotoblástico de las semillas se mantiene en el tiempo.
- Evaluar el efecto de la temperatura constante y alternante sobre el porcentaje final, el tiempo (*lag time*), la velocidad y la uniformidad de germinación, así como la supervivencia de las plántulas.
- Evaluar el efecto del acondicionamiento hídrico de uno y dos ciclos de hidratación/deshidratación en temperatura constante y alternante sobre el porcentaje final, *lag time*, velocidad y uniformidad de la germinación, y la supervivencia de las plántulas.
- Evaluar el efecto de las condiciones de germinación sobre la tasa relativa de crecimiento de la planta en los primeros estadios de desarrollo.

V Hipótesis

- El almacenamiento afectará la respuesta germinativa en las semillas.
- Considerando que las semillas jóvenes de *A. ornatum* han sido reportadas como fotoblásticas estrictas, es de esperarse que las semillas almacenadas también lo sean.
- Dado que la temperatura afecta a la germinación, y considerando lo reportado en gran parte de la literatura, se espera que haya una mejor respuesta germinativa en condiciones de temperatura constante.
- El acondicionamiento hídrico permitirá una mejor respuesta germinativa que se expresará en los parámetros considerados.
- Las plántulas producidas por las semillas en los diferentes tratamientos mostrarán diferencias en su desarrollo y crecimiento.

VI Método

Sitio de estudio

El Jardín Botánico Regional de Cadereyta "Ing. Manuel González de Cosío" está situado al Suroeste de la Ciudad de Cadereyta de Montes (Figura 2), perteneciente al estado de Querétaro, se localiza en 20° 41' 15.8" de latitud Norte y a 99° 48' 17.7" de longitud Oeste y a una altitud de 2046 msnm (Caballero, 2012; INEGI, 2017).

De acuerdo a las condiciones climáticas existentes en la región, la vegetación natural corresponde a un matorral xerófilo crasicaule, está compuesta por diversas especies entre las que sobresalen las cactáceas y, en las partes más elevadas, hay pequeñas partes boscosas de pinos y encinos en lo que corresponde a la Sierra Gorda. El clima es de tipo BS1 kw (w), es decir semiseco templado con lluvias en verano. La temperatura anual promedio es de 12°-19°C y la precipitación total promedio es de cerca de 550 mm al año y se concentra en el verano, que es la temporada de lluvias. Se caracteriza por un invierno seco (Sánchez, 2014).



Figura 2. Ubicación del Jardín Botánico Regional "Ingeniero Manuel González de Cosío" Cadereyta de Montes, Querétaro. Tomado y modificado de: https://bit.ly/46iLA3F [agosto 2023]

Descripción de la especie de estudio

Astrophytum ornatum (DC.) Britton y Rose 1922 es una de las especies de cactáceas nativas de nuestro país que tiene un potencial económico importante por ser muy apreciada como planta ornamental y porque puede producirse en viveros .

Sinonimia: Astrophytum ornatum strongylogonum (Backeb, 1961); Astrophytum ornatum glabrescens (F. A. C. Weber ex K. Schum. Krainz, 1965); Echinocactus ornatus glabrescens (F. A. C. Weber ex K. Schum., 1898); Astrophytum ornatum (mirbelii (Lem.) Krainz, 1965); Echinocactus mirbelii (Lem., 1838).

Esta especie es comúnmente conocida con los nombres de piojosa, biznaga algodoncillo o liendrilla (Figura 3). Presenta un crecimiento globoso cuando tiene de 15 a 25 cm de altura y posteriormente se desarrolla como columnar. Presenta un ápice hundido con lana blanca o de color amarillo; epidermis verde claro, oscuro o grisáceo, con estigmas abundantes o nulas. Presenta ocho costillas rectas o espiraladas, altas y agudas de 5 a 6 cm. Areolas elípticas de 8 mm de longitud, con lana blanca amarillenta, al final caducan, espinas radiales 6 a 10 gruesas, rígidas, erectas o algo curvas de 2 a 4 cm, espinas centrales generalmente de 1 a 2. Las flores son diurnas y nacen cercanas al ápice, infundibuliformes, de 7 a 9 cm de longitud con tépalo de borde dentado, pericarpelo globoso, con escamas lineares, acuminadas, de color castaño, tubo receptacular igualmente escamoso; segmentos exteriores del perianto lanceolados, amarillentos con la punta de color castaño, largamente acuminada; segmentos interiores del perianto espatulados, acuminados, con el margen dentado, de color amarillo canario; estambres en dos grupos; filamentos de color amarillo azufre; anteras de color amarillo cromo hasta anaranjado claro; estilo amarillento. El fruto es globoso semiseco con dehiscencia apical de 2.5 a 3 cm de longitud. Semillas naviculares de 2 mm de grosor y 3 mm de longitud, con testa negra y brillante de color negro brillante (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991; Gómez-Sánchez, 2001; Ortega, 2004).

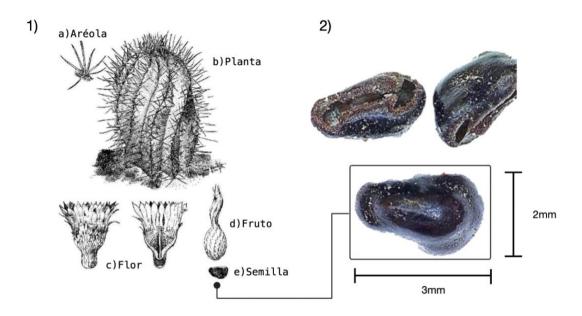


Figura 3. Astrophytum ornatum 1) Estructuras vegetativas y reproductivas; 2) semillas vistas bajo microscopio estereoscópico (4.5 X). Tomado y modificado de Sánchez (2006)

Muchas de las especies de cactáceas, sobre todo las de tipo columnar, poseen frutos carnosos y llamativos que favorecen la dispersión por animales (por ejemplo, ornitocoria o quiropterocoria) (Bregman, 1988). Si bien este tipo de dispersión es muy común en zonas áridas y semiáridas se ha visto que algunas semillas, como las del género *Astrophytum* también son dispersadas mediante el agua (hidrocoria) (Bregman, 1988; Sánchez-Salas et al., 2012). Algunas características de semillas que se dispersan por agua son embriones ligeros y pequeños, hilos prominentes, tegumentos delgados, testas permeables y forma navicular (Bregman, 1988; Casini y Andrews, 1992), lo que les confiere capacidad de flotación como lo reportan Flores et al. (2011). Se ha reportado dispersión a través de hormigas (mirmecocoria) con lo que se puede explicar la formación de un banco de semillas agrupadas (Terry et al., 2012).

Distribución y hábitat

Astrophytum ornatum es una especie termófila que habita en sitios con temperatura promedio anual que va de 18 a 20°C. Se desarrolla comúnmente en los matorrales desérticos micrófilo y

rosetófilo, además del matorral submontano, crasicaule y en ciertas formaciones del tipo del bosque tropical caducifolio o matorral espinoso (Arias, 1989; Zamudio et al., 1992).

Se considera una especie endémica de México que se encuentra en los estados de Querétaro e Hidalgo, cuya distribución se extiende en dirección Sureste-Noroeste, de forma casi paralela a la Sierra Madre Oriental, ocupando los valles y barrancas de Hidalgo, Querétaro y Guanajuato, entre los paralelos 20° 30′ 10″ y 21° 18′ 40″ de latitud Norte y los meridianos 98° 21′ 10″ y 100° 30′ 10″ de longitud Oeste, así como en zonas áridas de San Luis Potosí (Arias, 1989). Podemos encontrarla en climas secos semicálidos (BS0hw), semisecos semicálidos (BS1hw) y, con menor frecuencia, en los subtipos semisecos templados.

En la Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, se cataloga a *Astrophytum ornatum* como especie "amenazada" (A) y, de acuerdo con la Lista Roja de la UICN-2009, como Vulnerable. Esta especie está incluida en el apéndice II de la CITES (SEMARNAT, 2010).

Material biológico

Se utilizaron 700 semillas de *Astrophytum ornatum* originarias de un vivero naturaleza a cielo abierto en el Jardín Botánico "Ing. Manuel González de Cosío" en Cadereyta, Querétaro, producidas entre noviembre de 2019 y febrero de 2020. Posteriormente las semillas fueron almacenadas en bolsas de papel *glassine* en condiciones subóptimas en el Instituto de Ecología de la Universidad Nacional Autónoma de México, en la Ciudad de México, hasta febrero de 2022, fecha en la que inició el experimento que se presenta en este trabajo. No se usó criterio de exclusión para las semillas utilizadas en los ensayos de germinación cuando se sembraron, a excepción de las que presentaban algún daño evidente como rupturas o fragmentaciones.

Acondicionamiento hídrico

Curva de saturación

Para diseñar la duración de los ciclos de hidratación-deshidratación (HD-DH) del tratamiento de acondicionamiento hídrico se pesaron individualmente 50 semillas en seco para conocer el cambio del peso en función del tiempo conforme se hidrataban, sin causar daño al embrión (Jeller et al., 2003). Se introdujeron 10 de estas semillas, previamente pesadas, en 5 cajas Petri de vidrio de 100 x 15 mm, se colocaron sobre papel filtro Whatman No. 5 de 11 cm de diámetro y se añadieron 7 ml de agua a cada caja.

Para la determinación del tiempo de hidratación se registró el aumento del peso de 50 semillas en una balanza analítica *Sartorius LA 120S* en intervalos de 60 minutos, hasta que el peso permaneciera estable, siempre cuidando que no ocurriera la protrusión de la radícula, es decir antes que diera inicio la fase III de la germinación. Para definir el tiempo de deshidratación, se colocaron las semillas a temperatura ambiente sobre toallas de papel absorbente y se registró el peso nuevamente a intervalos de 60 minutos hasta alcanzar su peso seco inicial. Las semillas utilizadas se almacenaron de manera individual en bolsas de papel *glassine* para su posterior uso.

Con el fin de corroborar el tiempo de hidratación de las semillas y de hacer una prueba de viabilidad, realizamos una prueba preliminar de germinación. Se colocaron 50 semillas sin tratar en cinco cajas Petri de vidrio de 100 x 15 mm, con diez semillas por caja, se agregaron 4 ml de agua y se sellaron con papel parafilm. Las cajas fueron colocadas a temperatura ambiente y se revisaron en intervalos de dos horas hasta observar la protrusión de la radícula. Se seleccionó un punto de la curva de saturación para los ciclos de acondicionamiento hídrico correspondientes a la mitad de la fase I de la germinación (Lima y Meiado, 2018). Con lo anterior se determinó que un ciclo de HD-DH consta de 15 horas de hidratación y 5 horas de deshidratación y que las semillas eran viables y podían germinar.

Ciclos de acondicionamiento hídrico

Para determinar los efectos del acondicionamiento hídrico sobre los diferentes parámetros de la germinación se realizaron dos tratamientos, utilizando 200 semillas en cada uno, de la siguiente manera:

I. Semillas con un ciclo de acondicionamiento hídrico

- 1. Sobre papel filtro Whatman No. 4 de 9 cm de diámetro se agregaron 2 ml de agua e inmediatamente se sembraron 200 semillas distribuidas en 20 cajas Petri de vidrio de 100 x 15 mm, es decir 10 semillas por caja.
- 2. Las semillas fueron hidratadas durante 15 horas continuas a temperatura ambiente
- 3. Las semillas se deshidrataron durante cinco horas sobre toallas de papel absorbente a temperatura ambiente.

II. Semillas con dos ciclos de acondicionamiento hídrico

 Se siguieron todos los pasos descritos para el tratamiento con un ciclo y las semillas deshidratadas se colocaron nuevamente en agua para una segunda hidratación durante 15 horas y nuevamente se deshidrataron colocándolas sobre toallas de papel absorbente por 5 horas.

Respuesta a la temperatura y acondicionamiento hídrico

- Temperatura constante 25°C, temperatura óptima reportada para los cactus (Nobel, 1988; Rojas-Arechiga et al., 1998), con un fotoperiodo de 12/12 h
 - 1. Semillas sin acondicionamiento hídrico (control): se sembró un total de 100 semillas sin tratar en 20 cajas Petri de 60 x 15 mm con agar bacteriológico al 1%, en cada caja se colocaron cinco semillas (Figura 4 a).
 - 2. Semillas con un ciclo de acondicionamiento hídrico (HD-DH): se sembraron 100 semillas tratadas con un ciclo de acondicionamiento hídrico en 20 cajas Petri de

- 60 x 15 mm con agar bacteriológico al 1%; en cada caja se colocaron cinco semillas (Figura 4 bc).
- 3. Semillas con dos ciclos de acondicionamiento hídrico (HD-DH-HD-DH): se sembraron 100 semillas tratadas con dos ciclos de acondicionamiento hídrico en 20 cajas Petri (repeticiones) de 60 x 15 mm con agar bacteriológico al 1%, en cada caja se colocaron cinco semillas (Figura 4 bc).
- 4. Semillas en oscuridad: se sembraron 50 semillas sin tratar en 10 cajas Petri de 60 x 15 mm con agar bacteriológico al 1%, colocando cinco semillas por caja,; inmediatamente se cubrieron las cajas por completo con dos hojas de papel aluminio a fin de mantenerlas en completa oscuridad. Las cajas sólo fueron destapadas al final del experimento (Figura 4 d).

II. Temperatura alternante 20/30°C

Se siguió el mismo procedimiento que bajo temperatura constante, pero las cajas Petri con las semillas fueron colocadas en condiciones de temperatura alternante de 12:12 h (20-30°C), con un fotoperiodo de 12:12 h luz/oscuridad, coincidiendo la temperatura más baja con la oscuridad. El diseño experimental se resume en la Tabla 1.

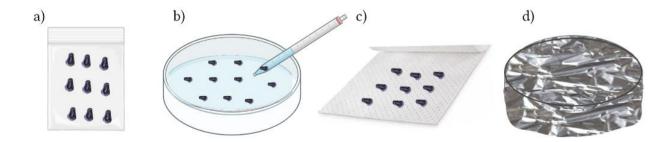


Figura 4. Semillas de *Astrophytum ornatum* a) control; ciclos de acondicionamiento hídrico b) proceso de hidratación, c) deshidratación, d) semillas en condiciones de oscuridad

Tabla 1: Resumen del diseño experimental para analizar la germinación de semillas de *Astrophytum ornatum* después de un periodo de almacenamiento de dos años

	Temperatura	
Tratamiento	constante (25° C)	alternante (20°/30° C)
Control	100 semillas	100 semillas
Acondicionamiento hídrico: un ciclo HD-DH	100 semillas	100 semillas
Acondicionamiento hídrico: dos ciclos HD-DH	100 semillas	100 semillas
Oscuridad (fotoblastismo)	50 semillas	50 semillas

Una vez sembradas las semillas de los diferentes tratamientos en las cajas de Petri, se colocaron de cinco en cinco en bolsas de polipapel y se introdujeron en cámaras de germinación que estaban programadas para cumplir con la temperatura y fotoperiodo previamente descritos (Figura 5 ab). Las semillas fueron revisadas diariamente y se cambió aleatoriamente la colocación de las cajas en las cámaras en cada revisión, a fin de evitar que las pequeñas variaciones que se pudieran presentar en diferentes partes de la cámara de germinación afectaran a los resultados.

Se consideró que una semilla había germinado en el momento en que hubo protrusión de la radícula. Las cajas con las semillas fueron retiradas de las cámaras de germinación una vez transcurridos 28 días sin que emergieran radículas nuevas, es decir, una vez que la germinación se detuvo.

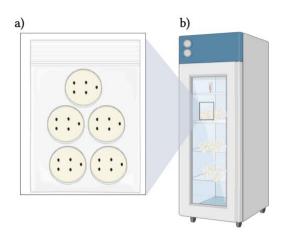


Figura 5. a) Cajas Petri en bolsas de polipapel; b) semillas en cámaras de germinación

Trasplante

Al cabo de cuatro semanas, cuando la germinación finalizó (es decir, cuando ya no se registró la protrusión de la radícula de ninguna semilla), se trasplantaron las plántulas a charolas plásticas tipo bisagra, transparentes de $14 \times 14 \times 4.5$ cm. Se utilizó como sustrato una mezcla de tierra negra y tepojal en proporción 1:1, previamente esterilizada en un horno de microondas durante intervalos de 20 minutos aplicados dos veces consecutivamente. En cada una de las 34 charolas se colocaron 150 gr de la mezcla de sustrato en proporción 1:1 previamente pesados en una balanza analítica *Sartorius Excellence* modelo *LA3200D*.

Se trasplantaron de seis a nueve plántulas (dependiendo del número disponible) en cada charola, identificadas por el tratamiento previo. Las plántulas se colocaron con separación de 5 cm entre ellas con el fin de evitar competencia y propagación de infecciones eventuales. Hubo semillas con radícula que se infectaron durante esta parte del experimento que no se trasplantaron. Las charolas plásticas cerradas se introdujeron en la cámara de germinación con temperatura constante de 25° C y fotoperíodo 12:12 h luz/oscuridad.

Una vez introducidas en la cámara de germinación, las charolas se rotaron al azar durante todo el experimento, para cambiar su posición dentro de la cámara. Se revisaron las plántulas constantemente, con el fin de asegurar que se encontraban en condiciones adecuadas (sobre todo sin patógenos), y se midió la altura y el grosor de cada planta con un vernier electrónico cada dos semanas. Además, en cada medición se registraron características

particulares como el engrosamiento de la parte superior de la planta, así como la diferenciación

de espinas y areolas.

Análisis de los resultados

Para determinar si había diferencias entre tratamientos, se analizó el porcentaje final de

germinación, tiempo de germinación (lag time), velocidad de germinación y el coeficiente de

uniformidad. Además, se obtuvo la tasa relativa de crecimiento de la altura y la cobertura, así

como la supervivencia de las plantas trasplantadas a las charolas con sustrato de suelo y tepojal.

Se utilizó el programa estadístico R Studio versión (4.1.2, R Core Team, 2022) y la paquetería

germinationmetrics (Aravind et al., 2022) para obtener un análisis descriptivo del porcentaje

final de germinación, como se resume en la Figura 6. El supuesto de normalidad se evaluó de

cada uno de los parámetros mediante la prueba de Shapiro-Wilk (1965; en Hanusz et al., 2016)

en cada caso, con el programa R Studio.

Los parámetros utilizados se analizaron de la siguiente manera:

• Porcentaje final de germinativo (PFG): este parámetro de la germinación corresponde

a la proporción de semillas que son aptas para germinar en condiciones favorables. Se

representa como el valor total de germinación y puede ser expresado como porcentaje o

proporción (ISTA, 2016). Este parámetro nos puede indicar la calidad de las semillas;

mientras mejor es la respuesta germinativa mayor es el porcentaje final de germinación

(Velázquez, 2014). Este parámetro se calculó como:

$$PFG = \frac{N_g}{N_t} \times 100$$

Donde:

 N_g = número de semillas germinadas

 N_t = número total de semillas

33

Los datos se analizaron mediante un Modelo Lineal Generalizado (GLM) teniendo como variable de respuesta la proporción de germinación en función de la temperatura (constante y alternante), los ciclos de acondicionamiento hídrico (uno y dos ciclos) y las semillas control, así como la interacción de ambos factores, con la paquetería del programa estadístico R *germinationmetrics*.

- Tiempo de germinación (lag time): es el tiempo que transcurre para que se produzca la primera germinación con la protrusión de la primera radícula (Edwards, 1932; Czabator, 1962; Goloff y Bazzaz, 1975; González-Zertuche y Orozco-Segovia, 1996). Analizamos las diferencias entre los tratamientos mediante un GLM, teniendo el inicio de la germinación o lag time como variable de respuesta y como factores la temperatura, los ciclos de acondicionamiento hídrico y la interacción de ambos factores.
- *Velocidad de germinación*: se define como la relación entre el número de semillas germinadas y un tiempo determinado (Maguire, 1962), calculado como:

$$GS = \sum_{i=1}^{k} \frac{N_i}{T_i}$$

Donde:

GS = Velocidad de germinación

 N_i = número de semillas germinadas en el intervalo i

 T_i = tiempo transcurrido desde el inicio del experimento hasta el intervalo i

En los caso en que los datos originales y transformados, evaluados mediante la prueba de Shapiro-Wilk, no presententaron una distribución normal, utilizamos una prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis (1952; en MacDonald, 2014) para evaluar si existen diferencias entre los tratamientos.

• Coeficiente de uniformidad de la germinación (CUG): describe la distribución del tiempo promedio de la germinación, es decir, si las semillas germinan de manera simultánea o qué tan cerca de una distribución normal, porque en general se asume que el tiempo para completar la germinación de un conjunto de semillas muestra una distribución normal. Mientras mayor resulte el valor, mayor será la uniformidad (Nichols y Heydecker, 1968; Bewley y Black, 1994). Calculado como:

$$CUG = \frac{\sum n_i}{\sum (\bar{T} - T)^2 n_i}$$

Donde:

CUG = Coeficiente de uniformidad de la germinación

 \overline{T} = tiempo promedio para alcanzar la germinación o resistencia a la germinación

T= número de días después de la siembra

 n_i = número de semillas el día i

Al no presentarse una distribución del tipo normal, se realizó una prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis para evaluar si existen diferencias entre los tratamientos.

 Tasa relativa de crecimiento: se define como la ganancia de biomasa a través del tiempo, y puede medirse como el aumento de la talla por unidad de tiempo (Alameda y Villar, 2009). Es un indicador del vigor, considerando las plántulas con mayor biomasa las más vigorosas. La tasa relativa de crecimiento fue calculada como:

$$TRC_{altura} = \frac{A_2 - A_1}{t_2 - t_1} \qquad TRC_{cobertura} = \frac{D_2 - D_1}{t_2 - t_1}$$

Donde: Donde:

TRC= tasa relativa de crecimiento

 D_2 = diámetro final de la plántula

 A_2 = altura final de la planta

 D_1 = diámetro inicial de la

 A_1 = altura inicial de la plántula

plántula

 t_2 = tiempo final evaluado

 t_2 = tiempo final evaluado

 t_1 = tiempo inicial evaluado

 t_1 = tiempo inicial evaluado

Se analizó la distribución de los datos mediante la prueba de Shapiro-Wilk, se realizó un análisis de varianza (ANOVA), teniendo como variable de respuesta la tasa relativa de crecimiento de la cobertura y de la altura en función del tratamiento de las semillas.

 Supervivencia: se refiere al número de individuos que se encuentran vivos en un momento determinado, mediante una estimación de la probabilidad de ocurrencia de un evento (muerte) para cada tiempo en función que cumpla o no ciertas condiciones (Kaplan-Meier, 1958; en Crawley, 2012).

Las diferencias de supervivencia entre los tratamientos se evaluaron mediante un Modelo Exponencial Paramétrico con censura debido a que no tenemos la certeza del momento exacto de la muerte de todos los individuos, además de que ésta se presentó de

manera escalonada. Utilizamos la paquetería del programa estadístico *survival* R (Therneau T, 2023) y *survminer* (Kassambara, 2021), siendo la supervivencia la variable de respuesta en función de la temperatura, los ciclos de acondicionamiento hídrico, así como la interacción de ambos factores. Las curvas de supervivencia se desarrollaron de acuerdo con el estimador de Kaplan-Meier (1958; en Crawley, 2012).

Con el fin de comparar el efecto de la luz en las plántulas y en las plantas que se desarrollan a partir de ellas se analizó la supervivencia y el crecimiento de las provenientes de las semillas que estuvieron expuestas a la luz y a la oscuridad.

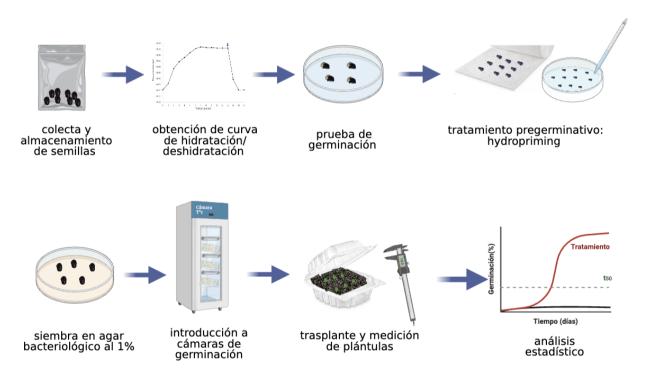


Figura 6. Resumen del diseño experimental para el análisis de germinación de semillas almacenadas de *Astrophytum ornatum* en diferentes condiciones experimentales

VII Resultados

Curva de hidratación - deshidratación de las semillas

Las fases I y II de la germinación de las semillas de *A. ornatum* se identificaron con la imbibición, que causó un incremento en el peso de la misma, seguido de la estabilización del mismo, respectivamente. La fase I concluyó al cabo de seis horas después del comienzo de la imbibición de las semillas. Se observó un rápido ascenso en el peso de la semilla desde la primera hora de hidratación, la fase II transcurrió aproximadamente de la hora seis a la 12, es decir, en seis horas. Debido a que no debía ocurrir la protrusión de la radícula, se inició el periodo de deshidratación que se alcanzó aproximadamente en tres horas, una vez transcurrido este tiempo, las semillas recuperaron el peso inicial (Figura 7).

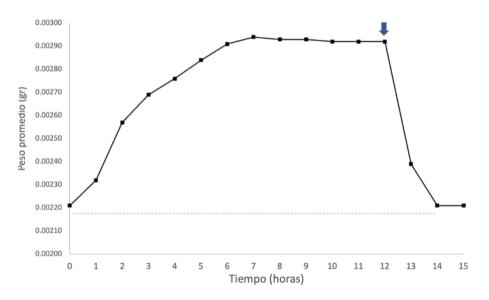


Figura 7. Curva de imbibición y deshidratación (peso promedio) de las semillas de *Astrophytum ornatum* en el tiempo. La flecha indica el comienzo de la deshidratación de las semillas hasta alcanzar su peso inicial

Fotoblastismo

El porcentaje final de germinación (24%) fue mayor pese a no existir diferencias estadísticamente significativas ($X^2 = 0.11, g. l = 1, P = 0.74$) para las semillas en condiciones de oscuridad y en temperatura constante que para las que permanecieron sin luz en temperatura alternante (18%), lo que indica que si bien no hay diferencias significativas, la germinación, en particular el porcentaje final de germinación, se ve favorecida por temperaturas constantes de 25°C aún estando en la oscuridad.

Porcentaje final de germinación

Las semillas con 1AHTA muestran un mayor porcentaje final de germinación (39%) que las tratadas con 2AHTA (33%) y las CTA (16%). Asimismo, observamos un mayor porcentaje 1AHTC (39%) que las tratadas con 2AHTC (35%) y las CTC (30%) cuando se encuentran en temperatura constante, lo que indica que las semillas presentaron una mejor respuesta germinativa cuando están en condiciones de temperatura constante y cuando son tratadas previamente con un ciclo de acondicionamiento hídrico (Figura 8 a). Sin embargo, cuando los resultados obtenidos para el porcentaje final de germinación fueron analizados mediante un GLM no mostraron un efecto significativo de la interacción de la temperatura con la proporción de las semillas que germinaron ($X^2 = 0.39, g.l = 1, P = 0.53$). Tampoco se observaron diferencias significativas en la interacción de los ciclos de acondicionamiento hídrico sobre el porcentaje final de germinación ($X^2 = 2.53, g.l = 2, P = 0.28$) ni en la interacción de la temperatura con los ciclos de acondicionamiento hídrico ($X^2 = 0.74, g.l = 2, P = 0.69$; Figura 8 b).

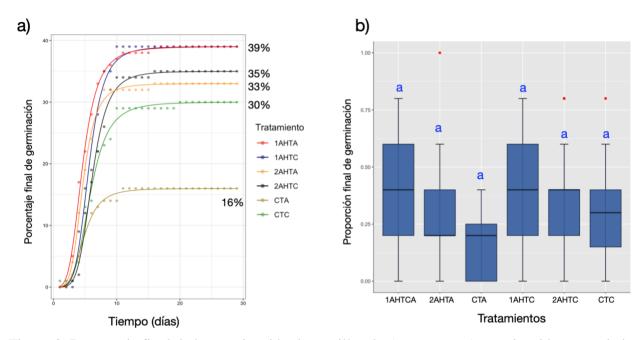


Figura 8. Porcentaje final de la germinación de semillas de *A. ornatum* a) germinación acumulada y b) caja y bigotes de las diferencias de las semillas control en temperatura constante (CTC), con un ciclo (1AHTC) y dos ciclos de acondicionamiento hídrico (2AHTC) y semillas control en temperatura alternante (CTA), con uno (1AHTA) y dos ciclos (2AHTC) de acondicionamiento hídrico (2AHTA). Las letras iguales indican que no hay diferencias significativas

Tiempo de germinación (lag time)

El parámetro del inicio de la germinación o *lag time* presentó una distribución normal, por lo que se analizó mediante un GLM. Hubo diferencias significativas (Tabla 2) entre los tratamientos ($X^2 = 15.47, g.l = 5, P = 0.009$). Al realizar la prueba *post hoc* de Tukey observamos que en las semillas que permanecieron en temperatura constante no existen diferencias significativas entre los diferentes tratamientos, lo mismo sucede entre las semillas colocadas en temperatura alternante. Por el contrario, sí se observaron diferencias significativas entre las semillas CTA respecto a las 1AHTC y 2AHTC. Las semillas CTA presentaron la germinación significativamente más temprana (3.1 días), mientras que las semillas que más tardaron en germinar fueron las 2AHTC, que no difirieron significativamente de 1AHCT.

Tabla 2.Tiempo de germinación (*lag time*) promedio de los diferentes tratamientos en semillas de *A. ornatum* CTC: control en temperatura constante; CTA: control en temperatura alternante; 1AHTC: un ciclo de acondicionamiento hídrico en temperatura constante; 1AHTA: un ciclo de acondicionamiento hídrico en temperatura alternante; 2AHTC: dos ciclos de acondicionamiento hídrico en temperatura constante y 2AHTCA: dos ciclos de acondicionamiento hídrico en temperatura alternate. Las letras diferentes indican diferencias significativas

Tratamiento de acondicionamiento hídrico	Tiempo de germinación (lag time) (días)		
CTC	3.85 ab		
1AHTC	4.95 b		
2AHTC	5.3 b		
CTA	3.1 a		
1AHTA	4.2 ab		
2AHTA	4.75 ab		

Velocidad de germinación

La velocidad de germinación en los diferentes tratamientos en los que estuvieron las semillas de *A. ornatum* se muestra en la Tabla 3. Las semillas CTA tuvieron el menor valor, mientras que las que menor velocidad mostraron fueron las 1AHTA

Tabla 3. Velocidad de germinación de las semillas de A. ornatum. CTC: control en temperatura constante; CTA: control en temperatura alternante; 1AHTC: un ciclo de acondicionamiento hídrico temperatura constante; en 1AHTA: ciclo acondicionamiento hídrico en temperatura alternante; 2AHTC: dos acondicionamiento hídrico en temperatura constante y 2AHTCA: dos ciclos de acondicionamiento hídrico en temperatura alternate. Se marca con negritas el tratamiento con la menor y la mayor velocidad de germinación

Tratamiento de acondicionamiento hídrico	Velocidad de germinación (días)		
CTC	5.65		
CTA	3.17		
1AHTC	6.71		
1AHTA	8		
2AHTC	5.56		
2AHTA	6.72		

De acuerdo a la prueba de normalidad de Shapiro-Wilk, el parámetro de velocidad de la germinación no mostró una distribución normal en los datos originales ni en los transformados, por lo que se utilizó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis. Esta prueba mostró que no hubo un efecto significativo de los ciclos de acondicionamiento hídrico sobre la velocidad de germinación ($X^2 = 1.20$, g.l = 2, P = 0.55), y que ésta tampoco se vio afectada por el régimen de temperatura ($X^2 = 0.27$, g.l = 1, P = 0.60). Pese a no existir diferencias significativas entre los tratamientos podemos observar que el aplicar algún tratamiento de acondicionamiento hídrico en condiciones térmicas alternantes no mejora la velocidad de germinación, sino que retarda la germinación. Estos resultados sólo marcan una tendencia.

Uniformidad de la germinación

Los datos transformados y los no transformados de la uniformidad de la germinación no presentaron una distribución normal, de acuerdo a la prueba de Shapiro-Wilk, por lo que se realizó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis. Esta prueba mostró que no existe un efecto significativo de los ciclos de acondicionamiento hídrico ($X^2 = 2.81$, g.l = 5, P = 0.36), ni de la temperatura sobre la uniformidad de la germinación (Figura 9) ($X^2 = 0.45$, g.l = 1, P = 0.50).

En general, observamos una germinación más uniforme en aquellas plantas provenientes de semillas tratadas con 2AHTA, mientras que en condiciones de temperatura constante existe una mejor respuesta en aquellas tratadas con 1AHTC (Tabla 4). A pesar de esta tendencia, las diferencias no son significativas.

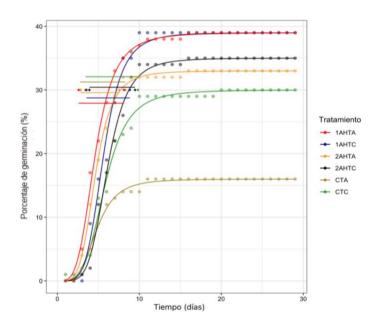


Figura 9. Curva de la germinación acumulada de semillas de *Astrophytum ornatum* donde se muestra la uniformidad (líneas horizontales)

Tabla 4. Uniformidad de la germinación de las semillas en los diferentes tratamientos. CTC: control en temperatura constante; CTA: control en temperatura alternante; 1AHTC: un ciclo de acondicionamiento hídrico en temperatura constante; 1AHTA: un ciclo de acondicionamiento hídrico en temperatura alternante; 2AHTC: dos ciclos de acondicionamiento hídrico en temperatura constante y 2AHTCA: dos ciclos de acondicionamiento hídrico en temperatura alternate. Se marca con negritas el tratamiento más uniforme. No hay diferencias significativas

Tratamiento de acondicionamiento hídrico	Coeficiente de uniformidad de la germinación (CUG)		
CTC	0.97		
CTA	1.39 1.33		
1AHTC			
1AHTA	0.86		
2AHTC	0.43		
2AHTA	1.85		

Tasa relativa de crecimiento

Los resultados de la tasa relativa de crecimiento presentaron una distribución normal identificada mediante la prueba de Shapiro-Wilk. La altura y la cobertura de las plantas se analizaron mediante un ANOVA. La altura de las plántulas presentó diferencias marginalmente significativas ($F_{(5,79)} = 0.22$, P = 0.07; Figura 10 a). La prueba *pos hoc* de Tukey (Tabla 5) muestra que estas diferencias se presentan entre las plantas provenientes de semillas con 1AHTC y 1AHTA, y las plantas que germinaron en temperatura constante (P = 0.03), que son más altas que aquellas que permanecieron en temperatura alternante. En el caso de la cobertura de las plantas (Figura 10 b) igualmente observamos diferencias significativas ($F_{(5,79)} = 0.22$, P = 0.006) entre aquellas provenientes de semillas 1AHTC, 1AHTA y CTC. La prueba *post hoc* de Tukey (Tabla 5) mostró que las plantas provenientes de las semillas tratadas con 1AHTC presentan la mayor cobertura respecto a las plantas provenientes de semillas con 1AHTA (P = 0.005). Las semillas tratadas con 1AHTA tuvieron la tasa de crecimiento de la

cobertura más alta y difieren significativamente de las semillas CTC (P = 0.04). Las plántulas provenientes de semillas tratadas con 1AHTC fueron las más grandes.

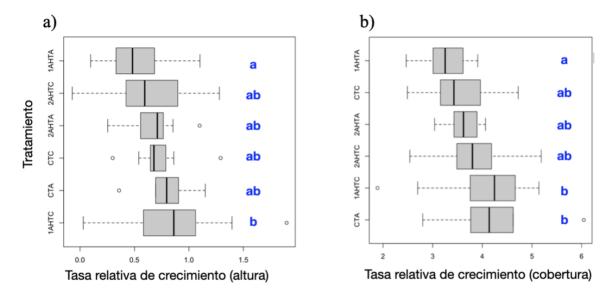


Figura 10. Diagrama de caja y bigotes de la tasa relativa de crecimiento de a) altura y b) cobertura de las plántulas tras un periodo de cien días. Las letras distintas indican diferencias significativas

Tabla 5. Prueba *post hoc* de Tukey para la tasa relativa de crecimiento de las plántulas provenientes de las semillas en los diferentes tratamientos: CTC: control en temperatura constante; CTA: control en temperatura alternante; 1AHTC: un ciclo de acondicionamiento hídrico en temperatura constante; 1AHTA: un ciclo de acondicionamiento hídrico en temperatura alternante; 2AHTC: dos ciclos de acondicionamiento hídrico en temperatura constante y 2AHTCA: dos ciclos de acondicionamiento hídrico en temperatura alternate. Las diferencias significativas se indican con (*)

Tratamiento		P de la altura	P de la cobertura	
CTC	СТА	0.99	0.38	
CTC	1AHTC	0.92	0.39	
CTC	1AHTA	0.58	0.04*	
CTC	2AHTC	0.99	0.94	
CTC	2AHTA	0.99	0.99	
CTA	1AHTC	0.99	0.98	
CTA	1AHTA	0.61	0.85	
CTA	2AHTC	0.98	0.75	
CTA	2AHTA	0.99	0.50	
1AHTC	1AHTA	0.03*	0.005*	
1AHTC	2AHTC	0.54	0.89	
1AHTC	2AHTA	0.74	0.58	
1AHTA	2AHTC	0.79	0.17	
1AHTA	2AHTA	0.81	0.70	
2AHTC	2AHTA	0.99	0.99	

Supervivencia de las plantas

Análisis de semillas en condiciones de luz y oscuridad

Los resultados obtenidos para la supervivencia se analizaron mediante un modelo exponencial paramétrico con censura debido a que las plantas murieron a un ritmo exponencial y no se sabe el momento exacto de su muerte. Se dio seguimiento a un total de 21 semillas germinadas en oscuridad de las 100 sembradas al inicio.

No hubo un efecto de los ciclos de acondicionamiento hídrico sobre la supervivencia de las plantas independientemente de la temperatura a la cual estuvieron expuestas ($X^2 = 5.37, g.l = 3, P = 0.15$; Figura 11 a), aunque las plántulas producidas por semillas tratadas con un ciclo de acondicionamiento hídrico presentaron una mayor supervivencia (68.85%), seguida de las control y dos ciclos de acondicionamiento hídrico (59.26% y 53.84% respectivamente), mientras que las producidas por semillas que permanecieron en oscuridad total presentaron el menor porcentaje de supervivencia (25%).

La temperatura fue el único factor donde se observan diferencias significativas de la supervivencia de las plántulas, tanto en aquellas producidas por las semillas que permanecieron en luz como las que estuvieron en oscuridad ($X^2 = 8.35, g.l = 3, P = 0.04$). Las plantas provenientes de semillas que permanecieron en temperatura constante sobrevivieron más (67.07%) que las que permanecieron en temperatura alternante (54.55 %) (Figura 11 b). La condición lumínica (Figura 11 c), es decir, la ausencia o presencia de luz, influyó sobre la supervivencia y se presentaron diferencias marginalmente significativas ($X^2 = 3.08, g.l = 1, P = 0.07$), existiendo una mayor supervivencia en aquellas producidas por semillas que permanecieron en luz (63.6%) respecto a las que permanecieron en oscuridad total (25%). La interacción de la temperatura con la condición lumínica no presenta diferencias significativas ($X^2 = 8.35, g.l = 7, P = 0.3$).

No se observaron diferencias significativas al comparar cada uno de los tratamientos en ambas condiciones térmicas ($X^2 = 2.01$, g.l = 3, P = 0.57; Figura 11 d), aunque hubo un mayor porcentaje final de supervivencia en aquellas provenientes de las semillas con 1AHTC (71.88%) mientras que las FTC sobrevivieron menos (40%). Tampoco encontramos diferencias significativas en aquellas expuestas a condiciones térmicas alternantes ($X^2 = 1.01$).

5.84, g. l = 3, P = 0.12; Figura 11 e) pero nuevamente aquellas tratadas con un ciclo de acondicionamiento hídrico sobrevivieron más (65%), mientras que las FTA no sobrevivieron hasta el final de las mediciones. Al cabo de 100 días obtuvimos una supervivencia general (sin diferenciar entre tratamientos) promedio del 49.32%.

Tabla 6. Supervivencia de las plántulas *de A. ornatum* producidas por semillas en diferentes tratamientos. CTC: control en temperatura constante; CTA: control en temperatura alternante; 1AHTC: un ciclo de acondicionamiento hídrico en temperatura constante; 1AHTA: un ciclo de acondicionamiento hídrico en temperatura alternante; 2AHTC: dos ciclos de acondicionamiento hídrico en temperatura constante y 2AHTCA: dos ciclos de acondicionamiento hídrico en temperatura alternate; FTC: oscuridad en temperatura constante y FTA: oscuridad en temperatura alternante. a) semillas con luz, b) semillas en oscuridad. Se marca con negritas el mayor y el menor porcentaje de supervivencia

	Tratamiento	# plántulas inicial	# plántulas final	Supervivencia (%)		
a)	CTC	16	11	68.75		
	1AHTC	32	23	71.88		
	2AHTC	29	17	58.62		
	СТА	11	5	45.45		
	1AHTA	29	18	62.07		
	2АНТА	23	11	47.82		
b)	FTC	5	2	40		
	FTA	3	0	0		

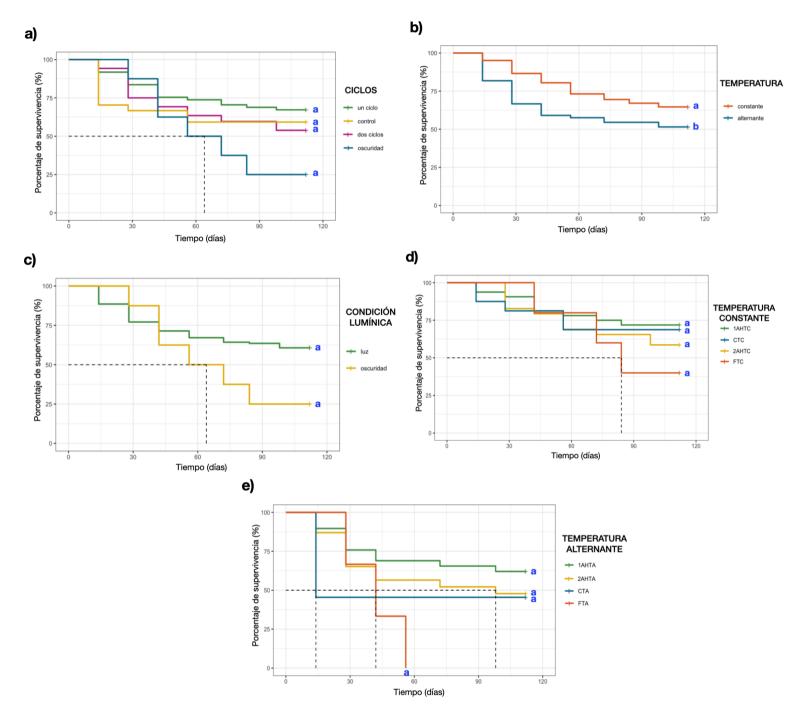


Figura 11. Prueba de Kaplan-Meier para la supervivencia de plantas producidas por semillas de *A. ornatum* en condiciones de luz y oscuridad: a) ciclos de acondicionamiento hídrico, b) temperatura, c) condición lumínica, d) temperatura constante y e) temperatura alternante. Las letras distintas indican diferencias significativas

Supervivencia de plántulas producidas por semillas acondicionadas en condiciones de luz

Para analizar la supervivencia de las plántulas, trabajamos con las producidas por las 192 semillas que germinaron en luz. Aquellas plántulas producidas por semillas tratadas con un ciclo de acondicionamiento hídrico, independientemente de la temperatura a la que estuvieron expuestas en las cámaras de germinación, presentaron una mayor supervivencia (68.85%), seguidas por las tratadas con dos ciclos de acondicionamiento hídrico y por las control (59.61% y 59.26%, respectivamente). Sin embargo, no hubo un efecto significativo de los ciclos de acondicionamiento hídrico en la supervivencia de las plántulas ($X^2 = 2.29$, g.l = 2, P = 0.32; Figura 12 a). La temperatura produjo diferencias marginalmente significativas en la supervivencia de las plántulas ($X^2 = 3.21$, g.l = 1, P = 0.07). Los individuos producidos por las semillas que permanecieron en temperatura constante sobrevivieron más (68.83%) que los de temperatura alternante (57.14%) (Figura 12 b). La interacción entre la temperatura y los ciclos de acondicionamiento hídrico no tuvo efectos significativos ($X^2 = 6.61$, y.l = 5, P = 0.25).

Al comparar cada uno de los tratamientos en ambas condiciones térmicas se obtuvieron diferencias marginalmente significativas ($X^2 = 3.21$, g.l = 1, P = 0.07), y en aquellas que permanecieron en temperatura alternante no hubo diferencias significativas ($X^2 = 2.31$, g.l = 2, P = 0.31; Figura 12 c). Aquellas plántulas producidas por semillas tratadas con 1AHTA sobrevivieron más (65.62%), respecto a las provenientes de CTA (45.45%). Tampoco encontramos diferencias significativas entre aquellas semillas que estuvieron en condiciones térmicas constante ($X^2 = 1.08$, g.l = 2, P = 0.58; Figura 12 d) y, nuevamente, las 1AHTC sobrevivieron más (71.88%), mientras que aquellas tratadas con 2AHTC presentaron el menor porcentaje de supervivencia (65.52%). Al cabo de 100 días obtuvimos una supervivencia general (sin diferenciar entre tratamientos) promedio del 60.11%.

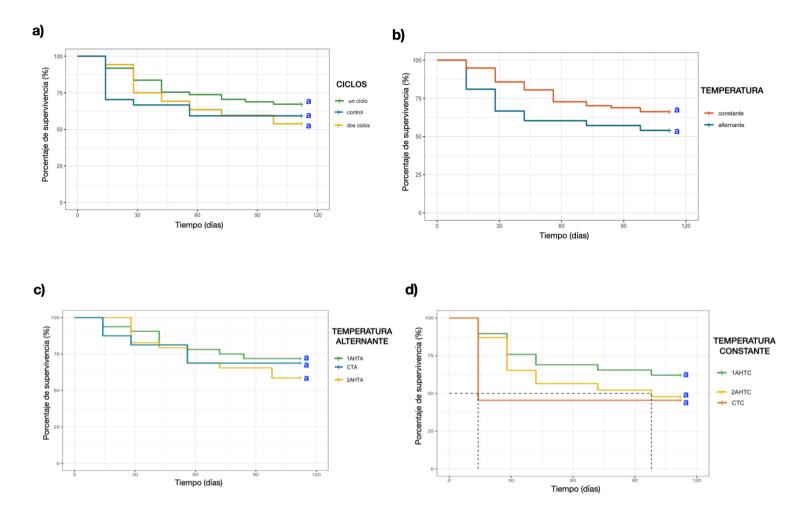


Figura 12. Prueba de Kaplan-Meier para la supervivencia de plantas producidas por semillas de *A. ornatum* en condiciones de luz a) ciclos de acondicionamiento hídrico, b) temperatura, c) semillas en temperatura constante y d) alternate. No hay diferencias significativas

Tabla 7. Resumen de los parámetros de germinación: porcentaje final de germinación (%), *lag time* (días), velocidad de germinación (días), coeficiente de uniformididad; y de las plantas: tasa relativa de crecimiento (mm/semana) y supervivencia (%) de semillas de *A. ornatum* con diferentes tratamientos: CTC: control en temperatura constante; CTA: control en temperatura alternante; 1AHTC: un ciclo de acondicionamiento hídrico en temperatura constante; 1AHTA: un ciclo de acondicionamiento hídrico en temperatura alternante; 2AHTC: dos ciclos de acondicionamiento hídrico en temperatura constante; 2AHTCA: dos ciclos de acondicionamiento hídrico en temperatura alternante; FTC: fotoblásticas en temperatura constante y FTA: fotoblásticas en temperatura alternante

	Parámetros de la Germinación						
Tratamiento germinación germinación	Tiempo de germinación (<i>lag</i>	Velocidad de	Coeficiente de uniformidad	Tasa relativa de crecimiento (mm/semana)		Supervivencia	
	0	n_{m_0}	germinación (días)	de la germinación (CUG)	Altura	Cobertura	(%)
CTC	30	3.85	5.65	0.97	0.72	3.56	68.75
СТА	16	3.1	3.16	1.39	0.78	4.27	45.45
1AHTC	39	4.95	6.71	1.33	0.84	4.04	71.88
1АНТА	39	4.2	8	0.86	0.51	3.26	62.07
2AHTC	35	5.3	5.56	0.43	0.66	3.81	58.62
2AHTA	33	4.75	6.72	1.85	0.67	3.63	47.82
FTC	12						40
FTA	9						0

VIII Discusión

1. Fotoblastismo

Las semillas almacenadas de *A. ornatum* colocadas en condiciones de oscuridad en ambas condiciones térmicas en oscuridad no mostraron diferencias significativas, aunque hubo una mayor germinación en temperatura constante que alternante, lo que coincide con lo reportado por Arredondo-Gómez y Camacho-Morfín (1995), Rojas-Aréchiga et al. (1998) y Zepeda et al. (2017), quienes identificaron que existe una mejor respuesta germinativa en varias especies de cactáceas cuando se encuentran en condiciones térmicas constantes. Sin embargo este resultado se contradice con lo que reportan Rojas-Aréchiga et al. (2013), pues ellos clasifican específacmente a las semillas de *A. ornatum* como fotoblástica positiva estrictas, al igual que a *A. myriostigma, A. asterias, A. capricorne*, como es el caso de otras cactáceas (Beristain-Manterola, 1997; Hernández-Aguilar y Collazo-Ortega, 2007; Salas-Cruz et al., 2011; Rojas-Aréchiga et al., 2013).

El requerimiento de luz para la germinación es importante, y el fotoblastismo positivo es una de las características morfológicas y fisiológicas que podrían favorecer la formación de un banco de semillas en el suelo (Van Rooden et al., 1970; Bowers, 2000; Rojas-Aréchiga y Batis, 2001). El fotoblastismo ha sido interpretado como un mecanismo que permite que las semillas germinen cuando las condiciones lumínicas son adecuadas para el desarrollo de las plantas, es decir, como una forma de asegurar que la germinación se dé en un sitio adecuado en el que es posible el desarrollo de las partes aéreas, que incluso podrán atravesar el sustrato en el que la semilla germinó (Rojas-Aréchiga y Mandujano, 2013). Sin embargo, cabe mencionar que muchas especies no fotoblásticas también se establecen y coexisten con las que sí lo son, por lo que el fotoblastismo puede representar ventajas pero no ser un mecanismo exclusivo de las especies que habitan estos ambientes (Rojas-Aréchiga et al., 1997, 1998; Flores et al., 2011; Rojas-Aréchiga et al., 2013).

Se ha observado que en algunas especies el requerimiento de luz es limitado en ciertos rangos de temperatura, y que la necesidad de luz puede estar condicionada por tratamientos pregerminativos antes de la siembra, como en el caso de *Melocactus curvispinus* ssp. *caesius*, que alcanzó una germinación del 100% tras el lavado de las semillas con agua corriente, aún en

oscuridad (Arias y Lemus, 1984). También se ha observado que el requerimiento de luz se pierde con el tiempo para algunas especies que habitan en otros ambientes (Van Rooden et al., 1970) y dentro de la familia Cactaceae esta respuesta es muy variable (Rojas-Aréchiga et al., 2013).

Aunque este aspecto requiere de investigaciones posteriores que involucren más semillas, más tiempos de almacenamiento y también a semillas almacenadas en condiciones de campo, nuestros resultados indican que los requerimientos de luz para la germinación pueden reducirse con el paso del tiempo para la especie de nuestro estudio.

2. Porcentaje final de germinación

Los porcentajes finales de germinación observados en este trabajo para las semillas que no recibieron tratamientos pregerminativos coinciden con la tendencia a una baja respuesta de germinación encontrado en otros trabajos. Ortega (2004) reporta que la germinación de semillas recién colectadas de A. ornatum sólo alcanza 56%, y Zepeda et al. (2017) reportan 56% de germinación para semillas en condiciones naturales colocadas junto a plantas nodrizas. Por su parte, Sánchez-Salas (2009) reportó un máximo de 30% en condiciones controladas y con diferentes sustratos, y en estudios posteriores Sánchez-Salas et al. (2012) obtuvieron porcentajes de germinación menores al 30% en semillas de A. ornatum recién colectadas. Gelista-García (2008) obtuvo sólo un 22% de germinación en condiciones de invernadero mientras que Muro-Perez et al. (2013) observaron que en condiciones naturales, las semillas agrupadas de A. capricorne, A. myriostigma y A. ornatum presentan menores porcentajes de germinación que las que se encuentran aisladas unas de otras. En el caso particular de las semillas de A. ornatum, estos autores reportaron una germinación menor al 8% cuando las semillas se encuentran aisladas y sólo de 2% cuando estaban agrupadas. En contraste, diversos autores han observado porcentajes mayores al 50% en semillas de A. ornatum, por ejemplo Mendoza-Madrigal (2007) reporta alrededor de 80% de germinación en diferentes sustratos pero tras la escarificación química con ácido sulfúrico. Por su parte, Rojas Aréchiga et al. (2013) observaron una germinación de 81% en semillas recién colectadas que no recibieron tratamiento alguno. Los porcentajes de germinación reportados en la literatura son, como puede verse, muy

variados. El porcentaje final de germinación de las semillas control utilizadas en este trabajo coincide con los porcentajes bajos reportados por diversos autores, y también concuerda con que se ven favorecidas por temperaturas constantes más que por las alternantes, como lo reportan Arredondo-Gómez y Camacho-Morfín (1995) y Rojas-Aréchiga et al. (1998).

Cabe señalar que si bien el almacenamiento prolongado puede afectar a la capacidad de germinación de las semillas (Ríos-García et al., 2018; Colville y Pritchard, 2019; Rehmani et al., 2023), los porcentajes observados en las semillas control no difieren mucho de los reportados para semillas recién colectadas por algunos autores mencionados con anterioridad, aunque sí son notablemente menores a lo reportado por Mendoza-Madrigal (2007) y Rojas-Aréchiga et al. (2013). Ante la discrepancia de resultados de diferentes trabajos, éste incluído, será necesario indagar sobre las respuestas fisiológicas que subyacen a las diferentes respuestas germinativas.

El tratamiento pregerminativo no tuvo efectos significativos en el porcentaje final de germinación de las semillas de *A. ornatum* utilizadas en este trabajo. Existe información sobre los efectos del acondicionamiento hídrico en diferentes cactáceas (Sánchez-Soto et al., 2005; Contreras-Quiroz et al., 2016; Santini et al., 2017; Lima y Miado, 2018; de Santana-Santos et al., 2023) y en ésta en particular (Sanchez-Salas, 2009), pero no se contaba con información al respecto para las semillas almacenadas. Nuestros resultados coinciden con lo reportado por Contreras-Quiroz et al. (2016) quienes observaron que la mayoría de las nueve especies del Desierto Chihuahuense que consideraron germinaron más cuando fueron tratadas con uno o más ciclos de acondicionamiento hídrico. En lo que al porcentaje final de germinación se refiere, esto contrasta con lo que encontraron Santini et al. (2017) para *Echinocereus engelmannii* y *Ferocactus hamatacanthus*, Lima y Miado (2018) para *Mimosa tenuiflora* y de Santana-Santos et al. (2023) para *Xiquexique gounellei*, quienes concluyeron que en las semillas tratadas se puede reducir el tiempo de germinación pero no aumentar el porcentaje final de germinación.

A pesar de que los resultados obtenidos con las semillas almacenadas de *A. ornatum* en este trabajo no son significativos, sí se observa una tendencia a que haya un mayor porcentaje final de germinación en las semillas almacenadas que fueron tratadas con un ciclo de hidratación/deshidratación a temperatura constante. Dado que este tipo de tratamiento

pregerminativo es fácilmente realizable y de costo muy bajo, quienes están cultivando esta especie para su comercialización legal podrían utilizarlo para incrementar la producción de plantas, pues es probable que haya respuestas diferentes en distintas cohortes y que esta tendencia llegue a ser significativa en alguna de ellas.

3. Tiempo de germinación (Lag time)

En el caso de las semillas de *A. ornatum* estudiadas en este trabajo, el inicio de la germinación fue el único parámetro que mostró diferencias significativas, siendo las CTA las primeras en germinar, es decir, las que tienen menor tiempo de germinación, y difieren de las 1AHTC y 2AHTC. El comportamiento de las semillas control en temperatura alternante contradice que la temperatura constante es más favorable para la germinación de las cactáceas, como lo indican Arredondo-Gómez y Camacho-Morfín (1995) y Rojas-Aréchiga et al. (1998). Dados los efectos del almacenamiento, que pueden influir sobre la diferenciación y el desarrollo (Rojas-Aréchiga y Mandujano, 2013; Rehmani et al., 2023), se requiere de estudios sobre los efectos de la temperatura en la germinación de semillas de diferentes edades para poder llegar a conclusiones definitivas, pero hay que recordar que en condiciones naturales las semillas de *A. ornatum* están expuestas a variaciones considerables de temperatura a lo largo del día (Rojas-Aréchiga et al., 1997) y también durante el año.

El tiempo de germinación es muy relevante para el establecimiento y el reclutamiento de nuevos individuos en una población, pues influye muy importantemente en las probabilidades de supervivencia de las plántulas y de los individuos jóvenes. Múltiples estudios resaltan la importancia de una germinación temprana (por ejemplo, Simon, 1984; Weitbrecht et al., 2011), mientras que otros reconocen ventajas en una germinación tardía (Fenner y Thompson, 2005; Gioria et al., 2018) o bien distribuida en el tiempo (Lamont et al., 1991; Mertínez-Berdeja et al., 2015; ten Brink et al., 2020). Los procesos de germinación que se pueden ver afectados por el almacenamiento y por la edad de las semillas son variados y difíciles de identificar, pero la reducción del tiempo de germinación se ha observado en procesos de acondicionamiento de las semillas de diferentes especies (Sánchez-Soto et al., 2005; Rojas-Aréchiga y Mandujano, 2013; Contreras-Quiroz et al., 2016; Santini et al., 2017;

Lima y Miado, 2018; Martínez-Villegas, 2021; de Santana-Santos et al., 2023). Si a consecuencia del tratamiento pregerminativo las semillas ya se encuentran en Fase II y pueden germinar más rápido, las oportunidades de supervivencia y establecimiento pueden aumentar porque serán las primeras en tener acceso a los recursos necesarios. Sin embargo, también se corre el riesgo de sufrir riesgos como una mayor depredación en sitios con climas muy estacionales, pues ofrecen alimento a los herbívoros justamente cuanto éste es más escaso.

En el vivero de Cadereyta, donde el interés es la producción de plantas con fines comerciales, hay una ventaja evidente en la germinación más rápida de las semillas, pues acorta el tiempo de producción de plantas para la venta legal de *A. ornatum*. Si para los productores la rápida germinación es más importante que un número mayor de semillas germinadas, no es recomendable aplicar tratamientos de acondicionamiento hídrico, al menos para semillas que ya llevan un tiempo almacenadas, pues causan un incremento significativo en el tiempo de germinación.

4. Velocidad de germinación

En algunas especies, como *Ferocactus peninsulae* (Rojas-Aréchiga y García-Morales, 2022), el almacenamiento incrementa la velocidad de germinación, que en esa especie fue baja durante los primeros tres meses pero incrementó después de 10 meses de almacenamiento. También puede darse el caso de que la velocidad de germinación se reduzca tras el almacenamiento, es decir, que las semillas tarden más tiempo en alcanzar porcentajes determinados de germinación, lo que se ha observado tanto en condiciones naturales (bancos de semillas) como cuando las semillas se almacenan en condiciones controladas o semicontroladas (Hong et al., 1996; Jeller et al., 2003; Rehmani et al., 2023).

En este trabajo no se observaron diferencias significativas en la velocidad de germinación entre los diferentes tratamientos. Las semillas que mostraron la mayor velocidad de germinación fueron las CTA, que a su vez tuvieron el porcentaje final de germinación más bajo. El acondicionamiento de las semillas puede aumentar la velocidad de germinación al ampliar su tolerancia a los factores de estrés del ambiente, como lo demostraron Moreno Curtidor et al. (2017) para *Chenopidium quinoa* y *Amaranthus caudatum*, dos especies que

crecen en un suelo muy salino. También se ha observado esta respuesta en muchas especies agrícolas en las que, de hecho, se aplican tratamientos de acondicionamiento hídrico para optimizar su germinación (Halmer, 2004). Por su parte, Gairola et al. (2019) reportan, en un estudio sobre ocho especies halófitas de zonas áridas cuyas semillas fueron almacenadas tres años, que no hubo diferencias en la velocidad de germinación entre las semillas recién colectadas y las almacenadas. El almacenamiento natural en bancos de semillas de suelo o aéreos y el controlado pueden tener efectos que varíen entre las condiciones, entre especies y en el tiempo afectando el tiempo en el que las semillas alcanzan un cierto porcentaje de germinación, es decir, en la velocidad de ésta. Como en los otros parámetros, sobre la velocidad de germinación se tienen evidencias de efectos positivos y negativos del almacenamiento (Gairola et al., 2019) y del acondicionamiento hídrico (Contreras-Quiroz et al., 2016), por lo que es imposible hacer una generalización válida. En el presente trabajo, aun cuando las diferencias no fueron significativas, encontramos una tendencia a un efecto negativo de los tratamientos pre-germinativos en la velocidad de germinación de las semillas almacenadas de A. ornatum. La germinación más retardada fue la de 1AHTA, lo que sugiere que si lo que se busca es una germinación rápida de las semillas no se deben usar tratamientos de acondicionamiento hídrico.

5. Coeficiente de uniformidad

El acondicionamiento hídrico no generó una germinación uniforme en las semillas utilizadas en este estudio, pues las semillas control y las tratadas mostraron valores que no difieren significativamente. Aún así, es importante notar que las semillas tratadas tienden a tener una germinación más uniforme que las control. Esto concuerda con lo reportado por Bautista-Alvarado (2007), que observó que las semillas de *Neobuxbaumia tetetzo*, *Echinocactus platyacanthus y Myrtillocactus geometrizans* presentan una mejor respuesta al ser tratdas con un ciclo de acondicionamiento hídrico, mientras que *Mammillaria lanata* la obtuvo con dos ciclos (Bautista-Alvarado, 2007). Aunque se ha visto que esta respuesta es muy variada en condiciones naturales como lo observaron Lima y Meiado (2018), que reportaron que la uniformidad no se ve influida por uno o múltiples eventos de HD-DH en semillas de *Mimosa tenuiflora* (Leguminosae) en una zona árida.

En especies de la familia Cactaceae, como se puede ver, los tratamientos pregerminativos pueden tener diversos efectos sobre la uniformidad en condiciones de laboratorio, sin embargo, la falta de uniformidad en condiciones naturales implica respuestas asincrónicas en la germinación y el establecimiento, que distribuyen el riesgo en el tiempo y en el espacio, permitiendo que cada semilla responda a las condiciones microambientales en las que se encuentra después de la dispersión (ten Brink, 2020).

Las estrategias de germinación asincrónica y poco uniforme son importantes en especies que se encuentran en ambientes cambiantes e impredecibles como las zonas áridas y semiáridas, ya que una germinación discontinua podría aumentar la posibilidad de que las semillas sean hidratadas cuando hay una suficiente cantidad de agua disponible, y luego logren germinar cuando las condiciones microambientales sean idóneas, aumentando la probabilidad de un establecimiento exitoso y contribuyendo a la adecuación de las poblaciones de las que forman parte. En este tipo de ambientes, una germinación uniforme podría ser desfavorable para el establecimiento al no distribuir el riego en el tiempo (Gutterman, 1993, 1994; ten Brink 2020).

6. Tasa relativa de crecimiento

El acondicionamiento hídrico se eligió para tratar las semillas almacenadas de *A. ornatum* dado que, con poco esfuerzo y a un muy bajo costo, puede hacerla más uniforme y generar plántulas más vigorosas acelerar la germinación ya que promueven la activación metabólica y los mecanismos enzimáticos que reparan las membranas, así como la activación de los sistemas antioxidantes (Bewley, 1994; McDonald, 2014), lo que es esencial para la germinación y el adecuados desarrollo de plántulas y, consecuentemente, aporta ventajas ecológicas a las semillas que han "adelantado" los procesos germinativos, lo que resulta benéfico para quienes cultivan estas plantas en viveros con fines de comercio legal (Sánchez et al., 2001; Paparella et al., 2015).

Tras el establecimiento, las plantas utilizan los recursos disponibles para su prevalencia en la población de la que son parte. La baja disponibilidad de recursos hace que disminuya la absorción de nutrientes, lo cual repercute en la tasa de crecimiento, por lo que se producen plántulas más pequeñas con tasas menores de crecimiento, y con sistemas radiculares con mayor

biomasa que la biomasa aérea de las plantas (Thompson y Grime, 1979; Chapin, 1980). Nuestros resultados muestran que el empleo de ciclos de hidratación y deshidratación previos a la germinación tuvieron efectos positivos en las plántulas y los juveniles en las primeras etapas de desarrollo, pues las semillas 1AHTC produjeron individuos más grandes. Las plantas provenientes de semillas que germinaron en oscuridad presentaron etiolación, es decir, fueron alargadas pero con una cobertura muy pequeña. Este resultado denota que las condiciones de germinación influyen en el crecimiento y desarrollo de las plantas aún cuando éstas se encuentren ya en ambientes adecuados, con suficiente luz, agua y nutrientes. Aunque no podemos generalizar dada la variación en las respuestas de las cactáceas y que estas plantas estuvieron en condiciones experimentales controladas, podría resultar ventajoso usar el acondicionamiento hídrico como método pregerminativo en espacios como el vivero de Cadereyta a fin de obtener plántulas y juveniles más vigorosos en menos tiempo.

7. Supervivencia

Nuestros resultados indican que el acondicionamiento hídrico en las semillas almacenadas de *A. ornatum* pueden hacer que las posibilidades de supervivencia de las plántulas y de los juveniles aún muy pequeños aumenten, ya que pese a que no hubo diferencias significativas sí observamos una tendencia a que aquellas plantas producidas por semillas tratadas con un ciclo de acondicionamiento hídrico tengan un mayor porcentaje de supervivencia en ambas condiciones térmicas. Por el contrario, se observa una clara diferencia en la supervivencia entre ambas condiciones térmicas, y podemos concluir que la temperatura constante no solo produce individuos más altos y grandes, sino que también sobreviven más. Del mismo modo, entre las plantas que provienen de semillas que germinaron en oscuridad sólo sobrevivieron aquellas que permanecieron en temperatura constante, mientras que ninguna lo hizo en alternante, lo cual coincide con lo reportado por Nobel (1988) y Rojas-Arechiga et al. (1998), que afirman que la temperatura constante resulta benéfica tanto para la germinación como para el desarrollo y el crecimiento de las plantas.

Tras el establecimiento, las plantas utilizan los recursos disponibles para su prevalencia en la población de la que son parte. La baja disponibilidad de recursos hace que disminuya la absorción de nutrientes, lo cual repercute en la tasa de crecimiento, por lo que se producen plántulas más pequeñas con tasas menores de crecimiento, y con sistemas radiculares con mayor biomasa que la biomasa aérea de las plantas (Thompson y Grime, 1979; Chapin, 1980). Nuestros resultados muestran que el empleo de ciclos de hidratación y deshidratación previos a la germinación tuvieron efectos positivos en las plántulas y los juveniles en las primeras etapas de desarrollo, pues las semillas 1AHTC produjeron individuos más grandes. Las plantas provenientes de semillas que germinaron en oscuridad presentaron etiolación, es decir, fueron alargadas pero con una cobertura muy pequeña. Este resultado denota que las condiciones de germinación influyen en el crecimiento y desarrollo de las plantas aún cuando éstas se encuentren ya en ambientes adecuados, con suficiente luz, agua y nutrientes. Aunque no podemos generalizar dada la variación en las respuestas de las cactáceas y que estas plantas estuvieron en condiciones experimentales controladas, podría resultar ventajoso usar el acondicionamiento hídrico como método pregerminativo en espacios como el vivero de Cadereyta a fin de obtener plántulas y juveniles más vigorosos en menos tiempo.

Algunas consideraciones finales

La germinación es un proceso biológico que ha sido ampliamente estudiado por su importancia en la naturaleza y para los humanos, sobre todo por la agricultura. Sin embargo, aún queda mucho por conocer porque se trata de un proceso complejo desde el punto de vista fisiológico, ecológico y evolutivo, que además presenta una gran variabilidad intra e interespecífica. En este sentido, consideramos que el análisis del comportamiento de las semillas almacenadas realizado en este trabajo contribuye al conocimiento necesario para mejorar el manejo de esta especie a fin de evitar los riesgos que enfrenta y revertir la probabilidad de que se extinga. Es recomendable ahondar en el estudio del comportamiento de las semillas almacenadas de especies silvestres. En este trabajo no se contó con información de la respuesta germinativa de semillas recién colectadas de la misma cohorte de las que fueron almacenadas, y tampoco fue posible analizar la germinación de semillas hidratadas, completamente imbibidas, pero que no fueron posteriormente deshidratadas.

En las zonas con ambientes drásticos, como las zonas áridas y semiáridas, la supervivencia es baja en las primeras etapas de vida pues los individuos son susceptibles a la deshidratación, lo cual se traduce en la disminución de su establecimiento ya que, como lo vimos anteriormente, es la etapa con mayor riesgo en el ciclo de vida de las plantas en general y de muchas cactáceas en particular (Sánchez-Mejorada, 1987; Bárcenas, 2003; Martínez-Ávalos, 2007; Hunt 2016). Nuestros resultados pueden servir como referencia para estudios posteriores no sólo de la especie de estudio, *A. ornatum*, sino para diferentes cactáceas de manera específica.

Es importante continuar con la investigación del acondicionamiento hídrico como tratamiento pregerminativo para especies que caen en alguna categoría de riesgo a fin de incrementar su población de manera económica y sencilla con éxito. Esto es particularmente importante si se considera que las especies en peligro que están registradas en CITES podrían comercializarse de forma sustentable y legal con un adecuado manejo de sus semillas, lo que repercutiría favorablemnte en su conservación.

La explotación desmedida de los recursos, una creciente producción industrial, el crecimiento de las zonas urbanas y el crecimiento exponencial de la población humana son riesgos permanentes para los ecosistemas naturales. Estos factores conllevan la pérdida de biodiversidad y de los servicios ecosistémicos, lo que hace imprescindible a la conservación y protección de la diversidad genética necesaria para mantener la viabilidad de las poblaciones silvestres, de tal manera que se asegure la resiliencia ante escenarios adversos y ambientes fluctuantes cada vez más impredecibles (Maxted y Kell, 2009). Con base en nuestros resultados, en el caso particular de *A. ornatum* podemos sugerir que se cuente con el mayor número posible de semillas en el vivero de Cadereyta a fin de poder contar con un rango amplio de respuestas germinativas para poder producir un número comercialmente considerable de plantas.

El manejo adecuado de las semillas de las especies en peligro representa por un lado la conservación de la diversidad genética y por otro la disponibilidad de individuos que pueden ser reintroducidos a su hábitat original. Adicionalmente, representa una opción económica legal decomercialización de plantas de ornato sin la extracción de individuos silvestres, frecuentemente de muchos años de edad, de sus hábitats. Los ingresos de un manejo legal pueden aliviar la precaria situación económica de la mayoría de los habitantes de las zonas

áridas y semiáridas de México. Con un buen manejo, *A. ornatum* puede representar un producto legal económicamente redituable y, simultáneamente, una estrategia de conservación muy efectiva.

IX Conclusiones

- 1. Las semillas de *A. ornatum* que estuvieron almacenadas durante dos años se hidrataron en 15 horas y se deshidrataron en cinco.
- 2. Hubo germinación en condiciones de oscuridad, posiblemente debido a que el tiempo de almacenamiento cambió el requerimiento lumínico, relajándolo.
- 3. El porcentaje final de germinación de las semillas almacenadas por dos años estuvo dentro de los rangos reportados en muchos trabajos para semillas más jóvenes, recién colectadas, aunque se contradice con algunos trabajos que reportan porcentajes más altos de germinación.
- 4. El porcentaje final de germinación tendió a ser mayor a temperatura constante.
- 5. Con un ciclo de acondicionamiento hídrico se obtuvo un mayor porcentaje final de germinación que en las semillas control y que en las que tuvieron un acondicionamiento de dos ciclos, sin que las diferencias observadas fueran significativas, es decir, los resultados denotan sólo una tendencia y no una clara diferencia en estas respuestas.
- 6. El tiempo de inicio de la germinación (*lag time*) fue significativamente más corto en las semillas control en temperatura alternante, pero también se observó el menor porcentaje de germinación en este tratamiento, lo que debe tomarse en cuenta al decidir cómo manejar óptimamente las semillas almacenadas en la producción de plantas con fines de comercio legal y de restauración de plantas de *A. ornatum*.
- 7. La uniformidad de la germinación fue baja en todos los tratamientos sin presentar diferencias significativas.
- 8. La velocidad de germinación no varió entre los tratamientos.
- 9. La supervivencia y el crecimiento de las plantas producidas por las semillas tienden a diferir dependiendo de las condiciones en las que se dio la germinación, las plantas que se produjeron en temperatura constante después de un ciclo de hidratación/deshidratación fueron las que más sobrevivieron y mejor crecieron. Las plantas provenientes de semillas que germinaron en la oscuridad fueron las menos exitosas y murieron todas las que permanecieron en temperatura alternante durante el periodo de medición y monitoreo.

Recomendaciones

- Con base en los resultados obtenidos sugerimos que, dado el bajo costo y el relativamente poco esfuerzo que se requiere, en el vivero de Cadereyta se considere acondicionar a las semillas con un ciclo en condiciones de temperatura lo más estable posible, dentro de un rango térmico que no sea inferior a 25°C ni superior a 30°C.
- Sugerimos realizar más estudios con las semillas de Astrophytum ornatum de diferentes
 edades y diferentes ciclos de acondicionamiento hídrico para conocer el efecto de las
 diferentes edades sobre la respuesta germinativa y sobre el crecimiento de plántulas y
 juveniles con el fin de incrementar y optimizar la producción y el comercio legal de
 plantas de esta especie.

X Bibliografía

- Aguiar, M.R. y Sala, O.E. (1997). Seed distribution constrains the dynamics of the Patagonian steppe. *Ecology*, 78, 93-100
- Alameda, D. y Villar, R. (2009). Moderate soil compaction: Implications on growth and architecture in seedlings of 17 woody plant species. *Soil and Tillage Research*, 103(2), 325–331
- Alcorn, S.M. y Kurtz, E.B. (1959). Some factors affecting the germination of seed of the saguaro cactus (*Carnegiea gigantea*). *American Journal of Botany*, 46, 526–529
- Anderson, C.J. y MacMahon, J.A., (2001). Granivores, exclosures, and seed banks: harvester ants and rodents in sagebrush-steppe. *Journal of Arid Environments*, 49(2), 343–355
- Aravind, J., Vimala Devi, S., Radhamani, J., Jacob, S.R., y Kalyani-Srinivasan (2022). Paquetería *germinationmetrics*: Seed Germination Indices and Curve Fitting. R package version 0.1.7, https://bit.ly/3S5oVnr
- Arias, I. y Lemus, L. (1984). Interaction of light, temperature and plant hormones in the germination of seeds of *Melocactus caesius* Went (Cactaceae). *Acta Científica Venezolana*, 35, 151–155
- Arias, S. (1989). Variación morfológica de Astrophytum ornatum (DC.) Web. (Cactaceae) en cuatro poblaciones de las zonas áridas queretana e hidalguense. Tesis de licenciatura, Biología. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, UNAM, México, 75 pp.
- Arredondo-Gómez, A. (2010). *Manual para la cosecha y beneficio de semilla de cactáceas ornamentales*. Folleto Técnico No. 38. Instituto de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias, Centro de Investigación Regional del Noroeste. Campo Experimental, San Luis Potosí, México, 38, 1-32
- Arredondo-Gómez, A. y Camacho-Morfín, F. (1995). Germinación de *Astrophytum myriostigma* en relación con la procedencia de las semillas y la temperatura de incubación. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*, 40 (2), 34–38
- Avendaño, M. (2016). La reproducción de las plantas: costos y beneficios. *Revista de la Academia Mexicana de Ciencias*, 67 (4), 80-84
- Baker, H.G. (1989). *The Ecology of Soil Seed Banks. Some Aspects of Natural History of Seed Banks*. Academic Press, San Diego, California, E.U.A.
- Barbedo, C.J. (2018). A new approach towards the so-called recalcitrant seeds. *Journal of Seed Science*, 40(3), 221-236
- Bárcenas, R.T. (2003). Chihuahuan Desert Cacti in Mexico: an assessment of trade, management, and conservation priorities. En: Robbins, C.S, (Ed.) *Prickly trade: trade*

- and conservation of Chihuahuan Desert cacti. Traffic North America, Washington D. C., E.U.A. pp 1-65.
- Barrios, D., Sánchez, J.A., Flores, J. y Jurado, E. (2020). Seed traits and germination in the Cactaceae family: A review across the Americas. *Botanical Sciences*, 98(3), 417-440
- Baskin, C.C. y Baskin, J.M. (2001). Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination. Academic Press, Kentucky, E.U.A,
- Baskin, C.C. y Baskin, J.M. (2004). A classification system for seed dormancy. Seed Science Research, 14(1), 1-16
- Bautista-Alvarado, V. (2007). Efecto de la hidratación-deshidratación en la germinación de semillas de cinco especies de cactáceas del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Puebla. Tesis de Licenciatura, Biología. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, UNAM. México
- Bedoya-Patiño, J.G., Estévez-Varón, J.V. y Castaño-Villa, G.J. (2010). Banco de semillas del suelo y su papel en la recuperación de los bosques tropicales. *Boletín Científico. Centro de Museos. Museo de Historia Natural*, 14(2), 77-91
- Beristain-Manterola, S.R. (1997). Germinación de Astrophytum myriostigma Lemaire en relación con la disponibilidad de luz, lugar de procedencia y reguladores del crecimiento. Tesis de Licenciatura, Biología. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México UNAM, México
- Bewley J.D. (1997). Seed germination and dormancy. The Plant Cell, 9(7), 1055
- Bewley, J.D. y Black, M. (1994). *Seeds: Physiology of Development, Germination and Dormancy*. Springer Science and Business Media, Nueva York, E.U.A.
- Bewley, J.D., Bradford, K.J., Hilhorst, H. y Nonogaki, H. (2013). Seeds: physiology of development, germination and dormancy. Springer Science Nueva York, E.U.A.
- Borthwick, H.A., Hendricks, S.B., Parker, M.W., Toole, E.H. y Toole, V.K. (1952). A reversible photoreaction controlling seed germination. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 38(8), 662-666
- Bowers, J.E. (2000). Does *Ferocactus wislizeni* (Cactaceae) have a between-year seed bank? *Journal of Arid Environments*, 45(3), 197-205
- Bravo-Hollis, H. y Sánchez-Mejorada, H. (1991). *Las Cactáceas de México*. Universidad Nacional Autónoma de México, UNAM, México, 643 pp
- Bregman, R. (1988). Forms of seed dispersal in Cactaceae. *Acta Botanica Neerlandica*, 37(3), 395-402
- Caballero, I., Olano, J.M., Loidi, J. y Escudero, A. (2003). Seed bank structure along a semi-arid gypsum gradient in Central Spain. *Journal of Arid Environments*, 55(2), 287-299

- 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
- Caballero, J. (2012). Jardines botánicos: Contribución a la conservación vegetal de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Ciudad de México, México.
- Cabin, R.J., Mitchell, R.J. y Marshall, D.L. (1998). Do surface plant and soil seed bank populations differ genetically? A multipopulation study of the desert mustard *Lesquerella fendleri* (Brassicaceae). *American Journal of Botany*, 85(8), 1098
- Cabin, R.J. y Marshall, D.L. (2000). The demographic role of soil seed banks. I. Spatial and temporal comparisons of below-and above-ground populations of the desert mustard *Lesquerella fendleri*. *Journal of Ecology*, 88(2), 283-292
- Camacho, F. (1994). *Dormición de semillas: causas y tratamientos*. Editorial Trillas, Madrid, España
- Casini, C. y Andrews, C. (1992). Water absorption of Soybean (*Glycine max Merr.*) seeds with different levels of permeability and different sizes. En: *Symposium Abstracts. XXIII International Seed Testing Congress.* Buenos Aires, Argentina, pp 2-4
- CEDRSSA. (2020). Reporte: Situación del sector agropecuario en México, Palacio Legislativo de San Lázaro, Ciudad de México, México
- Chapin, F.S. (1980). The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology Systematic*, 11(3), 233-260
- Chong, C., Bible, B.B. y Hak-Yoon J. (2001). Germination and emergence. En: M. Pessarakli (Ed.) *Handbook of plant and crop physiology*, Marcel Dekker Inc, Ontario, Canadá, pp 57-115
- Colville, L. y Pritchard, H.W. (2019). Seed life span and food security. *New Phytologist*, 224(2), 557-562
- Contreras-Quiroz, M.D., Pando-Moreno, M., Flores, J. y Jurado, E. (2016). Effects of wetting and drying cycles on the germination of nine species of the Chihuahuan Desert. *Botanical Sciences*, 94(2) 221-228
- Crawley, M.J. (2012). *The R Book*. Imperial College London at Silwood Park, UK. John Wiley y Sons. West Sussex, Reino Unido.
- Czabator, F.J. (1962). Germination value: an index combining speed and completeness of pine seed germination. *Forest Science*, 8(4), 386-396
- Dalling, J.W., Swaine, M.D. y Garwood, N.C. (1998). Dispersal patterns and seed bank dynamics of pioneer trees in moist tropical forest. *Ecology*, 79(2), 564-578

- del Amo Rodríguez, S., Vergara Tenorio, M. y Altamirano Flores, R. (2007). Rescatando y revalorando nuestros frutales nativos: la creación de bancos de germoplasma *in situ. Leisa-Revista de agroecología*, 23(2), 30-33
- de Santana-Santos, B., Lima, A.T. y Meiado, M.V. (2023). Interpopulational seed hydration memory does not affect seed germination of *Xiquexique gounellei* (FAC Weber ex K. Schum) Lavor and Calvente subsp. *gounellei* (Cactaceae) under water deficit. *British Cactus and Succulent Society*, 2023(41), 105-116
- Dubrovsky, J.G. (1996). Seed hydration memory in Sonoran Desert cacti and its ecological implication. *American Journal of Botany*, 83(5), 624-632
- Dubrovsky, J.G. (1998). Discontinuous hydration as a facultative requirement for seed germination in two cactus species of the Sonoran Desert. *Journal of the Torrey Botanical Society*, 125(1), 33–39
- Edwards, T.I. (1932). Temperature Relations of Seed Germination. *The Quarterly Review of Biology*, 7(4), 428–443
- Ellis, R.H., Hong, T.D. y Roberts, E.H. (1990). An intermediate category of seed storage behavior? I. Coffee. *Journal of Experimental Botany*, 41(9), 1167-1174
- Ellis, R.H., Hong, T.D., Roberts, E.H. y Soetisna, U. (1991). Seed storage behavior in *Elaeis guineensis*. Seed Science Research, 1(2), 99-104
- Ezcurra, E., Mellink, E., Wehncke, E., González, C., Morrison, S., Warren, A. y Driessen, P. (2006). Natural History and Evolution of the World's Deserts. En: Ezcurra, E. (Ed.) *Global Deserts Global Desert Outlook*. United Nations Environment Programme (UNEP), pp 1-26
- Ezcurra, E., Martínez-Berdeja, A. y Villanueva-Almanza, L. (2020). The evolution of the North American deserts and the uniqueness of Cuatro Cienegas. En: Mandujano, M.C., Pisanty, I. y Eguiarte, L. (Eds.). *Plant diversity and Ecology in the Chihuahuan Desert. Emphasis in the Cuatro Ciénegas Basin*. Springer Nature, Cham, Suiza, pp 45-60
- FAO. (2010). Conservation and sustainable use of agricultural biodiversity: A sourcebook. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Roma, Italia
- FAO. (2014). Normas para bancos de germoplasma de recursos fitogenéticos para la alimentación y la agricultura. Comisión de recursos genéticos para la alimentación y la agricultura, FAO, Roma, Italia
- Fenner, M. (1985). Seed Ecology. Chapman y Hall, Cambridge, Reino Unido
- Fenner, M., y Thompson, K. (2005) *The ecology of seed banks*. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido
- Fernández-Gálvez, J. (2010). El recurso suelo-agua en medios áridos y semiáridos. En: González-Rebollar, J.L. y Chueca-Sancho, A. (Eds.). C4 y CAM. Características generales y uso en programas de desarrollo de tierras áridas y semiáridas: Homenaje

- del doctor Julio López Gorgé. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid, España. pp 143-150
- Fisher J.L., Loneragan W.A., Dixon K. y Veneklaas E.J. (2009). Soil seed bank compositional change constraints biodiversity in an invaded species-rich woodland. *Biological Conservation*, 42(2), 256-269
- Flores, J., Jurado, E. y Arredondo, A. (2006). Effect of light on germination of seeds of Cactaceae from the Chihuahuan Desert, Mexico. *Seed Science Research*, 16(2), 149-155
- Flores, J., Jurado, E. y Jiménez-Bremont, J.F. (2008). Breaking seed dormancy in specially protected *Turbinicarpus lophophoroides* and *Turbinicarpus pseudopectinatus* (Cactaceae). *Plant Species Biology*, 23(1), 43-46
- Flores, J., Jurado, E., Chapa-Vargas, L., Ceroni-Stuva, A., Dávila-Aranda, P., Galíndez, G. y Pritchard, H.W. (2011). Seeds photoblastism and its relationship with some plant traits in 136 cacti taxa. *Environmental and Experimental Botany*, 71(1), 79–88
- Flores, J. y Jurado, E. (2011). Germinación de especies de cactáceas en categoría de riesgo del desierto chihuahuense. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 2(8), 59-70
- Gairola, S., Shabana, H.A., Mahmoud, T., El-Keblawy, A. y Santo, A. (2019). Evaluating germinability of eight desert halophytes under long-term seed storage: Implications for conservation. *Plant Divers*, 41(4), 229-236
- Garwood, N.C. (1989). Tropical Soil Seed Banks: A Review. En Leck, M.A., Parker, V.T., y Simpson, R.L.(Eds.). *Ecology of Soil Seed Banks*. Academic Press, Londres, Reino Unido, pp 149-209
- Gelista-García, B. (2008). Descripción morfológica desde la germinación hasta su trasplante de tres especies de cactáceas amenazadas (Astrophytum ornatum, Cephalocereus senilis y Coryphantha elephantidens) y evaluación de la germinación. Tesis de Licenciatura, Biología. Facultad de Estudios Superiores, Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México, UNAM, México, pp 58
- Gioria, M., Pyšek, P. y Osborne, B.A. (2018). Timing is everything: does early and late germination favor invasions by herbaceous alien plants? *Journal of Plant Ecology*, 11(1), 4-16
- Godinez-Alvarez, H., Valverde, T. y Ortega-Baes, P. (2003). Demographic trends in the Cactaceae. *The Botanical Review*, 69(2), 173-201
- Goettsch, B., Hilton-Taylor, C., Cruz-Piñón, G., Duffy, J.P., Frances, A., Hernández, H.M. y Gaston, K.J. (2015). High proportion of cactus species threatened with extinction. *Nature Plants*, 1(10), 1-7
- Goloff Jr, A.A. y Bazzaz, F.A. (1975). A germination model for natural seed populations. *Journal of Theoretical Biology*, 52(2), 259-283

- Gómez-Sánchez, A. (2001). Enciclopedia ilustrada de los cactus y otras suculentas (descripción de las especies, hábitat y cuidados de cultivo). Mundi-Prensa Libros, Madrid, España
- González-Zertuche, L. y Orozco-Segovia, A. (1996). Métodos de análisis de datos en la germinación de semillas, un ejemplo: *Manfreda brachystachya. Botanical Sciences*, 58, 15-30
- González-Zertuche L., Orozco-Segovia A., Baskin C. y Baskin J.M. (2002). Effects of priming on germination of *Buddleja cordata* ssp. *cordata* (Loganiaceae) seeds and possible ecological significance. *Seed Science and Technology*, 30(3), 535-548
- Greene, D.F. y Johnson E.A. (1989). A model of wind dispersal of winged or plumed seeds. *Ecology*, 70(2), 339-347
- Grime, J.P. (1979). *Plant strategies and vegetation processes and ecosystem properties. John Wiley and Sons*, Nueva York, E.U.A.
- Grime, J.P., Mason, G., Curtis, A.V., Rodman, J. y Band, S.R. (1981). A comparative study of germination characteristics in a local flora. *Journal of Ecology*, 69, 1017-1059
- Grime, J.P. (1989). Seed bank in ecological perspective. 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 15-21
- Günster, A. (1992). Aerial seed banks in the central Namib: distribution of serotinous plants in relation to climate and habitat. *Journal of Biogeography*, 19(5) 563-572
- Günster, A. (1994). Seed bank dynamics: longevity, viability and predation of seeds of serotinous plants in the central Namib Desert. *Journal of Arid Environments*, 28(3), 195-205
- Gutterman, Y. (1993). Seed germination in desert plants. Adaptations of desert organisms. *Springer Science and Business Media*, Berlín, Alemania.
- Gutterman, Y. (1994). Strategies of seed dispersal and germination in plants inhabiting deserts. *The Botanical Review*, 60, 373–425
- Halmer, P. (2004). Methods to improve seed performance in the field. En: Benech-Arnold, R.L. y Sánchez, R.A. (Eds.). *Handbook of seed physiology: applications to agriculture. Haworth Press*, Nueva York, E.U.A., pp 125–166
- Hanusz, Z., Tarasinska, J. y Zielinski, W. (2016). Shapiro–Wilk test with known mean. *REVSTAT-Statistical Journal*, 14(1), 89-100
- Harper, J.L. (1997). Population biology of plants. Academic Press, California, E.U.A.
- Harrington, G.N. y Driver, M.A. (1995). The effect of fire and ants on the seed-bank of a shrub in a semiarid grassland. *Australian Journal of Ecology*, 20(4), 538-547

- Hernández, H.M. y Godínez, H. (1994). Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. *Acta Botánica Mexicana* 26, 33-52
- Hernández-Aguilar, A. y Collazo-Ortega, M. (2007). Respuesta germinativa a la luz y temperatura de plantas de *Astrophytum myriostigma* Lemaire (Cactaceae) mantenidas en invernadero. *Cactáceas y suculentas mexicanas*, 52(4), 109-121
- Hess, D. (1980). Fisiología vegetal: fundamentos moleculares y bioquímico-fisiológicos del metabolismo y el desarrollo. Ediciones *Omega, Barcelona*, España, 18, pp 408
- Hilhorst, H.W. (1995). A critical update on seed dormancy. I. Primary dormancy1. *Seed Science Research*, 5(2), 61-73
- Hong, T.D. y Ellis, R.H. (1992). Optimum air-dry seed storage environments for Arabica *coffee*. *Seed Science and Technology*, 20(3), 547-560
- Hong, T.D. y Ellis, R.H. (1996). A protocol to determine seed storage behavior. Bioversity International, Roma, Italia
- Hong, T.D., Linnington, S. y Ellis, R.H. (1996). Seed storage behaviour: a compendium. Handbooks for Genebanks., International Plant Genetic Resources Institute, Roma, Italia
- Hopfensperger, K.N. (2007). A review of similarity between seed bank and standing vegetation across ecosystems. *Oikos*, 116(9), 1438-1448
- Hunt, D. (2016). Cites Cactaceae checklist. Royal Botanic Gardens Kew, Reino Unido
- INEGI: Instituto Nacional de Estadística y Geografía (México). (2017) *Anuario estadístico y geográfico de Querétaro*. Querétaro, México
- ISTA: International Seed Testing Association. (2016). Reglas internacionales para el análisis de las semillas. International Rules for Seed Testing. *Proceedings of the International Seed Testing Association*, 18(1), 1-69
- Jeller, H., Perez S.C.J.G.A. y Raizer J. (2003). Water uptake, priming, drying and storage effects in *Cassia excelsa* Schrad seeds. *Brazilian Journal of Biology*, 63(1), 61-68
- Jiménez-Sierra, C. (2011). Las cactáceas mexicanas y los riesgos que enfrentan. *Revista Digital Universitaria*, 12(1), 23
- Kassambara, A., Kosinski, M. y Biecek, P. (2021). Paquetería *survminer*: Drawing Survival Curves using "*ggplot2*". R package version 0.4.9, https://CRAN.R-project.org/package=survminer
- Kemp, P.R. (1989). Seed banks and vegetation processes in deserts. En: Allessio-Leck, M., Thomas-Parker, V. y Simpson, R.L. (Eds.) *Ecology of Soil Seed Banks*, Nueva York, E.U.A., pp 257-281
- Lamont, B.B., Lemaitre, D.C., Cowling, R.M. y Enright, N.J. (1991). Canopy seed storage in woody plants. *The Botanical Review*, 57, 277-317

- Lascuráin, M., List, R., Barraza, L., Díaz Pardo, E., Gual Sill, F., Maunder, M., Dorantes, J. y Luna, V.E. (2009). Conservación de especies *ex situ* en CONABIO (Ed.). *Capital Natural de México, Estado de conservación y tendencias de cambio. CONABIO*, México, 53(2), 517-544
- Li, M.B., McDonald, W., Bennett, M.A. y Kwong, F.Y. (2005). Hydropriming of differing sized impatiens "Expo Wine" seeds. *Seed Science and Technology* 33(3), 639-646
- Lima, A.T. y Meiado, M.V. (2018). Effect of hydration and dehydration cycles on *Mimosa tenuiflora* seeds during germination and initial development. *South African Journal of Botany*, 116, 164-167
- Magnitskiy, S.V. y Plaza, G.A. (2007). Fisiología de semillas recalcitrantes de árboles tropicales. *Agronomía colombiana*, 25(1), 93-103
- Maguire, J.D. (1962). Speed of germination-aid in selection and evaluation for seedling emergence and vigor. *Crop Science* 2, 176-177
- Mandujano, M.C., Golubov, J. y Montaña, C. (1997). Dormancy and endozoochory dispersal of *Opuntia rastrera* seeds in the southern Chihuahuan Desert. *Journal of Arid Environments*, 36(2), 259-266
- Mandujano, M.C. (2007). La clonalidad y sus efectos en la biología de poblaciones. En: Eguiarte, L.E., Souza, V. y Aguirre, X. (Compiladores). *Biología Molecular: perspectivas y aplicaciones*. INE-Semarnat, Universidad Nacional Autónoma de México y Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la biodiversidad (CONABIO), Ciudad de México, México, pp 215-250
- Marone, L., Rossi, B.E. y Horno, M.E. (1998). Timing and spatial patterning of seed distribution in a South American warm desert. *Plant Ecology*, 137, 143-150
- Marone, L., Horno, M.E. y Solar, R.G.D. (2000). Post-dispersal fate of seeds in the Monte desert of Argentina: patterns of germination in successive wet and dry years. *Journal of Ecology*, 88(6), 940-949
- Márquez-Guzmán, J. (2013). Crecimiento, desarrollo y morfogénesis. En: Márquez-Guzmán, J., Collazo-Ortega, M., Martínez-Gordillo, M., Orozco-Segovia, A. y Vázquez-Santana, S. (Eds.). *Biología de angiospermas*. Facultad de Ciencias, Coordinación de la Investigación Científica, UNAM. Ciudad de México, México, pp 215-220
- Martínez-Ávalos, J.G. (2007). Dinámica poblacional del "falso peyote" Astrophytum asterias (Zucc) Lem. (Cactaceae), una especie amenazada del Noreste de México. Tesis de doctorado, Biología. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma de Nuevo León. Linares, Nuevo León, México
- Martínez-Berdeja, A.Ezcurra, E. y Sanders, A. (2015). Delayed seed dispersal in California deserts. *Madroño*, 62(1), 21-32
- Martínez-Peralta, C. y Mandujano, M.C. (2009). Saqueo en poblaciones naturales de *Ariocarpus*: el caso de *A. agavoides. Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. 54(2), 60-62

- Martínez-Villegas, J.A., Castillo-Argüero, S., Márquez-Guzmán, J. y Orozco-Segovia, A. (2021). The plasticity of the germinative response in the populations of two xeric species inhabiting two contrasting environments of central Mexico. *Plant Species Biology*, 36, 295–307
- Maxted, N. y Kell, S.P. (2009). *Establishment of a global network for the in situ conservation of crop wild relatives: status and needs*. FAO Commission on Genetic Resources for Food and Agriculture. School of Biosciences, University of Birmingham, Inglaterra
- McDonald, J.H. (2014). *HandBook of Biological Statistics*. Sparky House, Baltimore, Maryland, E.U..
- McDonough, W. (1964). Germination responses of *Carnegiea gigantea* and *Lemaireocereus thurberi*. *Ecology*, 45(1), 155–159
- Mendoza-Madrigal, G. (2007). Propagación in vitro de Astrophytum ornatum (De Candolle) weber (cactaceae), especie amenazada de extinción. Tesis de Licenciatura, Biología. Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, México
- Moreno-Curtidor, C., Seal, C.E. y Papenbrock, J. (2018). Seed priming improves germination in saline conditions for *Chenopodium quinoa* and *Amaranthus caudatus*. Journal of Agronomy and Crop Science, 204(1), 40-48
- Muro-Pérez, G., Jurado, E., Flores, J. y Sánchez-Salas, J. (2013). Efecto de la densidad de semillas en la germinación de tres especies del género *Astrophytum* (Cactaceae). *Gayana Botánica*, 70(1), 26-30
- Nakabayashi, K. y Leubner-Metzger, G. (2021). Seed dormancy and weed emergence: From simulating environmental change to understanding trait plasticity, adaptive evolution, and population fitness. *Journal of Experimental Botany*, 72(12), 4181-4185
- Nichols, M. y Heydecker, W. (1968). Two approaches to the study of germination data. Proceedings International Seed Testing Association, 33(3), 531-540
- Nobel, P.S. (1988). *Environmental Biology of Agaves and Cacti. Cambridge University Press*, Cambridge, Reino Unido
- Noy-Meir, I. (1973) Desert Ecosystems: Environment and Producers. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4(1), 25–51
- Obroucheva, N.V. y Antipova, O.V. (1989). Seed hydration as a trigger of cell elongation in bean hypocotyl and radicle. En: Loughamn, B.C., Gašparíková, O., Kolek, J. (Eds.). Structural and Functional Aspects of Transport in Roots. *Developments in Plant and Soil Sciences*, 36, 42-44. Springer, Dordrecht
- Orozco-Segovia, A. (1989). Fisiología y ecología del fitocromo: su función en las semillas. *Botanical Sciences*, 49, 71-84

- Orozco-Segovia, A., Sanchez-Coronado, M.E. y Vázquez-Yanes, C. (1993). Light environment and phytochrome-controlled germination in *Piper auritum. Functional Ecology* 7(5), 585-590
- Orozco-Segovia, A. y Sánchez-Coronado, M.E. (2013). Germinación. En: Márquez-Guzmán, J., Collazo-Ortega, M., Martínez-Gordillo, M., Orozco-Segovia, A. y Vázquez-Santana, S. (Eds.). *Biología de angiospermas*. Facultad de Ciencias, Coordinación de la Investigación Científica, UNAM. Ciudad de México, México. pp 212-236
- Ortega, V.R. (2004). Rescate y caracterización ecológica de especies vegetales en estatus crítico de conservación, en el área del proyecto hidroeléctrico Zimapán, México. Tesis de Licenciatura, Biología. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, México
- Ortega-Baes, P. y Godínez-Álvarez, H. (2006). Global diversity and conservation priorities in the Cactaceae. *Biodiversity and Conservation*, 15, 817-827
- Paparella, S., Araújo, S.S., Rossi, G., Wijayasinghe, M., Carbonera, D. y Balestrazzi, A. (2015). Seed priming: state of the art and new perspectives. *Plant Cell Reports*, 34, 1281-1293
- Pons, T.L. (2000). Seed responses to light. En: Fenner, M. (Ed.). Seeds: *The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. CABI Publishing, Wallingford, Reino Unido. pp 237-260.
- 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*. CAB International, Wallingford, Reino Unido, pp 261–292
- R Core Team (2022). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: https://www.R-project.org/
- Rajjou, L., Duval, M., Gallardo, K., Catusse, J., Bally, J., Job, C. y Job, D. (2012). Seed germination and vigor. *Annual Review of Plant Biology*, 63, 507-533
- Rehmani, M.S., Xian, B., Wei, S., He, J., Feng, Z., Huang, H. y Shu, K. (2023). Seedling establishment: The neglected trait in the seed longevity field. *Plant Physiology and Biochemistry*, 200, 107765
- Reynolds, J.F., Kemp, P.R., Ogle, K. y Fernández, R.J. (2004). Modifying the pulse reserve paradigm for deserts of North America: precipitation pulses, soil water, and plant responses. *Oecologia*, 141, 194-210
- Rico, L. (2002). El banco de semillas de los Jardines de Kew. Ciencias UNAM, 68, 42-45
- Rioja-Paradela, T.M. y Romero-Méndez, U. (2002). Efecto del remojo sobre el potencial reproductivo sexual de *Astrophytum myriostigma* Lem. (Cactaceae) en condiciones controladas. *Nakari* 13(2), 21-34

- Ríos-García, C.A., Orantes-García, C., Moreno-Moreno, R.A. y Farrera-Sarmiento, O. (2018). Efecto del almacenamiento sobre la viabilidad y germinación de dos especies arbóreas tropicales. *Ecosistemas y recursos agropecuarios*, 5(13), 103-109
- Roberts, E.H. (1973). Predicting the storage life of seeds. *Seed Science and Technology*, 1, 499-514
- Roberts, H.A. (1981). Seed banks in soils. Advances in Applied Biology, 6, 1-55
- Rojas-Aréchiga, M., Orozco-Segovia, A. y Vázquez-Yanes, C. (1997). Effect of light on germination of seven species of cacti from the Zapotitlán Valley in Puebla, México. *Journal of Arid Environments*, 36(4), 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(2), 207–214
- Rojas-Aréchiga, M. y Vázquez-Yanes, C. (2000). Cactus seed germination: a review. *Journal of Arid Environments*, 44(1), 85-104
- Rojas-Aréchiga, M. y Batis, A.I. (2001). Las semillas de cactáceas... ¿forman bancos en el suelo? *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. 46, 76-82
- Rojas-Aréchiga, M. y Mandujano, M.C. (2013). Aspectos sobre la germinación de Myrtillocactus geometrizans, Stenocereus dumortieri y Echinocereus cinerascens. Cactáceas y suculentas mexicanas, 58(4)
- Rojas-Aréchiga, M., Mandujano, M.C. y Golubov, J.K. (2013). Seed size and photoblastism in species belonging to tribe Cacteae (Cactaceae). *Journal of Plant Research*, 126, 373-386
- Rojas-Aréchiga, M. y García-Morales, E. (2022). Dormancy and viability of *Ferocactus peninsulae* (Cactaceae) seeds. *Plant Species Biology* 37(2), 173-181
- Romero-Méndez, U., Figueroa-Viramontes, R., Berumen-Padilla, S., Martínez-Ríos, J.J. y García de la Peña, M.C. (2013). Notas sobre la germinación de la semilla de *Astrophytum myriostigma* Lem. (1839): una revisión bibliográfica. *Agrofaz*, 13(1), 81-85
- Salas-Cruz, L., Foroughbackch-Pournabav, R., Díaz-Jiménez, M., Cárdenas-Ávila, M.L. y Flores-Valdes, A. (2011). Germinación in vitro de cactáceas, utilizando zeolita como sustrato alternativo. *Revista mexicana de ciencias agrícolas*, 2 (SPE3), 565-575
- Sánchez, J.A., Orta, R. y Muñoz, B.C. (2001). Tratamientos pregerminativos de hidratación-deshidratación de las semillas y sus efectos en plantas de interés agrícola. *Agronomía costarricense*, 25(1), 67-91
- Sánchez, E. (2006). Ficha técnica de *Astrophytum ornatum*. Apuntes técnicos para el conocimiento de la situación de conservación de especies de la familia Cactaceae en el estado de Querétaro. Jardín Botánico Regional de Cadereyta "Ing. Manuel González de Cosío" Consejo de Ciencia y Tecnología del Estado de Querétaro. (CONCyTEQ). *Bases de datos SNIB-CONABIO*. Proyecto No. CK016. México

- Sánchez, E. (2014). Informe de las actividades del Jardín Botánico Regional de Cadereyta "Ing. Manuel González de Cosío" 2010-2015. Consejo de Ciencia y Tecnología del Estado de Querétaro, CONCYTEQ, Querétaro, México
- Sánchez-Mejorada, H. (1978). *Manual de campo de las cactáceas y suculentas de la Barranca de Metztitlán*. Sociedad Mexicana de Cactología A. C. México
- Sánchez-Salas, J., Flores, J. y Martínez-García, E. (2006). Efecto del tamaño de semilla en la germinación de *Astrophytum myriostigma* Lemaire (Cactaceae), especie amenazada de extinción. *Interciencia*, 31(5), 371-375
- Sánchez-Salas, J. (2009). Capacidad germinatoria de dos especies del género Astrophytum, mediante la aplicación del agua como medio germinativo. Tesis de Maestría, Ciencias Forestales. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma de Nuevo León, México
- Sánchez-Salas, J., Jurado, E., Flores, J., Estrada-Castillón, E. y Muro-Pérez, G. (2012). Desert species adapted for dispersal and germination during floods: Experimental evidence in two *Astrophytum* species (Cactaceae). *Flora*, 207, 707-711
- Sánchez-Salas, J., Muro Pérez, G., Flores Rivas, J. D., Jurado Ybarra, E. y Sáenz Mata, J. (2015). Los bancos de semillas y su germinación en ambientes semiáridos. *Ciencia UANL* Año 18, No. 73, 70-76
- Sánchez-Soto, B.H., García-Moya, E., Terrazas, T. y Reyes-Olivas, A. (2005). Efecto de la hidratación discontinua sobre la germinación de tres cactáceas del desierto costero de Topolobampo, Ahome, Sinaloa. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*, 50(1), 4-14
- Santini, B.A., Rojas-Aréchiga, M. y Morales, E.G. (2017). Priming effect on seed germination: Is it always positive for cacti species? *Journal of Arid Environments* 147, 155-158.
- SEMARNAT. (2019). Cambio climático impacta la seguridad alimentaria por bajos rendimientos agrícolas y ganaderos. https://bit.ly/42scm7e. Última consulta mayo 2023.
- Silvertown, J. y Gordon, D.M. (1989). A framework for plant behavior. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20(1), 349-366
- Simpson R.L., Leck M.A. y Parker V.T. (1989). Seed banks: General concepts and methodological issues. En: Leck, M.A., Parker, V.T., y Simpson, R.L. (Eds.). *Ecology of soil seed banks*. Academic Press, Londres, Reino Unido, pp 3-8
- Simon, E.W. (1984) Early Events in Germination. En: Marray, D.R. (Ed.). Germination and Reserve Mobilization, *Academic Press*, Cambridge, Reino Unido, pp 77-115
- Suárez, D. y Melgarejo, L.M. (2010). Biología y germinación de semillas. En: Melgarejo, L.M. (Ed.) *Experimentos en fisiología vegetal*, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia, pp 13-25

- ten Brink, H., Gremer, J.R. y Kokko, H. (2020). Optimal germination timing in unpredictable environments: the importance of dormancy for both among-and within-season variation. *Ecology letters*, 23(4), 620-630
- Terry M.K., Pepper, A.E., Strong, A.W., Tarin, D.M., Price, D.M. y Manhart, J.R. (2012). Genetic structure of a population of the endangered star cactus (*Astrophytum asterias*) in southern Texas. *Southwestern Naturalist*, 57(2), 182-188
- Therneau, T. (2023). A Package for *Survival Analysis*. En R. R package version 3.5-5, https://CRAN.R-project.org/package=survival
- Thompson, K. y Grime, J.P. (1979). Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *The Journal of Ecology*, 66(3), 893-921
- Thompson, K. (1987). Seeds and seed bank. New Phytol, 106(1), 23-34
- Thompson, K., Band, S.R. y Hodgson, J.G. (1993). Seed size and shape predict persistence in soil. *Functional Ecology*, 7(2), 236-241
- Middleton, N. y Thomas, D. (1997). World Atlas of Desertification. UNEP: United Nations Environment Programme. Nairobi, Kenya
- Van Rooden, J., Akkermans, L.M.A. y Van der Veen, R. (1970). A study on photoblastism in seeds of some tropical weeds. *Acta Botanica Neerlandica*, 19(2), 257-264
- Varela, S.A. y Arana, V. (2011). *Latencia y germinación de semillas. Tratamientos pregerminativos*. Sistemas Forestales Integrados. Cuadernillo número 3
- Vázquez-Yanes C. y Orozco-Segovia, A. (1990). Seed dormancy in the tropical rainforest. Annual Review of Ecology and Systematics, 24, 69-87
- Velázquez, H. (2014). Estudio fisiológico en familias prolíficas de un lote de producción de semilla de la variedad de maíz Jaguan. Tesis de Maestría Profesional, especialidad en Granos y Semillas. Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Saltillo, Coahuila, pp 70
- Verma, S.K., Kingsley, K.L., Bergen, M.S., Kowalski, K.P. y White, J.F. (2018). Fungal disease prevention in seedlings of rice (*Oryza sativa*) and other grasses by growth-promoting seed-associated endophytic bacteria from invasive *Phragmites australis*. *Microorganisms*, 6(1), 2-13
- Villamil, J.M.P. y García, F.P. (1998). *Germinación de semillas*. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, Secretaría General de Estructuras, Barcelona, España
- Weitbrecht, K., Müller, K. y Leubner-Metzger, G. (2011). First off the mark: early seed germination. *Journal of Experimental Botany*, 62(10), 3289-3309
- Willian, R.L. (1991). *Guía para la manipulación de semillas forestales*. https://www.fao.org/3/AD232S/ad232s05.htm. Última visita: agosto, 2023

- Zamudio, S., Rzedowski, J., Carranza, E. y Calderón, G. (1992). *La* vegetación en el estado de Querétaro. *Acta Botánica Mexicana*, 99, pp 91-104
- Zepeda-Martínez, V.N. (2010). Ecología de poblaciones y asociación nodriza-protegido de Astrophytum ornatum (DC.) FAC Weber ex Britton & Rose (Cactaceae) en Querétaro, México. Tesis de Licenciatura, Biología. Facultad de Ciencias, UNAM, pp 60
- Zepeda-Martínez, V.N., Mandujano, M.C., Mandujano, F. y Golubov J. (2013). What can the demography of *Astrophytum ornatum* tell us of its endangered status? *Journal of Arid Environments*, 88, 244-249
- Zepeda-Martínez, V.N., Golubov, J., y Mandujano, M.C. (2017). Distribución espacial, estructura de tamaños y reproducción de *Astrophytum ornatum* (Cactaceae). *Acta Botánica Mexicana*, 119, 35-49